

Flexible Verhaltensanpassung:

**Das Zusammenspiel von Handlungsüberwachung und kognitiver
Kontrolle bei der Optimierung von Verhalten und seine Entwicklung
über die Lebensspanne**

Nicola Kristina Ferdinand

Kumulative Habilitationsleistung

für das Fach Psychologie

an der

Fakultät der empirischen Humanwissenschaften

der Universität des Saarlandes

Saarbrücken, 2016

Inhaltsverzeichnis

Teil A: Zusammenfassende Darstellung	5
1. Einleitung	7
2. Die Handlungsüberwachung und ihre Entwicklung über die Lebensspanne	9
2.1 Modelle der Fehler- und Feedbackverarbeitung	9
2.1.1 Zeitliche Faktoren beim Lernen aus Feedback: Das richtige Timing	11
2.1.2 Valenz oder Erwartung: Wodurch wird Feedback wirksam?	14
2.2 Die Entwicklung der Fehler- und Feedbackverarbeitung im Kindes- und Jugendalter	22
2.3 Die Entwicklung der Fehler- und Feedbackverarbeitung im hohen Erwachsenenalter	25
2.4 Diskussion der Befunde zur Handlungsüberwachung	28
2.4.1 Implikationen für neurokognitive Modelle der Handlungsüberwachung	28
2.4.2 Erkenntnisse zur Entwicklung der Handlungsüberwachung	30
3. Die Implementation kognitiver Kontrolle und ihre Entwicklung über die Lebensspanne	34
3.1 Modelle kognitiver Kontrolle	34
3.2 Die Entwicklung kognitiver Kontrolle im Kindes- und Jugendalter	38
3.3 Die Entwicklung kognitiver Kontrolle im hohen Erwachsenenalter	39
3.3.1 Interaktion mit motivationalen Prozessen	42
3.4 Möglichkeiten kognitiver Intervention	45
3.5 Diskussion der Befunde zur kognitiven Kontrolle	47
3.5.1 Implikationen für Modelle der kognitiven Kontrolle und Erkenntnisse zur Entwicklung kognitiver Kontrolle	47
4. Integration der Befunde zur Handlungsüberwachung und zur Implementation kognitiver Kontrolle	50
4.1 Das Zusammenspiel von Handlungsüberwachung und kognitiver Kontrolle	50
4.2 Beitrag der eigenen empirischen Arbeiten	52
4.3 Ausblick und Fazit	56
Literaturverzeichnis	59

1. Opitz, B., Ferdinand, N.K., & Mecklinger, A. (2011). Timing matters: the impact of immediate and delayed feedback on artificial language learning. *Frontiers in Human Neuroscience*, 5, 8. DOI: 10.3389/fnhum.2011.00008
2. Ferdinand, N.K., Mecklinger, A., Kray, J., & Gehring, W.J. (2012). The processing of unexpected positive response outcomes in the mediofrontal cortex. *The Journal of Neuroscience*, 32(35), 12087-12092. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1410-12.2012
3. Ferdinand, N.K., & Opitz, B. (2014). Different aspects of performance feedback engage different brain areas: Disentangling valence and expectancy in feedback processing. *Scientific Reports*, 4. DOI: 10.1038/srep05986
4. Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2014). Developmental changes in performance monitoring: How electrophysiological data can enhance our understanding of error and feedback processing in childhood and adolescence. *Behavioral Brain Research*, 263, 122-132. DOI: 10.1016/j.bbr.2014.01.029
5. Ferdinand, N.K., Becker, A.M.W., Kray, J., & Gehring, W.J. (2016). Feedback processing in children and adolescents: Is there a sensitivity for processing rewarding feedback? *Neuropsychologia*, 82, 31-38. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2016.01.007
6. Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2013). Age-related changes in processing positive and negative feedback: Is there a positivity effect for older adults? *Biological Psychology*, 94, 235-241. DOI: 10.1016/j.biopsycho.2013.07.006
7. Schmitt, H., Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2014). Age-differential effects on updating cue information: evidence from event-related potentials. *Cognitive, Affective, and Behavioral Neuroscience*, 14, 1115-1131. DOI: 10.3758/s13415-014-0268-9
8. Schmitt, H., Wolff, M.C., Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2014). Age differences in the processing of context information: Is it age or is it performance? *Journal of Psychophysiology*, 28, 202-214. DOI: 10.1027/0269-8803/a000126
9. Schmitt, H., Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2015). The influence of monetary incentives on context processing in younger and older adults: an ERP-study. *Cognitive, Affective, and Behavioral Neuroscience*, 15, 416-434. DOI: 10.3758/s13415-015-0335-x

10. Kray, J., & Ferdinand, N.K. (2013). How to improve cognitive control in childhood development: potentials and limits of cognitive interventions. *Child Development Perspectives*, 7(2), 121-125. DOI: 10.1111/cdep.12027
11. Kray, J., & Ferdinand, N.K. (2014). Task switching and aging. In Grange, J. & Houghton, G. (Eds.), *Task switching and cognitive control* (pp.350-371). Oxford: Oxford University Press.

Teil A: Zusammenfassende Darstellung

1. Einleitung

In dieser Arbeit geht es um die menschliche Fähigkeit flexibles, situationsangemessenes Verhalten zu zeigen und wie sich diese über die Lebensspanne entwickelt. Zu dieser Fähigkeit tragen verschiedene kognitive Prozesse bei, die unterschiedliche Funktionen bei der Handlungssteuerung übernehmen. Ein wichtiger Funktionsbereich ist die sog. Handlungsüberwachung. Darunter fallen die Verarbeitung von Feedback aus unserer Umwelt, das Bemerkens und Verarbeiten von Fehlern oder von unvorhergesehenen Ereignissen. Handlungsüberwachung ist eine wichtige Voraussetzung dafür, unser Verhalten flexibel an unterschiedliche Situationen und Umweltaforderungen anpassen zu können, denn es signalisiert, wann unser Verhalten unangemessen war oder nicht zu einem gewünschten Ziel führte. Sie ist außerdem eine Voraussetzung für eine weitere wichtige Fähigkeit, die für adaptives Verhalten unabdingbar ist, nämlich das Ausüben kognitiver Kontrolle. Kognitive Kontrolle bezeichnet die Fähigkeit, das eigene Verhalten und die eigenen kognitiven Prozesse zielgerichtet zu steuern und zu kontrollieren. Sie ist ein multidimensionales Konstrukt, welches verschiedene Kernkomponenten umfasst, wie die Fähigkeit zielgerichtete Handlungsrepräsentationen und Informationen auszuwählen, sie im Arbeitsgedächtnis aufrechtzuerhalten und zu manipulieren, die Fähigkeit ablenkende Informationen und automatisierte Reaktionen zu inhibieren, und dennoch kognitiv flexibel zwischen verschiedenen Aufgaben und Umweltaforderungen wechseln zu können (Grange & Houghton, 2014; Hofmann, Schmeichel & Baddeley, 2012; Miyake & Friedman, 2012; Miyake, Friedman, Emerson, Witzki & Howerter, 2000). Diese Kernkomponenten bilden die Grundlage für solch komplexe Fähigkeiten, wie das Problemlösen, logisches Schlussfolgern, Planentwicklung und Zielverfolgung.

