

Aus dem Zentrum für Neurologie Universitätsklinik Tübingen /

Hertie-Institut für Klinische Hirnforschung

Abteilung Kognitive Neurologie

Ärztlicher Direktor: Professor Dr. H.-P. Thier

Elektrophysiologische Korrelate perzeptueller
Entscheidungssicherheit beim Menschen

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Medizin

der Medizinischen Fakultät
der Eberhard Karls Universität
zu Tübingen

vorgelegt von

Thomas Karl Christoph Sauvigny

aus

Koblenz

2014

Dekan: Professor Dr. I. B. Autenrieth

1. Berichterstatter: Professor Dr. T. Haarmeier

2. Berichterstatter: Professor Dr. U. Ziemann

für Eugen und Rita

INHALTSVERZEICHNIS

I	ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS	IV
II	ABBILDUNGS- UND TABELLENVERZEICHNIS.....	VI
1	EINLEITUNG.....	1
2	MATERIAL UND METHODEN	9
2.1	Probanden	9
2.2	Technischer Aufbau	10
2.2.1	Bildschirm	10
2.2.2	EEG-Aufzeichnung	10
2.2.3	Visuelle Stimulation	12
2.3	Durchführung.....	14
2.4	Auswertung	17
2.4.1	Psychophysik.....	17
2.4.2	EEGLAB	17
2.4.3	FieldTrip.....	18
3	ERGEBNISSE	22
3.1	Psychophysik.....	22
3.1.1	Reaktionszeiten	22

3.1.2	Psychophysik der perzeptuellen Entscheidungssicherheit	25
3.2	Aufmerksamkeitsbedingungen im EKP	32
3.3	EKP-Analysen bei valider Aufmerksamkeitsbedingung..	37
3.3.1	Kohärenzabhängigkeiten im EKP	37
3.3.2	EKP in Abhängigkeit des Diskriminationserfolges	39
3.3.3	EKP in Abhängigkeit der Entscheidungssicherheit	40
3.3.4	Reaktionszeitkorrelierte Potentiale	49
3.4	EKP-Analysen bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung...	53
3.4.1	Kohärenzabhängigkeiten im EKP	53
3.4.2	EKP in Abhängigkeit des Diskriminationserfolges	55
3.4.3	EKP in Abhängigkeit der Entscheidungssicherheit	58
3.5	Fixationskontrolle	62
4	DISKUSSION	63
4.1	Psychophysik.....	63
4.1.1	Reaktionszeiten	63
4.1.2	Sicherheitsbewertung der Probanden.....	63
4.1.3	Fixationskontrolle.....	65
4.2	EKP-Differenzen.....	66
4.2.1	Vergleich valider mit invalider Aufmerksamkeitsbedingung	66
4.2.2	EKP-Differenzen im Zeitbereich der Teststimuluspräsentation (1.5s bis 2.0s)	67
4.2.3	EKP-Differenzen im Zeitbereich nach 3.5s (valide Aufmerksamkeitsbedingung) ...	68

4.2.4	EKP-Differenzen im Zeitbereich von 3.0s bis 3.5s (invalide Aufmerksamkeitsbedingung)	73
5	ZUSAMMENFASSUNG	76
III	LITERATURVERZEICHNIS.....	78
IV	VERÖFFENTLICHUNGEN	85
V	DANKSAGUNG	86

I Abkürzungsverzeichnis

Ag/AgCl	Silber/Silberchlorid
bzw.	beziehungsweise
ca.	circa
cd	Candela
cm	Zentimeter
dB	Dezibel
d.h.	das heißt
EEG	Elektroenzephalogramm
EOG	Elektrookulographie
fMRT	funktionelle Magnetresonanztomographie
HDF-file	Hierarchical Data Format File
Hz	Hertz
J	Jahr
LIP	lateraler intraparietaler Kortex
m ²	Quadratmeter
MEG	Magnetoenzephalographie
ms	Millisekunde
MST	medio-superior temporales Areal
MT	mittleres temporales Areal

Abkürzungsverzeichnis

PC	Personal Computer
RDK	Punktkinematogramm (Random Dot Kinematogramm)
s	Sekunde
S.	Seite
vgl.	vergleiche
z.B.	zum Beispiel

II Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

Abbildung 1:	Darstellung der Dissoziation von Diskriminationserfolg und Konfidenzbewertung durch visuelle Aufmerksamkeit.	6
Abbildung 2:	Schema der verwendeten Elektrodenanordnung (EasyCap 32-Channel-Arrangement) nach dem 10/20-System.	11
Abbildung 3:	Schematische Darstellung des zeitlichen Ablaufs der Präsentation eines einzelnen Durchganges.	12
Abbildung 4:	Schematische Abbildung der Tastenanordnung und –bedeutung.	14
Abbildung 5:	Schema des Auswertalgorithmus in FieldTrip.	20
Abbildung 6:	Darstellung der mittleren Antwortlatenz für die beiden Aufmerksamkeitsbedingungen.	22
Abbildung 7:	Darstellung der mittleren Antwortlatenz abhängig von der präsentierten Kohärenz.	23
Abbildung 8:	Darstellung der mittleren Antwortlatenz in Abhängigkeit von der Richtigkeit der Bewegungsrichtungsdiskrimination.	24
Abbildung 9:	Darstellung der mittleren Antwortlatenz für die vom Probanden angegebene Sicherheitsstufe.	25
Abbildung 10:	Darstellung des Sicherheitsindex und des Diskriminationserfolges für beide Aufmerksamkeitsbedingungen.	26
Abbildung 11:	Darstellung der Kohärenzabhängigkeit des Diskriminationserfolges.	27

Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

Abbildung 12:	Darstellung der Kohärenzabhängigkeit der Entscheidungssicherheit.	28
Abbildung 13:	Darstellung der präsentierten Kohärenz bei Sicherheitsstufe „0“ und „3“.	29
Abbildung 14:	Darstellung des Sicherheitsindex bei richtiger und falscher Richtungsdiskrimination.	30
Abbildung 15:	Darstellung des Diskriminationserfolges (Anteil korrekter Bewegungsdiskriminationen) bei Sicherheitsstufe „0“ und „3“.	30
Abbildung 16:	Darstellung der mittleren präsentierten Kohärenz bei richtiger und falscher Diskrimination (valide und invalide Aufmerksamkeitsbedingung).	31
Abbildung 17:	EKP-Darstellung der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen über den gesamten Zeitverlauf.	32
Abbildung 18:	EKP der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen ab 1.3s.	33
Abbildung 19:	Vergleich der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen: Darstellung des Clusters von 3.269s bis 3.538s.	34
Abbildung 20:	Vergleich der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen: Clusterabbildung des Zeitbereichs von 3.455s bis 3.691s.	34
Abbildung 21:	Vergleich der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen: Darstellung des negativen zentralen, parietookzipitalen Clusters im Zeitbereich von 3.749s bis 3.906s.	35
Abbildung 22:	EKP der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen mit TP9 und TP10 als Referenz.	36

Abbildung 23:	Vergleich der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen nach Umreferenzierung: Darstellung des Clusters von 3.291s bis 3.580s.	36
Abbildung 24:	Darstellung der Kohärenzabhängigkeit der EKP bei valider Aufmerksamkeitsbedingung.	38
Abbildung 25:	Darstellung der Amplitudenkurven für die niedrigste und höchste Kohärenzstufe bei valider Aufmerksamkeitsbedingung.	38
Abbildung 26:	Vergleich der EKP für hohe und niedrige Kohärenz: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 1.744s bis 1.915s.	39
Abbildung 27:	Darstellung der Amplitudenkurven bei richtiger und falscher Diskrimination der Bewegungsrichtung bei valider Aufmerksamkeitsbedingung.	40
Abbildung 28:	Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 1.733s bis 1.926s.	40
Abbildung 29:	Darstellung der Amplitudenkurven der vier Sicherheitsstufen bei valider Aufmerksamkeitsbedingung.	41
Abbildung 30:	EKP-Darstellung der Sicherheitsstufen „0“ und „3“ bei valider Aufmerksamkeitsbedingung.	42
Abbildung 31:	Vergleich der Sicherheitsstufen „0“ versus „3“: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 1.742s bis 1.931s.	43
Abbildung 32:	Vergleich der Sicherheitsstufen „0“ versus „3“: Positiver Cluster im Zeitbereich von 3.742s bis 3.823s.	43

Abbildung 33:	EKP-Darstellung der Sicherheitsstufe „0“ und „3“ bei 30% Kohärenz, valide Aufmerksamkeitsausrichtung.	44
Abbildung 34:	Positiver Cluster im Zeitbereich von 3.729s bis 3.821s.	45
Abbildung 35:	EKP-Darstellung der Sicherheitsstufen „0“ und „3“ bei richtiger Diskrimination, valide Aufmerksamkeitsausrichtung.	46
Abbildung 36:	Positiver Cluster im Zeitbereich von 3.736s bis 3.828s.	46
Abbildung 37:	EKP-Darstellung der Sicherheitsstufen „0“ und „3“ ausschließlich bei korrekten Durchgängen der Kohärenzstufe 30%, valide Bedingung.	47
Abbildung 38:	Darstellung des positiven Clusters von 3.768s bis 3.819s.	48
Abbildung 39:	Darstellung der reaktionszeitkorrelierten Amplitudenkurven für höchste und niedrigste Sicherheitsstufe bei valider Aufmerksamkeitsbedingung.	50
Abbildung 40:	EKP-Darstellung der Sicherheitsstufen „0“ und „3“ für Durchgänge, die sich bezüglich der zugehörigen Reaktionszeiten nicht signifikant unterschieden, valide Aufmerksamkeitsausrichtung.	51
Abbildung 41:	Vergleich der Sicherheitsstufen „0“ versus „3“: Positiver Cluster im Zeitbereich von 3.738s bis 3.826s.	52
Abbildung 42:	Darstellung der Kohärenzabhängigkeit der EKP bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung.	53

Abbildung 43:	Darstellung der Amplitudenkurven für die niedrigste und höchste Kohärenzstufe bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung.	54
Abbildung 44:	Vergleich niedriger versus hoher Kohärenz bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 1.672s bis 1.888s.	54
Abbildung 45:	Vergleich niedriger versus hoher Kohärenz bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 3.118s bis 3.225s.	55
Abbildung 46:	Vergleich niedriger versus hoher Kohärenz bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 3.301s bis 3.430s.	55
Abbildung 47:	Darstellung der Amplitudenkurven bei richtiger und falscher Diskrimination der Bewegungsrichtung bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung.	56
Abbildung 48:	Korrelat für korrekte Bewegungsdiskrimination bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung, unkorrigiert für den Einfluss der Kohärenz: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 1.811s bis 1.876s.	57
Abbildung 49:	Korrelat für korrekte Bewegungsdiskrimination bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung, unkorrigiert für den Einfluss der Kohärenz: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 3.169s bis 3.219s.	57
Abbildung 50:	Darstellung der Amplitudenkurven der vier Sicherheitsstufen für die invalide Bedingung.	58
Abbildung 51:	EKP-Darstellung der Sicherheitsstufen „0“ und „3“ bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung.	59

Abbildung 52:	Korrelate der Entscheidungssicherheit bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung, nicht korrigiert für mögliche Einflüsse der Kohärenz: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 1.765s bis 1.870s.	59
Abbildung 53:	Korrelate der Entscheidungssicherheit bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung, nicht korrigiert für mögliche Einflüsse der Kohärenz: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 3.146s bis 3.263s.	60
Abbildung 54:	Darstellung der Augenpositionen über die Gesamtzahl der Durchgänge, sortiert von maximaler negativer Abweichung zu maximaler positiver Abweichung.	62

Tabelle 1:	Zusammenfassung der Ergebnisse für die Auswertung der Sicherheitsstufen „0“ und „3“ bei valider Aufmerksamkeitsbedingung.	49
------------	---	----

Tabelle 2:	Zusammenfassung der Ergebnisse im Zeitbereich zwischen 3.0s und 3.5s bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung.	61
------------	--	----

1 Einleitung

„Das Vorwahrhalten oder die subjective Gültigkeit des Urtheils in Beziehung auf die Ueberzeugung (welche zugleich objectiv gilt) hat folgende drey Stufen: Meinen, Glauben und Wissen“ (Kant 1781, S. 822).

Schon seit langem wird in Philosophie, Mathematik, Physik, Wirtschaftswissenschaften und Neurowissenschaften diskutiert, welche Kategorien der persönlichen Überzeugung es geben kann, wie diese zu objektivieren und messen sind, welche Einflussfaktoren eine Rolle spielen mögen und wie persönliche Überzeugung in die Gültigkeit eines Urteils die Entscheidungsfindung und das Handeln beeinflussen kann. Der britische Mathematiker und Philosoph Frank Plumpton Ramsey zum Beispiel postulierte in seiner Wahrscheinlichkeitstheorie eine Einteilung zwischen 0 und 1 als Maß der Überzeugung (degrees of belief). Er wog in seiner Entscheidungstheorie den erwarteten Nutzen gegen den Aufwand ab, den man bereit ist zu investieren (Ramsey und Mellor 1990, S. 62 - 80). Kant und Ramsey schlugen Wetten (vgl. Persaud et al. 2007; Koch und Preuschoff 2007; Kepecs und Mainen 2012) als Maßstab für Entscheidungssicherheit vor (Ramsey und Mellor 1990, S. 62 - 80; Kant 1781, S. 824). Auch gibt es Ansätze, persönliche, subjektive Wahrscheinlichkeitsüberzeugungen mit mathematischen Wahrscheinlichkeiten (Spieltheorie) zu bestimmen (Anscombe und Aumann 1963). Neben diesen bayesschen Lösungsvorschlägen existieren weitere, alternative Theorien wie die frequentistische Wahrscheinlichkeitstheorie (von Mises 1972) oder Poppers Propensitätentheorie (Popper 1959), die hier nicht vertieft werden sollen.

Welche Anwendung finden nun diese abstrakten Überlegungen in den Neurowissenschaften? Wie lassen sich philosophische Theorien über „degrees of belief“ (Ramsey und Mellor 1990) in neuronale Konzepte umsetzen? Und welcher theoretische Ansatz spiegelt den Entscheidungsfindungsprozess am zuverlässigsten wider?

Diese Arbeit beschäftigt sich mit Entscheidungssicherheit als einem subjektiven Maß an Überzeugung, das ein Individuum seinem selbst gefällten Urteil zuordnet. Ziel der Arbeit ist es, elektrische Signaturen des Gehirns zu charakterisieren, die mit Entscheidungssicherheit assoziiert sind. Dieser Prozess der Entscheidungsfindung soll am Beispiel des visuellen Systems untersucht werden. Das Konzept der Entscheidungssicherheit wird somit modellhaft anhand perzeptueller Entscheidungssicherheit bei visueller Reizpräsentation untersucht. Als Reiz wurde ein Bewegungsstimulus gewählt, da es präzises Vorwissen über die Verarbeitung visueller Bewegungsstimuli bei Entscheidungsfindungsprozessen gibt (Shadlen und Newsome 2001; Roitman und Shadlen 2002; Shadlen und Roskies 2012). Weitgehend unbekannt hingegen sind neuronale Integration und elektrophysiologische Korrelate der Entscheidungssicherheit im Entscheidungsfindungsprozess.

Diese Arbeit möchte elektrophysiologische Korrelate für objektive Diskriminationsleistung bzw. Entscheidungssicherheit, modifiziert durch selektive Aufmerksamkeit, darstellen. Sie möchte zusätzliche Informationen für das Verständnis sensomotorischen Prozessierens und des resultierenden Verhaltens geben. Neue Erkenntnisse, welchen Einfluss Entscheidungssicherheit auf die neuronale Verarbeitung und resultierendes Verhalten hat, sollen helfen, psychiatrische Erkrankungen wie Schizophrenie (Bruno et al. 2012; Bach und Dolan 2012) oder Zwangsstörungen (Stern et al. 2012), bei denen eine pathologisch verändertes Konfidenzkonzept angenommen werden kann, besser zu verstehen.

Weiterhin mag diese Arbeit Informationen zu sensomotorischer Integration von Entscheidungsfindungsprozessen liefern. Das Verständnis neuronaler Netzwerke, die an Bewegungsplanung und -ausführung beteiligt sind, kann klinische Anwendung finden. Insbesondere bei motorischen Rehabilitationen und in der Prothetik (Brain Computer Interfaces) können EEG-basierte Techniken, die die Rolle von perzeptueller Entscheidungssicherheit bei der sensomotorischen Integration berücksichtigen, hilfreich sein (Machado et al. 2010; Donoghue et al. 2007; Andersen et al. 2004).

Alltäglich sind wir vor die Aufgabe gestellt, Entscheidungen aus einer Vielzahl von möglichen Optionen zu treffen (Gold und Shadlen 2007; Heekeren et al. 2008). Dazu muss eine enorme Menge an sensorischen Informationen verarbeitet und im Prozess der Entscheidungsfindung akkumuliert werden (Shadlen und Newsome 2001). Die bayessche Theorie wurde zur Erklärung dieser Herausforderung erfolgreich ausgearbeitet und erweitert. Sie deutet die Wahrscheinlichkeit für die Richtigkeit einer sensorischen Diskriminationsleistung oder Entscheidung als „degree of belief“. Diese dient dem Zweck, bei jedwedem Entscheidungsprozess das resultierende Verhalten zu optimieren (Knill und Pouget 2004; Körding und Wolpert 2004; Ma et al. 2006; Berniker et al. 2010).

Die Abwägung über unser eigenes subjektives Zutrauen in unsere Entscheidung erfordert eine Einschätzung darüber, wie gewiss wir uns über die Richtigkeit unserer aufgrund vorausgegangener Erfahrungen und Wahrnehmungen getroffenen Entscheidungen sind (Kiani und Shadlen 2009; Shadlen und Roskies 2012). Perzeptuelle Entscheidungssicherheit (Konfidenz) ist eine Wahrscheinlichkeitseinschätzung über die Zuverlässigkeit unserer vollbrachten Entscheidungsleistung (Diskriminationserfolg) auf Grundlage sensorischen (z. B.: visuellen) Informationsflusses in einer Umwelt voller störender Stimuli (Resulaj et al. 2009).

Einem theoretischen Modell folgend wird der getroffenen Entscheidung auf einer Metaebene ein entsprechender Grad der Überzeugung zugeordnet (Yeung und Summerfield 2012). Die Entscheidungsfindung erfordert somit die Fähigkeit sich selbst auf einer Metaebene zu reflektieren (Kepecs und Mainen 2012; Fleming et al. 2012). Andererseits gibt es präzises Vorwissen aus Tierexperimenten, die dafür sprechen, dass perzeptuelle Entscheidungssicherheit unmittelbar in Hirnregionen sensomotorischer Kopplung codiert wird (Kepecs et al. 2008; Kiani und Shadlen 2009). Entscheidungssicherheit nimmt in jedem Fall unmittelbar Einfluss auf unser Handeln (Knill und Pouget 2004; Kepecs et al. 2008; Zizlsperger et al. 2012). Dabei besteht ein enger Zusammenhang zwischen erbrachter

Diskriminationsleistung und subjektiv angegebener Konfidenzbewertung (Peirce und Jastrow 1884). Die Sicherheit steigt als Funktion der zunehmenden Diskriminationsleistung an.

Bei Affen (Kiani und Shadlen 2009) und Mäusen (Kepecs et al. 2008) wurden elektrophysiologische Korrelate für Entscheidungssicherheit im Entladungsverhalten von Neuronen im parietalen Kortex bzw. im orbitofrontalen Kortex gezeigt. Kiani und Shadlen (2009) haben für Nervenzellen im parietalen Kortex belegt, dass diese nicht nur im Rahmen einer Entscheidungsbildung aktiv sind, sondern gleichzeitig auch eine Konfidenzbewertung dieser Entscheidung codieren. Zwei Rhesusaffen mussten die Bewegungsrichtung eines Punktmusters angeben, wobei die Schwierigkeitsstufe der Aufgabe durch die Präsentationsdauer und den Anteil der sich gleichgerichtet bewegenden Punkte moduliert wurde. Die Affen antworteten durch Augenbewegungen auf einen bestimmten Zielbereich des Monitors im Anschluss an die Stimuluspräsentation und erhielten bei richtiger Beantwortung eine Belohnung. Bei der Hälfte der Durchgänge wurde den Affen die Option geboten, eine geringere, aber dafür sichere Belohnung zu erhalten. Kiani und Shadlen (2009) fanden, dass das Antwortverhalten der Affen ihre Entscheidungssicherheit widerspiegelte und diese Entscheidungssicherheit mit dem Entladungsverhalten von Nervenzellen im parietalen Kortex korrelierte. Sie konnten damit einen neuronalen Mechanismus darlegen, der im Rahmen perzeptueller Entscheidungen elementar für die Sicherheitsevaluation zu sein scheint. Weitere neue Erkenntnisse sprechen für einen engen Zusammenhang von Entscheidungsfindung und sensomotorischem Verhalten (Selen et al. 2012). Trotz dieser Erkenntnisse sind die präzisen neuronalen Mechanismen gerade beim Menschen und in Bezug auf motorisches Antwortverhalten noch wenig erforscht (Bach und Dolan 2012). Aus dem genannten Vorwissen und dem noch sehr spärlichen Wissen über verwandte neuronale Mechanismen beim Menschen entstand die Motivation zu dieser Arbeit, ähnliche Repräsentationen im menschlichen Kortex, analog zu den Erkenntnissen von Kiani und Shadlen (2009), zu finden.

In den Experimenten der vorliegenden Arbeit musste die Bewegungsrichtung eines Punktkinematogramms diskriminiert werden, während die räumliche Aufmerksamkeitsausrichtung der Probanden moduliert wurde. Die Schwierigkeit der Aufgabe wurde durch Veränderung der Bewegungskohärenz variiert, d.h. des prozentualen Anteiles der Punkte, die sich gleichgerichtet bewegten. Bewegungskohärenz beschreibt also das Verhältnis von zu detektierendem Signal zu Störuschen. Visuelle Aufmerksamkeit ist ein neuronaler Prozess, der bestimmte visuelle Informationen bevorzugt behandelt und andere filtert (Ramachandran 2002). Willkürlich gerichtete visuelle Aufmerksamkeit nimmt großen Einfluss auf den Entscheidungsfindungsprozess (Kastner und Ungerleider 2000; Carrasco 2011). Sie moduliert die Empfindlichkeit richtungsselektiver Neurone bereits früh im visuellen System und verstärkt die Kontrastempfindlichkeit und räumliche Auflösung spezifischer Neurone (Yeshurun und Carrasco 1998; Treue und Maunsell 1999; Carrasco et al. 2004; Reynolds und Chelazzi 2004).

In einer der vorliegenden Arbeit vorausgehenden Studie wurde mit Hilfe eines visuellen Bewegungsreizes beim Menschen gezeigt, dass selektive räumliche Aufmerksamkeit einen größeren Einfluss auf die perzeptuelle Entscheidungssicherheit ausübt als auf die eigentliche, objektive Diskriminationsleistung (Zizlsperger et al. 2012). Die Probanden mussten, analog zur Aufgabenstellung bei Kiani und Shadlen (2009), die Bewegungsrichtung eines Punktmusters sowie ihre Entscheidungssicherheit bezüglich der jeweiligen Richtungsdiskrimination angeben. Der Grad der Entscheidungssicherheit wurde mittels einer Wette (wagering) (Kiani und Shadlen 2009; Persaud et al. 2007) oder mittels einer numerischen Skala angegeben. Zudem wurde die Aufgabe durch selektive räumliche Aufmerksamkeit moduliert. Es wurden zeitgleich zwei Punktmuster in der Peripherie des rechten und linken Gesichtsfeldes gezeigt. Zufallsverteilt sollten die Probanden entweder das Punktmuster im rechten oder linken Gesichtsfeld beachten. Zu 80 Prozent wurde im Anschluss an die Stimuluspräsentation der tatsächlich mit Aufmerksamkeit belegte Bewegungsreiz erfragt und bewertet (valide Aufmerksamkeitsbedingung). Abbildung 1 ist dieser Studie entnommen

und zeigt die z-transformierte Differenz der Werte für Einzelexperimente mit valide ausgerichteter räumlicher Aufmerksamkeit verglichen mit denen invalider Aufmerksamkeitsausrichtung (in 20 Prozent der Fälle sollte der nicht mit Aufmerksamkeit belegte Stimulus bewertet werden). Das Ergebnis dieser Arbeit legt eine eigenständige Rolle der Entscheidungssicherheit im Prozess von visueller Wahrnehmung und Entscheidungsfindung nahe (Zizlsperger et al. 2012).

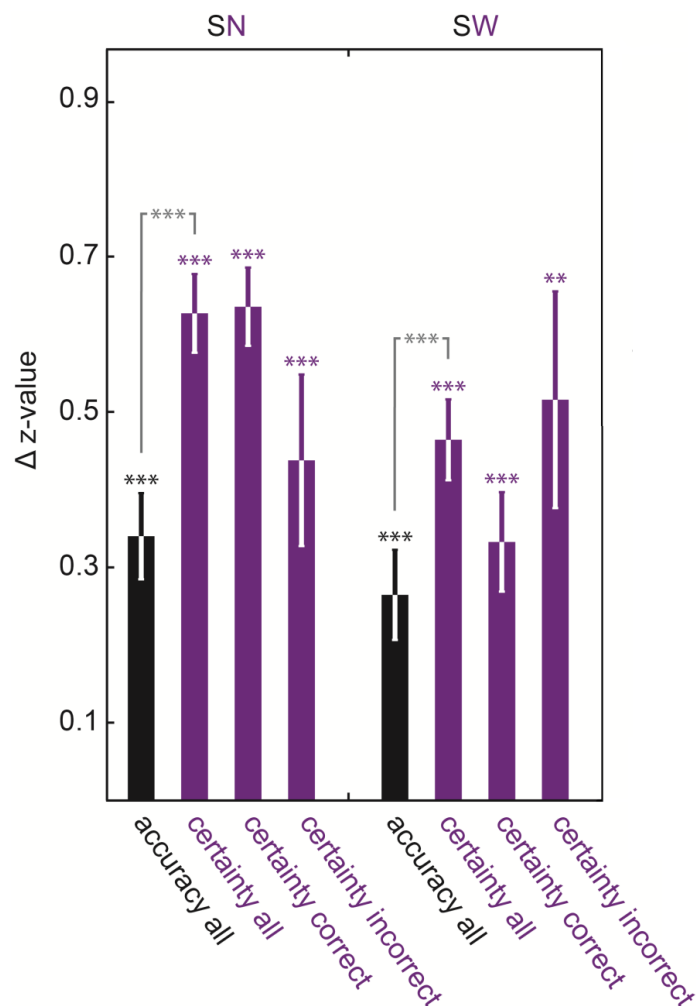


Abbildung 1: Darstellung der Dissoziation von Diskriminationserfolg (accuracy all) und Konfidenzbewertung (certainty all) durch visuelle Aufmerksamkeit (numerische Skala: SN, Wettparadigma: SW). Positive z-Werte bedeuten einen Anstieg der Diskriminationsleistung bzw. der Entscheidungssicherheit für die valide Aufmerksamkeitsbedingung gegenüber der invaliden Aufmerksamkeitsbedingung. Für beide dargestellten Experimente (SN, SW) nahm sowohl die Diskriminationsleistung als auch die Entscheidungssicherheit mit valide gegenüber invalide geführter Aufmerksamkeit zu. Aus dem Vergleich von Konfidenzbewertung und Diskriminationserfolg aller Einzelexperimente ging hervor, dass die Entscheidungssicherheit stärker ansteigt als die zugehörige Diskriminationsleistung (graue Klammer). ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ (modifiziert nach Zizlsperger et al. 2012).

Die gezeigte Dissoziation von Diskriminationserfolg und Entscheidungssicherheit kann als Hinweis auf eigenständige neuronale Netzwerke für Entscheidungssicherheit aufgefasst werden. In jedem Fall eröffnet diese Dissoziation die Möglichkeit, die elektrophysiologischen Korrelate der Konfidenz getrennt von solchen der Diskriminationsgüte darzustellen. Diese Möglichkeit wurde hier durch Ableitung von ereigniskorrelierten evozierten Potentialen (EKP) mit nahezu identischer Stimuluspräsentation wie bei Zizlsperger et al. (2012) realisiert. Zusammengefasst möchte diese Dissertation folgende Fragen bzw. Hypothesen untersuchen:

1. Können eigenständige, unabhängige, elektrophysiologische Korrelate perzeptueller Entscheidungssicherheit in einem visuellen Aufmerksamkeitsparadigma gefunden werden?
2. In welchen funktionellen Bereichen des Gehirns lassen sich Repräsentationen der Entscheidungssicherheit nachweisen und wie nehmen sie Einfluss auf den Entscheidungsfindungsprozess?
3. Welches sind die EKP-Korrelate der objektiven Stimuluseigenschaften, d.h. der präsentierten Kohärenzstufe ?
4. Wie unterscheiden sich neuronale Integrationsprozesse im EKP in Abhängigkeit der vorgegebenen Aufmerksamkeitsausrichtung der Probanden?
5. In welcher Weise hängt die motorische Antwort, d.h. die Reaktionszeit, nach welcher die visuelle Diskrimination mitgeteilt wird, von Aufmerksamkeit, Kohärenzstufe, Diskriminationserfolg und Konfidenzbewertung ab?
6. Wie wechselwirken die psychophysischen Parameter der Aufmerksamkeitsausrichtung, der präsentierten Kohärenzstufe, des Diskriminationserfolgs und der Sicherheitseinschätzung der Probanden miteinander?

Um diese Fragen zu beantworten, wurde ein EEG bei 10 gesunden Probanden während einer visuellen Diskriminationsaufgabe abgeleitet und ausgewertet. Wie bei Zizlsperger et al. (2012) waren die Probanden instruiert, mit einem

ersten Tastendruck die globale Bewegungsrichtung eines Punktemusters und in einem zweiten Schritt ihre Konfidenz für die getroffene Entscheidung anzugeben. Um eine große Variation in der Angabe der Entscheidungssicherheit zu erreichen, wurde durch unterschiedliche präsentierte Bewegungskohärenzstufen die Schwierigkeit, die Bewegungsrichtung zu diskriminieren, moduliert, da vielfach gezeigt werden konnte, dass Reizstärke, Reaktionszeit, Diskriminationserfolg und Entscheidungssicherheit interagieren (Peirce und Jastrow J. 1884; Henmon 1911; Petrusic und Baranski 2003; Gold und Shadlen 2007; Yang und Shadlen 2007; Shadlen und Roskies 2012; Zizlsperger et al. 2012). Zusätzlich wurde durch die selektive räumliche Aufmerksamkeitsausrichtung eine weitere Variable hinzugefügt, um die perzeptuelle Entscheidungssicherheit zu modulieren (Kastner und Ungerleider 2000; Carrasco et al. 2004; Wilimzig et al. 2008; Carrasco 2011; Zizlsperger et al. 2012). Es wurde so darauf abgezielt, eine möglichst große Varianz der Entscheidungssicherheit zu erzeugen, die es erlauben würde, eigenständige Korrelate des neuronalen Konfidenzkonzeptes darzustellen.