Viele unserer kognitiven Fähigkeiten verändern sich im Laufe unseres Lebens. Sie entwickeln sich im Verlaufe der Kindheit bis ins junge Erwachsenenalter hinein und beginnen bereits dann wieder abzubauen. Aber nicht alle kognitiven Funktionen entwickeln sich gleichförmig oder sind gleichermaßen von Abbauprozessen betroffen. Kognitiv pragmatische Fähigkeiten beinhalten deklaratives und prozedurales Wissen, das im Laufe des Lebens in einem sozio-kulturellen Kontext erworben wird. Darunter fallen beispielsweise verbale Fähigkeiten, berufliches Expertenwissen oder das Wissen, das Personen über sich selbst und über die Zusammenhänge in der Welt haben. Diese kristallinen Fähigkeiten nehmen im Verlauf der Entwicklung zu und zeigen Stabilität im hohen Alter. Kognitiv mechanische, fluide Fähigkeiten beziehen sich auf die Geschwindigkeit, Genauigkeit und Koordination von elementaren kognitiven Verarbeitungsprozessen. Diese entwickeln sich ebenfalls im Verlauf der

Kindheit, zeigen dann aber einen kontinuierlichen Abbau bereits ab dem Alter von ca. 25 Jahren (z. B. Baltes, 1987, 1997; Baltes, Staudinger, & Lindenberger, 1999; Kray & Lindenberger, 2007; Lindenberger & Kray, 2005). Auch verschiedene Aspekte der flexiblen Handlungsanpassung fallen in letztere Kategorie und sind eng an die altersrelatierten Veränderungen ihrer neuronalen Substrate, z. B. dem Präfrontalen Cortex (PFC), gebunden.

In der vorliegenden Arbeit wird in Kapitel 2 in das Thema Handlungsüberwachung eingeführt. Dazu werden zunächst grundlegende Befunde und Modelle der Fehler- und Feedbackverarbeitung vorgestellt. Anschließend werden eigene Arbeiten zu diesem Thema vorgestellt. Ein spezieller Fokus wird dabei auf der Verarbeitung von Feedback liegen. Diese wird aus einer Lebensspannenperspektive betrachtet, d. h. die Entwicklung über die Kindheit bis ins junge Erwachsenenalter sowie die Veränderungen und Abbauprozesse im hohen Erwachsenenalter werden untersucht. Am Ende des Kapitels werden die wichtigsten Ergebnisse der vorgestellten Studien noch einmal zusammengefasst und der Beitrag meiner Arbeiten zur aktuellen Theoriebildung diskutiert.

Kapitel 3 beginnt mit einer Einführung in das Thema kognitive Kontrolle. Dazu werde ich zunächst Modelle der kognitiven Kontrolle und ihre neuronalen Grundlagen vorstellen, bevor ich zur Entwicklung dieser Fähigkeit über die Lebensspanne komme. Der Beitrag der eigenen Studien liegt hierbei v.a. in der Untersuchung von Veränderungen der kognitiven Kontrollfähigkeit im hohen Erwachsenenalter und der Erkenntnisse, die auf diesem Gebiet mittels elektrophysiologischer Verfahren gewonnen werden können. Auch der Einfluss von motivationalen Prozessen auf kognitiver Kontrolle und Möglichkeiten der Intervention bzw. der Trainierbarkeit werden behandelt.

Im Verlauf der Arbeit wird nach und nach deutlich werden, dass Handlungsüberwachung und kognitive Kontrolle keineswegs unabhängige Fähigkeiten sind, sondern dass Handlungsüberwachung eine notwendige Voraussetzung ist, um kognitive Kontrolle zweckmäßig einzusetzen. Die existierenden Modelle auf beiden Gebieten berücksichtigen dies bisher allerdings nur ungenügend. Deshalb erfolgt in Kapitel 4 eine Integration beider Forschungsgebiete. Hier wird am Beispiel der zuvor besprochenen eigenen Studien gezeigt, wie die Handlungsüberwachung und die Ausübung kognitiver Kontrolle Hand in Hand greifen, um flexibles, adaptives und zielführendes Verhalten zu ermöglichen. Die Arbeit schließt mit einem Ausblick auf mögliche zukünftige Forschung, die sich direkt aus dem dargestellten Zusammenspiel von Handlungsüberwachung und dem Ausüben kognitiver Kontrolle ergeben.

2. Die Handlungsüberwachung und ihre Entwicklung über die Lebensspanne

Dieses Kapitel behandelt die menschliche Fähigkeit zur Handlungsüberwachung und ihre Entwicklung über die Lebensspanne. Dazu werden zunächst Modelle der Fehler- und Feedbackverarbeitung und ihre neuronalen Grundlagen vorgestellt. Anschließend werden verschiedene Einflussfaktoren auf die Handlungsüberwachung dargestellt, die ich in meinen empirischen Studien untersucht habe. Dazu gehören zeitliche Aspekte der Feedbackverarbeitung und die Rolle von Erwartungen. Danach werde ich Studien zur Entwicklung der Feedbackverarbeitung im Kindes- und Jugendalter sowie im höheren Erwachsenenalter vorstellen. Abschließend wird der jeweilige Einfluss meiner Arbeiten auf die Theoriebildung diskutiert werden.

2.1 Modelle der Fehler- und Feedbackverarbeitung

Die Verarbeitung von Fehlern und Feedback ist eine wichtige Voraussetzung, um unser Verhalten flexibel an unterschiedliche Situationen und Umweltaforderungen anpassen zu können. Durch die Rückmeldung aus unserer Umwelt und das Bemerkens und Verarbeiten unserer Fehler können wir lernen, welches Verhalten in einer bestimmten Situation angemessen ist oder zu einem gewünschten Ziel führt. Dieses Phänomen hat bereits Thorndike (1911/1970) in seinem "Gesetz des Effekts" beschrieben, in dem er postulierte, dass Handlungen, die von positiven Konsequenzen gefolgt werden, in Zukunft wahrscheinlicher wiederholt werden als solche, die von negativen Konsequenzen gefolgt werden. Wird beispielsweise ein Kind von seinen Eltern getadelt, weil es verbotenerweise aus der Keksdose genascht hat, wird es dieses Verhalten in Zukunft mit geringerer Wahrscheinlichkeit wiederholen. Aber wie genau läuft dieser Lernprozess ab?

Die neuronalen Grundlagen solcher Lernmechanismen wurden in Tierstudien bereits sehr genau untersucht. Dabei spielt das Dopaminsystem des Mittelhirns eine zentrale Rolle. Dieses System besteht aus einer Ansammlung von Nuklei, die u.a. die Substantia Nigra Pars Compacta und das ventrale tegmentale Areal einschließen, welche wiederum mit Hirnarealen im basalen Vorderhirn verbunden sind, die Motivation und zielgerichtetes Handeln beeinflussen (z. B. Striatum, Nucleus Accumbens und frontaler Cortex; Berger, Gaspar & Verney, 1991). Schultz und Kollegen (Schultz, 2002; Schultz, Dayan & Montague, 1997) konnten beispielsweise in Konditionierungsstudien mit Affen zeigen, dass die Gabe einer unerwarteten Belohnung eine phasische Aktivität dopaminergischer Neurone zur Folge hat. Wenn der Affe lernt die Belohnung vorherzusagen, verlagert sich das Dopaminsignal von der Zeit der Belohnungsgabe vor zur

Präsentation des konditionierten Reizes, der die Belohnung ankündigt. Andererseits verringert sich die dopaminerge Aktivität, wenn eine erwartete Belohnung plötzlich ausbleibt oder ein aversiver Reiz präsentiert wird. Dies zeigt, dass das Gehirn kontinuierlich Vorhersagen hinsichtlich des „hedonistischen Wertes“ von Ereignissen generiert und tatsächlich Ereignisse bzw. ihre Konsequenzen mit diesen Vorhersagen vergleicht (ein Ereignis ist besser oder schlechter als erwartet), um daraus zu lernen. Bereits in den 1970er Jahren wurde dies von Rescorla und Wagner (1972) in einem mathematischen Lernmodell beschrieben.

Holroyd und Coles (2002) haben diese Überlegungen auf das menschliche Gehirn übertragen und die Funktionsweise des Dopaminsystems mit der Verarbeitung von Fehlern und Feedback in Verbindung gebracht. In ihrem einflussreichen Verstärkungslern-Modell (RL-Modell, Reinforcement Learning Model) nehmen sie an, dass die Basalganglien aus Erfahrung lernen, ein erwartetes Ereignis in Bezug auf Belohnung oder Bestrafung vorherzusagen: Ist ein Ereignis schlechter als erwartet, wie es beispielsweise bei einem Handlungsfehler oder bei negativem Feedback der Fall ist, kommt es zu einer phasischen Abnahme der Dopaminausschüttung. Diese Veränderung der Dopaminaktivität wird dem RL-Modell zufolge vom anterioren cingulären Cortex (ACC) als Verstärkungssignal genutzt, um in Zukunft die adäquate Handlung für die jeweilige Situation auszuwählen. Wenn im Falle einer negativen Erwartungsverletzung die Verstärkung durch Dopamin ausbleibt, entsteht im ereigniskorrelierten Potential (EKP) eine sog. Fehlernegativierung über fronto-zentralen Hirnarealen. Mithilfe von Quellenlokalisationsstudien konnte gezeigt werden, dass diese Fehlernegativierungen (zumindest zum großen Teil) im ACC generiert werden (z. B. Gehring & Willoughby, 2002; Gehring, Liu, Orr & Carp, 2012; Miltner, Braun & Coles., 1997; Ullsperger & von Cramon, 2001; van Veen & Carter, 2002). Fehlernegativierungen können in verschiedenen Formen auftreten. Nach begangenen Fehlern können sie in Form der ERN/Ne (error-related negativity; Gehring, Goss, Coles, Meyer & Donchin, 1993; bzw. error negativity, Falkenstein, Hohnsbein, Hoormann & Blanke, 1990) und nach negativem Feedback in Form der FRN (feedback-related negativity, Miltner et al., 1997) gemessen werden. Sie kann aber auch nach beobachteten Fehlern in Form der oERN (Bates, Patel & Liddle, 2005; De Bruijn & von Rhein, 2012; van Schie, Mars, Coles & Bekkering, 2004) und nach Abweichungen in einer Abfolge von Reizen in Form der N2b auftreten (Ferdinand, Mecklinger & Kray, 2008; Ferdinand, Mecklinger & Opitz, 2015).¹ Anhand einer probabilistischen Lernaufgabe, in der die Probanden durch Versuch und Irrtum lernten, konnten Holroyd und

¹ Der Einfachheit halber werden alle diese Negativierungen im Folgenden zusammenfassend als Fehlernegativierungen bezeichnet, da angenommen wird, dass sie durch den gleichen zugrundeliegenden neuronalen Mechanismus generiert werden, der anzeigt, dass ein Ereignis von der Erwartung abweicht, also einen Vorhersagefehler darstellt.

Coles (2002) zeigen, dass diese Negativierungen tatsächlich mit dem Lernfortschritt zusammenhängen. Zu Beginn des Lernens, wenn Feedback besonders wichtig ist, trat eine FRN nach negativem Feedback auf, aber keine ERN/Ne nach falschen Antworten. Mit zunehmendem Lernen hingegen, wenn die Probanden sich immer mehr auf eine interne Repräsentation der richtigen und falschen Antworten verlassen können, bildete sich eine ERN/Ne auf falsche Antworten aus, während die FRN abnahm.

Belege für die Rolle des Dopaminsystems beim Verstärkungslernen kommen von Studien mit Parkinson- und Huntington-Patienten. In beiden Patientengruppen ist das Dopaminsystem beeinträchtigt und man findet über verschiedene Paradigmen hinweg reduzierte Fehlernegativierungen (Beste, Saft, Andrich, Gold & Falkenstein, 2006; Falkenstein, Hoorman & Hohnsbein, 2001; Frank, 2005; Frank, Seeberger & O'Reilly, 2004;). Zusätzlich konnte gezeigt werden, dass Parkinsonpatienten mit Medikation (d. h. mit erhöhtem Dopaminspiegel) besser aus positivem Feedback lernten "gute" Stimuli auszuwählen. Im Gegensatz dazu lernten dieselben Personen besser aus negativem Feedback, "schlechte" Stimuli zu vermeiden, wenn sie ihre Medikation nicht genommen hatten (d. h. mit verringertem Dopaminspiegel; vgl. Frank et al., 2004). Außerdem zeigten Probanden, die besser aus negativem Feedback lernten, insgesamt größere Fehler- und Feedbacknegativierungen (Frank, Woroch & Curran, 2005).

Es gibt also ein System, das kontinuierlich unsere Handlungen und deren Konsequenzen überwacht, um unser Verhalten zu optimieren. Dies tut es, indem es nach Ereignissen sucht, die von unseren Erwartungen abweichen. Solche Erwartungsverletzungen lassen sich mit Hilfe von Fehlernegativierungen im EKP reliabel untersuchen. Wie gut aus solchen Erwartungsverletzungen letztendlich gelernt wird, hängt von einer Vielzahl weiterer Faktoren ab. Beispiele hierfür sind die Stärke und das optimale Timing von Feedback, subjektive und objektive Erwartungen, die Relevanz für das eigene Verhalten, oder auch emotionale und motivationale Faktoren. Im Folgenden wird auf einige dieser Faktoren im Detail eingegangen. Zunächst werde ich eine Studie vorstellen, die zeigt, wie zeitliche Faktoren die Verarbeitung von Feedback beeinflussen können. Im darauf folgenden Kapitel wird es um die Rolle von Erwartungen und Erwartungsverletzungen gehen.