2 Material und Methoden

2.1 Probanden

13 Probanden (10 männliche, 3 weibliche) nahmen an der Studie in einheitlicher Weise teil. Drei männliche Probanden wurden auf Grund sehr stark mit Muskel- und Augenartefakten belasteter EEG-Daten aus der Studie ausgeschlossen. Unter den verbleibenden Versuchspersonen (mittleres Alter 23.5J, Standardabweichung ± 0.97 J) befand sich ein Linkshänder. Die Probanden wurden aus dem Kollektiv Tübinger Medizinstudenten geworben. Insgesamt durchliefen die Versuchspersonen 13254 Reizpräsentationen (Durchgänge) (Durchschnitt: 1325, Standardabweichung ± 410). Die Versuchspersonen hatten einen normalen oder durch Brille bzw. Kontaktlinsen korrigierten Visus. Neurologische oder psychiatrische Erkrankungen waren Ausschlusskriterien. Rezenter Alkohol- oder Drogenkonsum sowie die Einnahme zentralnervös wirksamer Medikamente wurden verneint. Die Probanden gaben an, gesund und zur Durchführung des Studienprotokolls in der Lage zu sein. Als Aufwandsentschädigung wurden 10€ pro Stunde gezahlt. Die Versuchsteilnehmer wurden über den Ablauf des Experimentes und den technischen Aufbau aufgeklärt und es wurde Ihnen die Möglichkeit geboten, Fragen zu stellen. Alle erhobenen Daten der Teilnehmer wurden pseudonymisiert.

2.2 Technischer Aufbau

2.2.1 Bildschirm

Zur Präsentation wurde ein LCD-Bildschirm (Firma: NEC Display Solutions Europe GmbH, München, Deutschland; Modell: 90GX2 pro, 19 Zoll TFT Monitor, Auflösung 1280 x 1024 Pixel) mit einer Bildwiederholfrequenz von 60Hz verwendet.

2.2.2 EEG-Aufzeichnung

Die EEG-Aufzeichnung erfolgte nach dem internationalen 10/20-System (Klem et al. 1999). Dazu wurde eine standardisierte 32-Kanal-Elektrodenkappe (Firma: EASYCAP GmbH, Inning a. Ammersee, Deutschland; Modell: EasyCap 32-Channel-Arrangement mit äquidistanten Ag/AgCl-Ringelektroden) verwendet. Zur Referenzierung diente die FCz-Elektrode, zur Erdung die AFz-Elektrode (siehe Abbildung 2). Zusätzlich zu den in Abbildung 2 dargestellten Lokalisierungen wurde eine Elektrode zur Ermittlung der Bulbusbewegung (EOG) einen Zentimeter lateral und unterhalb des rechten äußeren Augenwinkels angebracht.

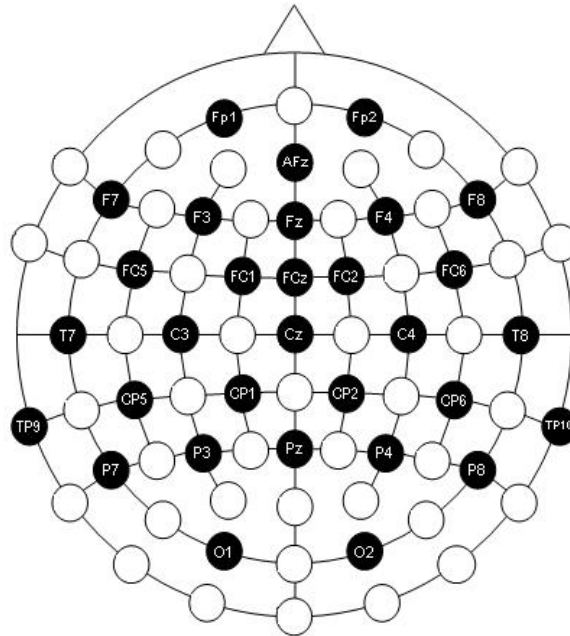


Abbildung 2: Schema der verwendeten Elektrodenanordnung (EasyCap 32-Channel-Arrangement) nach dem 10/20-System. Referenzelektrode: FCz, Erdung: AFz. Zusätzlich wurde am rechten lateralen Augenwinkel eine Elektrode zur Erfassung der Augenbewegung aufgeklebt. (Quelle: © EASYCAP GmbH)

Zur Reduktion des Impedanzunterschiedes wurde ein abrasives Elektrodengel (Electro-Gel™ der Firma Electro-Cap International, Inc. (ECI), Eaton, Ohio) benutzt. Der Impedanzunterschied der Elektroden wurde unter 10kΩ gehalten.

Die EEG-Aufzeichnung erfolgte kontinuierlich und wurde auf einer Bandbreite von 0.03-100Hz (3-dB Punkte) verstärkt. Das analoge EEG-Signal wurde mit einer Abtastrate von 1000Hz und einem Tiefpassfilter von 0.53Hz mit Hilfe des EEG-Signalwandler an den EEG-PC weitergeleitet und digitalisiert (12bit, 0.122µV/bit). Die EEG-Aufzeichnung und -Digitalisierung erfolgte mit Geräten (Modell: BrainVision professional BrainAmp Standard) und Software (BrainVision professional RECORDER) der Firma Brain Products (Brain Products GmbH, Gilching, Deutschland).

2.2.3 Visuelle Stimulation

Die Generierung der visuellen Stimuli erfolgte mit dem Programm NREC (Open Source NREC Measurement System, <http://nrec.neurologie.uni-tuebingen.de>, erstellt von F. Bunjes, J. Gukelberger et al.), das auf einem handelsüblichen Linux-Rechner ausgeführt wurde.

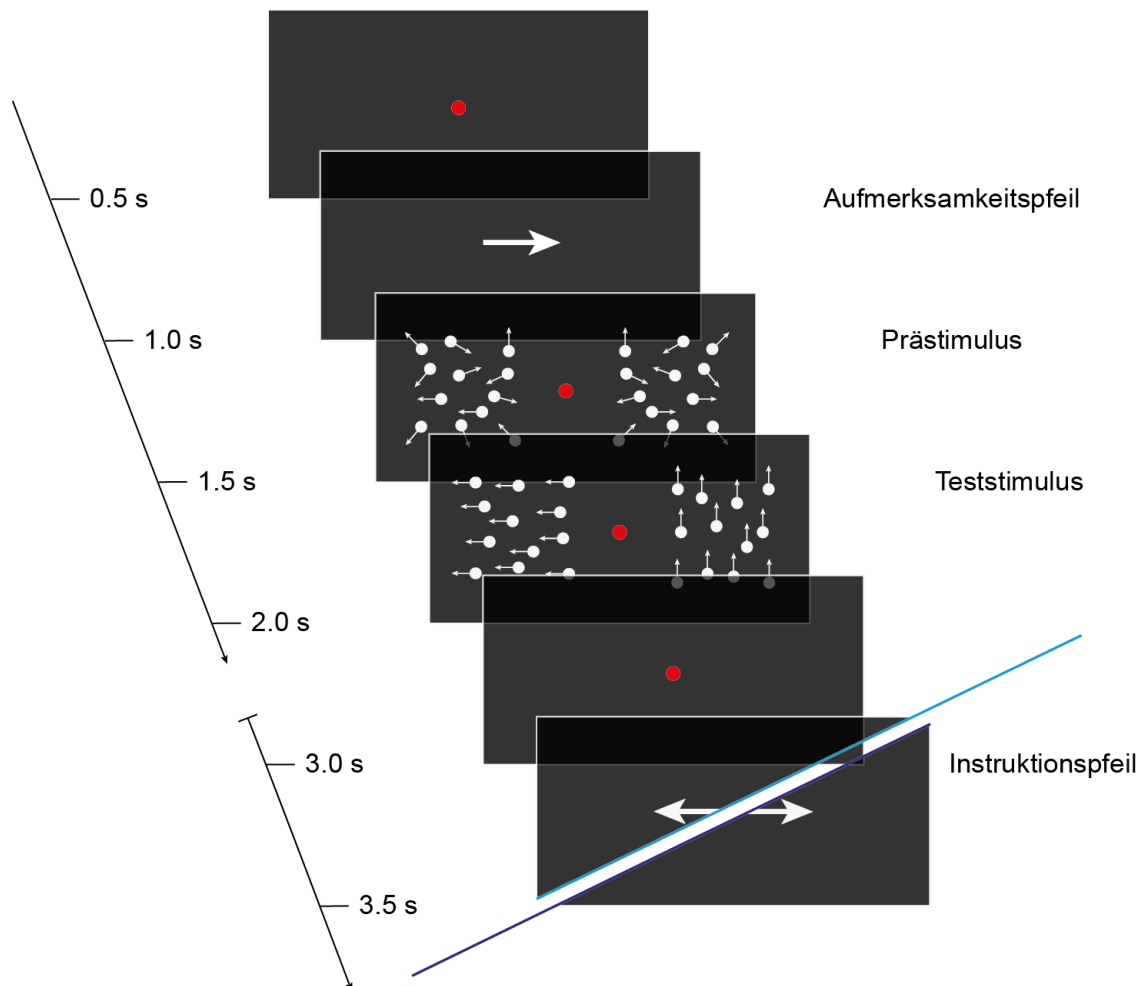


Abbildung 3: Schematische Darstellung des zeitlichen Ablaufs der Präsentation eines einzelnen Durchganges. 500ms erschien der zentrale Fixationspunkt. Der Aufmerksamkeitspfeil gab an, welches der beiden folgenden Stimulusfelder mit Aufmerksamkeit belegt werden sollte. Prä- und Teststimulus erschienen simultan rechts und links des Fixationspunktes (1000ms bis 2000ms). Zur besseren Darstellung ist hier ein Punktmuster mit 100% Kohärenz gezeigt. Der zweite Pfeil instruierte die Probanden, welchen Teststimulus sie schließlich zu bewerten hatten (modifiziert nach Zizlsperger et al. 2012).

Der Stimulus bestand aus einer Abfolge von 6 Elementen. Zuerst wurde 500ms ein zentraler roter Fixationspunkt (Größe: 2 Bogenminuten) gezeigt. Daraufhin folgte für 500ms ein zentraler weißer Pfeil (Aufmerksamkeitspfeil, erster Pfeil;

Größe: $3^\circ \times 1^\circ$; Luminanz 384cd/m^2). Dieser Pfeil instruierte die Probanden, auf welches Halbfeld sie ihre visuelle Aufmerksamkeit richten mussten. Der Pfeil zeigte zufällig, also mit einer Wahrscheinlichkeit von jeweils 50%, nach rechts oder links. Danach folgten sukzessive zwei Paare von Punktkinematogrammen, die sich in ihren Kohärenzeigenschaften unterschieden (Kohärenzmodulation). Der prozentuale Anteil an Punkten eines Punktkinematogramms, die sich gleichförmig in eine Richtung bewegen, wird als Kohärenz bezeichnet. Bewegen sich alle Punkte unabhängig in zufällige Richtungen, wird eine komplett inkohärente Bewegung präsentiert. Das erste Punktkinematogramm (Prästimulus, 500ms Dauer) zeigte einen solchen inkohärenten Bewegungsreiz in einem $9^\circ \times 9^\circ$ großen Quadrat jeweils 13° rechts und links des Fixationspunktes (in der Peripherie des Gesichtsfeldes). Jedes dieser Quadrate zeigte weiße Punkte mit einer Lebenszeit von 500ms und einer Luminanz von 384cd/m^2 auf schwarzem Hintergrund (Luminanz 0.14cd/m^2). Die räumliche Dichte der Punkte betrug circa 6 Punkte/Grad², die Bewegungsgeschwindigkeit $6^\circ/\text{s}$. Nach diesem Prästimulus begann der Teststimulus, der ebenfalls 500ms lang präsentiert wurde. Für den Teststimulus betrug der Prozentsatz der sich kohärent bewegenden Punkte vordefiniert 10%, 20%, 30% oder 40%. Alle Kohärenzstufen wurden in pseudorandomisierter Reihenfolge und gleich häufig präsentiert. Die kohärenzmodulierten Punkte bewegten sich in eine von vier möglichen Richtungen: nach oben, unten, rechts oder links. Diese globale Bewegungsrichtung konnte sich für die zwei präsentierten Kinematogramme unterscheiden. Die übrigen Eigenschaften entsprachen denen des Prästimulus. Nach dem Teststimulus folgte eine Zeitspanne von 1000ms, in der nur der Fixationspunkt gezeigt wurde. Daraufhin instruierte ein zweiter Pfeil (Instruktionspfeil) die Probanden, für welchen der beiden Teststimulusfelder sie die globale Bewegungsrichtung des RDK angeben sollten (500ms Dauer). Dabei entsprach die Richtung des zweiten Pfeils in 80% der Fälle derjenigen des ersten Pfeils (valide Aufmerksamkeitsbedingung; dunkelblaue Option in Abbildung 3), in 20% der Durchgänge zeigte der Pfeil in die entgegengesetzte, inkongruente Richtung (invalide Bedingung; hellblaue Option).

2.3 Durchführung

Alle Probanden wurden einheitlich über die Durchführung des Experimentes informiert. Sie wurden angehalten, sich streng an die Instruktion des Aufmerksamkeitspfeils zu halten und während der gesamten Dauer des Experimentes zentral zu fixieren. Die Aufgabe bestand darin, die globale Bewegungsrichtung des vom zweiten Pfeil angezeigten Stimulusfeldes und die zugehörige Entscheidungssicherheit für jede einzelne Stimuluspräsentation anzugeben. Sie konnten somit erst nach der Präsentation des zweiten Pfeils eine Entscheidung treffen. Den Probanden wurden vier vordefinierte Stufen für ihre Sicherheitseinschätzung (Sicherheitsstufe) genannt. Sicherheitsstufe „0“ war gleichzusetzen mit „Ich habe geraten“, Sicherheitsstufe „3“ bedeutete „Ich bin mir sicher“, die Sicherheitsstufen „1“ und „2“ befanden sich auf der durch die Endpunkte „0“ und „3“ begrenzten, kontinuierlichen, linearen Skala in äquidistanten Abständen in der Mitte.

Die Antworten erfolgten durch zweimaligen Tastendruck (vgl. Abbildung 4), wobei der erste Tastendruck für die Bewegungsrichtung kodierte, der zweite für die jeweilige Sicherheitsstufe. Die Tasten waren ab dem Zeitpunkt 3.5s, das heißt 500ms nach Erscheinen des Instruktionspfeils, für eine Antwort freigegeben.

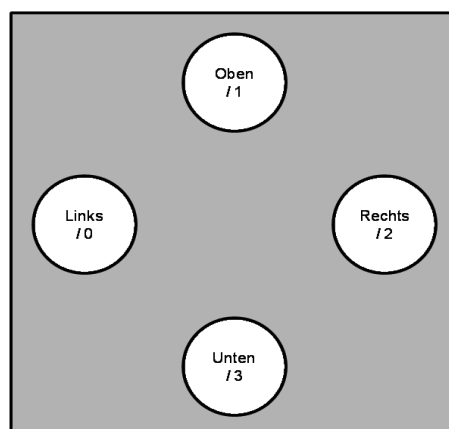


Abbildung 4: Schematische Abbildung der Tastenanordnung und -bedeutung. Der erste Tastendruck kodierte die Richtungsangabe, der zweite Tastendruck die Sicherheitseinschätzung des Probanden.

Den Probanden standen sieben Sekunden nach Erlöschen des Instruktionspfeils zum Antworten zur Verfügung. Nach dem zweiten Tastendruck startete automatisch ein neuer Durchgang. Es war ausschließlich der Gebrauch der rechten Hand zum Tastendruck erlaubt.

In dem dargestellten Versuchsdesign stellen die vorgegebene Aufmerksamkeitsbedingung und die präsentierte Kohärenzstufe die unabhängigen Variablen dar. Zu den abhängigen Variablen, d.h. den Verhaltensparametern der Probanden, zählten die Diskriminationsleistung, die Bewertung der Entscheidungssicherheit, die Reaktionszeit und die ereigniskorrelierten evozierten Potentiale.

Die Erkenntnisse von Kiani und Shadlen (2009) zum Verhalten der LIP-Neurone (Neurone im lateralen intraparietalen Kortex) im Rahmen einer Sicherheitseinschätzung und das Wissen über die psychophysischen Abhängigkeiten beim Menschen (Zizlsperger et al. 2012) haben die Strategie des visuellen Stimulus bestimmt. Die gewählte Strategie ermöglicht eine gewünschte hohe Varianz der Entscheidungssicherheit der Probanden. Durch die beiden Aufmerksamkeitsbedingungen sowie die vier Kohärenzstufen soll insbesondere die abhängige Variable Entscheidungssicherheit möglichst vielfältig und auch unabhängig der physikalischen Reizeigenschaften moduliert werden. Dies erlaubt es durch Korrelationsverfahren für die abhängigen und unabhängigen Variablen nach den neuronalen Grundlagen für perzeptuelle Entscheidungssicherheit zu suchen.

Zu Beginn absolvierten die Teilnehmer circa 50 Einzeldurchgänge, die für die weitere Auswertung nicht genutzt wurden, um sich mit dem Versuchsablauf vertraut zu machen. Sie saßen 55cm vom Monitor entfernt auf einem bequemen Untersuchungsstuhl und betrachteten den Stimulus binokular in einem abgedunkelten Raum. Die angestrebte Dauer des Experimentes (circa 1200 Durchgänge, entsprechend etwa drei Stunden) wurde in mehrere Abschnitte unterteilt und den Probanden wurden mehrere Pausen angeboten. Insgesamt wurden 13254 Einzeldurchgänge aufgezeichnet.

Während des gesamten Experimentes wurden die Augenbewegungen der Probanden zur Fixationskontrolle aufgezeichnet. Dazu erfolgte vor jeder Versuchsreihe eine Kalibrierung der Augenposition des jeweiligen Probanden. Die Aufnahme erfolgte mit einem Infrarot-Videosystem mit einer Aufzeichnungsrate von 50Hz. Die Augenposition zum Zeitpunkt der Stimuluspräsentation wurde anschließend analysiert. Augenpositionen, die vom Videosystem als außerhalb des Monitorbereiches (mehr als 23° vom Fixationspunkt entfernt) gelegen erfasst wurden, oder Durchgänge, bei denen das Videosystem keine Augenposition ermitteln konnte, wurden als Artefakt markiert und bei der weiteren Analyse nicht berücksichtigt (< 3.5% der Einzelexperimente).

2.4 Auswertung

2.4.1 Psychophysik

Die psychophysischen Daten wurden mit der Statistiktoolbox von MATLAB ausgewertet. Dazu wurde ein zweiseitiger Einstichproben-t-Test (One-sample paired t-test) verwandt. War Entscheidungssicherheit die abhängige Variable, wurde für Sicherheitsstufe „0“ ein Sicherheitsindex mit dem Betrag „0“, für Sicherheitsstufe „1“ der Betrag „1/3“, für Sicherheitsstufe „2“ der Betrag „2/3“ und für Sicherheitsstufe „3“ der Betrag „1“ gesetzt. War der Diskriminationserfolg die abhängige Variable, wurde für „richtige Antwort“ der Betrag „1“ und für „falsche Antwort“ der Betrag „0“ gesetzt. In der Arbeit von Zizlsperger et al. (2012) wurde gezeigt, dass die lineare Verschiebung der Konfidenzwerte gerechtfertigt und sinnvoll ist, um Diskriminationserfolg und Konfidenz in einem identischen Parameterraum vergleichen zu können. Als signifikant galten in allen statistischen Untersuchungen Unterschiede mit einem p-Wert < 0.05 . Die Ergebnisse sind in Balkendiagrammen dargestellt (vgl. z.B. Abbildung 6) und beziehen sich immer auf den Gruppenmittelwert aller 10 Probanden. Die Fehlerbalken aller Graphiken zu Verhaltensdaten geben den Standardfehler an.

2.4.2 EEGLAB

Die aufgezeichneten EEG-Daten wurden in die MATLAB-Toolbox EEGLAB (<http://sccn.ucsd.edu/eeglab/index.html>) importiert und dort für die weitere Auswertung bearbeitet. Als Anleitung diente das EEGLAB-Tutorium (ftp://sccn.ucsd.edu/pub/PDF_EEGLAB_Wiki_Tutorial.pdf).

Zunächst wurden die Daten mit einem Bandpassfilter bearbeitet. Die untere Grenze des Frequenzbandes wurde auf 0.53Hz festgelegt, die obere auf 35Hz. Anschließend wurde eine unabhängige Komponentenanalyse im Rahmen der Augenartefaktkorrektur durchgeführt (Delorme und Makeig 2004; Makeig et al. 2004).

Als Referenzelektrode wurde die zentrale FCz-Elektrode festgelegt. Lediglich zur besseren Darstellung und Interpretation der Ergebnisse für valide bzw. invalide Aufmerksamkeitsausrichtung wurden die EKP der Aufmerksamkeitsbedingungen (vgl. 3.2) auf die beiden Mastoidelektroden (TP9 und TP 10) nachträglich umreferenziert. Dies ist in den betreffenden Abbildungen angegeben und wird in der Diskussion aufgegriffen.

Zur weiteren Analyse wurden ereigniskorrelierte evozierte Potentiale errechnet. Die fortlaufende EEG-Datenspur wurde hierzu in die zur jeweiligen Einzeldarbietung gehörige Zeitspanne zerlegt. Als Referenzierungspunkt diente ein analoges Signal zum Zeitpunkt des Prästimulusbeginns, welches der Stimulusrechner an den EEG-Rechner weitergab. Die Basislinie der EEG-Daten wurde zwischen 300ms und 400ms nach Prästimulusbeginn definiert. Die Elektrode am lateralen Augenrand (EOG) wurde in diese Bearbeitung mit einbezogen. Auf Basis dieser EKP wurden die Augenartefakte mit Hilfe von Corrmmap identifiziert. Corrmmap ist eine semiautomatische Software (<http://www.debener.de/corrmmap/corrmappugin1.html>) zur Artefaktkorrektur, die mit Hilfe einer vordefinierten Matrix und der unabhängigen Komponentenanalyse die entsprechenden Artefaktkomponenten in der EEG-Datenstruktur identifiziert (Campos V. F. et al. 2009). Diese errechneten Komponenten wurden anschließend aus der Datenstruktur entfernt.

Nach Abschluss der Datenbearbeitung in EEGLAB wurden die Datensätze als „BrainVision exchange format file“ exportiert und gespeichert.

2.4.3 FieldTrip

FieldTrip (<http://fieldtrip.fcdonders.nl/start>) ist eine vom Donders Centre for Cognitive Neuroimaging, University Nijmegen, entwickelte, MATLAB-basierte Software zur EEG-Analyse (Oostenveld et al. 2011). Zur Datenbearbeitung diente das FieldTrip-Tutorium als Richtlinie (<http://fieldtrip.fcdonders.nl/tutorial>).

Die aus EEGLAB exportierten Datensätze wurden zur weiteren Auswertung in FieldTrip importiert. Die von NREC als Hierarchical Data Format File (HDF-file) gespeicherten psychophysischen Informationen der Einzeldurchgänge wurden dazu in eine MATLAB-Matrix überführt und diese Matrix dann in die EEG-Datenstruktur integriert.

Alle Datensätze eines Probanden wurden zu einem Datensatz zusammengeführt und jeder Durchgang einzeln manuell auf Artefakte überprüft (siehe Abbildung 5). Kriterien für den Ausschluss von Einzeldurchgängen waren Muskel- und Bewegungsartefakte in einer oder mehreren Elektrodenableitungen. Die nicht verwertbaren Durchgänge wurden aus der Datenstruktur entfernt und für die weitere EKP-Auswertung nicht herangezogen. Bei dieser Durchsicht konnte kein Zusammenhang zwischen EEG-Daten des einzelnen Durchgangs und der zugehörigen psychophysischen Information hergestellt werden, d. h. die psychophysischen Daten zum jeweiligen Einzeldurchgang waren für den Auswerter nicht sichtbar oder bekannt.

Nach dieser Bearbeitung verblieben von den 13254 Einzeldurchgängen der Rohdatensätze 11004 Durchgänge zur weiteren Auswertung, 2250 Durchgänge (17.0%) wurden entfernt. Die nunmehr abschließend korrigierten Datensätze wurden jetzt nach psychophysischen Kriterien aufgegliedert und die entsprechenden EKP errechnet (ft_timelockanalysis). Als Unterscheidungskriterien dienten dazu die unabhängigen Variablen Aufmerksamkeitsbedingung (valide oder invalide) und die präsentierte Kohärenzstufe (10%, 20%, 30% oder 40% Kohärenz) sowie die abhängigen Variablen Erfolg der Bewegungsrichtungsdiskrimination (richtig oder falsch) und die angegebene Entscheidungssicherheit (Sicherheitsstufe 0, 1, 2 oder 3). Die so entstandenen EKP-Daten der einzelnen Probanden mit gleichen psychophysischen Bedingungen wurden zusammengefasst (Gesamtmittel; ft_timelockgrandaverage). Diese Gesamtmittel waren die Grundlage zur statistischen Analyse (Cluster-basierte Permutationsstatistik für EKP mit „within-subjects design“, Maris und Oostenveld 2007).

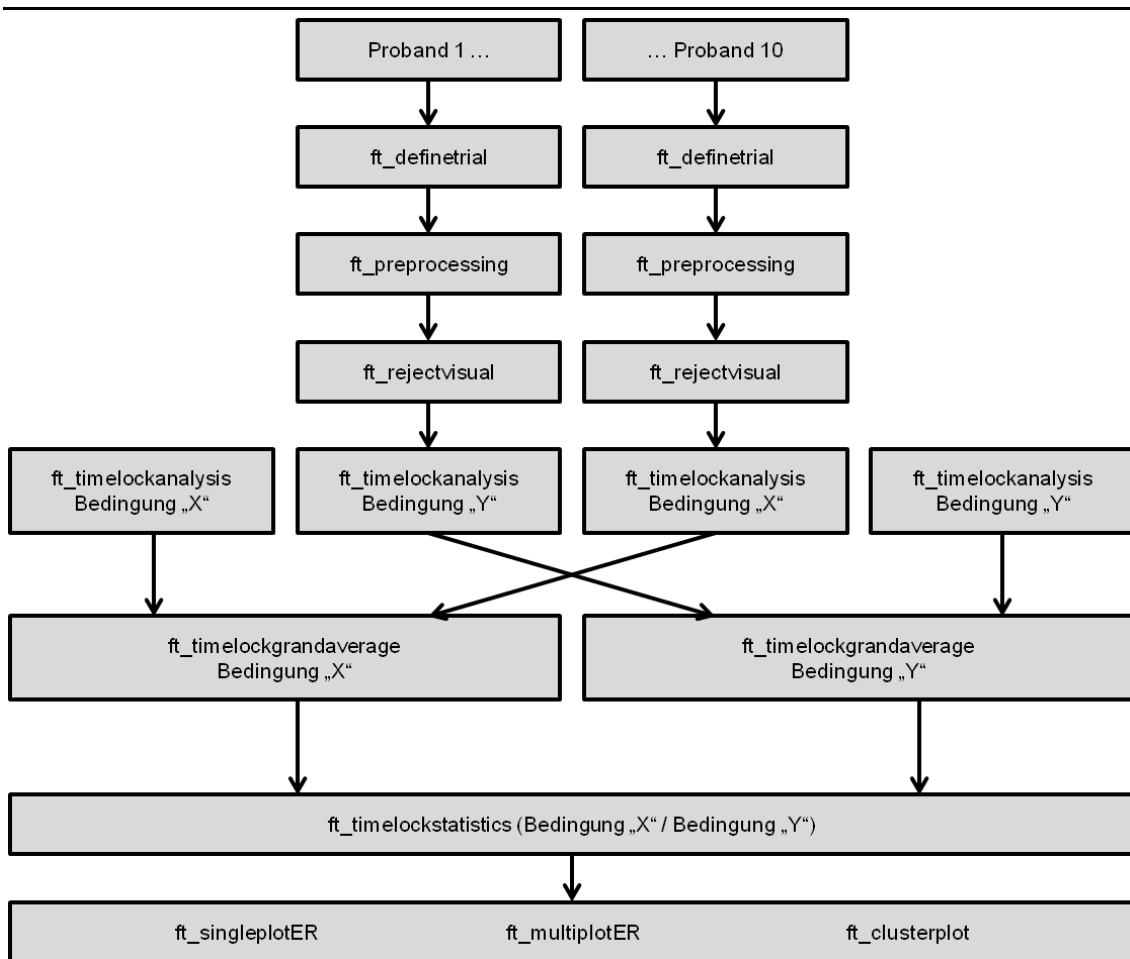


Abbildung 5: Schema des Auswertalgorithmus in FieldTrip. Für jeden Proband wurden aus den kontinuierlichen EEG-Daten die relevanten Anteile definiert, segmentiert und extrahiert (ft_definetrial und ft_preprocessing). Die segmentierten Daten wurden untersucht und artefaktbelastete Durchgänge entfernt (ft_rejectvisual). Anschließend wurden EKP mit einer bestimmten psychophysischen Bedingung berechnet (ft_timelockanalysis) und diese EKP der Probanden zu einem einzelnen Datensatz zusammengeführt (ft_timelockgrandaverage). Daran schlossen sich die statistische Auswertung (ft_timelockstatistics) und die Visualisierung (ft_clusterplot) an (modifiziert nach http://fieldtrip.fcdonders.nl/tutorial/cluster_permutation_timelock).