2.1.1 Zeitliche Faktoren beim Lernen aus Feedback: Das richtige Timing

Ein wichtiger Aspekt betrifft das optimale Timing von zu lernenden Handlungen und ihren Konsequenzen, sprich der Detektion von Erwartungsverletzungen. Wenn beispielsweise ein

Elternteil das Fehlverhalten seines Kindes erst einige Zeit nach dem verbotenen Naschen aus der Keksdose tadelt, wird daraus dann der gleiche Lerneffekt entstehen, als wenn das Verhalten unmittelbar getadelt würde? Aus der behavioristischen Forschung zur operanten Konditionierung weiß man bereits, dass dies nicht der Fall ist. Der Zeitpunkt, zu dem ein Verstärker relativ zum gezeigten Verhalten auftritt, d. h. seine Kontingenz, hat einen großen Einfluss auf die Effektivität des Verstärkungslernens und die resultierende Verhaltensänderung. Beispielsweise wurden in einer wegweisenden Arbeit von Grice (1948) Ratten trainiert durch ein Labyrinth zu laufen, um am Ende Futter zu erhalten. Wenn nur eine kurze Verzögerung von einer halben Sekunde zwischen einer korrekten Wegentscheidung der Ratte und der darauf folgenden Futterverstärkung eingeführt wurde, benötigten die Ratten in diesem Experiment fünfmal so lange, um den korrekten Weg durch das Labyrinth zu lernen. Wenn die zeitliche Verzögerung auf zehn Sekunden erhöht wurde, war es den Ratten sogar ganz unmöglich, den richtigen Weg zu lernen. Dieser Effekt wurde in der Folgezeit durch viele weitere Tierstudien untermauert (z. B. Black, Beluzzi & Stein, 1985; Chung & Herrnstein, 1967). Eine mögliche Erklärung für dieses Phänomen ist, dass in der Zeitspanne zwischen zu verstärkendem Verhalten und Verstärker andere Verhaltensweisen liegen können, die mit dem zu verstärkenden Verhalten interferieren (Spence, 1956). Es wäre somit unklar, welches Verhalten genau verstärkt werden soll. Je länger die Zeitspanne ist, die zwischen dem zu verstärkenden Verhalten und dem Verstärker liegt, desto mehr Interferenz kann stattfinden und desto unklarer ist, welches Verhalten verstärkt werden soll (Mazur, 2000; Killeen, 2011).

In Untersuchungen mit menschlichen Probanden, ist die Befundlage bei weitem weniger eindeutig. Auf dem Gebiet des motorischen Lernens gibt es beispielsweise Studien, die zeigen, dass sich zeitliche Verzögerungen des Feedbacks nachteilig auswirken, und andere, die zeigen, dass eine Verzögerung keinen oder sogar einen günstigen Effekt hat (Swinnen, 1990; Swinnen, Schmidt, Nicholson & Shapiro, 1990; für einen Überblick s. Salmoni, Schmidt & Walter, 1984; Travlos & Pratt, 1995). Liebermann und Kollegen (2008) versuchen diese uneinheitliche Befundlage zu erklären, indem sie auf wesentliche Unterschiede in den jeweiligen Paradigmen hinweisen. Ihre Experimente zeigen, dass eine Verzögerung von sechs Sekunden zu schlechterem motorischen Lernen führt, sobald motorische Interferenz möglich ist (ähnlich wie im Tierversuch). Sie argumentieren, dass eine Feedbackverzögerung sich negativ auf das motorische Lernen auswirkt, sobald mehr als eine Verhaltensweise im Arbeitsgedächtnis aktiv gehalten werden muss und unklar ist, auf welche davon sich das Feedback bezieht. Je mehr Verhaltensweisen aktiv gehalten werden müssen, desto schlechter die Lernleistung (Liebermann, Vogel & Nisbet, 2008). In Experimenten, in denen verbales Material gelernt

werden sollte, sind die Ergebnisse noch uneinheitlicher. In einer Studie von Brackbill, Isaacs und Smelkinson (1962) wurde z. B. gefunden, dass ein zehn sekündiges Intervall zwischen der Antwort der Probanden und dem Feedback beim Lernen von bekanntem (Wörter) und unbekanntem (Bigrammen) verbalen Material keinen Nachteil gegenüber unmittelbarem Feedback hat. Beim späteren Wiedererlernen zeigte sich sogar ein Vorteil für die Bedingung mit verzögertem Feedback. Im Gegensatz dazu fand Sampson (1971) beim Lernen von Wortpaaren, dass eine Verzögerung von zwei oder fünf Sekunden und interferierende Aktivitäten sich negativ auf das Lernen auswirken (s. auch Champion & McBride, 1962). Es ist also strittig, ob die Einbußen beim Lernen aus verzögertem Feedback beim Menschen in der gleichen Form auftreten wie bei der operanten Konditionierung im Tierversuch und ob sie bei allen zu lernenden Fertigkeiten oder Materialien gleichermaßen vorkommen. Außerdem sind die zugrundeliegenden neuronale Mechanismen bisher kaum untersucht.

Um den Effekt der Verzögerung auf die neuronalen Korrelate der Feedbackverarbeitung und das Lernen zu untersuchen, haben wir eine EEG-Studie durchgeführt (**Opitz, Ferdinand & Mecklinger, 2011**). Dazu haben wir Buchstabenfolgen anhand einer den Probanden unbekanntes künstlichen Grammatik erzeugt. Die Probanden hatten die Aufgabe mit Hilfe von Feedback zu lernen, diese Buchstabenfolgen als grammatikalisch korrekt oder inkorrekt zu klassifizieren. Das Feedback erfolgte in einer Gruppe unmittelbar nach der Antwortabgabe, in einer zweiten Gruppe wurde es mit einer Sekunde Verzögerung präsentiert. Es zeigte sich, dass beide Gruppen in der Lage waren, die zugrundeliegende künstliche Grammatik zu lernen, was sich in einer Verbesserung der Klassifikationsleistung über den Verlauf des Experimentes zeigte. Allerdings war diese Verbesserung in der Gruppe, die sofortiges Feedback erhielt, deutlich größer als in der Gruppe mit verzögertem Feedback. Im ereigniskorrelierten Potential wurden diese Lerneffekte von einer Reduktion der FRN und einer Zunahme der P300 auf negatives Feedback bei verzögertem im Vergleich zu unmittelbarem Feedback begleitet. Während die FRN mit der schnellen Detektion von Erwartungsfehlern assoziiert wird, wird die P300 meist mit dem Aktualisieren von Repräsentationen im Arbeitsgedächtnis nach aufgabenrelevanten, überraschenden Ereignissen in Verbindung gebracht (Donchin & Coles, 1988; Polich, 2004, 2007). Somit zeigt unser Ergebnis, dass verzögertes Feedback sowohl die frühe Entdeckung von unerwarteten negativen Ereignissen durch das Handlungsüberwachungssystem beeinträchtigt, als auch erhöhte Anforderungen an das Aktualisieren von Inhalten im Arbeitsgedächtnis stellt, da die ausgeführte Handlung im Gedächtnis aufrechterhalten werden muss, damit sie anschließend durch das Feedback angemessen verstärkt werden kann. Damit stützen unsere Befunde die Idee von Liebermann und Kollegen (2008), dass auch im

Humanbereich eine möglichst zeitnahe Verstärkung wichtig ist, und zeigen, dass bereits eine kurze Verzögerung des Feedbacks von nur einer Sekunde die Feedbackverarbeitung und die resultierende Lernleistung deutlich beeinflusst. Außerdem waren wir durch die Analyse der EKPs in der Lage zu zeigen, welche Prozesse der Feedbackverarbeitung durch die zeitliche Verzögerung beeinträchtigt werden. Wir fanden, dass zum einen, wie von Liebermann und Kollegen (2008) bereits angenommen, Aktualisierungsprozesse im Arbeitsgedächtnis eine Rolle spielen. Zum anderen sind aber bereits sehr frühe Prozesse der Handlungsüberwachung betroffen, denn bereits die Detektion von unerwartetem negativem Feedback ist beeinträchtigt.