Die gebildete Nullhypothese in diesem Design war: Die Wahrscheinlichkeitsverteilung der beiden Gesamtmittel „X“ bzw. „Y“ sei unabhängig von der jeweiligen psychophysischen Bedingung „X“ bzw. „Y“. Mit dieser nichtparametischen Statistik, die benachbarte Messelektroden und Messzeitpunkte (spatiotemporaler Cluster) kombiniert und einer Wahrscheinlichkeitsprüfung unterzieht, wurde der Alphafehlerkumulierung Rechnung getragen. Dieses statistische Verfahren der Berechnung von Verbundwahrscheinlichkeiten wurde gewählt, um die Wahrscheinlichkeit für den Fehler erster Art (fälschliche Verwerfung der Nullhypothese) zu kontrollieren

(Maris und Oostenveld 2007). Diese Art der Permutationsstatistik und Kontrolle der Alphafehlerkumulierung ist aufgrund der möglichen zeitlich verstreuten Verteilung der Effekte in der EEG-Datenstruktur geeignet zur statistischen Analyse (Groppe et al. 2011).

Da mehrere psychophysische Bedingungen pro Proband und Einzelexperiment variiert wurden, wurde eine Monte-Carlo-Simulation (1000 Simulationen pro statistische Testung) mit einem t-Test für abhängige Stichproben („dependent samples t-test“ in FieldTrip) verwendet (FieldTrip-Funktionen: `cfg.method = 'montecarlo'`; `cfg.statistic = 'depsamplesT'`; `cfg.numrandomization = 1000`). Die Simulation wurde für räumlich benachbarte Zeitstichproben (Cluster) berechnet (Maris und Oostenveld 2007). Die angegebenen p-Werte beziehen sich auf die im jeweiligen Zeitfenster (z.B. im Bereich des Teststimulus, 1.5s bis 2.0s) als signifikant ($p < 0.05$) berechneten Cluster.

Die signifikanten Cluster wurden mit Hilfe einer Clusterabbildung dargestellt (vgl. z.B. Abbildung 12). Sie zeigen die topographische Verteilung der t-Werte als Maß für die Signifikanz der Potentialdifferenz zweier Gesamtmittel. Die Elektroden signifikanter Cluster sind durch schwarze Ringe hervorgehoben. Die rote Farbkodierung weist einen positiven Cluster (positiver t-Wert) aus, die blaue Farbkodierung einen negativen Cluster. Die am Farbbalken angegebenen Zahlenwerte entsprechen den berechneten t-Werten.

Weiterhin sind relevante EKP der Gesamtmittel für die Bedingungen „X“ bzw. „Y“ als Zeit-Amplituden-Diagramm für bestimmte Messelektroden dargestellt (vgl. z.B. Abbildung 10). Der transparentfarbige Kurvenanteil spiegelt die Standardabweichung der jeweiligen Kurve der Probandengruppe wider. Alle dargestellten EKP-Kurven zeigen das Gruppenmittel der 10 Probanden.

3 Ergebnisse

3.1 Psychophysik

3.1.1 Reaktionszeiten

Um den Einfluss der verschiedenen Präsentationsbedingungen auf das Antwortverhalten der Probanden zu untersuchen, wurden die Reaktionszeiten der motorischen Antworten (Latenz der ersten Antwort, welche die Richtung anzeigte) ermittelt. Die Zeitskalierung der Grafiken bezieht sich dabei auf den in Abbildung 3 dargestellten Zeitverlauf. Eine Antwort war folglich ab dem Zeitpunkt 3.5s möglich. Zusätzlich sind die jeweiligen Reaktionszeiten in Relation zu diesem frühesten Antwortzeitpunkt angegeben. 4.300s auf der Zeitskala entsprechen zum Beispiel einer Reaktionszeit von 800ms ($4300\text{ms} - 3500\text{ms} = 800\text{ms}$). Die Probanden benötigten bei der invaliden Aufmerksamkeitsbedingung durchschnittlich $\sim 330\text{ms}$ länger bis zur Mitteilung der Bewegungsrichtung als bei valider Bedingung.

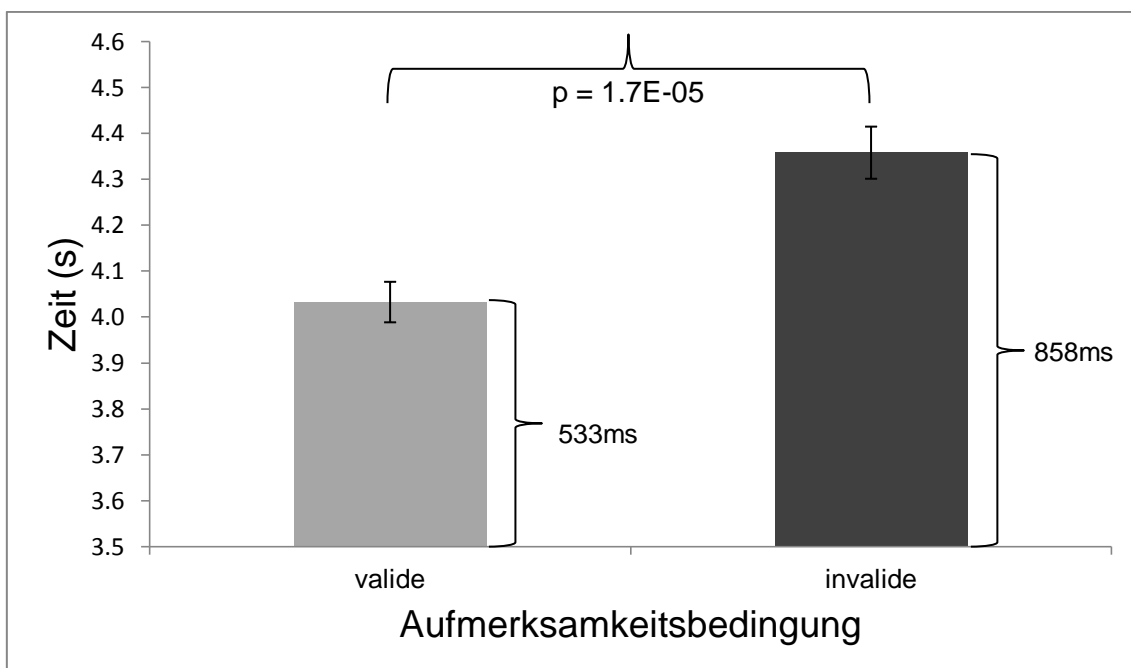


Abbildung 6: Darstellung der mittleren Antwortlatenz für die beiden Aufmerksamkeitsbedingungen. Die Reaktionszeit bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung (858ms) war signifikant (p -Wert < 0.001 ; 325ms Differenz) länger als bei valider Ausrichtung (533ms).

Ergebnisse

Im Nachfolgenden sind die Reaktionszeiten jeweils getrennt für die beiden Aufmerksamkeitsbedingungen dargestellt.

Die Reaktionszeit nahm sowohl bei valider als auch bei invalider Bedingung mit Zunahme der präsentierten Kohärenz ab. Im validen Fall nahm die Reaktionszeit von 10% zu 40% Kohärenz um ~50ms ab. Für die invaliden Durchgänge betrug die Differenz ~100ms (nicht signifikant).

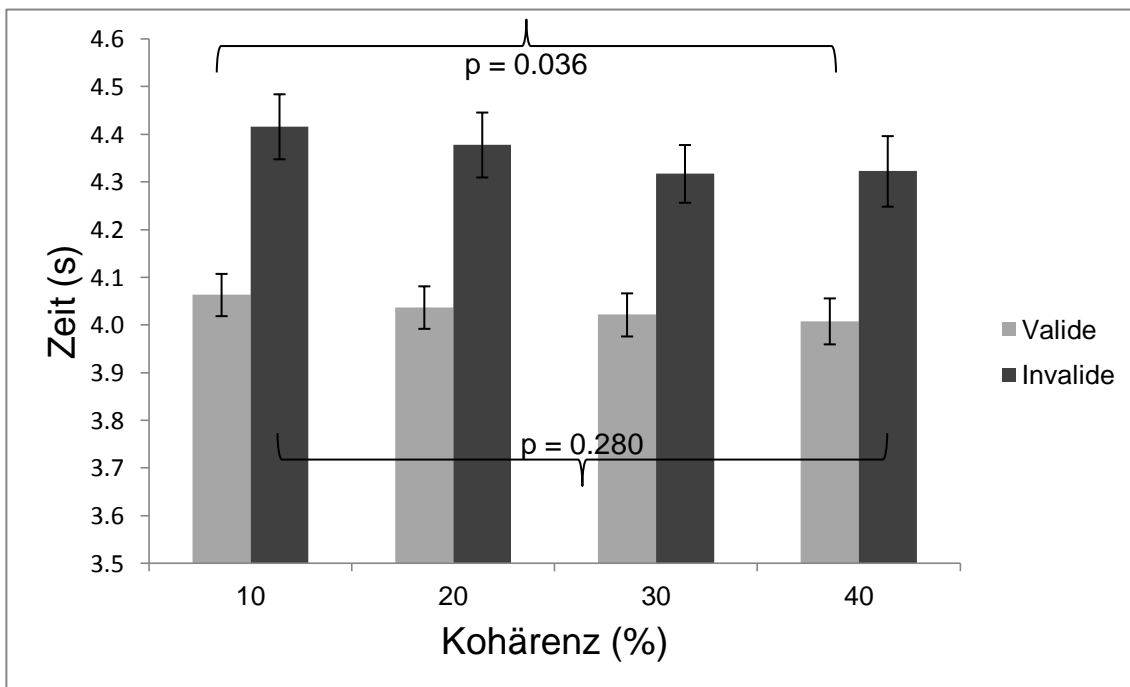


Abbildung 7: Darstellung der mittleren Antwortlatenz abhängig von der präsentierten Kohärenz. Die Reaktionszeiten für die höchste und niedrigste Kohärenz unterschieden sich im validen Fall signifikant (563ms bzw. 508ms; p-Wert < 0.05; 55ms Differenz), nicht jedoch im invaliden (916ms bzw. 823ms; p-Wert = 0.28; 93ms Differenz).

Einen weiteren Zusammenhang bestand zwischen Reaktionszeit und dem Diskriminationserfolg der Probanden. Bei falscher Antwort erfolgt die Antwort signifikant ($p < 0.001$, bzw. $p < 0.05$) später als bei richtiger Angabe der Bewegungsrichtung. Die Differenz betrug ~150ms (valide) bzw. ~240ms (invalide).

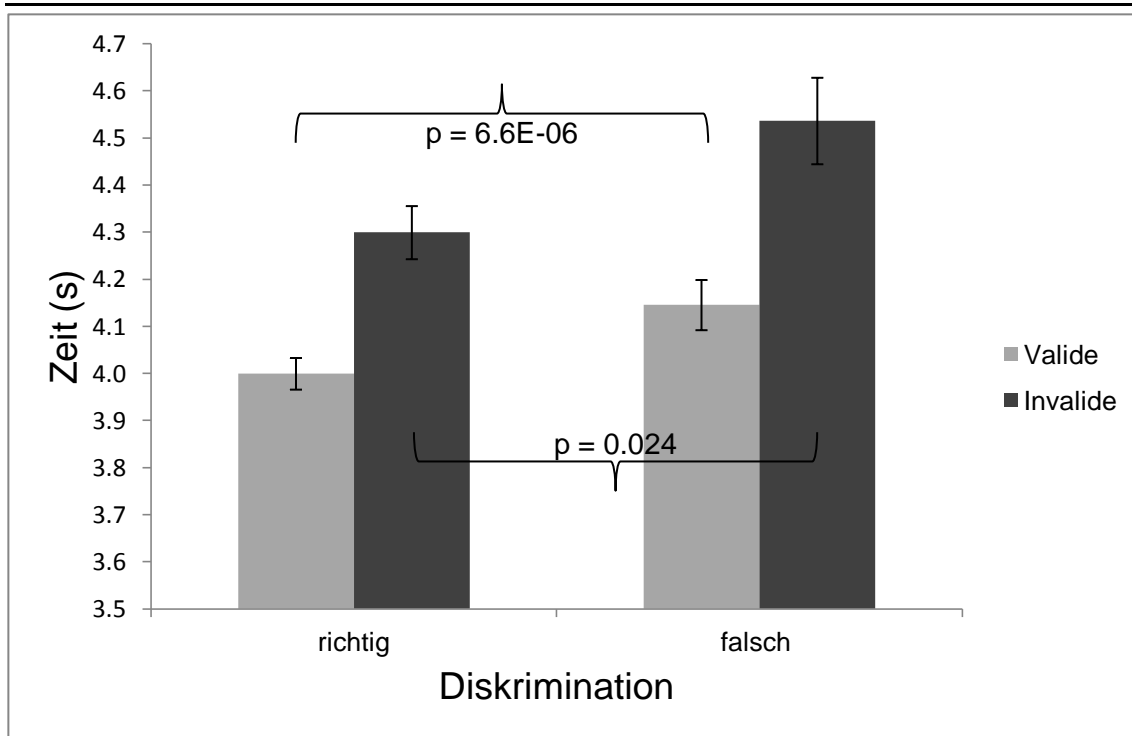


Abbildung 8: Darstellung der mittleren Antwortlatenz in Abhängigkeit von der Richtigkeit der Bewegungsrichtungsdiskrimination. Im validen Fall betrug die Reaktionszeit 500ms (richtige Antwort) bzw. 646ms (falsche Antwort) (p -Wert < 0.001 ; 146ms Differenz). Bei invalider Bedingung betragen die Reaktionszeiten 799ms bzw. 1036ms (p -Wert < 0.05 ; 237ms Differenz).

Auch die von den Probanden angegebenen Bewertungen ihrer Entscheidungssicherheit waren von Änderungen der Reaktionszeiten begleitet. Die Differenz zwischen höchster und niedrigster Sicherheitseinschätzung lag bei ~ 250 ms (valide) bzw. ~ 540 ms (invalide). Die mittlere Reaktionszeit für valide Durchgänge der höchsten und niedrigsten Sicherheitsstufe betrug 579ms (4.079s auf der Zeitskala); für die invalide Bedingung 822ms (4.322s auf der Zeitskala).

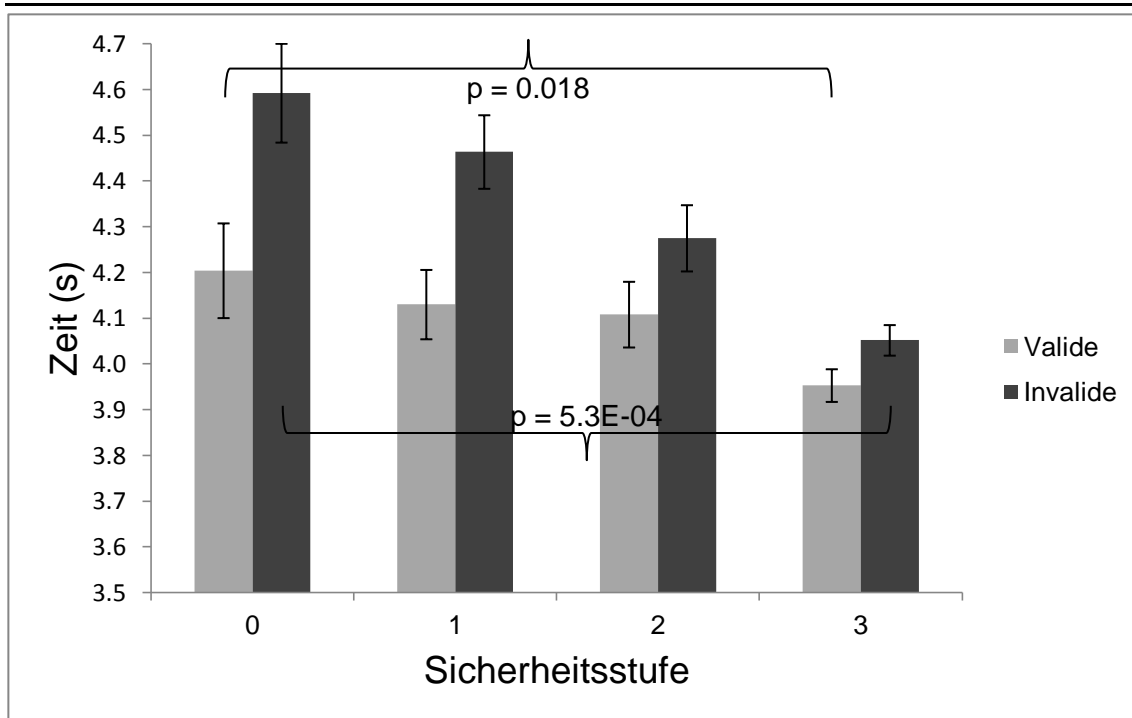


Abbildung 9: Darstellung der mittleren Antwortlatenz für die vom Probanden angegebene Sicherheitsstufe. Die Reaktionszeit sank mit zunehmender Sicherheitseinschätzung im validen Fall von 704ms auf 453ms (p -Wert < 0.05 ; 251ms Differenz) und im invaliden Fall von 1092ms auf 552ms (p -Wert < 0.001 ; 540ms Differenz).

3.1.2 Psychophysik der perzeptuellen Entscheidungssicherheit

In diesem Abschnitt sollen zunächst wichtige psychophysische Ergebnisse gezeigt werden, die in unmittelbarem Zusammenhang mit der angegebenen Entscheidungssicherheit der Probanden stehen (vgl. Zizlsperger et al. 2012). Wie in den Methoden ausgeführt, wurde hierzu aus den Sicherheitsstufen (0 bis 3) ein Sicherheitsindex (mit Ausprägungen zwischen 0 und 1) sowie der Diskriminationserfolg (mit Ausprägung zwischen 0 und 1, das heißt zwischen 0% und 100% richtige Diskrimination) errechnet. Die Abbildung 10 zeigt, dass sowohl die Entscheidungssicherheit als auch der Diskriminationserfolg bei valider Aufmerksamkeitsbedingung signifikant ($p \leq 0.001$) höher war als im invaliden Fall. Bei Zizlsperger et al. (2012) wurde außerdem gezeigt, dass selektive räumliche Aufmerksamkeit die Entscheidungssicherheit stärker erhöht als die zugehörige Diskriminationsleistung der Probanden.

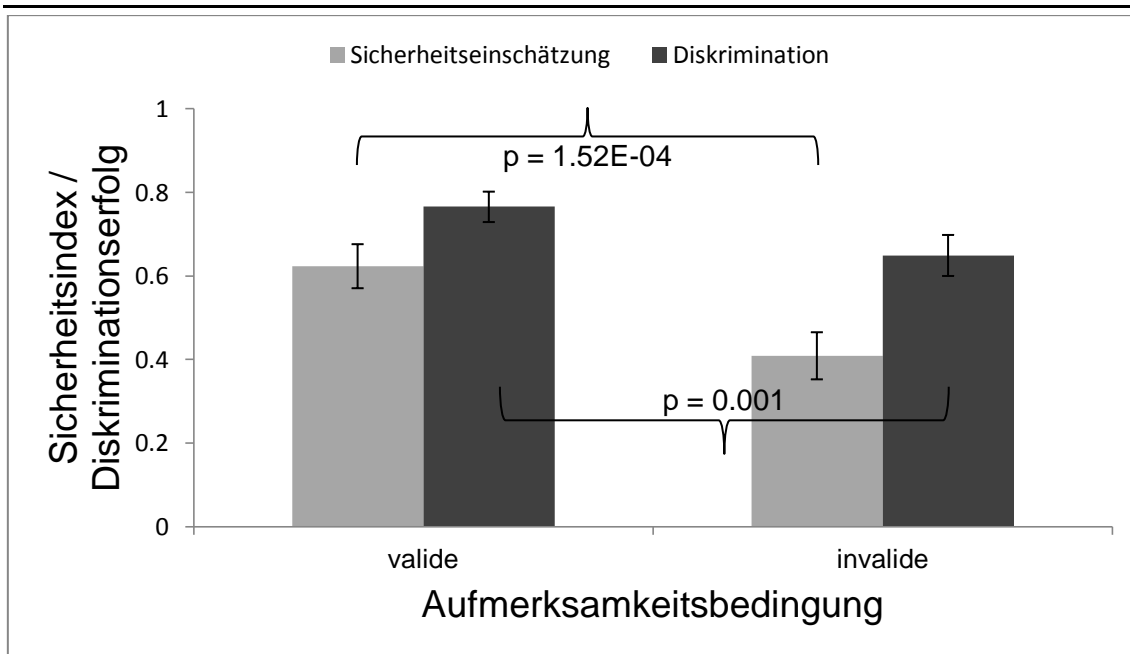


Abbildung 10: Darstellung des Sicherheitsindex und des Diskriminationserfolges für beide Aufmerksamkeitsbedingungen. Die von den Probanden angegebene Entscheidungssicherheit liegt bei valider Bedingung über der für die invalide Bedingung ($p < 0.001$). Der mittlere Sicherheitsindex im ersten Fall beträgt 0.62 und 0.41 im zweiten Fall. Ebenso ist der Diskriminationserfolg bei valider Aufmerksamkeitsausrichtung signifikant größer ($p = 0.001$; mittlerer Diskriminationserfolg 0.77 bzw. 0.65).

Abbildung 11 zeigt die Abhängigkeit des Diskriminationserfolges von der präsentierten Kohärenzstufe. Es wird hier ersichtlich, dass bei jeder Kohärenzstufe der Diskriminationserfolg für die valide Aufmerksamkeitsbedingung signifikant ($p < 0.05$) höher ist denn für die invalide Bedingung (vgl. Abbildung 10). Auch steigt der Diskriminationserfolg bei beiden Aufmerksamkeitsbedingungen mit zunehmender Kohärenz an. Die Unterschiede im Diskriminationserfolg zwischen allen benachbarten Kohärenzstufen waren in beiden Aufmerksamkeitsbedingungen signifikant ($p < 0.05$, Diskriminationserfolg bei 10% Kohärenz im Vergleich zu 20% Kohärenz; bei 20% Kohärenz im Vergleich zu 30% usw.).

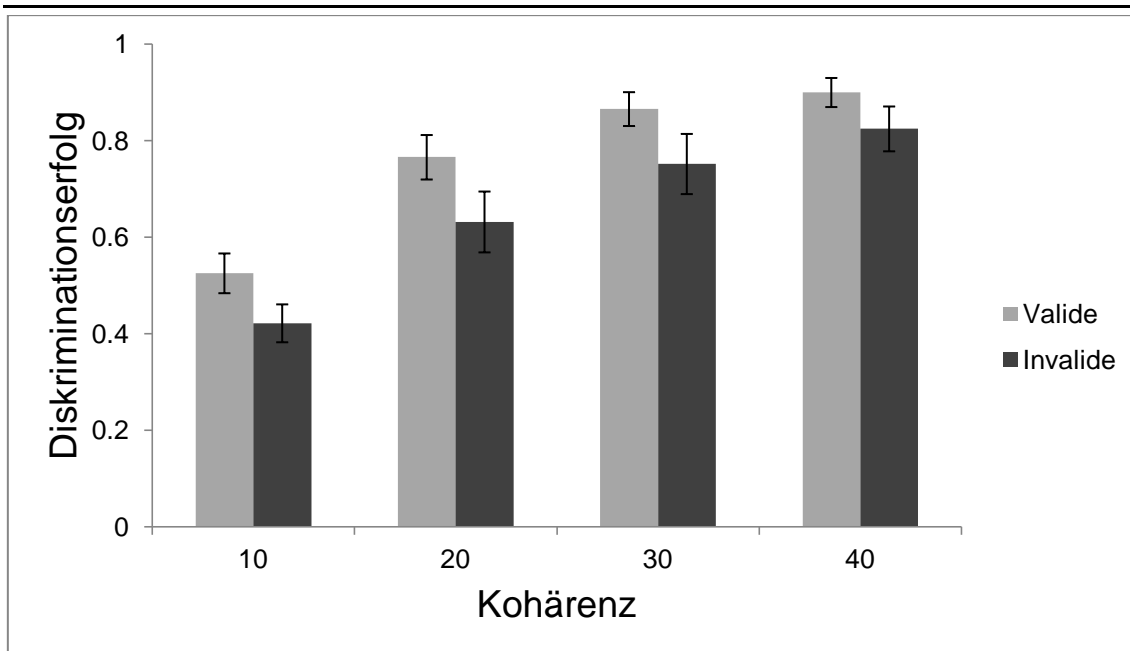


Abbildung 11: Darstellung der Kohärenzabhängigkeit des Diskriminationserfolges. Bei jeder der vier präsentierten Kohärenzstufen liegt der Diskriminationserfolg im validen Fall signifikant höher als im invaliden (alle p-Werte < 0.05). Bei beiden Aufmerksamkeitsbedingungen steigt der Diskriminationserfolg mit steigender Kohärenz an. Dabei unterscheidet sich der Diskriminationserfolg zwischen allen benachbarten Kohärenzstufen signifikant (alle p-Werte < 0.05).

In Abbildung 12 wird die Abhängigkeit der Entscheidungssicherheit von der präsentierten Kohärenzstufe gezeigt. Aus der Graphik wird ersichtlich, dass bei jeder Kohärenzstufe der Sicherheitsindex für die valide geführte Aufmerksamkeit signifikant ($p < 0.001$) über dem der invaliden Bedingung liegt (vgl. Abbildung 10). Weiterhin steigt der Sicherheitsindex sowohl bei valider als auch bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung mit zunehmender Kohärenzstufe an. Alle Unterschiede bezüglich des Sicherheitsindex zwischen unmittelbar benachbarten Kohärenzstufen und innerhalb der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen waren signifikant ($p < 0.001$, Sicherheitsindex bei 10% Kohärenz im Vergleich zu 20% Kohärenz; bei 20% Kohärenz im Vergleich zu 30% usw.).

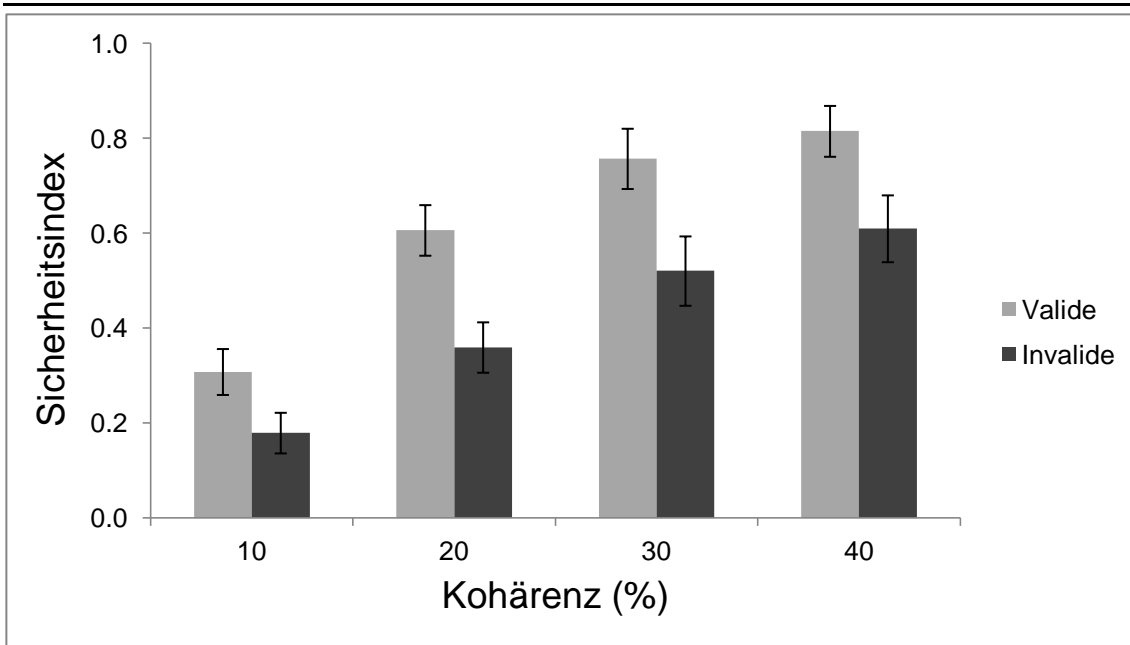


Abbildung 12: Darstellung der Kohärenzabhängigkeit der Entscheidungssicherheit. Bei jeder der vier präsentierten Kohärenzstufen liegt der Sicherheitsindex im validen Fall signifikant höher als im invaliden (alle p-Werte < 0.001). Bei beiden Aufmerksamkeitsbedingungen steigt der Sicherheitsindex mit steigender Kohärenz an. Dabei unterscheidet sich der Sicherheitsindex zwischen allen benachbarten Kohärenzstufen signifikant (alle p-Werte < 0.001).

Da unter 3.3.3 und 3.4.3 genauer auf EKP-Unterschiede bei Sicherheitsstufe „0“ bzw. „3“, das heißt Sicherheitsindex „0“ bzw. „1“, eingegangen werden wird, zeigt Abbildung 13 die durchschnittlich präsentierte Kohärenz für die Auswahl von Durchgängen, in welchen die Sicherheit „0“ oder „3“ angezeigt wurde. Es zeigte sich, dass die präsentierte Kohärenz in den beiden Pools signifikant ($p < 0.001$) höher war, wenn die Probanden „Sicherheitsstufe 3“ bewerteten (Kovariation von Sicherheitsindex und Kohärenzstufe).