Ein weiterer wichtiger Befund unserer Studie war, dass sich unabhängig von der zeitlichen Verzögerung auch Lerneffekte im Bereich der FRN zeigten. Interessanterweise fanden sich keine Veränderungen der FRN nach negativem Feedback mit dem Lernen. Lernbedingte Veränderungen fanden sich ausschließlich in einer Abnahme der Positivierung nach positivem Feedback (siehe auch Eppinger, Kray, Mock & Mecklinger, 2008; Potts, Martin, Burton & Montague, 2006). Es scheinen also nicht nur negative Erwartungsverletzungen zum Lernen beizutragen, wie von einigen Theorien der Handlungsüberwachung ursprünglich angenommen, sondern auch positive Erwartungsverletzungen (z. B., Holroyd & Coles, 2002). Ob Lernen nach positivem Feedback auf einem ähnlichen Lernmechanismus beruht, wie das aus negativem Feedback, soll im nächsten Kapitel näher betrachtet werden.

2.1.2 Valenz oder Erwartung: Wodurch wird Feedback wirksam?

Nach dem RL-Modell von Holroyd und Coles (2002) muss ein Ereignis „schlechter als erwartet“ sein, um das Fehlerüberwachungssystem zu aktivieren und eine Fehlernegativierung zu generieren aus der gelernt werden kann. Zwei weitere wichtige Aspekte beim Lernen aus Feedback sind also die Erwartungsverletzung und die Valenz eines Ereignisses (positiv oder negativ). Dennoch gibt es bisher nur wenige Studien im Humanbereich, die sich explizit diesen beiden Aspekten widmen und sie im Detail untersuchen.

Eine häufig verwendete Methode zur Untersuchung von Erwartungsverletzungen sind Glücksspielaufgaben, in denen die Auftretenswahrscheinlichkeit positiver und negativer Ereignisse systematisch variiert werden kann. So zeigten Holroyd, Nieuwenhuis, Yeung und Cohen (2003), dass die Feedbacknegativierung größer ausfällt, wenn Geldverluste selten und somit weniger erwartet sind. Im Gegensatz dazu fanden Hajcak, Moser, Yeung und Simons (2005) in einer ganz ähnlichen Aufgabe keine Hinweise dafür, dass die Belohnungs-

wahrscheinlichkeit die Größe der FRN beeinflusst. Allerdings gibt es einige methodische Kritikpunkte an Glücksspielaufgaben, die deren Allgemeingültigkeit einschränken und zudem deutlich machen, wie es zu solch widersprüchlichen Befunden kommen kann. Der wahrscheinlich kritischste Punkt ist, dass Probanden beim Glücksspiel nicht notwendigerweise Erwartungen generieren müssen (vgl. Holroyd, Krigolson, Baker, Lee & Gibson, 2009). Stattdessen versucht man ihre Erwartungen indirekt durch die Gewinnwahrscheinlichkeit zu beeinflussen. Außerdem kann die Situation von den Probanden nicht beeinflusst werden, denn Lernen ist nicht möglich und führt nicht zu größeren Gewinnen. Umgekehrt können die Probanden aber auch der sog. Gambler's Fallacy erliegen, d. h. sie könnten eine Belohnung erwarten auch wenn die Wahrscheinlichkeit einer solchen objektiv gesehen sehr niedrig ist (z. B. steigt nach mehrfachem Verlust in aufeinanderfolgenden Trials die Erwartung „endlich wieder zu gewinnen“). In diesem Falle wären die Erwartungen der Probanden nicht vorhersagbar. Übereinstimmend mit diesen Überlegungen konnte in einer weiteren Studie gezeigt werden, dass die FRN in Durchgängen mit unerwartetem negativen Feedback größer ausfiel, wenn die Erwartungen der Probanden eng an ihre eigenen Handlungen gekoppelt waren (Hajcak, Moser, Holroyd & Simons, 2007). Das bedeutet also, nur in Aufgaben, in denen Probanden konkrete Vorhersagen machen und das Feedback in Beziehung zum eigenen Verhalten steht, beeinflusst der Grad der Erwartungsverletzung die Amplitude der FRN.

Neben der Erwartungsverletzung ist die Valenz der zweite zentrale Aspekt des Verstärkungslernens. Obwohl das Modell von Holroyd und Coles (2002) Aussagen über den Fall „besser als erwartet“ macht, nämlich dass er eine phasische Erhöhung der Dopaminausschüttung zur Folge hat², wird dieser Fall in der Literatur eher vernachlässigt. Dies ist besonders erstaunlich, wenn man die Fülle an EEG-Studien betrachtet, die sich mit Feedback und Fehlerverarbeitung beschäftigen. Der Fokus dieser Studien liegt auf negativen Erwartungsverletzungen. Zudem liegt meist eine Konfundierung von Erwartung und Valenz vor. Die ERN/Ne tritt beispielsweise auf unerwartet begangene Fehler auf und wird mit den EKPs auf richtige und erwartete Antworten kontrastiert. Beispiele hierfür finden sich in Flanker-Aufgaben (z. B. Falkenstein et al., 1990; Gehring et al., 1993), Trial-and-Error-Lernaufgaben (z. B. Eppinger et al., 2008; Holroyd & Coles, 2002; Nieuwenhuis et al., 2002), probabilistischen Lernaufgaben (z. B. Frank, 2005; Frank et al., 2004) und anderen Aufgaben (Ferdinand, Mecklinger & Kray, 2008; Kopp & Wolff, 2000; Nessler & Mecklinger, 2003). Ähnlich verhält es sich mit Studien zur Feedbackverarbeitung. Wenn es sich um Lernaufgaben handelt, ist

² Über das elektrophysiologische Korrelat dieser phasischen Erhöhung der Dopaminausschüttung macht das Modell in seiner ursprünglichen Form allerdings keine Aussage.

positives (und negatives) Feedback zunächst unerwartet. Nachdem gelernt wurde wird negatives Feedback nicht mehr erwartet (z. B. Eppinger et al., 2008; Holroyd & Coles, 2002; Miltner et al., 1997; Nieuwenhuis et al., 2002). Auch die Feedbackvalenz wird oft mittels Glücksspielaufgaben untersucht, da hier positive und negative Erwartungsverletzungen sehr einfach über Gewinne und Verluste operationalisierbar sind. Eine wichtige Untersuchung auf diesem Gebiet stammt beispielsweise von Gehring und Willoughby (2002). Sie fanden, dass Feedback, das einen Geldverlust anzeigt, im Gegensatz zu Feedback, das einen Geldgewinn anzeigt, eine FRN auslöst (s.a. Hajcak, Moser, Holroyd & Simons, 2006). Zusätzlich zur o.g. allgemeinen Kritik an diesem Paradigma wurde in dieser Studie die Wahrscheinlichkeit für alle Feedbacktypen gleich groß gehalten, so dass sich durch die Auftretenswahrscheinlichkeit alleine eigentlich gar keine Erwartungen ausbilden konnten. Bei Studien, die sich auf Erwartungsverletzungen konzentrieren, wird also die Valenz oft vernachlässigt und umgekehrt wird in Studien, in denen explizit die Valenz von Erwartungsverletzungen untersucht werden soll, oft die Erwartungshaltung nicht hinreichend kontrolliert. Bei Glücksspielaufgaben kommt hinzu, dass nicht klar ist, ob überhaupt Erwartungen entstehen und wie stark die Probanden in die Aufgabe involviert sind.

Interessanterweise gibt es in neuerer Zeit vermehrt Hinweise auf Positivierungen im FRN-Zeitfenster, die sich mit dem Lernen verändern. Beispielsweise demonstrierten Eppinger et al. (2008), dass Lernprozesse sich auch in einer Positivierung nach korrekten Reaktionen und nach positivem Feedback zeigen können (s.a. Cohen, Elger, & Ranganath, 2007; Hewig et al., 2008; Holroyd, Pakzad-Vaezi & Krigolson, 2008; Potts et al., 2006). Sie spekulieren, dass diese Komponente einen Mechanismus reflektieren könnte, der mit Lernen aus positiver Rückmeldung zusammenhängt. Ebenso fanden wir in der o.g. Studie, in der die Rolle von Feedback beim Erlernen künstlicher Grammatiken untersucht wurde, dass sich Lerneffekte v.a. im EKP nach positivem Feedback zeigten (**Opitz, Ferdinand & Mecklinger, 2011**). Diese und ähnliche Studien führten dazu, dass Holroyd und Kollegen (2008) postulierten, die FRN sei eine N200 auf aufgabenrelevante Ereignisse, die im Falle von unerwartetem positivem Feedback von einer Positivierung, der feedback correct-related positivity (fCRP), überlagert würde. Allerdings trifft auch auf diese Studien die o.g. Kritik der Konfundierung von Erwartung und Valenz zu. Daher ist unklar, ob allein unerwartetes negatives Feedback eine Negativierung (Holroyd & Coles, 2002) bzw. unerwartetes positives Feedback eine Positivierung (Holroyd et al., 2008) auslöst, wenn diese Konfundierung aufgelöst wird. Die Oberflächenform einer (latenten) EKP-Komponente kann durch weitere Komponenten überlagert sein (vgl. Luck, 2005). Dies trifft insbesondere zu, wenn eine Konfundierung vorliegt. Daher wäre es auch denkbar, dass Erwartungsverletzungen

unabhängig von der Valenz eine Negativierung hervorrufen. Diese Vorhersage steht im Gegensatz zum Modell von Holroyd und Kollegen (2002, 2008). Hinweise darauf, dass sich Erwartungsverletzungen generell in Negativierungen im EKP widerspiegeln könnten, finden sich allerdings auch bei visueller Inspektion einer Vielzahl bereits publizierter Studien, in denen Negativierungen auch nach positivem Feedback sichtbar sind, allerdings nicht als solche diskutiert werden (z. B. Eppinger et al., 2008; Frank et al., 2005; Gehring & Willoughby, 2002; Hajcak et al., 2006; Holroyd, Krigolson & Lee, 2011; Holroyd et al., 2009). In anderen Studien, in denen sich die Konfundierung eventuell eher einseitig auswirkt, findet man Negativierungen dagegen selektiv für negatives Feedback (Hajcak et al., 2007; Holroyd & Coles, 2002; Holroyd & Krigolson, 2007).

Diese letzteren Ergebnisse lassen sich durch das RL-Modell von Holroyd und Coles (2002) nicht ohne weiteres erklären. Die Prediction of Response Outcome (PRO-) Theorie von Alexander und Brown (2010, 2011) bietet allerdings eine Erklärung für diese Befunde. Sie postuliert, dass es die Hauptfunktion des ACC ist, wahrscheinliche Handlungsergebnisse vorherzusagen und zu signalisieren, wenn diese Vorhersagen unerwarteter Weise nicht eintreffen. Das beinhaltet sowohl unerwünschte Ereignisse, wie Fehler oder negatives Feedback, als auch wünschenswerte Ereignisse, wie Belohnungen oder positives Feedback, solange sie unerwartet auftreten. Diese Theorie stützt sich beispielsweise auf Studien, die eine erhöhte ACC-Aktivierung für seltene und unerwartete Ereignisse finden, die die Notwendigkeit kognitive Kontrolle auszuüben anzeigen (Aarts, Roelofs & van Turenout, 2008; Braver, Barch, Gray, Molfese & Snyder, 2001). Das heißt also, die RL- und PRO-Theorie machen unterschiedliche Vorhersagen, was die Rolle von Erwartungsverletzung und Valenz von Ereignissen (z. B. Feedback) angeht: Die RL-Theorie sagt vorher, dass nur unerwartete negative Ereignisse den ACC aktivieren und auf diese Weise eine Fehlernegativierung auslösen³, wohingegen die PRO-Theorie postuliert, dass alle unerwarteten Ereignisse, egal ob positiver oder negativer Valenz, den ACC aktivieren und somit eine Fehlernegativierung auslösen.

Obwohl die Auswirkungen von positivem Feedback in einigen Studien mittels EKPs untersucht wurden (z. B. Donkers & van Boxtel, 2005), gibt es nur wenige Studien, die explizit darauf abzielen den differenziellen Einfluss von Valenz und Erwartungsverletzung auf die Feedbackverarbeitung zu untersuchen und die dazu keine Glückspielaufgabe verwenden. Eine dieser Studien stammt von Oliveira, McDonald & Goodman (2007). Hier sollten Probanden eine

³ Die erweiterte Fassung der RL-Theorie (Holroyd et al., 2008) sagt zusätzlich eine Positivierung im Falle eines unerwarteten positiven Ereignisses vorher.