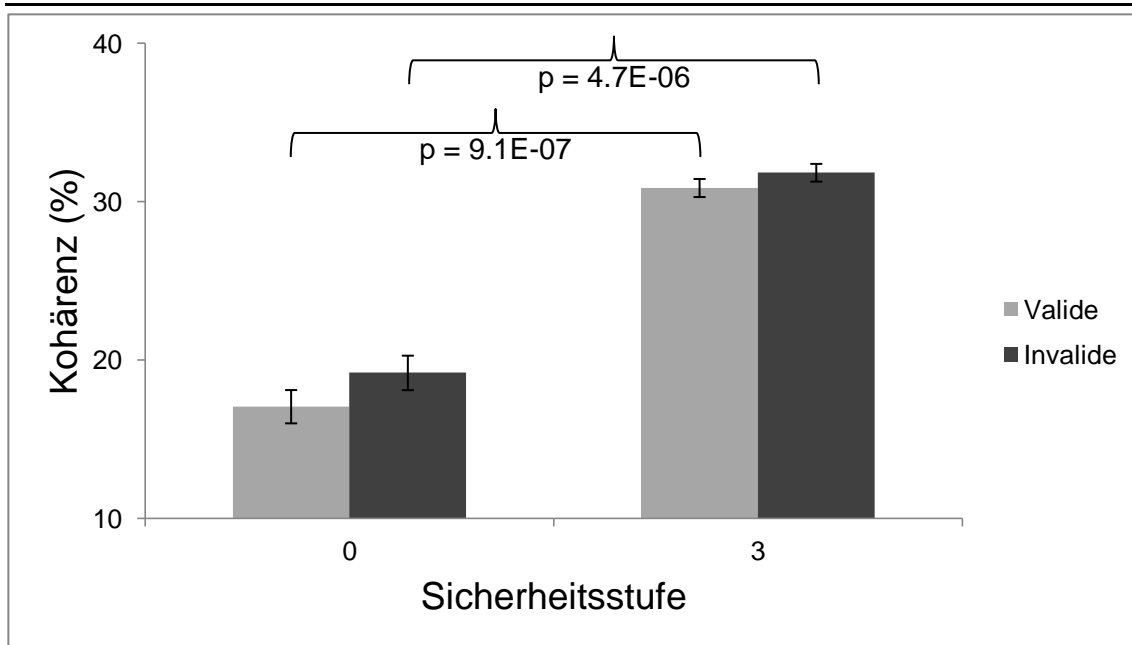


Abbildung 13: Darstellung der präsentierten Kohärenz bei Sicherheitsstufe „0“ und „3“. Sowohl im validen als auch im invaliden Fall liegt die Kohärenz bei Sicherheitsstufe „3“ signifikant über der bei Sicherheitsstufe „0“ (Bei valider Bedingung: 30.9% Kohärenz bzw. 17.1%; $p < 0.001$. Bei invalider Bedingung: 31.8% Kohärenz bzw. 19.2%; $p < 0.001$).

Die folgenden beiden Abbildungen stellen den Zusammenhang zwischen Diskriminationserfolg und Entscheidungssicherheit dar. Dazu wird parallel zu den beiden vorangegangenen Abbildungen zunächst der Sicherheitsindex bei richtiger bzw. falscher Diskrimination dargestellt. Es zeigte sich für beide Aufmerksamkeitsbedingungen ein signifikant ($p < 0.001$) höherer Sicherheitsindex, wenn die Probanden richtig antworteten. In Abbildung 15 ist wiederum für die beiden Sicherheitsstufen „0“ und „3“ der entsprechende Anteil an korrekt beantworteten Durchgängen dargestellt.

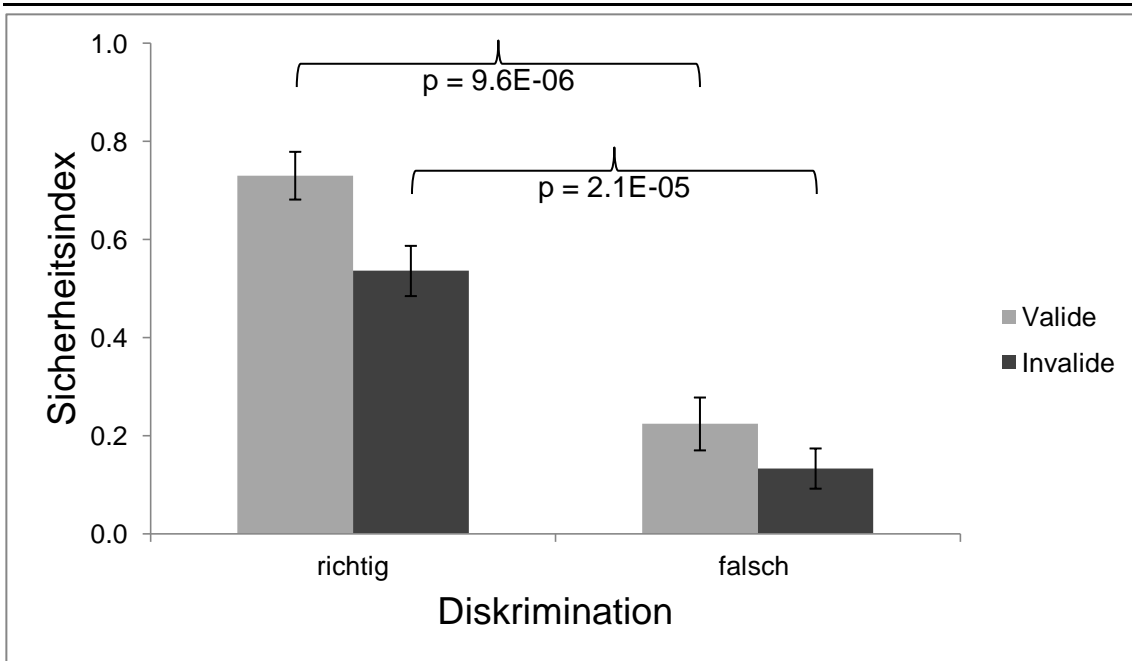


Abbildung 14: Darstellung des Sicherheitsindex bei richtiger und falscher Richtungsdiskrimination. Bei beiden Aufmerksamkeitsbedingungen liegt der Sicherheitsindex im Falle richtiger Bewegungsdiskrimination signifikant höher als bei falscher Diskrimination (Valide Bedingung: Sicherheitsindex = 0.73 bzw. 0.22; $p < 0.001$. Invalide Bedingung: Sicherheitsindex = 0.54 bzw. 0.13; $p < 0.001$).

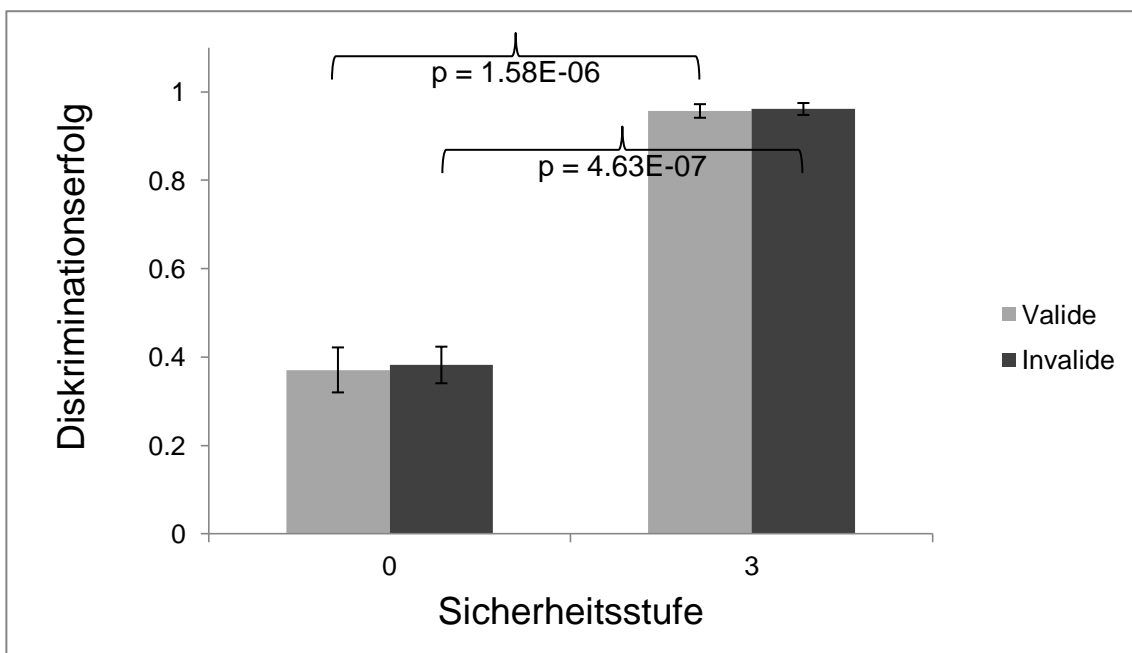


Abbildung 15: Darstellung des Diskriminationserfolges (Anteil korrekter Bewegungsdiskriminationen) bei Sicherheitsstufe „0“ und „3“. Sowohl im validen als auch im invaliden Fall liegt der Anteil richtiger Diskriminationen bei Sicherheitsstufe „3“ signifikant über dem bei Sicherheitsstufe „0“ (Bei valider Bedingung: Anteil 0.96 bzw. 0.37; $p < 0.001$. Bei invalider Bedingung: Anteil 0.96 bzw. 0.38; $p < 0.001$).

Abbildung 16 zeigt die mittleren Kohärenzstufen, die bei richtiger bzw. falscher Antwort (valide und invalide Bedingung) präsentiert wurden, um das Verhalten dieser beiden Kovariablen noch näher zu beleuchten (vgl. dazu die entsprechenden EKP unter 3.3.2 und 3.4.2). Die Kohärenz bei richtiger Diskrimination unterschied sich signifikant von derjenigen bei falscher Diskrimination ($p < 0.001$). Erwartungsgemäß wurde für die richtige Diskrimination im Mittel eine höhere Kohärenz benötigt als für eine falsche Diskrimination.

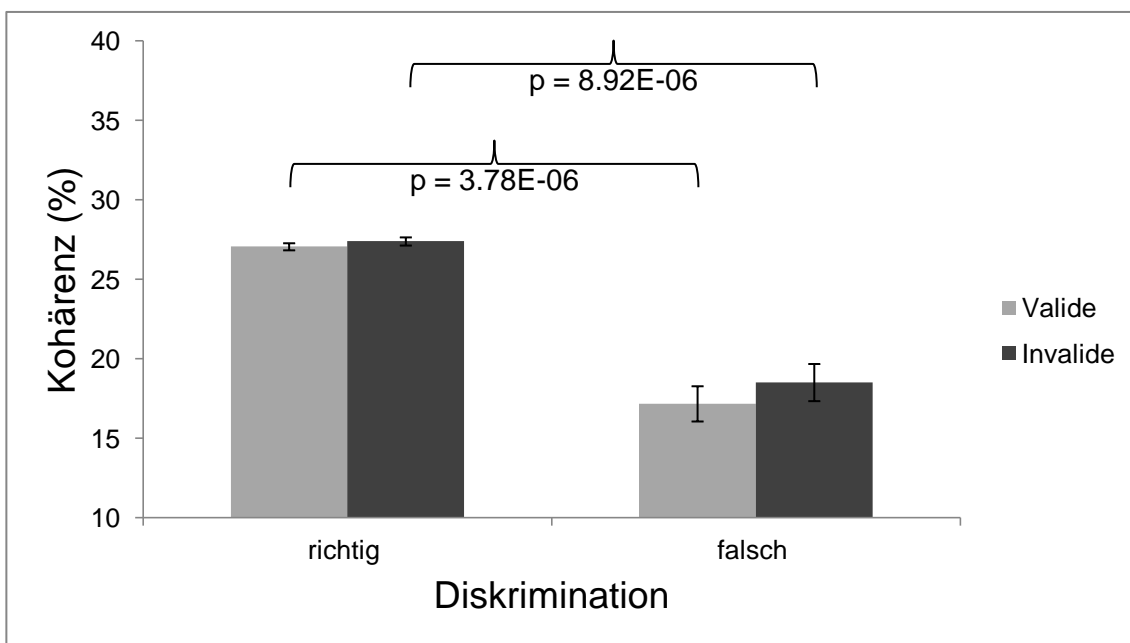


Abbildung 16: Darstellung der mittleren präsentierten Kohärenz bei richtiger und falscher Diskrimination (valide und invalide Aufmerksamkeitsbedingung). Bei erfolgreicher Richtungsdiskrimination betrug die präsentierte mittlere Kohärenz durchschnittlich 27.06% (valide) bzw. 27.40%, bei falscher Antwort 17.17% bzw. 18.52%. Die mittleren Kohärenzstufen unterschieden sich signifikant ($p < 0.001$).

3.2 Aufmerksamkeitsbedingungen im EKP

Abbildung 17 stellt die ereigniskorrelierten Potentiale über den gesamten Zeitraum der Stimuluspräsentation getrennt für Durchgänge mit validem beziehungsweise invalidem Hinweisreiz dar. Einzeldurchgänge wurden über alle Kohärenzstufen gemittelt. Es soll hier nochmals kurz der Präsentationsverlauf rekapituliert werden, um diesen in der Abbildung nachvollziehen zu können. Bei 500ms begann der Aufmerksamkeitspfeil, bei 1000ms startete der Prästimulus und bei 1500ms der Teststimulus. Zwischen 2000ms und 3000ms wurde ausschließlich der Fixationspunkt präsentiert, bis zwischen 3000ms und 3500ms der Instruktionspfeil erschien.

Von 0ms bis circa 3200ms zeigte sich kein Unterschied zwischen den EKP der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen.

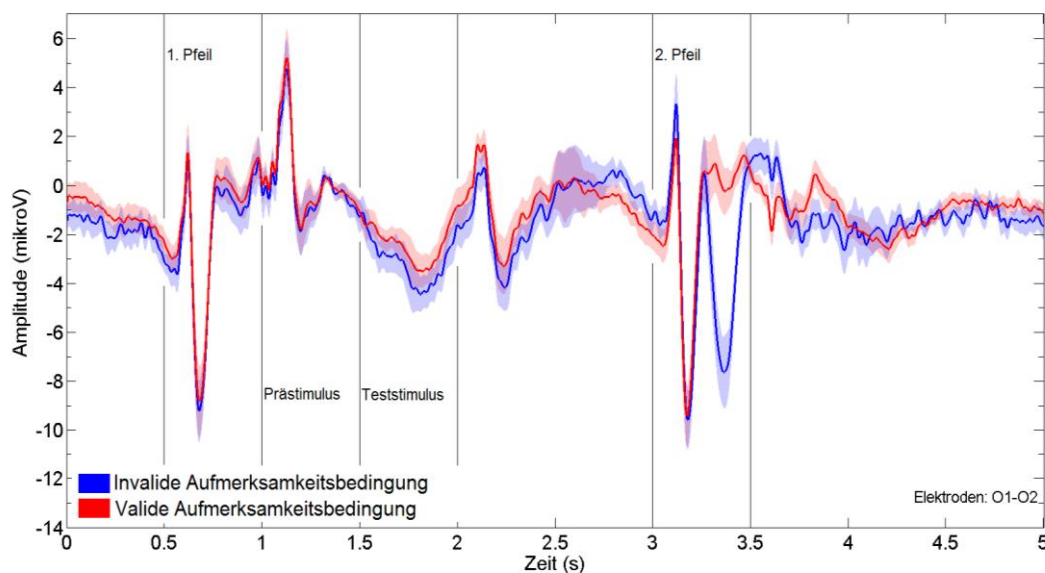


Abbildung 17: EKP-Darstellung der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen über den gesamten Zeitverlauf. Der transparente blaue bzw. rote Bereich zeigt die Standardabweichung der EKP-Daten der gesamten Probandengruppe. Bei 0.620s zeigte sich ein positives Potential, bei 0.680s ein negatives in den okzipitalen Elektroden. Ebenso stellten sich bei 1.120s bzw. 2.100s zwei positive Amplitudenspitzen dar. Bei 3.120s und 3.180s (Bereich des zweiten Pfeils) fand sich das gleiche Amplitudenverhalten wie nach Erscheinen des ersten Pfeils. Die senkrechten Linien dienen der besseren zeitlichen Orientierung in Relation zur Stimuluspräsentation. Potentialdifferenzen im Bereich > 3.2s siehe nächste Abbildung.

Ergebnisse

In allen nachfolgenden Abbildungen ist zur besseren Darstellung lediglich der Zeitbereich gezeigt, in dem die Präsentation variiert wurde, d.h. circa ab Beginn des Teststimulus bei 1.5s.

Die Permutationsstatistik wies im Bereich 3.0s bis 4.0s zwei negative Cluster (Abbildung 19 und 21) sowie einen positiven Cluster (Abbildung 20) aus. In Abbildung 18 sind die Potentialdifferenzen der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen zu erkennen. Der größte Amplitudenunterschied von circa $6\mu\text{V}$ zeigte sich $\sim 360\text{ms}$ nach Erscheinen des Instruktionspfeils, der die valide bzw. invalide Aufmerksamkeitsbedingung erst zu diesem Zeitpunkt definierte. Zwei weitere Amplitudendifferenzen zeigten sich bei $\sim 3.55\text{s}$ und $\sim 3.83\text{s}$. Der erste signifikante Cluster ($p \leq 0.001$) erstreckte sich nahezu über alle EEG-Ableitungen, während die beiden folgenden zentral und parietookzipital lokalisiert waren ($p = 0.013$, bzw. $p = 0.460$).

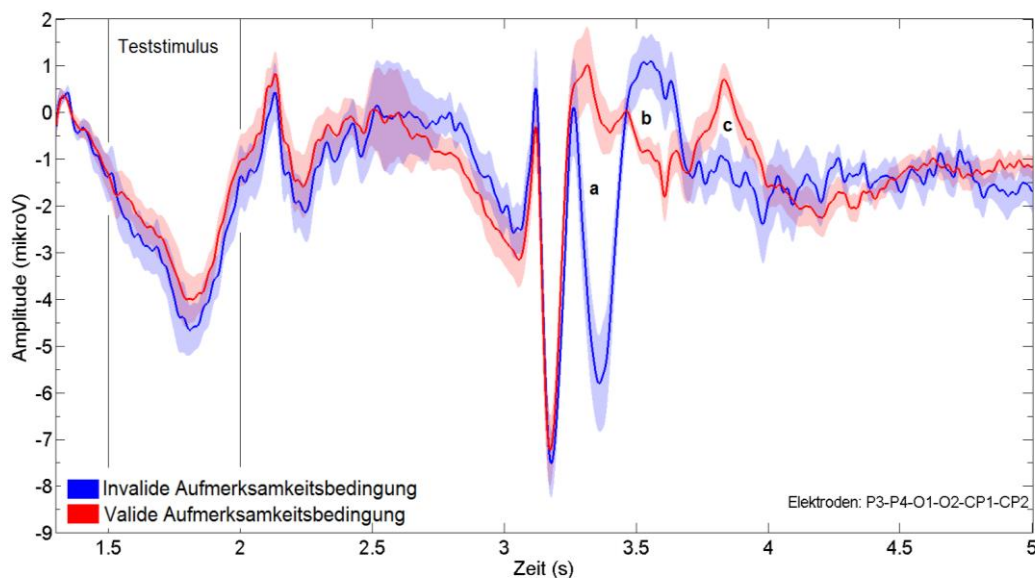


Abbildung 18: EKP der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen ab 1.3s. Bei 3.360s (a) zeigte sich bei Präsentation des inkongruenten Pfeils (invalide Bedingung) eine kräftige Negativierung von $\sim 6\mu\text{V}$ (negativer Cluster vgl. Abbildung 19). Im Bereich 3.55s (b) zeigte sich eine Abweichung von $\sim 2\mu\text{V}$ und bei 3.83s (c) eine Amplitudendifferenz von $\sim 1.5\mu\text{V}$ (vgl. Abbildungen 20 und 21).

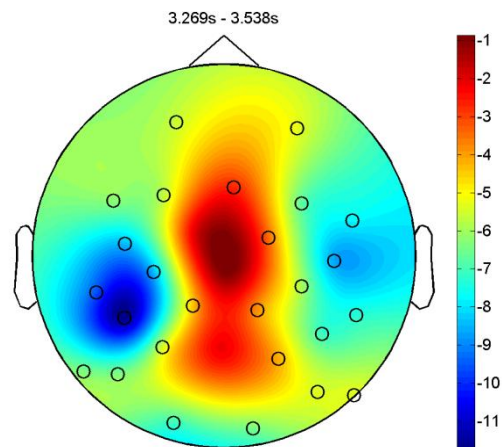


Abbildung 19: Vergleich der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen: Darstellung des Clusters von 3.269s bis 3.538s (vgl. Abb. 18 a). Die am Farbbalken angegebenen Zahlenwerte entsprechen den berechneten t-Werten. Es wurde ein signifikanter negativer Cluster gefunden ($p \leq 0.001$), dessen Maximum sich links parietal befand, sich jedoch nahezu über den gesamten Bereich der EEG-Ableitung erstreckte.

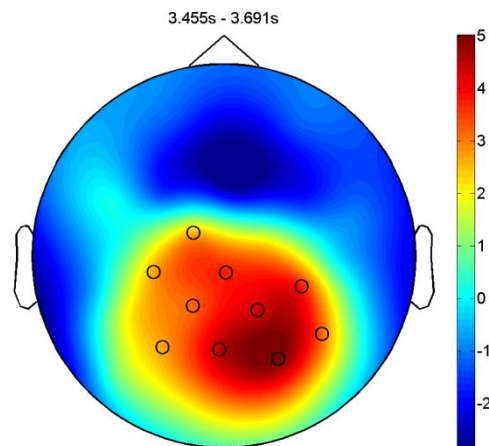


Abbildung 20: Vergleich der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen: Clusterabbildung des Zeitbereichs von 3.455s bis 3.691s (vgl. Abb. 18 b). Es zeigte sich ein signifikanter zentroparietaler positiver Cluster ($p < 0.05$).

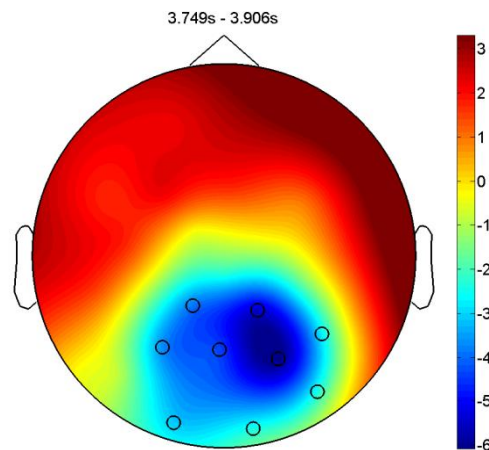


Abbildung 21: Vergleich der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen: Darstellung des negativen zentralen parietookzipitalen Clusters ($p < 0.05$) im Zeitbereich von 3.749s bis 3.906s (vgl. Abb. 18 c).

Abbildungen 22 und 23 zeigen die Ergebnisse für denselben Kontrast (valide versus invalide Aufmerksamkeitsbedingung), jedoch bei geänderter Referenzelektrode. Für diese Darstellung wurde, im Gegensatz zu allen übrigen Darstellungen, nicht FCz, sondern die beiden am linken bzw. rechten Mastoid befindlichen Elektroden (TP9 und TP10) als Referenz verwendet. Dies geschah zur Verdeutlichung und Untermauerung der Interpretation der EKP-Unterschiede für die beiden Aufmerksamkeitsbedingungen sowie zur besseren Vergleichbarkeit mit anderen Arbeiten der Literatur. Dazu ist in der folgenden Abbildung nochmals explizit der Kurvenverlauf des EKP im relevanten Zeitbereich dargestellt. Für die invalide Bedingung zeigte sich bei ~ 3.36 s ein circa $+5\mu\text{V}$ abweichender Peak. Bei dieser Referenzierung bildete sich die invalide Bedingung somit in Form einer positiven Welle nach Erscheinen des zweiten Pfeils ab. Abbildung 23 zeigt den zugehörigen zentralen positiven Cluster ($p\text{-Wert} \leq 0.001$).

Ergebnisse

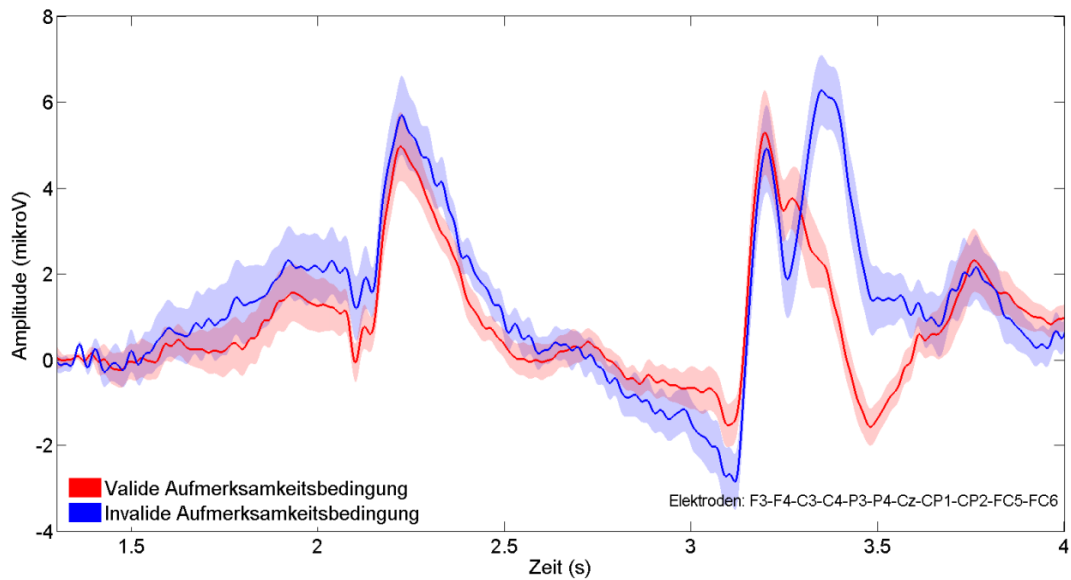


Abbildung 22: EKP der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen mit TP9 und TP10 als Referenz. Für die invalide Bedingung zeigte sich zwischen ~3.3s und ~3.7s eine positive Potentialabweichung mit Peak ~360ms nach Erscheinen des zweiten Pfeils.

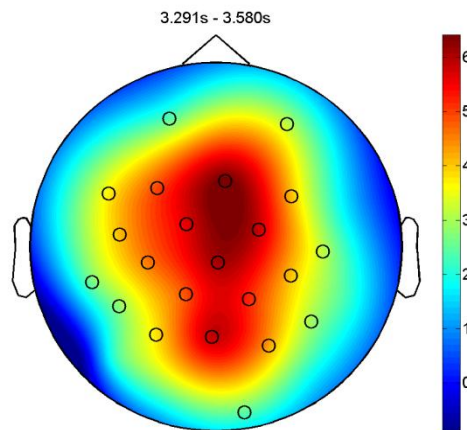


Abbildung 23: Vergleich der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen nach Umreferenzierung: Darstellung des Clusters von 3.291s bis 3.580s. Es wurde ein signifikanter positiver Cluster mit zentralem Maximum gefunden ($p \leq 0.001$).

3.3 EKP-Analysen bei valider Aufmerksamkeitsbedingung

3.3.1 Kohärenzabhängigkeiten im EKP

Die nachfolgende EKP-Abbildung zeigt die Kohärenzabhängigkeit der elektrophysiologischen Antworten bei valider Aufmerksamkeitsausrichtung. Bei ~1.7s bis ~1.9s (also ~200ms bis ~400ms nach Beginn des Teststimulus) zeigten sich von der präsentierten Kohärenzstufe abhängige Potentialamplituden in den parietookzipitalen Ableitungen (vgl. Händel et al. 2008). Dabei entsprach die Reihenfolge des negativen Amplitudenausschlages der ansteigenden Reihenfolge der präsentierten Kohärenzstufe, das heißt die Amplitude des EKP nahm in diesem Zeitbereich streng monoton mit der Bewegungskohärenz zu. Zur Verdeutlichung dieses Effektes sind in Abbildung 25 die Amplituden der niedrigsten und höchsten Kohärenzstufe gegenübergestellt und statistisch gegeneinander getestet (Abbildung 26). Es fand sich ein signifikanter negativer Cluster ($p \leq 0.001$) im Zeitbereich ~1.7s bis ~1.9s. Im Zeitbereich von 3.5s bis 4.0s fand sich kein signifikanter Potentialunterschied. Auf diesen Befund soll später noch eingegangen werden (siehe Abschnitt 3.3.3).

Ergebnisse

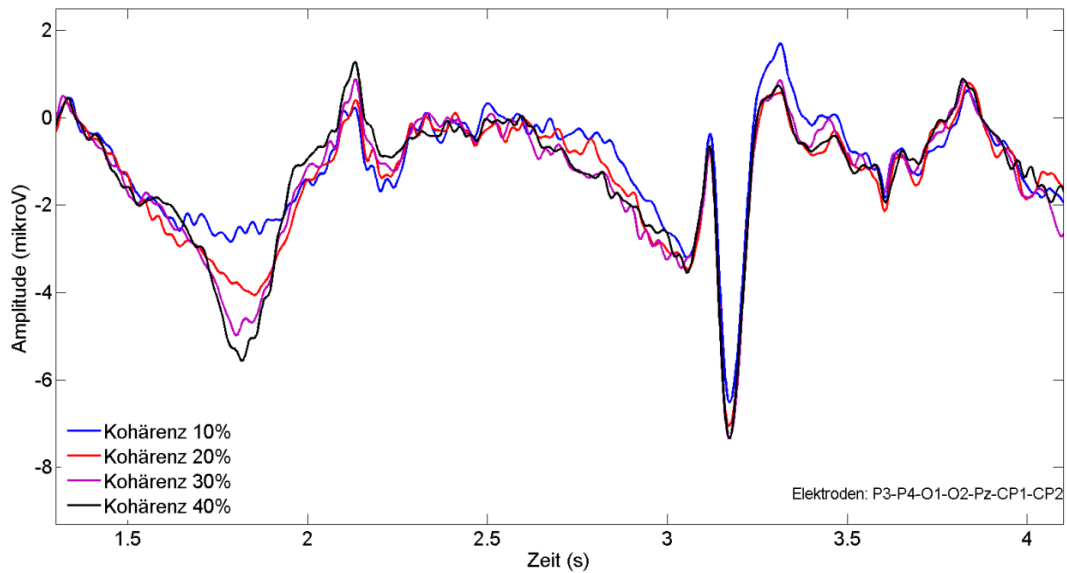


Abbildung 24: Darstellung der Kohärenzabhängigkeit der EKP bei valider Aufmerksamkeitsbedingung. Kurz nach Präsentation des Teststimulus beginnen die EKP der verschiedenen Kohärenzstufen zu divergieren und bilden diese mit zunehmend negativer Amplitude ab. Die Amplitudenkurve der höchsten präsentierten Kohärenz (40%, schwarz) zeigt den größten negativen Peak, die blaue Kurve (niedrigste präsentierte Kohärenz, 10%) den geringsten. Die Kurven der beiden mittleren Kohärenzstufen liegen in entsprechender Reihenfolge zwischen den äußeren.

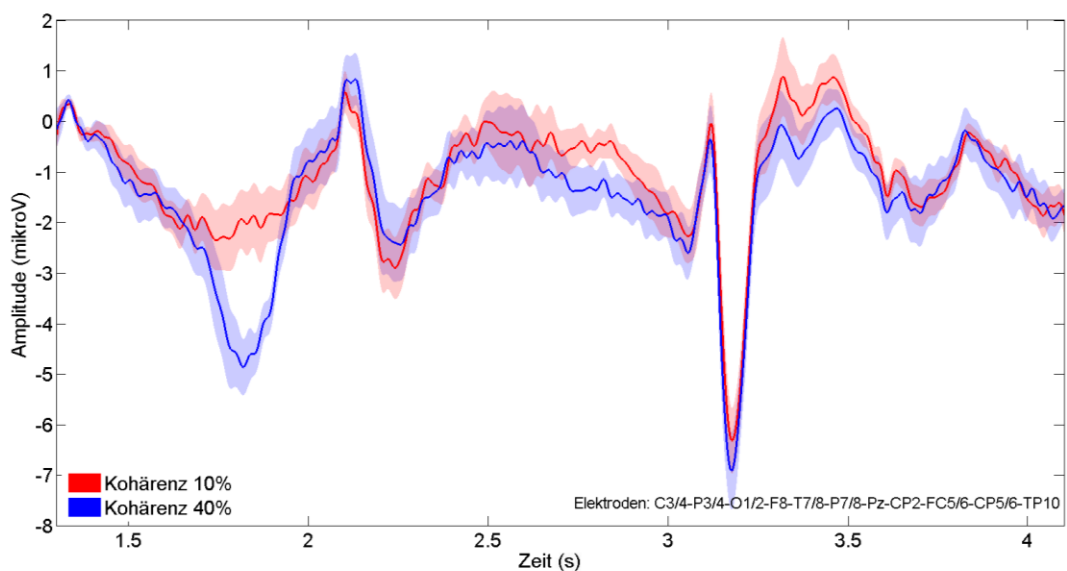


Abbildung 25: Darstellung der Amplitudenkurven für die niedrigste und höchste Kohärenzstufe bei valider Aufmerksamkeitsbedingung. Bei ~1.8s zeigte sich eine circa $3\mu\text{V}$ betragende Amplitudendifferenz.

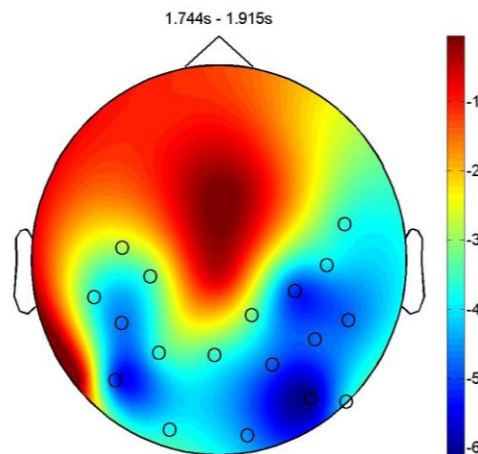


Abbildung 26: Vergleich der EKP für hohe und niedrige Kohärenz: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 1.744s bis 1.915s. Zu sehen ist ein von okzipital bis parietotemporal reichender negativer Cluster mit zwei weitgehend symmetrischen parietotemporalen Schwerpunkten ($p \leq 0.001$) für den Vergleich der Kohärenzstufen 10% und 40%.

3.3.2 EKP in Abhängigkeit des Diskriminationserfolges

Die nachfolgenden Abbildungen stellen die EKP-Unterschiede zwischen Durchgängen mit richtigen und falschen Antworten der Probanden dar. Wie Abbildung 16 zeigte, war die durchschnittlich präsentierte Kohärenz für korrekt diskriminierte Durchgänge höher als für falsche (Kovariation).

In Abbildung 27 werden die elektrophysiologischen Korrelate des Diskriminationserfolges dargestellt. Die Amplitude für die richtig beantworteten Durchgänge (höhere durchschnittliche Kohärenz) unterscheidet sich bei ~ 1.8 s -gleichsinnig wie bei den aus Abbildung 25 bekannten Kurven- vom EKP der falschen Durchgänge (niedrigere durchschnittliche Kohärenz). Abbildung 28 demonstriert den dazugehörigen negativen Cluster ($p = 0.003$).

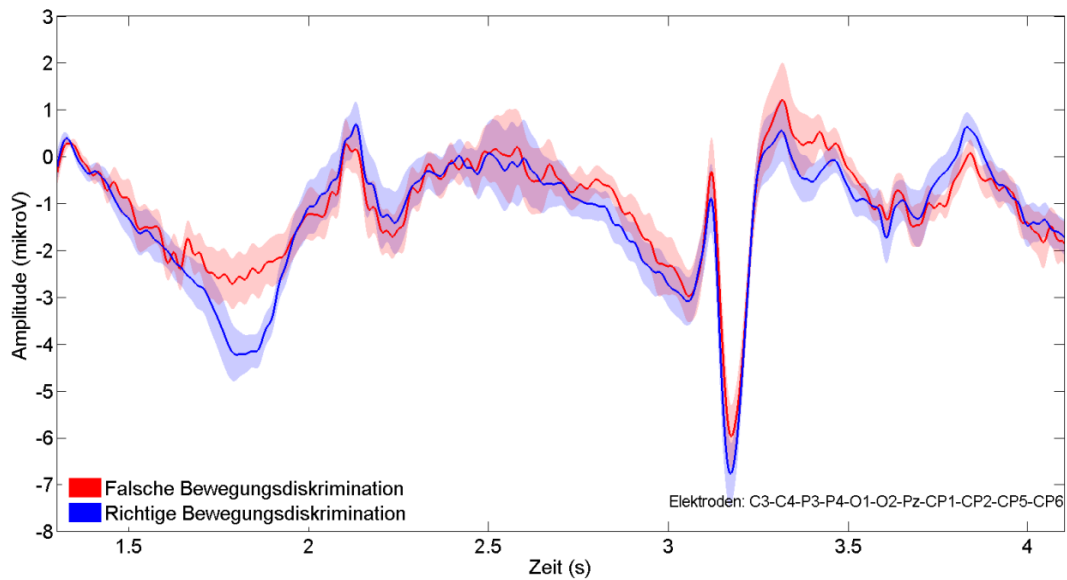


Abbildung 27: Darstellung der Amplitudenkurven bei richtiger und falscher Diskrimination der Bewegungsrichtung bei valider Aufmerksamkeitsbedingung. Bei ~1.8s zeigte sich eine circa 2µV betragende Amplitudendifferenz.

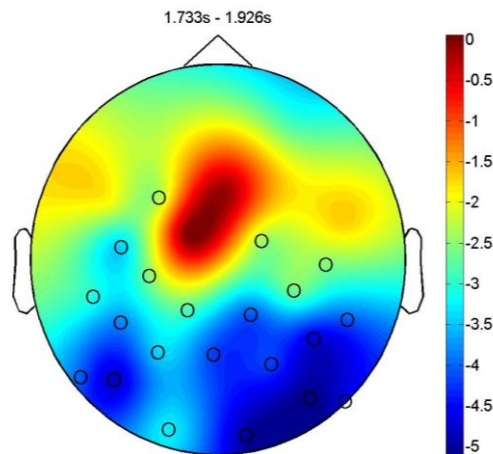


Abbildung 28: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 1.733s bis 1.926s. Zu sehen ist ein von okzipital bis parietotemporal reichender negativer Cluster ($p < 0.01$) für den Vergleich von richtiger und falscher Diskrimination.

3.3.3 EKP in Abhängigkeit der Entscheidungssicherheit

Auf den nachfolgenden Seiten werden die elektrophysiologischen Ergebnisse im Hinblick auf die perzeptuelle Entscheidungssicherheit der Probanden (vgl.

Abschnitt 3.1.2) für die valide Aufmerksamkeitsbedingung gezeigt. In Abbildung 29 sind die EKP der vier Sicherheitsstufen bei valider Aufmerksamkeitsausrichtung dargestellt. Die Reihenfolge der zunehmend negativen Amplitude bei ~1.8s folgt der zunehmenden Sicherheitsbewertung der Probanden. Sie spiegelt die bei steigender Entscheidungssicherheit durchschnittlich höhere Kohärenz wider, da sich die Pools von Durchgängen hoher Entscheidungssicherheit von solchen mit niedriger Sicherheit im Hinblick auf die präsentierte Kohärenz unterscheiden (vgl. Abbildungen 24, 12 und 13). Desweiteren zeigte sich ein Amplitudenunterschied bei circa 3.8s (vgl. Abbildung 30). Auch hier nahm die (positive) Amplitude mit zunehmender Sicherheitsstufe zu.

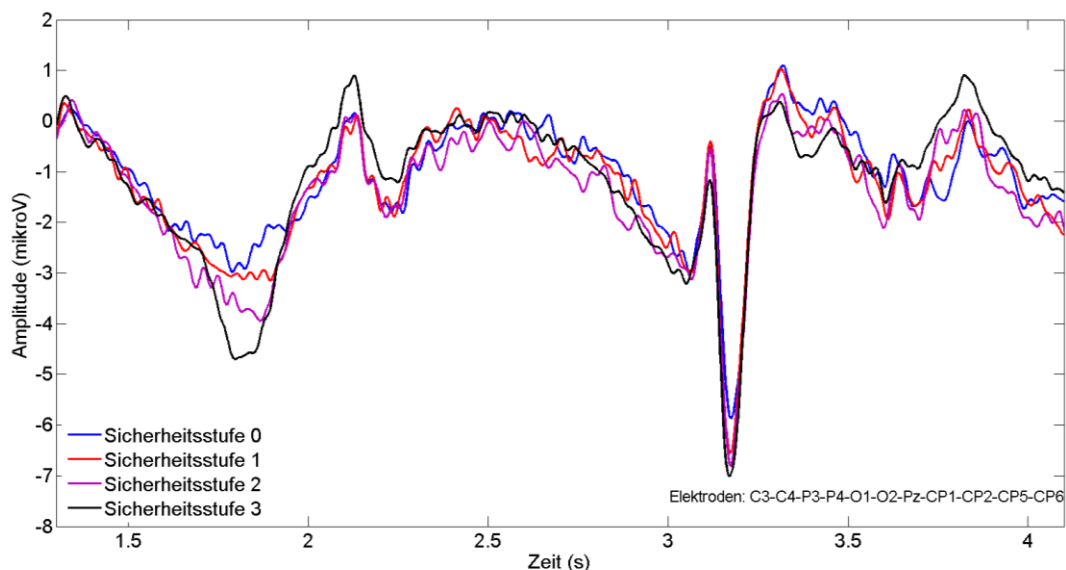


Abbildung 29: Darstellung der Amplitudenkurven der vier Sicherheitsstufen bei valider Aufmerksamkeitsbedingung. Bei ~1.8s entsprach der zunehmende negative Amplitudenausschlag der zunehmenden Sicherheitseinschätzung. Im Bereich um 3.8s ist der Amplitudenausschlag positiver je höher die eingeschätzte Entscheidungssicherheit war.

Zur statistischen Bewertung der Unterschiede zwischen den Sicherheitskategorien wurden die EKP der beiden Extreme (Sicherheitsstufe „0“ versus „3“) miteinander verglichen (Abbildung 30). Die EKP-Kurve Sicherheitsstufe „3“ bei ~1.8s wich in ähnlicher Weise von der Kurve Sicherheitsstufe „0“ ab wie in Abbildung 25 die Kurve der höchsten bzw.

Ergebnisse

niedrigsten Kohärenzstufe und in Abbildung 27 richtige bzw. falsche Richtungsdiskrimination. Ebenso ist die entsprechende Clusterabbildung (Abbildung 31) vergleichbar mit den Abbildungen 26 und 28. Hier zeigte sich ein signifikanter negativer Cluster ($p \leq 0.001$) für den Zeitbereich von 1.742s bis 1.931s.

Eine zweite Amplitudendifferenz zeigte sich bei circa 3.8s. Anders als für die erste Komponente, die kritisch von der Bewegungskohärenz und der Diskriminationsleistung abhing (Kovariation), hatte sich diese zweite Komponente als unabhängig von der präsentierten Kohärenz und der Diskriminationsleistung dargestellt (vgl. Abbildung 25 und Abbildung 27).

Bei der Gegenüberstellung der Amplituden von höchster und niedrigster Sicherheitseinschätzung fand sich ein signifikanter positiver Cluster ($p = 0.024$) im Bereich von 3.742s bis 3.823s (vgl. Abbildung 31). Die Potentialdifferenz war über den links parietalen Elektroden am größten.

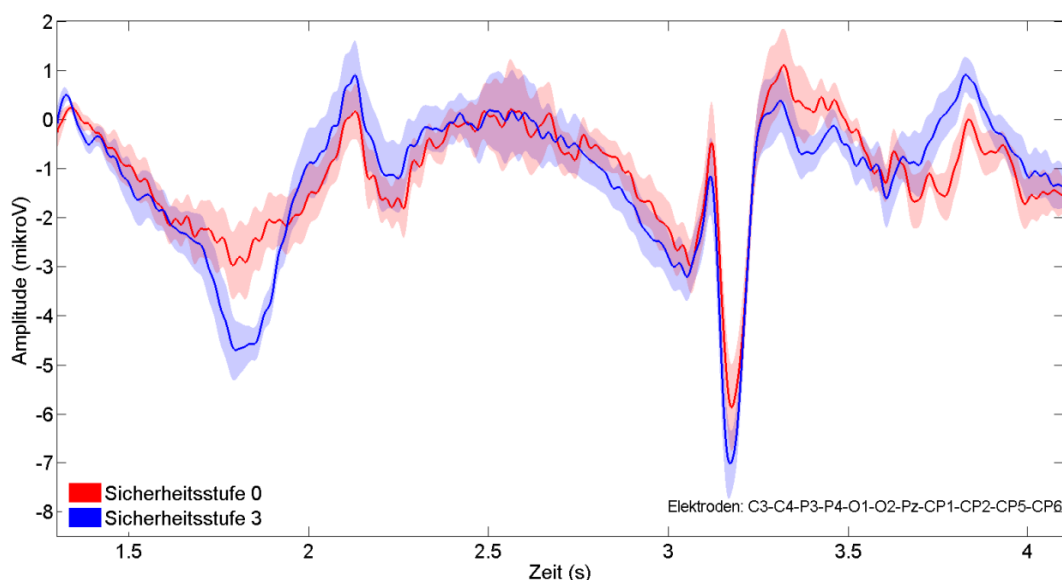


Abbildung 30: EKP-Darstellung der Sicherheitsstufen „0“ und „3“ bei valider Aufmerksamkeitsbedingung. Bei ~1.8s weicht die Kurve für Sicherheitsstufe „3“ circa 2 μ V nach unten ab; bei ~3.8s weicht sie circa 1 μ V nach oben ab.

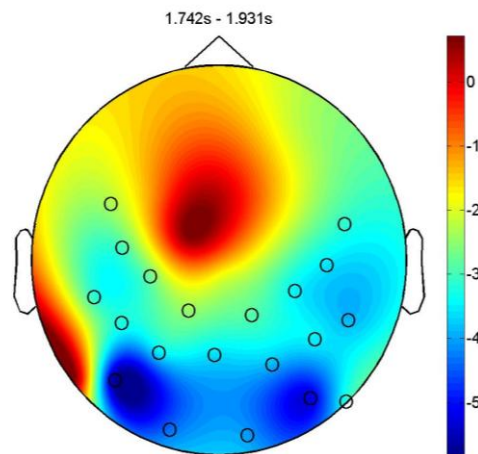


Abbildung 31: Vergleich der Sicherheitsstufen „0“ versus „3“: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 1.742s bis 1.931s. Es ist ein von okzipital bis parietotemporal reichender negativer Cluster ($p \leq 0.001$) für den Vergleich von höchster zu niedrigster Sicherheitseinschätzung zu sehen. Die zeitliche und topographische Ausprägung erinnert stark an den entsprechenden Befund für den Vergleich von höchster und niedrigster Kohärenzstufe.

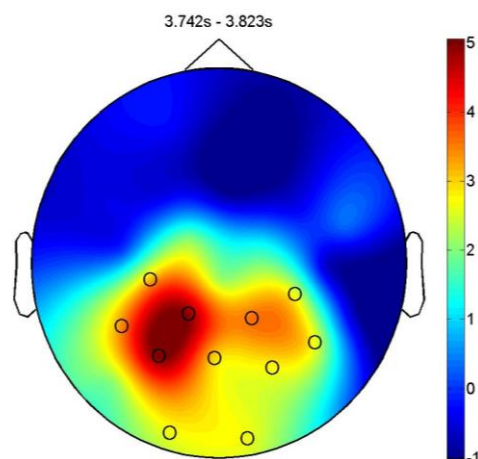


Abbildung 32: Vergleich der Sicherheitsstufen „0“ versus „3“: Positiver Cluster im Zeitbereich von 3.742s bis 3.823s. Bei der Kontrastierung von höchster und niedrigster Sicherheitsstufe zeigte sich ein parietookzipitaler signifikanter positiver Cluster ($p < 0.05$) mit links parietal am stärksten ausgeprägtem Effekt.

Obwohl das in Abbildung 32 dargestellte Ergebnis spezifisch für den Vergleich von höchster und niedrigster Sicherheitsstufe gezeigt werden konnte, wurden weitere Analysen zur Erklärung und Erhärtung dieses Befundes durchgeführt. Wie aus den Abbildungen 12 und 14 hervorgeht, hing die vom Probanden geäußerte Sicherheitseinschätzung sowohl von der präsentierten Kohärenz als

auch vom jeweiligen Diskriminationserfolg ab. Daher wurde versucht, diese beiden Einflussgrößen zu kontrollieren und ihren Einfluss auf die Potentialdifferenzen zu prüfen. Dazu wurden unter praktischen Gesichtspunkten (möglichst große Anzahl von Einzeldurchgängen für beide Sicherheitsstufen) eine Kohärenzstufe und ein Diskriminationsergebnis der Probanden ausgewählt. So existierten z.B. bei einigen Probanden keine falsch beantworteten Einzeldurchgänge bei höchster angegebener Sicherheitseinschätzung. Von den beiden mittleren Kohärenzstufen, bei denen sowohl höchste als auch niedrigste Sicherheitseinschätzung in ausreichender Anzahl vertreten waren, wurde diejenige mit der insgesamt größten Anzahl an Einzelexperimenten ausgewählt.

Zunächst wurden nur Durchgänge einer Kohärenzstufe (30% Kohärenz) bei valider Ausrichtung der Aufmerksamkeit ausgewählt und für die höchste und niedrigste Sicherheitsstufe verglichen (Abbildung 33). Bei circa 3.8s zeigte sich weiterhin eine höhere Amplitude für die Durchgänge mit höchster Sicherheitseinschätzung.

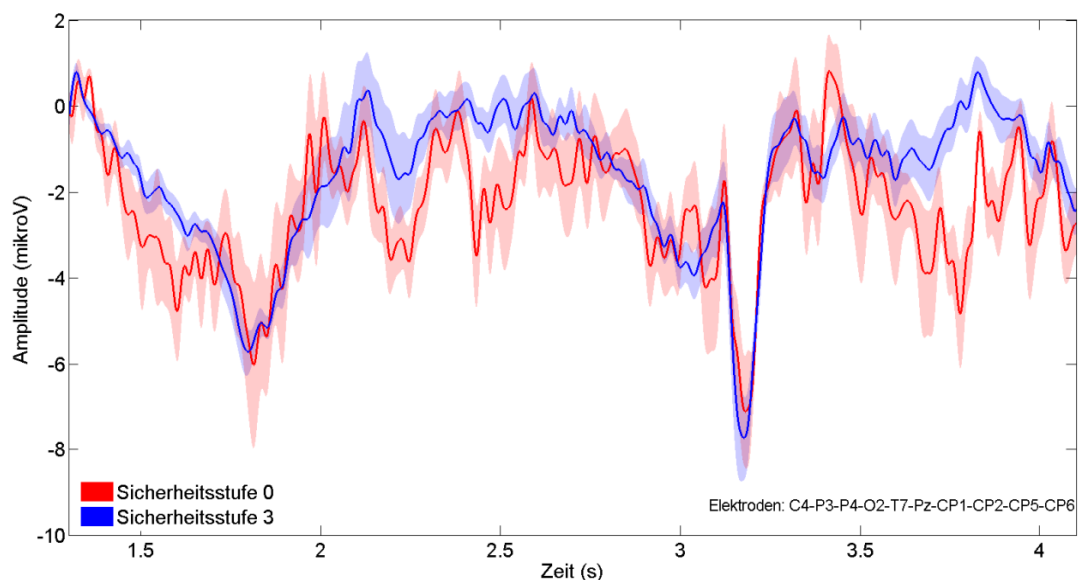


Abbildung 33: EKP-Darstellung der Sicherheitsstufe „0“ und „3“ bei 30% Kohärenz, valide Aufmerksamkeitsausrichtung. Im Bereich von 3.8s weicht die Kurve für Sicherheitsstufe „3“ ca. $2\mu\text{V}$ nach oben ab.

Ergebnisse

In der Clusterabbildung (Abbildung 34) ist der zugehörige signifikante positive Cluster ($p = 0.002$) im Zeitbereich von 3.729s bis 3.821s dargestellt, der wiederum einen parietalen Schwerpunkt aufwies.

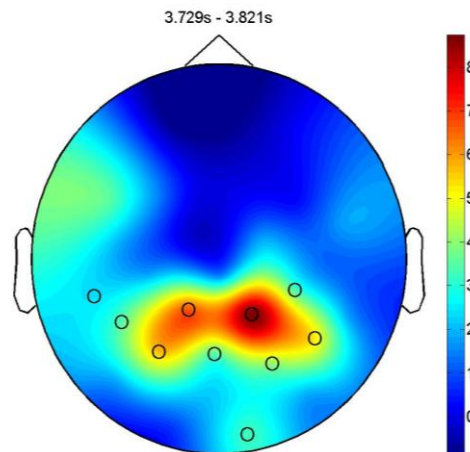


Abbildung 34: Positiver Cluster im Zeitbereich von 3.729s bis 3.821s. Bei der Kontrastierung von höchster und niedrigster Sicherheitsstufe für Durchgänge der Kohärenzstufe 30% zeigte sich ein parietaler signifikanter positiver Cluster ($p < 0.01$).

In einem zweiten Schritt wurden nur korrekt beantwortete Einzeldurchgänge zur Analyse der EKP herangezogen. Abbildung 35 zeigt die EKP-Kurven für die höchste und niedrigste Sicherheitseinschätzung ausschließlich für richtig diskriminierte Durchgänge.

Ergebnisse

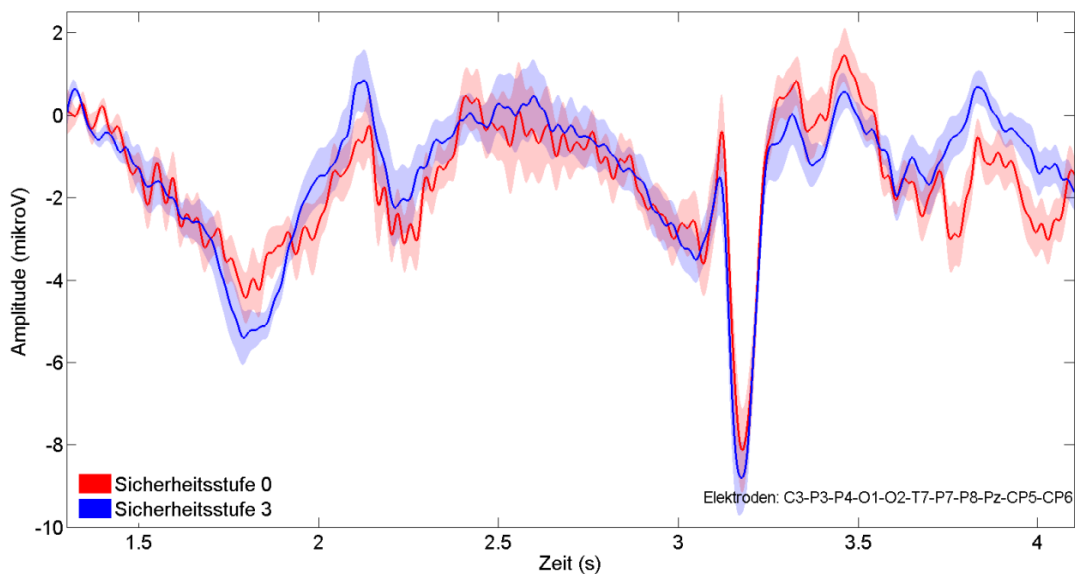


Abbildung 35: EKP-Darstellung der Sicherheitsstufen „0“ und „3“ bei richtiger Diskrimination, valide Aufmerksamkeitsausrichtung. Im Bereich von 3.8s weicht die Kurve für Sicherheitsstufe „3“ ca. $2\mu\text{V}$ nach oben ab.

Die zugehörige Clusterabbildung zeigte erneut einen links parietookzipital betonten signifikanten positiven Cluster ($p = 0.007$) im vorbeschriebenen Zeitbereich, hier von 3.736s bis 3.828s.

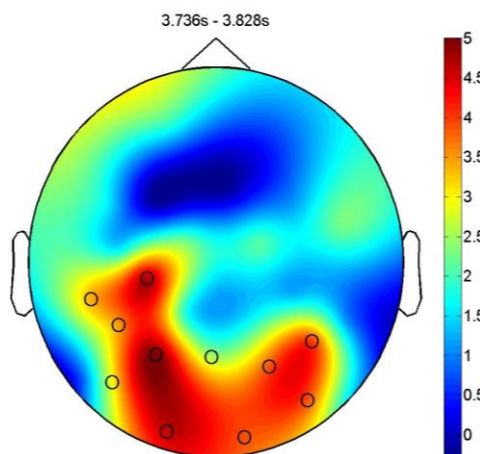


Abbildung 36: Positiver Cluster im Zeitbereich von 3.736s bis 3.828s. Bei der Kontrastierung von höchster und niedrigster Sicherheitsstufe für korrekt diskriminierte Durchgänge zeigte sich ein parietookzipitaler signifikanter positiver Cluster ($p < 0.01$) mit links parietal am stärksten ausgeprägtem Effekt.

Ergebnisse

Um beide Einflussgrößen (Kohärenzstufe und Diskriminationserfolg) gleichzeitig auszuschließen, wurden die beiden Sicherheitsstufen abschließend ausschließlich für alle korrekten Durchgänge der Kohärenzstufe 30% ausgewertet. Die folgende Abbildung zeigt den zugehörigen Amplitudenverlauf. Auch hier ist im Bereich um 3.8s ein Abweichen der Kurve für die höchste Sicherheitseinschätzung nach oben zu sehen.

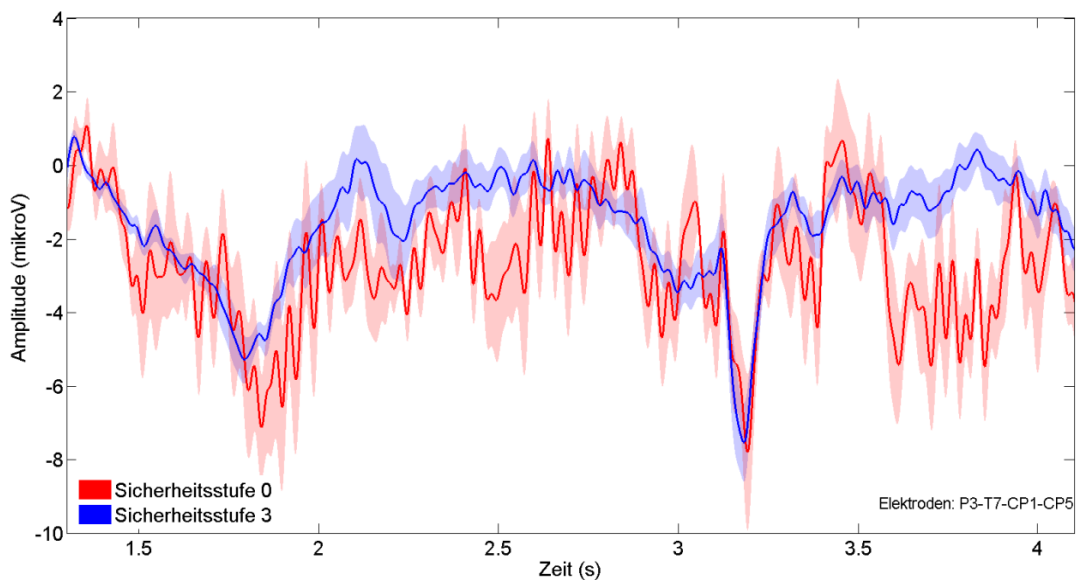


Abbildung 37: EKP-Darstellung der Sicherheitsstufen „0“ und „3“ ausschließlich bei korrekten Durchgängen der Kohärenzstufe 30%, valide Bedingung. Im Bereich von 3.8s weicht die Kurve für Sicherheitsstufe „3“ ca. $3\mu\text{V}$ nach oben ab.

In der Permutationsstatistik ergaben sich zwei signifikante positive Cluster (Cluster 1: 3.768s bis 3.786s; $p = 0.029$ und Cluster 2: 3.788s bis 3.819s; $p = 0.011$), die lediglich durch einen 0.002s andauernden, nicht als signifikant berechneten, Zeitbereich getrennt waren. Abbildung 38 zeigt den zusammengefassten positiven Cluster links parietaler Elektroden über die gesamte Zeitspanne.

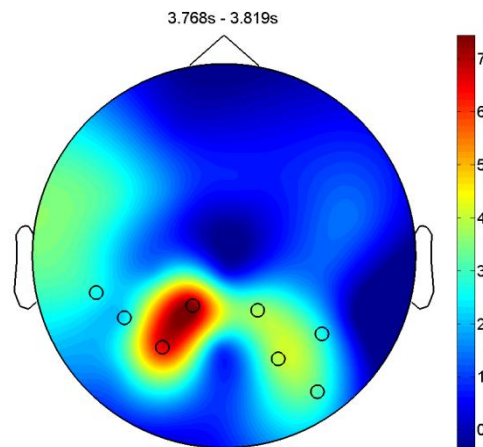


Abbildung 38: Darstellung des positiven Clusters von 3.768s bis 3.819s. Es zeigte sich ein links parietal ausgeprägter signifikanter Cluster ($p < 0.05$) für die Gegenüberstellung von höchster und niedrigster Sicherheitsstufe bei korrekten Durchgängen der Kohärenzstufe 30%.