Schätzung darüber abgeben, wann ein sich horizontal bewegendes Lichtpunkt eine verdeckte Zielposition erreichen wird. Anschließend sollten sie die Güte ihrer Schätzung beurteilen. Der Durchgang endete mit Feedback darüber, wie gut die Schätzung tatsächlich war. Durch dieses Vorgehen konnte man unerwartetes positives (die Probanden beurteilen ihre Schätzung als schlecht, erhalten aber positives Feedback) und unerwartetes negatives Feedback (die Probanden beurteilen ihre Schätzung als gut, erhalten aber negatives Feedback) miteinander vergleichen. Die Autoren fanden, dass sowohl unerwartet positive als auch unerwartet negative Rückmeldungen eine FRN auslösen. Allerdings ist es fraglich, ob unerwartetes positives Feedback in diesem speziellen Fall wirklich „besser als erwartet“ ist, denn das hängt in erster Linie davon ab, ob die Probanden das Feedback auf ihre Zeitschätzung oder die eigene Beurteilung ihrer Zeitschätzung beziehen. Aufgrund der Reihenfolge von Schätzung, Beurteilung und Feedback scheint es vielmehr so, dass das Erhalten von negativer zusammen mit dem Erhalten positiver Rückmeldung eine Erwartungsverletzung im Sinne „schlechter als erwartet“ darstellt, denn die Beurteilung der eigenen Leistung war falsch, obwohl die Rückmeldung positiv war. Die Autoren versuchten deshalb in einer zweiten Studie dieses Problem zu umgehen, indem sie „falsch-positives Feedback“ benutzten, d. h. den Probanden wurde positives Feedback in seltenen Fällen nach schlechten Schätzungen gegeben. Dieses Vorgehen hat allerdings andere Einschränkungen, denn falsch-positives Feedback liefert, ähnlich wie Feedback in Glücksspielaufgaben, keine nützliche Information zur Verhaltensanpassung. Außerdem könnte es den Probanden suggerieren, dass mit ihrer eigenen Verhaltenseinschätzung „etwas nicht stimmt“, oder dass das im Experiment gegebene Feedback insgesamt unglaubwürdig ist. In beiden Fällen büßt das falsch-positive Feedback von seiner positiven Valenz ein. Eine weitere relevante Studie, die das Ziel hatte unerwartete positive Ereignisse zu untersuchen, stammt von Jessup, Busemeyer und Brown (2010). Hier wurden Probanden in einer Glücksspielaufgabe dazu verleitet eine Wahl zu treffen, die mit geringer Wahrscheinlichkeit zu einem hohen Gewinn (64 Cent) führen würde und diese einem relativ sicheren Gewinn, der allerdings verhältnismäßig klein war (3 Cent), vorzuziehen. Es wurde gefunden, dass der ACC für positive Ereignisse (Gewinne) aktiver ist als für negative Ereignisse (Verluste), wenn die Gewinne unwahrscheinlich sind. Dieses Ergebnis zeigt, dass unerwartete positive Ereignisse, ebenso wie unerwartete negative Ereignisse, den ACC aktivieren. Neben dem o.g. allgemeinen Kritikpunkt an Glücksspielparadigmen gibt es in dieser Studie allerdings zusätzlich eine Konfundierung zwischen der Höhe des Gewinns und der Gewinnwahrscheinlichkeit. Das bedeutet, das Ergebnis könnte auch durch die Höhe des Gewinns ausgelöst worden sein und nicht durch seine Unerwartetheit. Außerdem ist die statistische Testpower

dieser Untersuchung sehr niedrig, denn die Trialzahlen für unerwartete Gewinne waren sehr klein (Range = 1-6, Mittelwert = 2.36).

Zusammenfassend kann man also sagen, dass es einige Hinweise darauf gibt, dass positive Erwartungsverletzungen ähnliche Prozesse der Handlungsregulation wie negative Erwartungsverletzungen anstoßen, so dass in Zukunft die zielführende Handlung verlässlich ausgeführt werden kann. In den meisten Studien zur Feedbackverarbeitung ist allerdings eine Konfundierung zwischen Erwartungsverletzung und Valenz enthalten, so dass der differenzielle Einfluss nicht bestimmbar ist. Bei Glücksspielaufgaben, in denen das prinzipiell gut zu vermeiden wäre, ist die Erwartungshaltung der Probanden nur schwer einzuschätzen. Zudem gibt es nur wenige Studien, die Erwartungsverletzung und Valenz explizit untersuchen und direkt manipulieren. Diese sind jedoch nicht unproblematisch und nicht eindeutig interpretierbar.

Aus diesem Grund habe ich ein Paradigma entwickelt, das es erlaubt, den differenziellen Beitrag von unerwartetem positiven und unerwartetem negativen Feedback im Vergleich zu erwartetem Feedback zu untersuchen. Dazu bearbeiteten die Probanden eine Zeitschätzungsaufgabe, in der sie in Abhängigkeit von ihrer Leistung Feedback erhalten. Auf dem Bildschirm wird ein Fixationskreuz für einen variablen Zeitraum eingeblendet. Die Aufgabe der Probanden ist es, nach Verschwinden des Fixationskreuzes ein Zeitintervall von 2,5 Sekunden abzuschätzen und diese Zeitschätzung mittels eines kurzen Tastendrucks anzugeben. Die Präsentationszeiten des Fixationskreuzes (250-750 ms) und des Inter-Trial-Intervalls (750-1250 ms) wurden variabel gewählt, um zu verhindern, dass Probanden einen Rhythmus entwickeln, und um zu gewährleisten, dass sie den Stimuli auf dem Bildschirm auch nach der Gewöhnung an die Aufgabe weiterhin Aufmerksamkeit widmen. Um den Einfluss perzeptueller Verarbeitung auf die FRN zu minimieren, wurde visuell einfaches Feedback in Form farbiger Quadrate verwendet und die Verwendung von Signalfarben wurde vermieden (Liu & Gehring, 2009). Das Feedback konnte entweder unerwartet positiv (sehr gute Schätzung, sehr nah an 2,5 Sekunden), unerwartet negativ (sehr schlechte Schätzung, weit von 2,5 Sekunden entfernt) oder erwartet durchschnittlich (mittlere Zeitfenster) sein. Die Kontrolle der Auftretenswahrscheinlichkeiten der drei Feedbackarten (positives Feedback: 20%, negatives Feedback: 20%, durchschnittliches Feedback: 60%) erfolgte mittels einer adaptiven Prozedur, die das Feedback an die Performanz des Probanden koppelte. Durch dieses adaptive Vorgehen sollten einerseits die gewünschten Auftretenswahrscheinlichkeiten der Feedbackarten erreicht werden, so dass positives und negatives Feedback gleichermaßen unerwartet auftraten. Andererseits hat es

auch den positiven Nebeneffekt, dass mögliche interindividuelle Unterschiede in der Fähigkeit Zeitintervalle einzuschätzen eine untergeordnete Rolle spielen.

Dieses Paradigma wurde zunächst in einer EEG-Studie mit jungen Erwachsenen im Alter von 20-27 Jahren eingesetzt (**Ferdinand, Mecklinger, Kray & Gehring, 2012**). Die Ergebnisse dieser Studie zeigen, dass eine FRN an fronto-zentralen Elektroden nach allen drei Feedbackarten auftritt. Diese fällt nach unerwartetem Feedback, unabhängig von seiner Valenz, deutlich größer aus als nach erwartetem Feedback. Das bedeutet, dass Fehlerneugierigkeiten die Verletzung einer Erwartung widerspiegeln und nicht nur, wie von Holroyd und Coles (2002) angenommen, die Tatsache, dass ein Ereignis „schlechter als erwartet“ ist. Zusätzlich fanden wir einen Effekt der Valenz in einer späteren EKP-Komponente, der P300. Im Gegensatz zur FRN, die einen frühen und schnellen Überwachungsprozess widerspiegelt, wird die P300 meist mit dem Updaten von Repräsentationen im Arbeitsgedächtnis nach aufgaben-relevanten, überraschenden Ereignissen in Verbindung gebracht (Donchin & Coles, 1988; Polich, 2004, 2007). Deshalb war es auch nicht überraschend, dass erwartetes Feedback in unserer Studie eine kleinere P300 auslöste als unerwartetes Feedback. Interessanterweise resultierte aber positives Feedback in einer größeren P300-Amplitude als negatives Feedback, obwohl beide Feedbackarten gleich häufig vorkamen. Eine mögliche Erklärung hierfür könnte sein, dass positives Feedback im vorliegenden Untersuchungsdesign eine höhere Aufgabenrelevanz hat als negatives Feedback, da es signalisiert, dass das intendierte Ziel (eine möglichst genaue Zeitschätzung zu produzieren) gelungen ist. Es zeigt also an, dass die gerade durchgeführte Handlung in Zukunft nur noch exakt repliziert werden muss, um die Aufgabe erfolgreich zu meistern.