Tabelle 1 fasst die Ergebnisse der Analysen dieses Abschnitts noch einmal zusammen. Die Permutationsstatistik für die vier in Tabelle 1 genannten Vergleiche ergab für jede dieser Bedingungen einen (bzw. zwei) signifikanten positiven parietal lokalisierten Cluster im Zeitbereich von circa 3.74s bis 3.82s. Bei den Vergleichen 1 und 3 war der größte Effekt links parietal betont, bei Vergleich 2 rechts parietal. Abbildung 38 (Vergleich 4) zeigte eine links parietal am stärksten ausgeprägte Amplitudendifferenz.

Tabelle 1: Zusammenfassung der Ergebnisse für die Auswertung der Sicherheitsstufen „0“ und „3“ bei valider Aufmerksamkeitsbedingung.

	Zeitfenster	p-Wert
Vergleich 1 Sicherheitsstufe „3“ gegen „0“ Alle validen Durchgänge	3.742s bis 3.823s	0.024
Vergleich 2 Sicherheitsstufe „3“ gegen „0“ Nur Kohärenzstufe 30%	3.729s bis 3.821s	0.002
Vergleich 3 Sicherheitsstufe „3“ gegen „0“ Nur korrekte Diskriminationen	3.736s bis 3.828s	0.007
Vergleich 4 Sicherheitsstufe „3“ gegen „0“ Kohärenzstufe 30% <u>und</u> korrekte Diskriminationen	3.768s bis 3.786s 3.788s bis 3.819s	0.029 0.011

3.3.4 Reaktionszeitkorrelierte Potentiale

In Abbildung 9 wurde der Zusammenhang von Sicherheitsstufe und Reaktionszeit demonstriert. Die Reaktionszeiten für valide Durchgänge unterschieden sich für die Sicherheitsstufen „0“ und „3“ um ~250ms (arithmetisches Mittel der Reaktionszeiten der beiden Sicherheitsstufen war 4.08s). Der Beginn der in Tabelle 1 beschriebenen Cluster lag ~330ms vor dem

Ergebnisse

arithmetischen Mittel dieser Reaktionszeiten. Aufgrund der aus Abbildung 32 ersichtlichen größten Differenz links parietal und der Tatsache, dass die Probanden ausschließlich mit der rechten Hand antworteten, wurde eine weitere Analyse zur Klärung des Zusammenhangs des gezeigten Clusters und motorischer Bahnung durchgeführt. Dazu wurde ein neuer Bezugspunkt in der Zeitachse des Zeit-Amplituden-Diagramms festgesetzt. Der Zeitpunkt der motorischen Antwort des Probanden wurde für alle validen Durchgänge und beide Sicherheitsstufen auf den Zeitpunkt 0s definiert (vgl. Abbildung 39). Der Zeitpunkt 0s in der folgenden Graphik bezeichnet also den Zeitpunkt der motorischen Antwort bei allen Einzeldurchgängen, -0.5s bezeichnet den Zeitpunkt 500ms vor motorischer Antwort bei einem jeden Durchgang.

Im Zeitfenster bis 500ms vor der motorischen Antwort des Probanden zeigte sich keine signifikante Amplitudendifferenz für den Vergleich von höchster mit niedrigster Sicherheitsstufe bei valider Aufmerksamkeitsausrichtung.

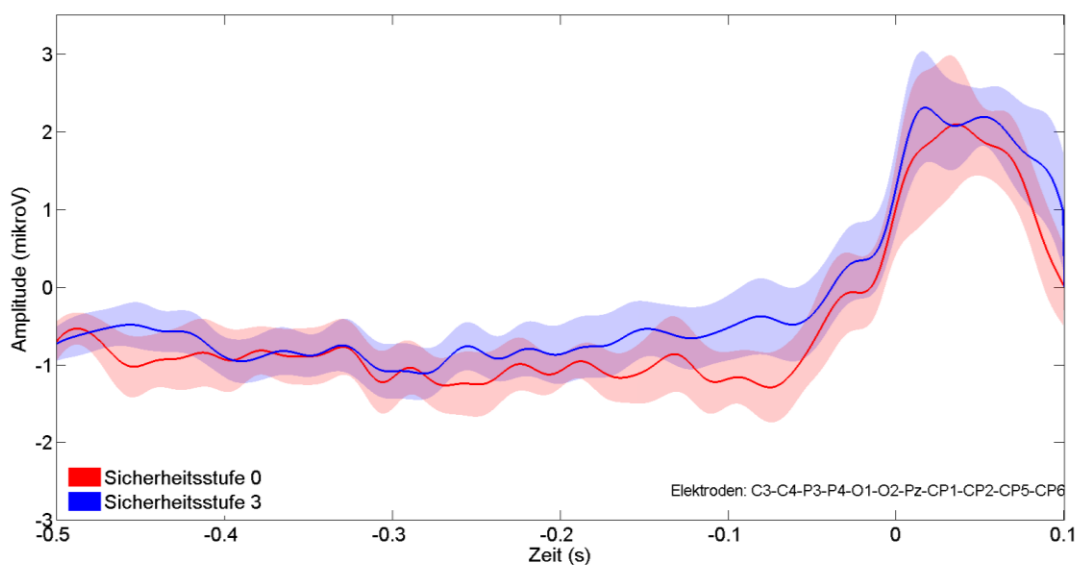


Abbildung 39: Darstellung der reaktionszeitkorrelierten Amplitudenkurven für höchste und niedrigste Sicherheitsstufe bei valider Aufmerksamkeitsbedingung. Im Zeitfenster bis 500ms vor der motorischen Antwort sind keine signifikanten Potentialdifferenzen dargestellt.

Da sich die Reaktionszeiten für Durchgänge höchster und niedrigster Entscheidungssicherheit signifikant unterschieden (3.953s gegenüber 4.204s; $p = 0.018$) wurde eine weitere Analyse der elektrophysiologischen Daten

Ergebnisse

durchgeführt, die diese Tatsache berücksichtigte, um den Einfluss der Entscheidungssicherheit bei der Bewegungsplanung genauer zu untersuchen. Dazu wurde ein Zeitfenster (Zeitpunkt der Antwort 3.5s bis 4.4s, also innerhalb der ersten 900ms nach Erlöschen des zweiten Pfeils) ausgewählt, in dem sich die Reaktionszeiten für die beiden Sicherheitsstufen nicht signifikant unterschieden (3.895s bzw. 3.939s; $p = 0.052$). Die Abbildung 40 zeigt die beiden EKP der Sicherheitsstufe „0“ bzw. „3“. Die zugehörige Clusterabbildung (Abbildung 41) wies erneut einen links parietookzipital betonten signifikanten positiven Cluster ($p = 0.030$) im vorbeschriebenen Zeitbereich, hier von 3.738s bis 3.826s, aus.

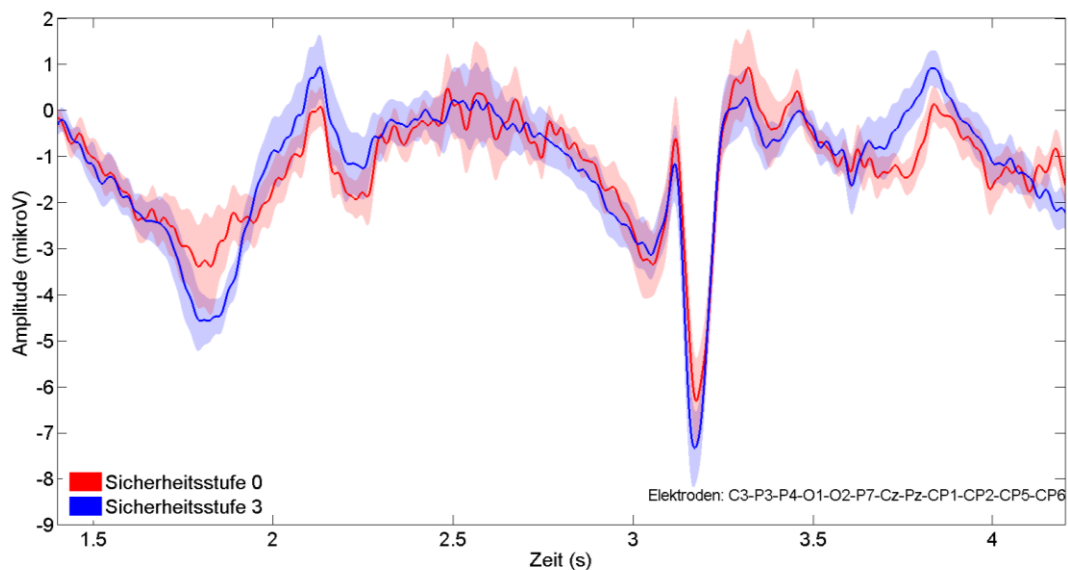


Abbildung 40: EKP-Darstellung der Sicherheitsstufen „0“ und „3“ für Durchgänge, die sich bezüglich der zugehörigen Reaktionszeiten nicht signifikant unterschieden, valide Aufmerksamkeitsausrichtung. Im Bereich von 3.8s weicht die Kurve für Sicherheitsstufe „3“ ca. $1\mu\text{V}$ nach oben ab.

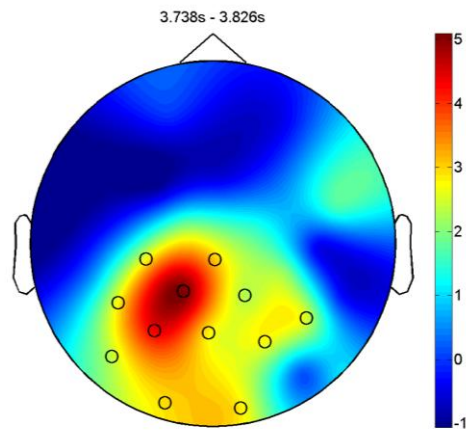


Abbildung 41: Vergleich der Sicherheitsstufen „0“ versus „3“: Positiver Cluster im Zeitbereich von 3.738s bis 3.826s. Bei der Kontrastierung von höchster und niedrigster Sicherheitsstufe zeigte sich ein parietookzipitaler signifikanter positiver Cluster ($p < 0.05$) mit links parietal am stärksten ausgeprägtem Effekt für Durchgänge, die sich bezüglich der zugehörigen Reaktionszeiten nicht signifikant unterschieden.

3.4 EKP-Analysen bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung

3.4.1 Kohärenzabhängigkeiten im EKP

Wie unter 3.3.1 bei valider Aufmerksamkeitsausrichtung gezeigt, wurde auch für die invalide Bedingung die Kohärenzabhängigkeit der EKP untersucht. Es zeigte sich hier die gleiche Kohärenzabhängigkeit der elektrophysiologischen Korrelate wie oben beschrieben. Der Zeitbereich und die räumliche Ausdehnung des signifikanten Clusters ($p < 0.001$) während der Teststimuluspräsentation im Vergleich der beiden extremen Kohärenzstufen unter invalider Aufmerksamkeitsbedingung unterschieden sich nur unwesentlich von den dargestellten Ergebnissen bei valider Aufmerksamkeitsbedingung.

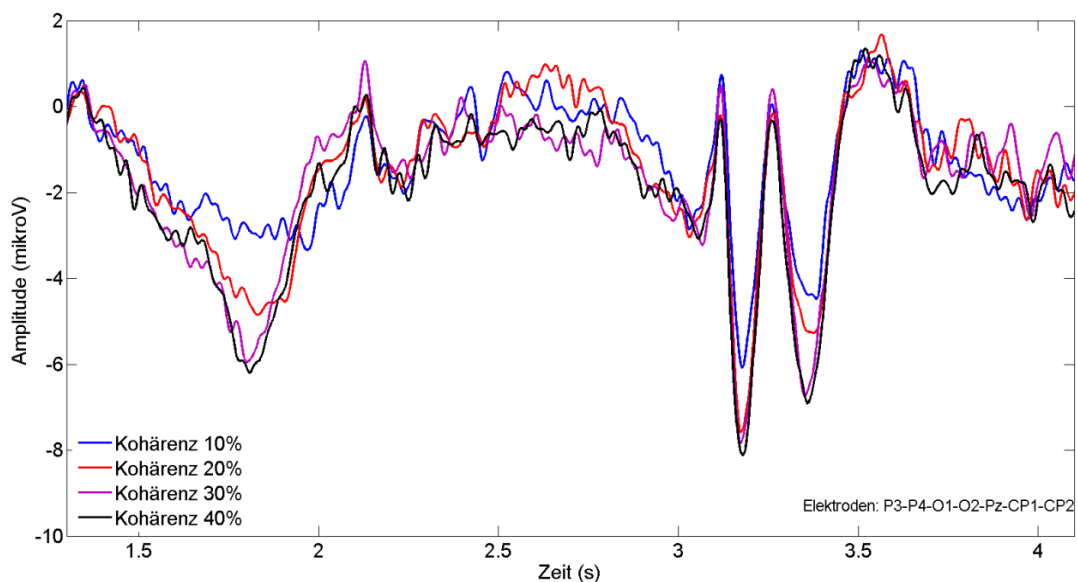


Abbildung 42: Darstellung der Kohärenzabhängigkeit der EKP bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung. Im Zeitfenster des Teststimulus sind die für die jeweilige Kohärenzstufe abgebildeten Potentiale zu erkennen. Die Reihenfolge der EKP-Kurven und die Zuordnung zu den jeweiligen Kohärenzstufen entsprachen den bei valider Bedingung beschriebenen Befunden.

Die folgenden Abbildungen kontrastieren wiederum die beiden extremen Kohärenzstufen. Der Vergleich zeigt signifikante Differenzen des EKP-Signals im Zeitbereich des Teststimulus sowie des Instruktionspfeils.

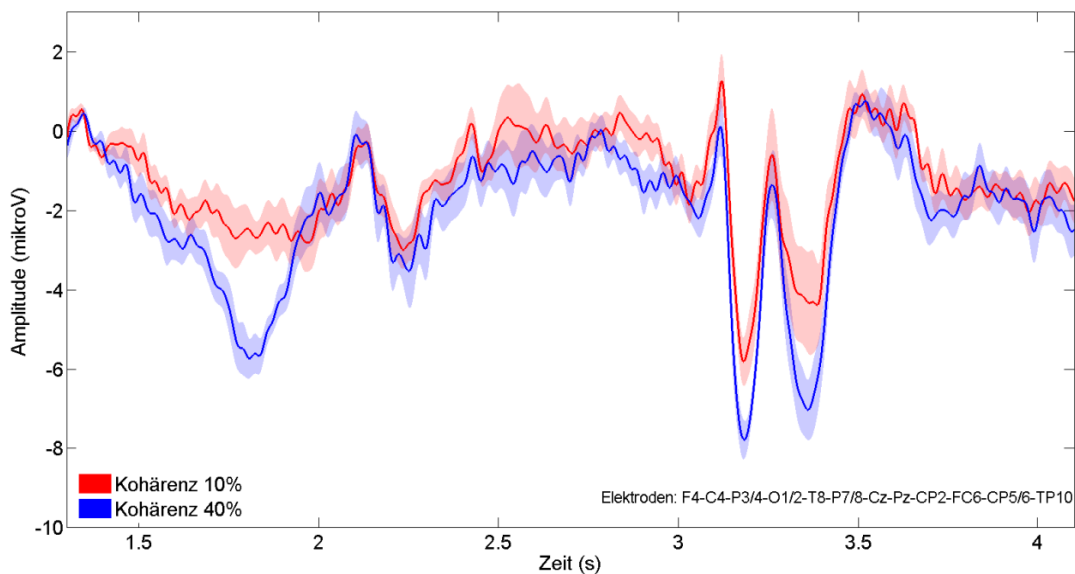


Abbildung 43: Darstellung der Amplitudenkurven für die niedrigste und höchste Kohärenzstufe bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung. Bei ~1.8s zeigte sich eine circa 3 μ V betragende Amplitudendifferenz. Bei ~3.2s und ~3.4s lag die Kurve für 40% Kohärenz circa 2 μ V unter derjenigen für 10% Kohärenz.

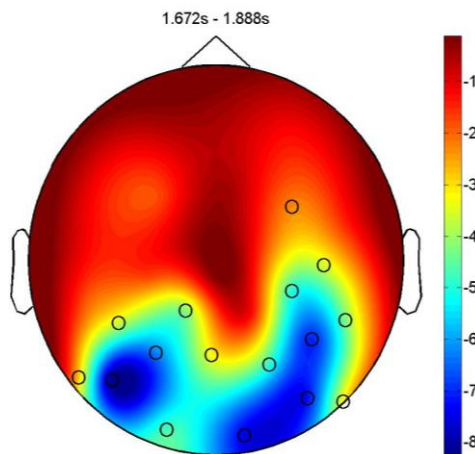


Abbildung 44: Vergleich niedriger versus hoher Kohärenz bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 1.672s bis 1.888s. Zu sehen ist ein von okzipital bis parietotemporal reichender negativer Cluster mit zwei symmetrischen parietotemporalen Schwerpunkten ($p < 0.001$) für den Vergleich der Kohärenzstufen 10% und 40% bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung.

Abbildung 45 zeigt den signifikanten negativen parietookzipitalen Cluster ($p = 0.008$) im Zeitfenster von 3.118s bis 3.225s. Für den Zeitbereich von 3.301s bis 3.430s wurde der in Abbildung 46 dargestellte negative Cluster ($p = 0.008$) berechnet.

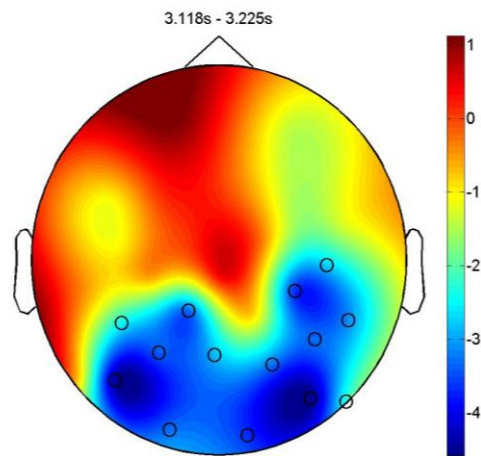


Abbildung 45: Vergleich niedriger versus hoher Kohärenz bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 3.118s bis 3.225s mit parietookzipitaler Lokalisierung ($p < 0.01$).

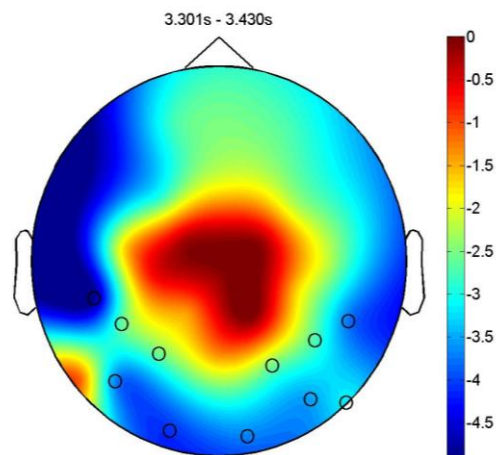


Abbildung 46: Vergleich niedriger versus hoher Kohärenz bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 3.301s bis 3.430s mit parietookzipitaler Lokalisierung ($p < 0.01$).

3.4.2 EKP in Abhängigkeit des Diskriminationserfolgs

Auch für den invaliden Fall wurde der Zusammenhang zwischen Diskriminationserfolg in den entsprechenden EKP untersucht. Hier sei nochmals an die Korrelation zwischen Kohärenzstufe und Diskriminationserfolg erinnert (vgl. Abbildung 16).

Ergebnisse

Bei der Untersuchung des gleichen Zeitraumes, in dem sich die Potentialdifferenz bei valider Aufmerksamkeitsausrichtung ergeben hat, zeigte sich auch für die invalide Bedingung eine entsprechende, gleichsinnige Potentialveränderung (Abbildung 47). Der zugehörige signifikante negative Cluster ($p = 0.003$) ist sowohl vom zeitlichen Auftreten als auch von der räumlichen Ausdehnung vergleichbar, jedoch weniger stark ausgeprägt als bei valider Aufmerksamkeitsausrichtung.

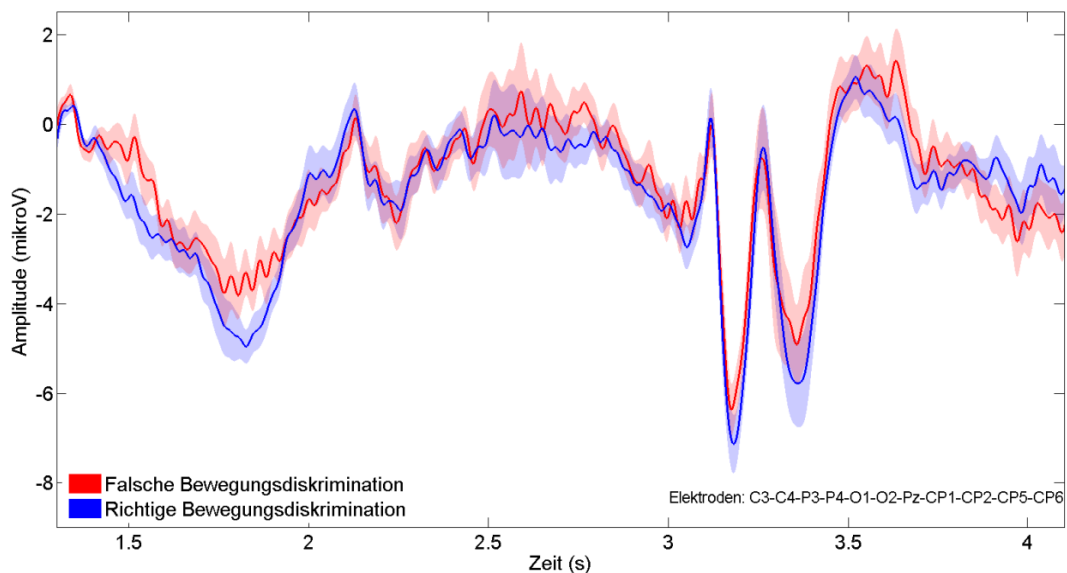


Abbildung 47: Darstellung der Amplitudenkurven bei richtiger und falscher Diskrimination der Bewegungsrichtung bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung. Bei ~1.85s zeigte sich eine circa $1.5\mu\text{V}$ betragende Amplitudendifferenz. Bei ~3.2s hat die Kurve für richtige Diskrimination einen circa $1\mu\text{V}$ größeren negativen Ausschlag.

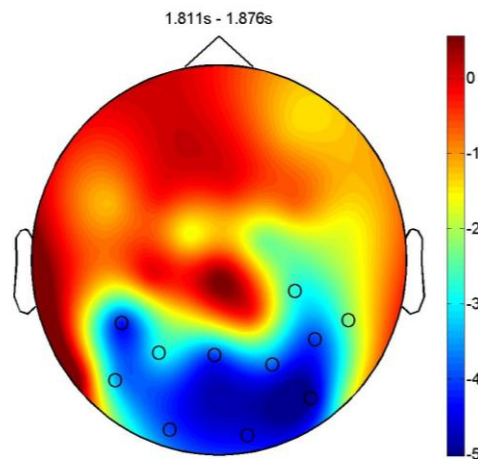


Abbildung 48: Korrelat für korrekte Bewegungsklassifikation bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung, unkorrigiert für den Einfluss der Kohärenz: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 1.811s bis 1.876s. Zu sehen ist ein von okzipital bis parietotemporal reichender negativer Cluster ($p < 0.01$) für den Vergleich von richtiger und falscher Antwort.

Ein weiterer signifikanter Cluster ($p = 0.044$) zeigte sich, wie schon für den Kontrast der beiden äußeren Kohärenzstufen, im Zeitbereich des zweiten Pfeils bei circa 3.2s.

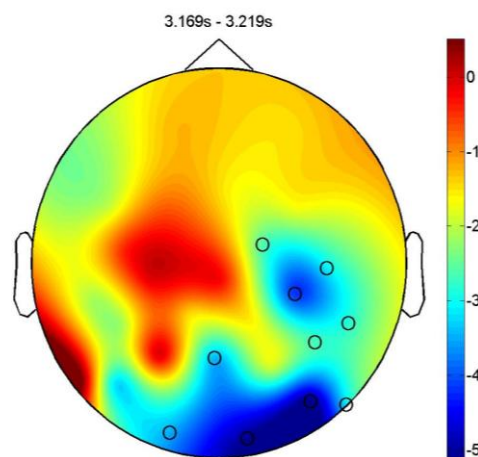


Abbildung 49: Korrelat für korrekte Bewegungsklassifikation bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung, unkorrigiert für den Einfluss der Kohärenz: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 3.169s bis 3.219s. Es zeigte sich ein okzipital und rechts parietal lokalisierter signifikanter Cluster ($p < 0.05$) für die Gegenüberstellung von richtiger und falscher Diskriminationsleistung bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung.

3.4.3 EKP in Abhängigkeit der Entscheidungssicherheit

Im folgenden Abschnitt werden Unterschiede der EEG-Antworten für die verschiedenen Konfidenzbewertungen bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung beschrieben. Abbildung 50 zeigt die EKP-Kurven der vier Sicherheitsstufen bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung. Bei $\sim 1.8\text{s}$ nimmt der negative Amplitudenausschlag tendenziell mit steigender Sicherheitseinschätzung der Probanden zu, jedoch liegt die Amplitudenkurve für die Sicherheitsstufe „2“ unter derjenigen für Sicherheitsstufe „3“. Im Bereich um 3.2s zeigte sich eine mit steigender Konfidenzbewertung in der Amplitude wachsende Negativität. Die gleiche Rangfolge deutete sich im Bereich um 3.4s an

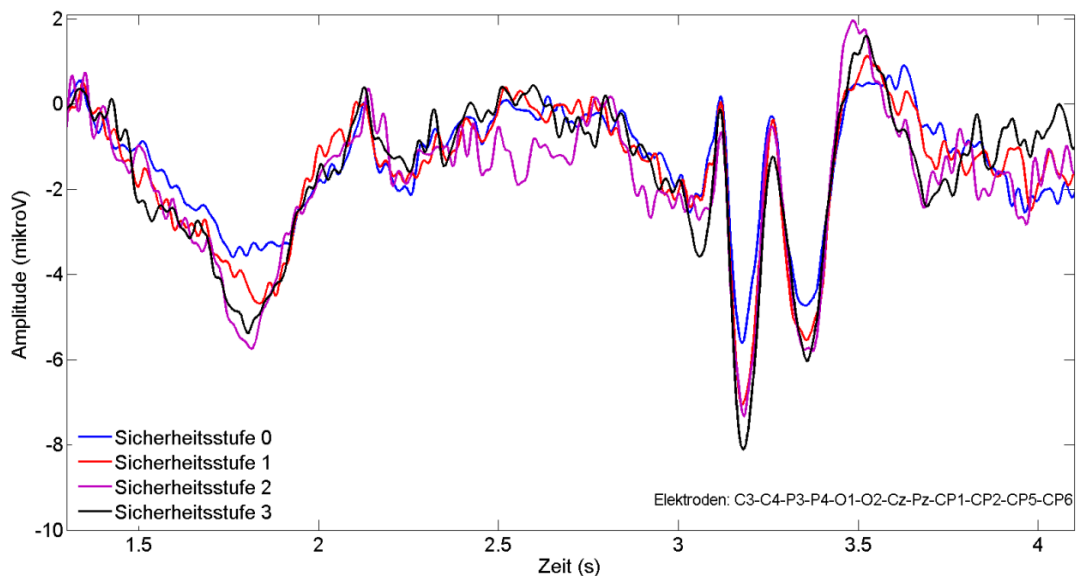


Abbildung 50: Darstellung der Amplitudenkurven der vier Sicherheitsstufen für die invalide Bedingung. Bei $\sim 1.8\text{s}$ nahm die Amplitude in der Reihenfolge Sicherheitsstufe „0“, „1“, „3“, „2“ ab. Im Bereich um 3.2s war der Amplitudenausschlag negativer, je höher die eingeschätzte Entscheidungssicherheit war, bei 3.35s zeigte sich der gleiche Befund.

Für die statistische Bewertung wurden erneut die EKP für Durchgänge mit höchster Sicherheitseinschätzung mit solchen niedrigster Entscheidungssicherheit verglichen (Abbildung 51). Bei circa 1.8s , das heißt 300ms nach Beginn der Teststimuluspräsentation, war die Amplitude für Sicherheitsstufe „3“ ungefähr $2\mu\text{V}$ negativer als für Sicherheitsstufe „0“ (vgl. Abbildung 43). Bei $\sim 3.2\text{s}$ wich die Kurve für die höchste Konfidenzbewertung

Ergebnisse

etwa $2\mu\text{V}$ nach unten ab. Der gleichsinnige Unterschied bei circa 3.4s war in der Permutationsstatistik nicht signifikant. Auch im Bereich von 3.5s bis 4.5s wurden keine signifikanten Cluster berechnet.

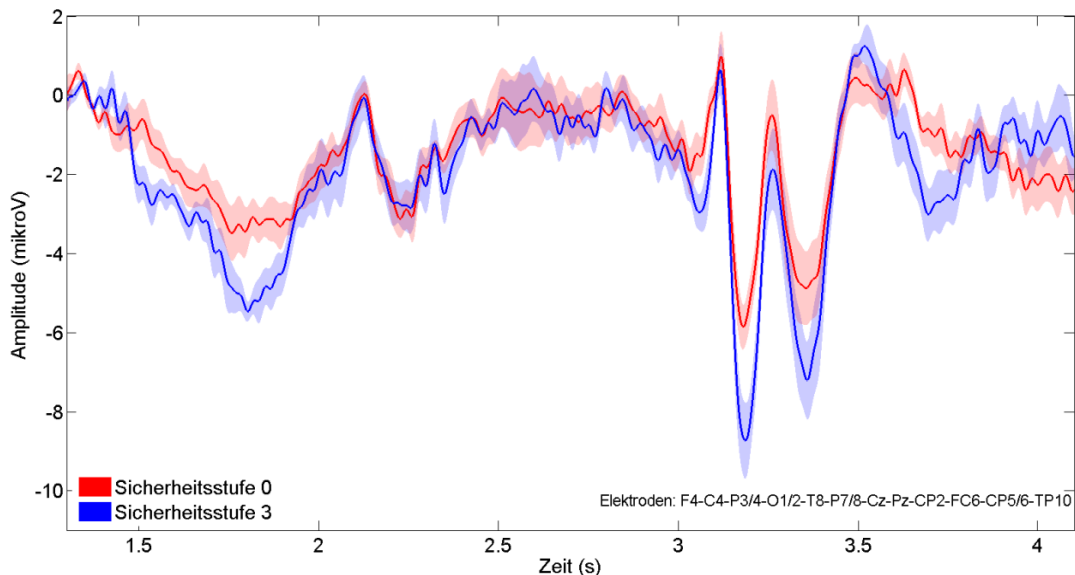


Abbildung 51: EKP-Darstellung der Sicherheitsstufen „0“ und „3“ bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung. Bei $\sim 1.8\text{s}$ wick die Kurve für Sicherheitsstufe „3“ circa $2\mu\text{V}$ nach unten ab; bei $\sim 3.2\text{s}$ wick sie circa $3\mu\text{V}$ nach unten ab.

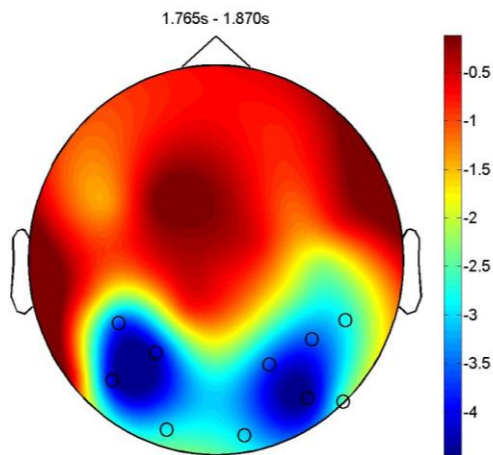


Abbildung 52: Korrelate der Entscheidungssicherheit bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung, nicht korrigiert für mögliche Einflüsse der Kohärenz: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 1.765s bis 1.870s. Es zeigte sich ein parietookzipital lokalisierter signifikanter Cluster ($p < 0.01$) für die Gegenüberstellung von höchster und niedrigster Konfidenzbewertung bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung.

Abbildung 52 stellt den zum Zeitbereich um 1.8s (Teststimulus) gehörigen signifikanten negativen Cluster ($p = 0.005$) dar (vgl. Abbildung 44).

Der signifikante negative parietookzipitale Cluster ($p = 0.003$) im Bereich um 3.2s (Instruktionspfeil) ist in der folgenden Abbildung dargestellt (vgl. Abbildungen 45 und 49).

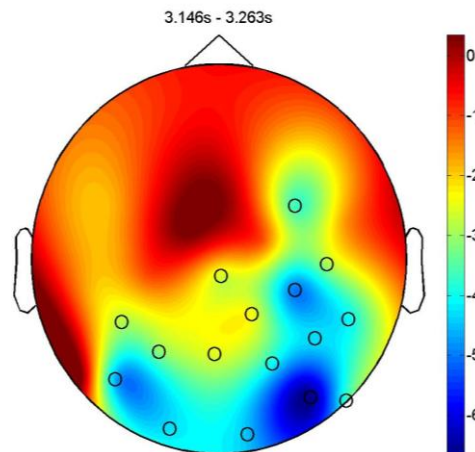


Abbildung 53: Korrelate der Entscheidungssicherheit bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung, nicht korrigiert für mögliche Einflüsse der Kohärenz: Darstellung des negativen Clusters im Zeitbereich von 3.146s bis 3.263s. Es zeigte sich ein parietookzipital lokalisierter signifikanter Cluster ($p < 0.01$) für die Gegenüberstellung von höchster und niedrigster Konfidenzbewertung bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung.

Wie schon für die validen Durchgänge beschrieben, kann der erste Cluster (Abbildung 52) durch die Kovariation von Entscheidungssicherheit und Kohärenzstufe erklärt werden.

Tabelle 2 fasst die Ergebnisse der EKP-Analyse im Bereich zwischen 3.0s und 3.5s bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung zusammen. Bei allen drei Vergleichen zeigte sich zwischen ~ 3.15 s und ~ 3.22 s ein signifikanter negativer Cluster. Die größten Differenzen waren okzipital und parietal lokalisiert mit leichter Betonung der rechten Hemisphäre.

Bei Vergleich 2 ergab sich zudem ein weiterer signifikanter negativer Cluster zwischen ~ 3.3 s und ~ 3.4 s. Bei den Vergleichen 1 und 3 deutete sich dieser

Ergebnisse

Befund lediglich an; es wurde jedoch bei ihnen mit Hilfe der Permutationsstatistik kein signifikanter Cluster entdeckt.

Tabelle 2: Zusammenfassung der Ergebnisse im Zeitbereich zwischen 3.0s und 3.5s bei invalider Aufmerksamkeitsbedingung.

	Zeitfenster	p-Wert
Vergleich 1 Kohärenz 40% gegen 10%	3.118s bis 3.225s 3.301s bis 3.430s	0.008 0.008
Vergleich 2 Richtige Diskrimination gegen falsche	3.169s bis 3.219s	0.044
Vergleich 3 Sicherheitsstufe „3“ gegen „0“	3.146s bis 3.263s	0.003

3.5 Fixationskontrolle

Während der Experimente lag die mittlere Augenposition stabil weniger als 1° vom Fixationspunkt (X-Achse: 0° ; Y-Achse: 0°) entfernt. Der Mittelwert der Augenposition über alle Durchgänge betrug für die X-Achse $0,94^\circ$ mit einer Standardabweichung von $2,52^\circ$ und für die Y-Achse $0,41^\circ$ mit einer Standardabweichung von $1,84^\circ$.

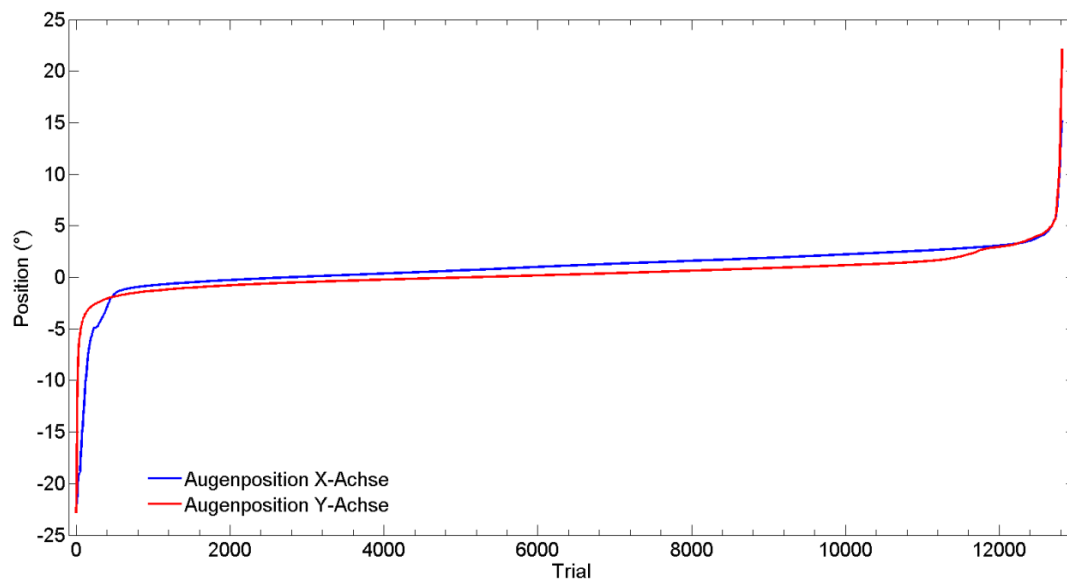


Abbildung 54: Darstellung der Augenpositionen (mittlere Augenposition pro Durchgang) über die Gesamtzahl der Durchgänge, sortiert von maximaler negativer Abweichung (Abweichung der Augenposition nach links bzw. unten) zu maximaler positiver Abweichung (nach rechts bzw. oben). Die Augenposition lag über circa 12400 Durchgänge in einem schmalen Bereich um den Fixationspunkt. Der steile Anstieg zwischen Durchgang 0 und ~200 demonstriert die Durchgänge mit stärkerer Abweichung der Augenpositionen nach links bzw. unten; ebenso der Anstieg nach Durchgang ~12800 eine stärkere Abweichung nach rechts bzw. oben.

4 Diskussion

4.1 Psychophysik

4.1.1 Reaktionszeiten

Wie in der Literatur bekannt ist, nimmt die Reaktionszeit mit abnehmender Entscheidungssicherheit oder geringerer Bewegungskohärenz zu. Ebenfalls ist die Latenz und Variabilität bei falschen Antworten größer. Durch selektive visuelle Aufmerksamkeit werden die Reaktionszeiten verkürzt und der Diskriminationserfolg erhöht (Henmon 1911; Wilimzig et al. 2008).

Die Einflüsse der Kohärenz, des Diskriminationserfolges und der Sicherheitsstufe waren hier innerhalb der invaliden Aufmerksamkeitsbedingung numerisch größer als innerhalb der validen Bedingung. Dies spiegelt den großen Einfluss selektiver räumlicher Aufmerksamkeit auf die neuronale Verarbeitung von Bewegungsreizen wider (Yeshurun und Carrasco 1998; Treue und Maunsell 1999; Carrasco et al. 2004).

4.1.2 Sicherheitsbewertung der Probanden

Erwartungsgemäß zeigte die aktuelle Studie Abhängigkeiten der Entscheidungssicherheit von der Aufmerksamkeitsbedingung einerseits und von der Kohärenzstufe andererseits (Abbildungen 10 und 12). Die Probanden waren sich umso sicherer in ihrer Entscheidung, je höher die präsentierte Kohärenz war. Bei valider Aufmerksamkeitsausrichtung war die durchschnittliche Entscheidungssicherheit höher als bei invalider Bedingung. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit den Resultaten von Zizlsperger et al. (2012), die darüber hinaus zeigten, dass Aufmerksamkeit die Entscheidungssicherheit stärker erhöht als die objektive perzeptuelle Diskriminationsleistung (vgl. Abbildung 1).

Die Abhängigkeit der Konfidenz von der Kohärenz bedeutet im Umkehrschluss, dass sich Pools von Durchgängen mit hoher Sicherheit von solchen mit niedriger Sicherheit auch mit Blick auf den Faktor Kohärenz unterscheiden müssen. Diese Voraussage hat sich durch weitere Analysen der Verhaltensdaten bestätigt (Abbildung 13).

Weiterhin hängt die angegebene Sicherheitsstufe von der zugehörigen perzeptuellen Diskriminationsleistung der Probanden ab (Abbildung 14), möglicherweise wiederum als Ausdruck der Kovarianz mit der Kohärenz, da auch der Diskriminationserfolg kritisch von der Kohärenz abhängt. Abbildung 15 stellte den prozentualen Anteil der richtigen Antworten bei höchster und niedrigster Sicherheitseinschätzung dar. Es wurde gezeigt, dass Diskriminationserfolg und Entscheidungssicherheit kritisch von der präsentierten Kohärenz abhängen (Abbildungen 11 und 12). Sowohl Sicherheitseinschätzung als auch objektive Leistung kovarierten mit der präsentierten Kohärenzstufe. Aus diesen Argumenten begründet sich die Notwendigkeit, bei der Analyse der EKP für diese Kovarianzen zu kontrollieren, es muss also beim Vergleich der Konfidenz bezüglich dargebotener Kohärenzstufe und Richtigkeit der Antworten korrigiert werden.

Die Probanden folgten gewissenhaft der Anweisung, die höchste Sicherheitseinschätzung für sicher erkannte Durchgänge zu verwenden. Dies zeigte sich darin, dass in 96% der Durchgänge mit höchster Sicherheit tatsächlich korrekt geantwortet wurde. Bei der Verwendung der niedrigsten Sicherheitseinschätzung lag der Anteil der richtigen Antworten mit 37% (valide) bzw. 38% (invalide) über der zu erwartenden Ratewahrscheinlichkeit von 25%. Die Leistung der Probanden ist in diesem Bereich besser als sie selbst einschätzten. Dies spiegelt eine erhöhte Unsicherheit im niedrigkohärenten Bereich wider, ein Phänomen, das in der Literatur unter dem Begriff des „underconfidence bias“ bekannt geworden ist (Peirce und Jastrow 1884) und in theoretischen Modellen wie der „subjective distance theory“ mögliche Erklärungen gefunden hat (Björkman et al. 1993). Demnach wird das subjektive Gefühl der Unsicherheit bei sensorischen Unterscheidungsaufgaben nicht durch

ein Mehr an Erfahrung über das Ergebnis des Urteils beeinflusst, sondern es besteht aufgrund eines implementierten neuronalen Systems (Björkman et al. 1993).

Aus den Abhängigkeiten (Kovariation), welche Entscheidungssicherheit von verschiedenen Einflussgrößen aufweist, ergibt sich die Notwendigkeit, Aufmerksamkeit, Kohärenzstufe und Diskriminationserfolg zu kontrollieren, um Argumente für die eigenständige und unabhängige Rolle der Entscheidungssicherheit im Entscheidungsfindungsprozess zu finden (vgl. 4.2.3).

4.1.3 Fixationskontrolle

Die Auswertung der Augendaten legte dar, dass die Probanden die Anweisung der zentralen Fixation gewissenhaft und genau befolgten. Es ist deshalb auszuschließen, dass Abweichungen der Fixation auf die vorgestellten Befunde einen systematischen Einfluss haben konnten.

4.2 EKP-Differenzen

Die EKP zeigten typische und erwartete Komponenten, die einerseits frühe visuelle Antworten widerspiegeln, andererseits Antworten darstellen, wie sie ganz charakteristisch in Oddball-Paradigmen beobachtet werden. Die in Abbildung 17 über den gesamten Zeitverlauf dargestellten EKP zeigten kleine, frühe negative Wellen, die aufgrund der zentralen Referenzelektrode als P1 gedeutet werden. Sie treten jeweils circa 75ms nach Erscheinen des ersten Pfeils, nach Prästimulusbeginn und nach Erscheinen des zweiten Pfeils auf. Etwa 50ms später folgte eine kräftige positive Potentialkomponente, die als N1 gedeutet wird sowie bei circa 200ms nach dem jeweiligen visuellen Stimulus eine als P2 gedeutete Komponente. Dieser P1/N1-Komplex mit nachfolgender P2 stellt eine typische Abfolge visuell evozierter Potentiale dar und spiegelt die Verarbeitung im frühen visuellen Kortex wider (vgl. z.B. Haider et al. 1964; Luck et al. 1990).

4.2.1 Vergleich valider mit invalider Aufmerksamkeitsbedingung

Der Vergleich der beiden Aufmerksamkeitsbedingungen ergab einen kräftigen Unterschied in den EKP nach Präsentation des Instruktionspfeiles. Dieser erst unterschied die beiden Aufmerksamkeitsbedingungen und markierte im invaliden Fall mit einer Auftrittswahrscheinlichkeit von 20% ein seltenes und die Erwartung verletzendes Ereignis. Die Potentialdifferenz circa 360ms nach Erscheinen des Instruktionspfeiles lässt sich somit als klassische P3-Welle (P3b) interpretieren (Sutton et al. 1965; Squires et al. 1975). Um den positiven Potentialcharakter und die zentrale Lokalisation der P3b darzustellen und die Befunde mit der Literatur vergleichen zu können, wurden in einer zusätzlichen Analyse die beiden Mastoid-Elektroden als Referenz gewählt (Abbildung 22). Abbildung 23 stellte den zentral betonten Cluster der Amplitudendifferenz dar (vgl. Dien et al. 2003). Die Latenz bis zum Auftreten der P3b gilt als Maß für die Zeit, die benötigt wird, die Ambivalenz des zweiten Pfeils (ob valide oder invalide Aufmerksamkeitsausrichtung) zu klären (Sutton et al. 1967) und den

Reiz zu bewerten und zu kategorisieren (McCarthy und Donchin 1981; Verleger 1997). Auch soll die P3b eine neuronale Verknüpfung zwischen Wahrnehmung eines Reizes und zugehörigem Antwortverhalten bilden (Polich 2007). Die Ausprägung der P3b ist umso größer, je seltener und unerwarteter das Ereignis auftritt (Donchin 1981). In unserem Paradigma stellte dieser Befund somit das neuronale Korrelat zu dem Zeitpunkt dar, an dem die Testpersonen mit der invaliden Aufmerksamkeitsbedingung konfrontiert wurden und über das nicht beachtete Kinematogramm Aussagen treffen mussten. Aufgrund der deutlichen Potentialunterschiede zwischen valider und invalider Bedingung können weitere Analysen der EKP in diesem Zeitbereich nur für beide Aufmerksamkeitsbedingungen getrennt sinnvoll interpretiert werden.

4.2.2 EKP-Differenzen im Zeitbereich der Teststimuluspräsentation (1.5s bis 2.0s)

Die gezeigten Kohärenzstufen spiegelten sich zu verschiedenen Zeitpunkten in der neuronalen Antwort wider. Die erste Amplitudendifferenz fand sich im Zeitbereich der Teststimuluspräsentation. Höhere Kohärenzstufen evozierten circa ab 200ms bis 300ms nach Beginn der Bewegungsreizpräsentation höhere Negativitäten, ein Befund, der in vergleichbarer Weise in anderen EEG-Studien und, analog, in MEG-Studien gefunden wurde (Niedeggen und Wist 1999; Patzwahl und Zanker 2000; Aspell et al. 2005; Händel et al. 2006; Händel et al. 2009). Höher kohärente Reize führten zu einem Amplitudenzuwachs im parietookzipitalen Bereich mit weitgehend symmetrischen Aktivierungsmustern (Abbildungen 25 und 43).

Bei der Kontrastierung von Durchgängen mit richtiger und falscher Diskrimination (vgl. Abbildungen 27 und 47) sowie von höchster und niedrigster Sicherheitseinschätzung (vgl. Abbildungen 30 und 51) zeigten sich ebenfalls Unterschiede mit vergleichbarer Ausprägung und Lokalisation im EKP für den Zeitbereich der Präsentation des Teststimulus (valide und invalide Aufmerksamkeitsbedingung). Die Verteilung und Konfiguration dieser Potentiale

entsprach sehr genau der Differenz für den Kontrast der beiden extremen Kohärenzstufen. Somit erscheinen diese Unterschiede hinreichend durch die durchschnittlich höhere Kohärenz des Teststimulus bei korrekt erkannten und mit höchster Sicherheitsstufe beantworteten Durchgängen erklärt. Die psychophysischen Analysen ergaben, dass den richtig beantworteten Einzelexperimenten eine höhere durchschnittliche Kohärenzstufe zu Grunde lag. Der gleiche Zusammenhang stellte sich auch für die Durchgänge mit höchster Sicherheitsstufe heraus. Die EKP zeigten das elektrophysiologische Korrelat hierzu und spiegelten die Kovariation von Sicherheitseinschätzung und Diskriminationserfolg mit der Kohärenzstufe wider. Die Aufmerksamkeitsbedingung spielte zu diesem Zeitpunkt keine Rolle, da erst der zweite Pfeil bei 3.0s die Aufmerksamkeitsbedingungen festlegte. Der Amplitudenzuwachs in parietookzipitalen Regionen spiegelt plausibel die Aktivität des bewegungssensitiven visuellen Kortex wider und dürfte eine Summenantwort aus verschiedenen kortikalen Arealen darstellen, unter anderem die Aktivität der Areale MT und MST. Die Areale MT und MST spielen eine entscheidende Rolle in der neuronalen Verarbeitung von Bewegungsreizen. Einzelzelleableitungen von Neuronen dieser Areale haben gezeigt, dass ihre Entladungsraten linear mit der präsentierten Bewegungskohärenz ansteigt (Zeki 1974; Newsome et al. 1989). Ebenso bewirkt die Kohärenzzunahme eine modulierte Aktivität in fMRT-Experimenten (Becker et al. 2008; Helfrich et al. 2012) und im MEG (Händel et al. 2006).

4.2.3 EKP-Differenzen im Zeitbereich nach 3.5s (valide Aufmerksamkeitsbedingung)

Als Hauptbefund bei der Analyse der EEG-Daten fand sich beim Vergleich von höchster und niedrigster Entscheidungssicherheit bei Durchgängen mit valider Aufmerksamkeitsausrichtung eine Potentialdifferenz circa 300ms nach Erlöschen des zweiten Pfeils (Abbildung 32). Diese Potentialdifferenz (circa 80ms Dauer, ~330ms vor dem gemittelten Antwortzeitpunkt) hatte einen

parietalen Lokalisationsschwerpunkt mit linkshemisphärischer Betonung und stellte somit ein Korrelat für Entscheidungssicherheit dar. Die unter 4.1.2 erklärte Kovarianz von Entscheidungssicherheit einerseits und Kohärenzstufe sowie Antwortverhalten andererseits machten weitere Analysen zur Klärung dieses Befundes notwendig.

Weder im Vergleich der EKP von höchster und niedrigster Kohärenzstufe (Abbildung 25), noch im Vergleich von richtigem und falschem Antwortverhalten (Abbildung 27) zeigte sich im genannten Zeitbereich eine Amplitudendifferenz. Anders als die frühen visuellen Antworten, die von der Bewegungskohärenz abhängen, ist dieses Potential also kein visuell determiniertes Potential.

Durch weitere Kontrollen konnte faktisch ausgeschlossen werden, dass diese Potentialdifferenz durch Kovariablen, die mit Entscheidungssicherheit korrelierten, moduliert wurde. So fand sich der Potentialunterschied auch in statistischen Analysen, in denen sich nur die Sicherheitseinschätzung unterschied, Kohärenzstufe und Diskriminationserfolg jedoch invariant waren (vgl. Abbildungen 33 bis 38). Tabelle 1 gab einen Überblick über die für den jeweiligen Kontrast gefundenen signifikanten Cluster. Im Zeitbereich von ~ 3.74 s bis ~ 3.82 s zeigte sich in allen Vergleichen ein positiver Cluster. Die topographische Verteilung und die einheitliche Polarität sprachen in ihrer Zusammenschau für die eigenständige und unabhängige Genese der Potentialdifferenz. Die leichte Variation der Lokalisation (Vergleich 2 und 3) könnte die Gewichtung der neuronalen Verarbeitung je nach ausgeschlossener Variable widerspiegeln. Bei der Eliminierung beider Kovariablen (Vergleich 4) zeigte sich eine gute Übereinstimmung der Lokalisation mit Vergleich 1.

An diesem Punkt ist der Nachweis erbracht, dass sich diese parietale EKP-Aktivität unabhängig von objektivem Antwortverhalten und präsentierter Kohärenzstufe verhält, sondern die Sicherheitseinschätzung der zugehörigen Entscheidung repräsentiert. Die topographische Betonung des parietalen Kortex erinnert an Neurone im lateralen intraparietalen Kortex (LIP) des Rhesusaffen, welche als erstes neuronales Korrelat für Entscheidungssicherheit im Primaten

identifiziert wurden (Shadlen und Newsome 2001; Kiani und Shadlen 2009). LIP bezeichnet eine sensomotorische Schnittstelle des visuellen Kortex, in der visuelle Signale integriert und in motorische Programme, Sakkaden, übersetzt werden (Gnadt und Andersen 1988; Platt und Glimcher 1999; Roitman und Shadlen 2002). Wie Kiani und Shadlen (2009) kürzlich überzeugend zeigen konnten, ist das Entladungsverhalten der Neurone in LIP nicht allein durch visuelle Eigenschaften oder die folgende Augenbewegung determiniert, sondern hängt ebenso kritisch von der sicheren Erwartung einer Belohnung ab, die wiederum die Überzeugung des Tieres, richtig zu antworten, widerspiegelt. Trotz dieser Befunde beim Affen gibt es kaum systematische elektrophysiologische Untersuchungen beim Menschen (Graziano et al. 2010).

Mit Abbildung 39 wurde dargelegt, dass sich keine signifikante Differenz in den reaktionszeitkorrelierten EKP finden ließ. Da der Zeitpunkt der Amplitudendifferenz für die beiden Sicherheitseinschätzungen der motorischen Antwort (mittlerer Zeitpunkt für höchste und niedrigste Sicherheitseinschätzung) um ca. 330ms vorausging und über links parietalen Elektroden betont auftrat, spricht dies für eine Repräsentation der Entscheidungssicherheit im Prozess der motorischen Handlungsplanung. Um diesen eingehender zu untersuchen, wurde die Analyse der EKP in einem Zeitfenster wiederholt, in dem sich die mittleren Reaktionszeiten der beiden Sicherheitsbewertungen nicht signifikant unterschieden (Abbildungen 40 und 41). Bei dieser Analyse ergab sich eine Potentialdifferenz, deren Lokalisation und Polarität in guter Übereinstimmung mit den vorangegangenen Befunden waren. So konnte ausgeschlossen werden, dass sich die Differenz der EKP allein durch einen Unterschied der Reaktionszeiten begründen lässt. In Analogie zur Bewegungsplanung der Sakkaden beim Affen erscheint die prämotorische Aktivität über parietalen Elektroden geeignet, zur Bewegungsinitiierung und -planung beizutragen. Dieser Interpretation folgend ist das „motorische Bereitschaftspotential“ umso größer, je höher die subjektive Entscheidungssicherheit ist. Die Sicherheitseinschätzung der Probanden verbleibt als eigenständiges (von Diskriminationserfolg und Kohärenzstufe unabhängiges) elektrophysiologisches

Korrelat im sensomotorischen Prozess und ist als prämotorisches Äquivalent über dem (linken) parietalen Kortex messbar.

Kontinuierliche sensorische Verarbeitung und Informationsfluss führen zu einer Entscheidungsfindung und werden unmittelbar in die motorische Handlungsinitiierung mit einbezogen (Selen et al. 2012; Bastian et al. 2003). Im vorgeschlagenen Interpretationsansatz erhöht die Entscheidungssicherheit als eigenständiger Parameter im bayesschen Entscheidungsprozess, der in die motorische Handlungsplanung integriert ist, die Bereitschaft, die getroffene Entscheidung in Bewegung umzusetzen. Dies spricht für eine grundlegende Rolle der Entscheidungssicherheit bei sensomotorischer Verarbeitung und legt nahe, dass sich perzeptuelle Entscheidungssicherheit und Bewegungsinitiierung eine gemeinsame neuronale Ebene teilen.

Aus gewonnenen sensorischen Erfahrungen resultiert eine interne Repräsentation bayesscher Wahrscheinlichkeiten, die uns hilft, neue Aufgaben zu lösen (Knill und Pouget 2004). Im Rahmen der bayesschen Wahrscheinlichkeitstheorie und Entscheidungsfindung wurde dargelegt, dass Probanden bei einer sensomotorischen Aufgabe ihre interne Wahrscheinlichkeitsrepräsentation zusammen mit dem aktuellen sensorischen Input verrechnen. Aus diesen beiden Informationsquellen wird eine nach bayesschen Regeln (vgl. Ramsey und Mellor 1990) optimierte Entscheidung berechnet (Körding und Wolpert 2004; Bach und Dolan 2012). Auch für motorisches Lernen scheinen diese neuronalen Berechnungsweisen von großer Bedeutung zu sein (Singh und Scott 2003). Die Berechnung ist dann optimal, wenn die interne Repräsentation den Umweltbedingungen möglichst genau entspricht (Girshick et al. 2011). Dabei muss sie zwischen zwei Extremen (Erfahrung einerseits, momentaner sensorischer Input andererseits) vermitteln und einen Ausgleich finden (Salinas 2011).

Diese Arbeit zeigt zum ersten Mal elektrophysiologische Korrelate beim Menschen in diesem bayesschen Entscheidungsprozess und setzt sie in Relation zu Stimulusstärke und objektiver Leistung. Entscheidungssicherheit als

eigenständige Größe ist damit auch ein Indikator für die Gewinnerwartung (Wahrscheinlichkeit einer richtigen Antwort). Die Aktivität über dem (linken) parietalen Kortex hängt von der bayesschen Wahrscheinlichkeit ab, dass die gegebene Antwort richtig ist und daraus ein Nutzen resultiert (Platt und Glimcher 1999). Der Befund legt den Schluss nahe, dass Generierung motorischer Aktivität und Entscheidungssicherheit gemeinsame neuronale Strukturen auf sensomotorischer Ebene teilen.

Interessanterweise zeigte sich der spezifische Potentialunterschied nur bei der validen Aufmerksamkeitsausrichtung. Warum fehlte er in der invaliden Aufmerksamkeitsbedingung? Auch hier bietet sich eine analoge Interpretation zu den Erkenntnissen aus der Primatenforschung an (Goldberg et al. 1990; Gottlieb et al. 1998). Es wurde gezeigt, dass LIP-Neurone beim Affen nicht a priori bewegungssensitiv sind, sondern dass sie eine wichtige Rolle in der motorischen Planung spielen (Gnadt und Anderson 1988). Erst beeinflusst durch Lernprozesse und selektive visuelle Aufmerksamkeit erhalten diese Neurone ihre Empfindlichkeit für visuelle Bewegungsreize und erlangen ihre Bedeutung für die sensomotorische Kopplung (Shadlen und Newsome 1997; Gottlieb et al. 1998; Platt und Glimcher 1999; Gold und Shadlen 2000; Gold und Shadlen 2007). Die invalide Aufmerksamkeitsausrichtung könnte geeignet sein, diesen Prozess zu durchbrechen. Umgekehrt scheint die valide visuelle Aufmerksamkeit essentiell notwendig, damit die sensomotorischen Informationen in LIP implementiert und verarbeitet werden können. Dieser Implementierungsprozess hängt also kritisch von der Aufmerksamkeitsausrichtung ab und wird durch die invalide Bedingung verletzt. In weiteren Experimenten könnte untersucht werden, ob sich auch für die invalide Aufmerksamkeitsausrichtung Bedingungen finden lassen, bei denen sich sensomotorische Implementierung zeigen lässt, wenn z.B. durch höhere Kohärenzstufen eine stärkerer visueller Reiz dargeboten wird.

4.2.4 EKP-Differenzen im Zeitbereich von 3.0s bis 3.5s (invaliden Aufmerksamkeitsbedingung)

Als drittes Ergebnis der EKP-Analysen ergab sich ein weiterer Potentialunterschied, diesmal nur bei der invaliden Aufmerksamkeitsbedingung und zwar im Zeitbereich des Instruktionsspeils. Für alle Vergleiche von höchster und niedrigster Kohärenz- und Sicherheitsstufe sowie für den Vergleich von richtiger und falscher Richtungsdiskrimination zeigten sich, neben den schon erläuterten Potentialdifferenzen im Teststimulusbereich, in Polarität und Lokalisation einheitliche Differenzen zwischen 3.0s und 3.5s (vgl. hierzu die Übersicht aller signifikanten Cluster in Tabelle 2). Bei allen gerade erwähnten Vergleichen findet sich ein uniformer parietookzipitaler negativer Cluster (Abbildungen 45, 49 und 53) bei circa 3.2s. Da die Befunde bei 3.2s in ihrer topographischen Ausprägung und Polarität stark an die kohärenzabhängigen Cluster im Teststimulusbereich erinnern, liegt hier die Vermutung nahe, dass die unterschiedliche präsentierte Kohärenz die Ursache dieses Potentialunterschiedes ist. Da, wie schon ausführlich dargelegt, Diskriminationserfolg und Entscheidungssicherheit mit der Kohärenzstufe kovariieren, ergeben sich die signifikanten Cluster nicht nur für den Vergleich der Kohärenzstufen, sondern auch bei den Analysen der Entscheidungssicherheit und des Diskriminationserfolgs. Ein weiterer kohärenzabhängiger signifikanter Cluster (Abbildung 46) ergab sich zwischen 3.301s und 3.430s (ebenfalls nur invaliden Aufmerksamkeitsbedingung).

Wie unter 4.2.1 bereits erklärt kann das Potential, in dem sich die hier beschriebenen Cluster befinden als visuelle P2 gedeutet werden. Die Amplitude der P2 ist in diesem Experiment somit bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung kohärenzabhängig. Es ist nicht in allen Einzelheiten klar, welche Rolle die P2 im Rahmen der visuellen Verarbeitung spielt, aber es wird davon ausgegangen, dass sie eine wichtige Rolle bei der neuronalen Aufrechterhaltung von Informationen, deren Verfügbarkeit und der Kapazität des Arbeitsgedächtnisses hat (Dunn et al. 1998; Lefebvre et al. 2005; Evans und Federmeier 2007). Auch konnte gezeigt werden, dass Informationen

über visuelle Bewegungsreize mehrere hundert Millisekunden in MT-Neuronen gespeichert werden (Bisley et al. 2004). Die Differenzen in der Amplitude der P2 könnten somit eine Reaktivierung der präsentierten Kohärenzstufen (des sensorischen Musters) widerspiegeln.

Der bereits oben kurz erwähnte signifikante Unterschied bei ~3.4s zeigte sich nur für den Vergleich der beiden extremen Kohärenzstufen. Für den Vergleich von höchster und niedrigster Sicherheitsbewertung wurde die Signifikanz knapp verpasst. Der in Abbildung 46 dargestellte Cluster zeigte die parietookzipitale Amplitudendifferenz der P3b für den Vergleich von 10% Kohärenz zu 40% Kohärenz. Es wurde dargelegt, dass die Latenz der P3b mit der zu bewältigenden Informationsmenge (workload) korreliert und somit ihre verlängerte Latenz das langsamere Prozessieren einer größeren Informationsmenge anzeigt (Fowler 1994). Die Bedeutung der Amplitude der P3b wird in der Literatur kontrovers diskutiert. Es wird allerdings angenommen, dass die Amplitude neuronale Mechanismen wie Aufmerksamkeit, Arbeitsgedächtnis oder workload-Kapazität reflektiert, die bei der Entstehung der P3b maßgeblich sind (Kok 2001). In diesem Zusammenhang könnte die parietookzipitale Amplitudendifferenz die unterschiedliche workload-Kapazität reflektieren, die zur sensorischen Reaktivierung der beiden Reize (10% bzw. 40% Kohärenz) notwendig ist. In wieweit perzeptuelle Entscheidungssicherheit für die neuronale Repräsentation der workload-Kapazität eine Rolle spielt, konnte hier nicht abschließend geklärt werden. Aufgrund der Erkenntnisse zur Sicherheitseinschätzung bei validen Durchgängen und der gezeigten Potentialdifferenz für invalide Aufmerksamkeitsausrichtung bei ~3.20s wären weitere Untersuchungen, die die Rolle der Entscheidungssicherheit bei der sensomotorischen Verarbeitung invalider Durchgänge erforschen, vielversprechend.

Insgesamt zeigte sich für alle hier beschriebenen signifikanten Cluster, die nur bei invalider Aufmerksamkeitsausrichtung gefunden werden konnten, eine Dissoziation der elektrophysiologischen Korrelate durch selektive räumliche Aufmerksamkeit, die zum Zeitpunkt, da die Aufmerksamkeitskonvention

gebrochen wird, auftrat. Im MEG wurde gezeigt, dass selektive Aufmerksamkeit Einfluss auf die Kohärenzabhängigkeit des MEG-Korrelates hat (Händel et al. 2008). Aufmerksamkeit verstärkte hier das MEG-Korrelat in der kontralateralen Hemisphäre im Teststimulusbereich und verminderte es ipsilateral zum beachteten Halbfeld. Die späte Repräsentation der Bewegungskohärenz bei invalider Bedingung könnte eine intern induzierte Reaktivierung des ursprünglichen kortikalen Aktivierungsmusters sein. Die invalide Bedingung erfordert eine stärkere Reaktivierung der zunächst gehemmtten Hemisphäre bzw. des zugehörigen kontralateralen Halbfeldes als dies im validen Fall notwendig ist. Für diese Interpretation spricht die Tatsache, dass das späte Kohärenzpotential dieselbe Polarität und eine ähnliche topographische Verteilung wie das unmittelbar visuell induzierte Muster aufwies (uniformes Verhalten). Zudem wurden Aktivierungsmuster in den frühen visuellen Arealen (V1 bis V4) gefunden, die Informationen über visuelle Reize über mehrere Sekunden nach Erlöschen des Reizes speichern können und somit weiterhin für neuronale Verarbeitungen im Arbeitsgedächtnis zur Verfügung stehen (Harrison und Tong 2009). Um diese Aussagen weiter zu stützen, sollten weiterführende Untersuchungen dieses Effektes die getrennte Auswertung der Hemisphären bzw. Halbfelder mit einschließen. So könnte die Hypothese einer asymmetrischen Reproduktion des ursprünglichen visuellen Aktivierungsmusters untermauert werden.

5 Zusammenfassung

In der Welt bayesscher Entscheidungsprozesse muss unser Gehirn aus einer Fülle sensorischer Eingänge Informationen darüber gewinnen, wie zuverlässig die Annahmen sind, auf deren Basis wir unsere Entscheidungen und unser Handeln gründen. Perzeptuelle Entscheidungssicherheit (Konfidenzbewertung) bezeichnet unsere Einschätzung der Richtigkeit unserer Entscheidungsleistung (Diskriminationsleistung) und der daraus erwachsenden Handlungen (Resulaj et al. 2009). Kiani und Shadlen (2009) konnten im lateralen intraparietalen Kortex von Affen erstmalig neuronale Korrelate für perzeptuelle Entscheidungssicherheit beim Primaten darstellen. Kürzlich wurde gezeigt, dass selektive Aufmerksamkeit die Entscheidungssicherheit humaner Probanden stärker erhöht als deren eigentliche Entscheidungsleistung (Zizlsperger et al. 2012). Diese Befunde sprechen für eine eigenständige, unabhängige neuronale Repräsentation der Entscheidungssicherheit beim Menschen. Ziel dieser Arbeit war es, elektrophysiologische Korrelate für perzeptuelle Entscheidungssicherheit beim Menschen zu beschreiben, die den eigenständigen und unabhängigen Charakter dieser Qualität prüfen und ihre Rolle im Entscheidungsfindungsprozess näher beleuchten. Hierzu wurden gesunde menschliche Probanden einer visuellen Bewegungsdiskriminationsaufgabe unterzogen und deren EEG währenddessen mit einem 32-Kanal-easycap-System aufgezeichnet. Der zu diskriminierende Bewegungsstimulus, ein Punktkinematogramm mit variierter Bewegungskohärenz, wurde unter kontrollierter Fixation in der Gesichtsfeldperipherie dargeboten. Ein erster Pfeil gab an, welches Halbfeld die Probanden mit Aufmerksamkeit belegen mussten, ein zweiter, später folgender zeigte den tatsächlich zu bewertenden Stimulus an. In 80% der Fälle kündigte der erste Pfeil den Reiz richtig an (valide Aufmerksamkeitsbedingung), in 20% wurde das falsche Halbfeld angekündigt (invalide Bedingung). Jeder Proband absolvierte circa 1200 Einzeldurchgänge, in welchen die Aufmerksamkeitsbedingung und die Bewegungskohärenz variiert wurden, um

eine möglichst große Varianz der Entscheidungssicherheit zu erzeugen. Die Probanden gaben mit der rechten Hand per Knopfdruck zwei Antworten: Eine erste zeigte die wahrgenommene Bewegungsrichtung an, eine zweite die Sicherheit ihrer Diskrimination. Die EEG-Daten wurden mit EEGLAB und FieldTrip ausgewertet. Um Unterschiede der ereigniskorrelierten Potentiale (EKP) herauszufinden, wurde eine clusterbasierte Permutationsstatistik angewandt. Für beide Aufmerksamkeitsbedingungen zeigten sich frühe visuelle Antworten, die sowohl mit Entscheidungssicherheit als auch mit Diskriminationserfolg und Bewegungskohärenz korrelierten. Symmetrische Verteilung über dem parieto-okzipitalen Kortex und zeitliches Auftreten dieses Potentials sprachen für eine Repräsentation sensorischer Evidenz im bewegungssensitiven Kortex als Basis dieses ersten Konfidenz-korrelierten Potentials. Für die invalide Aufmerksamkeitsbedingung zeigten sich ähnliche EKP-Differenzen circa 200ms nach Erscheinen des zweiten Pfeils, die offenbar eine Reproduktion von Bewegungsinformation in entsprechenden Teilen des Kortex widerspiegeln. Beide Antworten waren somit hinreichend durch die spezifische visuelle Reizkonfiguration erklärt. Ein von den visuellen Parametern und dem Diskriminationserfolg unabhängiges Korrelat für Entscheidungssicherheit fand sich nur für die valide Aufmerksamkeitsbedingung. Diese Komponente begann circa 330ms vor der mittleren motorischen Reaktionszeit und zeigte einen parietalen Schwerpunkt mit Betonung der linken Hemisphäre. Die Ergebnisse der validen Bedingung sprechen für eine eigenständige, von Stimuluseigenschaften unabhängige Rolle der Entscheidungssicherheit für die Bewegungsplanung. Sie legen nahe, dass die Generierung motorischer Aktivität und Entscheidungssicherheit gemeinsame neuronale Strukturen auf sensomotorischer Ebene teilen. Perzeptuelle Entscheidungssicherheit erscheint einerseits als notwendige Konsequenz spezifischer sensorischer Repräsentationen, andererseits als reizunabhängige Größe, die zur Generierung der motorischen Antwort beiträgt. Der Nachweis eigenständiger Korrelate untermauert das Konzept, dass Entscheidungssicherheit eine spezifische Entität mit biologischer Wertigkeit darstellt.

III Literaturverzeichnis

Andersen, R. A.; Musallam, S.; Pesaran, B. (2004): Selecting the signals for a brain-machine interface. In: *Curr. Opin. Neurobiol.* 14 (6), S. 720–726.

Anscombe, F. J.; Aumann, R. J. (1963): A Definition of Subjective Probability. In: *Ann. Math. Statist.* 34 (1), S. 199–205.

Aspell, J. E.; Tanskanen, T.; Hurlbert, A. C. (2005): Neuromagnetic correlates of visual motion coherence. In: *Eur. J. Neurosci.* 22 (11), S. 2937–2945.

Bach, D. R.; Dolan, R. J. (2012): Knowing how much you don't know: a neural organization of uncertainty estimates. In: *Nat Rev Neurosci.* 13 (8), S. 572–586.

Bastian, A.; Schoner, G.; Riehle, A. (2003): Preshaping and continuous evolution of motor cortical representations during movement preparation. In: *Eur J Neurosci* 18 (7), S. 2047–2058.

Becker, H. G. T.; Erb, M.; Haarmeier, T. (2008): Differential dependency on motion coherence in subregions of the human MT+ complex. In: *Eur. J. Neurosci.* 28 (8), S. 1674–1685.

Berniker, M.; Voss, M.; Körding, K.; Brezina, V. (2010): Learning Priors for Bayesian Computations in the Nervous System. In: *PLoS ONE* 5 (9), S. e12686.

Bisley, J. W.; Zaksas, D.; Droll, J. A.; Pasternak, T. (2004): Activity of neurons in cortical area MT during a memory for motion task. In: *J. Neurophysiol.* 91 (1), S. 286–300.

Björkman, M.; Juslin, P.; Winman, A. (1993): Realism of confidence in sensory discrimination: the underconfidence phenomenon. In: *Percept Psychophys* 54 (1), S. 75–81.

Bruno, N.; Sachs, N.; Demily, C.; Franck, N.; Pacherie, E. (2012): Delusions and metacognition in patients with schizophrenia. In: *Cogn Neuropsychiatry* 17 (1), S. 1–18.

Campos V. F.; Thorne, J.; Edmonds, B.; Schneider, T.; Eichele, T.; Debener, S. (2009): Semi-automatic identification of independent components representing EEG artifact. In: *Clinical Neurophysiology* 120 (5), S. 868–877.

Carrasco, M. (2011): Visual attention: The past 25 years. In: *Vision Research* 51 (13), S. 1484–1525.

Carrasco, M.; Ling, S.; Read, S. (2004): Attention alters appearance. In: *Nat Neurosci* 7 (3), S. 308–313.

Delorme, A.; Makeig, S. (2004): EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. In: *J. Neurosci. Methods* 134 (1), S. 9–21.

Dien, J.; Spencer, K. M.; Donchin, E. (2003): Localization of the event-related potential novelty response as defined by principal components analysis. In: *Brain Res Cogn Brain Res* 17 (3), S. 637–650.

Donchin, E. (1981): Presidential address, 1980. Surprise!...Surprise? In: *Psychophysiology* 18 (5), S. 493–513.

Donoghue, J. P.; Nurmikko, A.; Black, M.; Hochberg, L. R. (2007): Assistive technology and robotic control using motor cortex ensemble-based neural interface systems in humans with tetraplegia. In: *J. Physiol. (Lond.)* 579 (Pt 3), S. 603–611.

Dunn, B. R.; Dunn, D. A.; Languis, M.; Andrews, D. (1998): The relation of ERP components to complex memory processing. In: *Brain Cogn* 36 (3), S. 355–376.

Evans, K. M.; Federmeier, K. D. (2007): The memory that's right and the memory that's left: event-related potentials reveal hemispheric asymmetries in the encoding and retention of verbal information. In: *Neuropsychologia* 45 (8), S. 1777–1790.

Fleming, S. M.; Dolan, R. J.; Frith, C. D. (2012): Metacognition: computation, biology and function. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367 (1594), S. 1280–1286.

Fowler, B. (1994): P300 as a measure of workload during a simulated aircraft landing task. In: *Hum Factors* 36 (4), S. 670–683.

Girshick, A. R.; Landy, M. S.; Simoncelli, E. P. (2011): Cardinal rules: visual orientation perception reflects knowledge of environmental statistics. In: *Nat. Neurosci.* 14 (7), S. 926–932.

Gnadt, J. W.; Andersen, R. A. (1988): Memory related motor planning activity in posterior parietal cortex of macaque. In: *Exp Brain Res* 70 (1), S. 216–220.

Gold, J. I.; Shadlen, M. N. (2000): Representation of a perceptual decision in developing oculomotor commands. In: *Nature* 404 (6776), S. 390–394.

Gold, J. I.; Shadlen, M. N. (2007): The Neural Basis of Decision Making. In: *Annu. Rev. Neurosci* 30 (1), S. 535–574.

Goldberg, M. E.; Colby, C. L.; Duhamel, J. R. (1990): Representation of visuomotor space in the parietal lobe of the monkey. In: *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 55, S. 729–739.

Gottlieb, J. P.; Kusunoki, M.; Goldberg, M. E. (1998): The representation of visual salience in monkey parietal cortex. In: *Nature* 391 (6666), S. 481–484.

Graziano, M.; Parra, L. C.; Sigman, M. (2010): Neurophysiology of perceived confidence. In: *Conf Proc IEEE Eng Med Biol Soc* 2010, S. 2818–2821.

Groppe, D. M.; Urbach, T. P.; Kutas, M. (2011): Mass univariate analysis of event-related brain potentials/fields I: A critical tutorial review. In: *Psychophysiology* 48 (12), S. 1711–1725.

Haider, M.; Spong, P.; Lindsley, D. B. (1964): Attention, vigilance, and cortical evoked-potentials in humans. In: *Science* 145 (3628), S. 180–182.

Händel, B.; Lutzenberger, W.; Thier, P.; Haarmeier, T. (2006): Opposite Dependencies on Visual Motion Coherence in Human Area MT+ and Early Visual Cortex. In: *Cerebral Cortex* 17 (7), S. 1542–1549.

Händel, B.; Lutzenberger, W.; Thier, P.; Haarmeier, T. (2008): Selective Attention Increases the Dependency of Cortical Responses on Visual Motion Coherence in Man. In: *Cerebral Cortex* 18 (12), S. 2902–2908.

Händel, B.; Thier, P.; Haarmeier, T. (2009): Visual motion perception deficits due to cerebellar lesions are paralleled by specific changes in cerebro-cortical activity. In: *J. Neurosci.* 29 (48), S. 15126–15133.

Harrison, S. A.; Tong, F. (2009): Decoding reveals the contents of visual working memory in early visual areas. In: *Nature* 458 (7238), S. 632–635.

Heekeren, H. R.; Marrett, S.; Ungerleider, L. G. (2008): The neural systems that mediate human perceptual decision making. In: *Nat Rev Neurosci* 9 (6), S. 467–479.

Helfrich, R. F.; Becker, H. G. T.; Haarmeier, T. (2012): Processing of Coherent Visual Motion in Topographically Organized Visual Areas in Human Cerebral Cortex. In: *Brain topography.* 26 (2), S. 247-263.

Henmon, V. A. C. (1911): The relation of the time of a judgment to its accuracy. In: *Psychological Review* 18 (3), S. 186–201.

Kant, I. (1781): Kritik der reinen Vernunft. 1. Auflage. Riga: Johann Friedrich Hartknoch.

Kastner, S.; Ungerleider, L. G. (2000): Mechanisms of Visual Attention in the Human Cortex. In: *Annu. Rev. Neurosci.* 23 (1), S. 315–341.

Kepecs, A.; Mainen, Z. F. (2012): A computational framework for the study of confidence in humans and animals. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367 (1594), S. 1322–1337.

Kepecs, A.; Uchida, N.; Zariwala, H. A.; Mainen, Z. F. (2008): Neural correlates, computation and behavioural impact of decision confidence. In: *Nature* 455 (7210), S. 227–231.

Kiani, R.; Shadlen, M. N. (2009): Representation of confidence associated with a decision by neurons in the parietal cortex. In: *Science* 324 (5928), S. 759–764.

Klem, G. H.; Lüders, H. O.; Jasper, H. H.; Elger, C. (1999): The ten-twenty electrode system of the International Federation. The International Federation of Clinical Neurophysiology. In: *Electroencephalogr Clin Neurophysiol Suppl* 52, S. 3–6.

Knill, D. C.; Pouget, A. (2004): The Bayesian brain: the role of uncertainty in neural coding and computation. In: *Trends Neurosci* 27 (12), S. 712–719.

Koch, C.; Preusschoff, K. (2007): Betting the house on consciousness. In: *Nat. Neurosci* 10 (2), S. 140–141.

Kok, A. (2001): On the utility of P3 amplitude as a measure of processing capacity. In: *Psychophysiology* 38 (3), S. 557–577.

Körding, K. P.; Wolpert, D. M. (2004): Bayesian integration in sensorimotor learning. In: *Nature* 427 (6971), S. 244–247.

Lefebvre, Celeste D.; Marchand, Yannick; Eskes, Gail A.; Connolly, John F. (2005): Assessment of working memory abilities using an event-related brain potential (ERP)-compatible digit span backward task. In: *Clin Neurophysiol* 116 (7), S. 1665–1680.

Luck, S. J.; Heinze, H. J.; Mangun, G. R.; Hillyard, S. A. (1990): Visual event-related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays. II. Functional dissociation of P1 and N1 components. In: *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 75 (6), S. 528–542.

Ma, W. J.; Beck, J. M.; Latham, P. E.; Pouget, A. (2006): Bayesian inference with probabilistic population codes. In: *Nat. Neurosci.* 9 (11), S. 1432–1438.

Machado, S.; Araújo, F.; Paes, F.; Velasques, B.; Cunha, M.; Budde, H. et al. (2010): EEG-based brain-computer interfaces: an overview of basic concepts and clinical applications in neurorehabilitation. In: *Rev Neurosci* 21 (6), S. 451–468.

Makeig, S.; Debener, S.; Onton, J.; Delorme, A. (2004): Mining event-related brain dynamics. In: *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 8 (5), S. 204–210.

Maris, E.; Oostenveld, R. (2007): Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data. In: *J. Neurosci. Methods* 164 (1), S. 177–190.

McCarthy, G.; Donchin, E. (1981): A metric for thought: a comparison of P300 latency and reaction time. In: *Science* 211 (4477), S. 77–80.

Mises, R. von (1972): *Wahrscheinlichkeit, Statistik und Wahrheit*. 4. Aufl. Wien, New York: Springer.

Newsome, W. T.; Britten, K. H.; Movshon, J. A. (1989): Neuronal correlates of a perceptual decision. In: *Nature* 341 (6237), S. 52–54.

Niedeggen, M.; Wist, E. R. (1999): Characteristics of visual evoked potentials generated by motion coherence onset. In: *Brain Res Cogn Brain Res* 8 (2), S. 95–105.

Oostenveld, R.; Fries, P.; Maris, E.; Schoffelen, J.-M (2011): FieldTrip: Open Source Software for Advanced Analysis of MEG, EEG, and Invasive Electrophysiological Data. In: *Computational Intelligence and Neuroscience* 2011, S. 1–9.

Peirce, C. S.; Jastrow J. (1884): On Small Differences in Sensation. In: *Memoirs of the National Academy of Sciences* (3), S. 73–83.

Patzwahl, D. R.; Zanker, J. M. (2000): Mechanisms of human motion perception: combining evidence from evoked potentials, behavioural performance and computational modelling. In: *Eur. J. Neurosci* 12 (1), S. 273–282.

Persaud, N.; McLeod, P.; Cowey, A. (2007): Post-decision wagering objectively measures awareness. In: *Nat. Neurosci.* 10 (2), S. 257–261.

Petrusic, W. M.; Baranski, J. V. (2003): Judging confidence influences decision processing in comparative judgments. In: *Psychon Bull Rev* 10 (1), S. 177–183.

Platt, M. L.; Glimcher, P. W. (1999): Neural correlates of decision variables in parietal cortex. In: *Nature* 400 (6741), S. 233–238.

Polich, J. (2007): Updating P300: an integrative theory of P3a and P3b. In: *Clin Neurophysiol* 118 (10), S. 2128–2148.

Popper, K. R. (1959): The propensity interpretation of probability. In: *Br J Philos Sci X* (37), S. 25–42.

- Ramachandran, V. S. (2002): Encyclopedia of the Human Brain. San Diego: Academic Press [Imprint]; Elsevier Science & Technology Books.
- Ramsey, F. P.; Mellor, D. H. (1990): Philosophical papers. Cambridge, New York: Cambridge University Press.
- Resulaj, A.; Kiani, R.; Wolpert, D. M.; Shadlen, M. N. (2009): Changes of mind in decision-making. In: *Nature* 461 (7261), S. 263–266.
- Reynolds, J. H.; Chelazzi, L. (2004): Attentional modulation of visual processing. In: *Annu. Rev. Neurosci* 27, S. 611–647.
- Roitman, J. D.; Shadlen, M. N. (2002): Response of neurons in the lateral intraparietal area during a combined visual discrimination reaction time task. In: *J. Neurosci.* 22 (21), S. 9475–9489.
- Salinas, E. (2011): Prior and prejudice. In: *Nat. Neurosci.* 14 (8), S. 943–945.
- Selen, L. P. J.; Shadlen, M. N.; Wolpert, D. M. (2012): Deliberation in the Motor System: Reflex Gains Track Evolving Evidence Leading to a Decision. In: *Journal of Neuroscience* 32 (7), S. 2276–2286.
- Shadlen, M. N.; Newsome, W. T. (1996): Motion perception: seeing and deciding. In: *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 93 (2), S. 628–633.
- Shadlen, M.N.; Newsome W.T. (2001): Neural basis of a perceptual decision in the parietal cortex (area LIP) of the rhesus monkey. In: *J Neurophysiol* 86, S. 1916–1936.
- Shadlen, M. N.; Roskies, A. L. (2012): The Neurobiology of Decision-Making and Responsibility: Reconciling Mechanism and Mindedness. In: *Front. Neurosci.* 6 (56).
- Singh, K.; Scott, S. H. (2003): A motor learning strategy reflects neural circuitry for limb control. In: *Nat. Neurosci.* 6 (4), S. 399–403.
- Squires, N. K.; Squires, K. C.; Hillyard, S. A. (1975): Two varieties of long-latency positive waves evoked by unpredictable auditory stimuli in man. In: *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 38 (4), S. 387–401.
- Stern, E. R.; Welsh, R. C.; Gonzalez, R.; Fitzgerald, K. D.; Abelson, J. L.; Taylor, S. F. (2012): Subjective uncertainty and limbic hyperactivation in obsessive-compulsive disorder. In: *Human brain mapping*.
- Sutton, S.; Braren, M.; Zubin, J.; John, E. R. (1965): Evoked-potential correlates of stimulus uncertainty. In: *Science* 150 (3700), S. 1187–1188.

Sutton, S.; Tueting, P.; Zubin, J.; John, E. R. (1967): Information delivery and the sensory evoked potential. In: *Science* 155 (3768), S. 1436–1439.

Treue, S.; Maunsell, J. H. (1999): Effects of attention on the processing of motion in macaque middle temporal and medial superior temporal visual cortical areas. In: *J. Neurosci* 19 (17), S. 7591–7602.

Verleger, R. (1997): On the utility of P3 latency as an index of mental chronometry. In: *Psychophysiology* 34 (2), S. 131–156.

Wilimzig, C.; Tsuchiya, N.; Fahle, M.; Einhauser, W.; Koch, C. (2008): Spatial attention increases performance but not subjective confidence in a discrimination task. In: *Journal of Vision* 8 (5), S. 7.

Yang, T.; Shadlen, M. N. (2007): Probabilistic reasoning by neurons. In: *Nature* 447 (7148), S. 1075–1080.

Yeshurun, Y.; Carrasco, M. (1998): Attention improves or impairs visual performance by enhancing spatial resolution. In: *Nature* 396 (6706), S. 72–75.

Yeung, N.; Summerfield, C. (2012): Metacognition in human decision-making: confidence and error monitoring. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367 (1594), S. 1310–1321.

Zeki, S. M. (1974): Functional organization of a visual area in the posterior bank of the superior temporal sulcus of the rhesus monkey. In: *J. Physiol. (Lond.)* 236 (3), S. 549–573.

Zizlsperger, L.; Sauvigny, T.; Haarmeier, T. (2012): Selective Attention Increases Choice Certainty in Human Decision Making. In: *PLoS ONE* 7 (7), S. e41136 EP.

IV Veröffentlichungen

Zizlsperger, Leopold; Sauvigny, Thomas; Haarmeier, Thomas (2012):

Selective Attention Increases Choice Certainty in Human Decision Making.

In: *PLoS ONE* 7 (7), S. e41136 EP.

Abstract:

Choice certainty is a probabilistic estimate of past performance and expected outcome. In perceptual decisions the degree of confidence correlates closely with choice accuracy and reaction times, suggesting an intimate relationship to objective performance. Here we show that spatial and feature-based attention increase human subjects' certainty more than accuracy in visual motion discrimination tasks. Our findings demonstrate for the first time a dissociation of choice accuracy and certainty with a significantly stronger influence of voluntary top-down attention on subjective performance measures than on objective performance. These results reveal a so far unknown mechanism of the selection process implemented by attention and suggest a unique biological valence of choice certainty beyond a faithful reflection of the decision process.

V Danksagung

Ich danke Professor Dr. Thomas Haarmeier für die Betreuung meiner Dissertation. Er hat diese Arbeit erst ermöglicht und zu jederzeit durch seine große fachliche Kompetenz und seinen wissenschaftlichen Sachverstand unterstützt. Er hat es verstanden, mir an vielen Stellen die Zuversicht und Gewissheit zu schenken, dass diese Arbeit in ihrer jetzigen Form entstehen kann. Durch sein immer offenes Ohr hat er wie kein anderer zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. Neben der fachlichen Unterstützung stand er in vielen Lebenslagen und beruflichen Weggabelungen mit freundschaftlichem Rat zur Seite, weshalb ich ihm Anerkennung und Dank zolle. So werden die Gespräche und Erfahrungen, die er mit mir teilte, über den Abschluss dieser Arbeit hinaus ein wertvoller Bestandteil meiner Einstellung zu ärztlicher Tätigkeit und wissenschaftlichem Arbeiten sein.

Leopold Zizlsperger danke ich für seine grenzenlose Unterstützung in allen methodischen und technischen Belangen. Nur mit seiner Hilfe konnten viele technische Probleme gelöst werden und die praktische Umsetzung erfolgreich gelingen. Er stand mir in jeder Phase dieser Arbeit, von Versuchsplanung über Datenauswertung bis zum Erstellen der Abbildungen, zur Seite und ist mir als täglicher Ansprechpartner in vielen humorvollen und erheiternden Momenten zum Freund geworden.

Ich danke Dr. Christoph Fredebeul und Dr. Frank Platte für ihre mathematisch-informatische Unterstützung und die anregenden, spannenden Diskussionen über wissenschaftliche Methoden und ihre Grenzen.

Stefan Israel gebührt großer Dank für Lektorat und stilistische Schärfung. Meinen Tübinger Freunden danke ich, dass sie mich in Dissertation und Medizinstudium begleiteten und mich beides mit Freude erleben ließen.