Die FRN-Ergebnisse der oben beschriebenen Studie legen nahe, dass die Verarbeitung von positiven und negativen Erwartungsverletzungen auf einem ähnlichen neuronalen Mechanismus beruhen. Sie können aber nicht zeigen, welche neuronalen Strukturen an dieser Verarbeitung beteiligt sind. Um das zu untersuchen, haben wir in einer weiteren Studie während der Bearbeitung der oben beschriebenen Zeitschätzaufgabe zusätzlich ein bildgebendes Verfahren eingesetzt, die funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT; **Ferdinand & Opitz, 2014**). So konnten wir belegen, dass der ACC maßgeblich an der Verarbeitung sowohl der positiven als auch der negativen Erwartungsverletzungen beteiligt ist. Hierbei unterschied sich der Grad der ACC-Aktivierung bei der Verarbeitung von unerwartetem positiven Feedback nicht von der bei der Verarbeitung von unerwartetem negativen Feedback. Zusätzlich fanden wir, dass die Stärke der ACC-Aktivierung mit der Größe der Erwartungsverletzung zusammenhing:

je größer die Erwartungsverletzung, desto größer die Aktivierung im ACC. In beiden Fällen war der ACC stärker aktiviert als bei erwartetem Feedback. Dieses Ergebnismuster steht also im Einklang mit unseren FRN-Ergebnissen und legt somit nahe, dass positive und negative Erwartungsverletzungen im ACC verarbeitet werden. Hingegen fanden sich Aktivierungen in anderen Hirnarealen, die selektiv mit positiven Erwartungsverletzungen einhergingen. Das rechte und linke ventrale Striatum (Nucleus Caudatus und Putamen) zeigten größere Aktivierung nach positivem als nach negativem Feedback. Dies deckt sich mit Studien, die zeigen konnten, dass das Striatum eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung von unerwarteten Belohnungen spielt (z. B. Daniel & Pollmann, 2010; Delgado, Miller, Inati & Phelps, 2005; Knutson, Adams, Fong & Hommer, 2001).

Zusammenfassend zeigen unsere Ergebnisse, dass positive und negative Erwartungsverletzungen durch einen ähnlichen neuronalen Mechanismus detektiert und verarbeitet werden und so zur Anpassung des Verhaltens genutzt werden können. In einem eigens dafür entwickelten Design, welches verhaltensrelevantes Feedback mit gleicher Häufigkeit verwendet und somit einige problematische Aspekte früherer Studien umgeht, konnten wir zeigen, dass unerwartetes Feedback unabhängig von seiner Valenz zu einer Aktivierung des ACC führt und eine FRN auslöst. Unsere Befunde sind nicht mit dem RL-Modell von Holroyd und Coles (2002) zu erklären, welches annimmt, dass negative Erwartungsverletzungen eine besondere Rolle beim Verstärkungslernen spielen. Sie sprechen eher für das PRO-Modell von Alexander und Braun (2010, 2011), welches postuliert, dass der ACC das unerwartete Nicht-Eintreten von vorhergesagten Ereignissen detektiert.

Eine weitere wichtige Erkenntnis aus unseren Ergebnissen ist, dass Feedback in mehreren aufeinanderfolgenden Schritten verarbeitet wird. In einem ersten Schritt wird durch das Überwachungssystem eine initiale Verarbeitung durchgeführt, die darauf abzielt, möglichst schnell relevante Ereignisse zu detektieren, die von unseren Erwartungen abweichen. Dies spiegelt sich in der FRN und in der ACC-Aktivierung wieder. Anschließend folgen weitere Evaluationsprozesse, wie das Updaten von Umweltrepräsentationen im Arbeitsgedächtnis, das sich in der P300 widerspiegelt. Dieser spätere Prozess wurde im Gegensatz zur initialen Abweichungsdetektion auch durch die Feedbackvalenz moduliert, was strategische Effekte im Zusammenhang mit der Relevanz oder der Nützlichkeit des Feedbacks nahelegt.

2.2 Die Entwicklung der Fehler- und Feedbackverarbeitung im Kindes- und Jugendalter

Prozesse der Handlungsüberwachung tragen zur Optimierung des Verhaltens bei, indem sie helfen schädliche Umweltreize oder gefährliche Situationen zu vermeiden, lohnende Handlungen auszuführen und Ziele zu erreichen. Der Aufbau dieser Fähigkeiten ist im Kindes- und Jugendalter besonders wichtig, da in diesem Lebensabschnitt sehr viele Rückmeldungen von Eltern, Lehrern und Gleichaltrigen verarbeitet, viele neue Fertigkeiten erworben und angemessenes Verhalten erlernt werden müssen. Lernen aus Fehlern und Feedback ist somit nicht nur für den Erwerb kognitiver Fähigkeiten von großer Wichtigkeit, sondern auch für den Erwerb von Selbstregulationsfähigkeiten (z. B. Crone & van der Molen, 2008; Smith, Chein & Steinberg, 2013).

Die Fähigkeit zur Handlungsüberwachung entwickelt sich im Verlauf der Kindheit bis ins frühe Erwachsenenalter hinein (für einen Überblick s. **Ferdinand & Kray, 2014**). Zum einen tragen generelle Reifungsprozesse auf neuronaler Ebene, wie die Myelinisierung oder die Ausdünnung von Neuronen (Pruning), zu dieser Entwicklung bei. Beispielsweise konnte gezeigt werden, dass die graue Substanz im Frontallappen im Verlauf der Kindheit zunimmt und nach Erreichen der Pubertät eine graduelle Abnahme verzeichnet, die weiße Substanz hingegen bis ins frühe und mittlere Erwachsenenalter zunimmt (Colby, van Horn & Sowell, 2011; Diamond, 2002; Giedd, et al., 1999; Huttenlocher, 1990; Jernigan, Trauner, Hesselink & Tallal, 1991; Sowell et al., 2003). Zum anderen sind spezifische Veränderungen in den neuronalen Substraten des Verstärkungslernens beteiligt, d. h. die Entwicklung der Handlungsüberwachung ist eng mit der Ausreifung des frontalen Kortex, besonders des ACC, und des Dopaminsystems verbunden (Casey & Jones, 2010; Casey, Jones & Hare, 2008; Fareri, Martin & Delgado, 2008; Galvan, 2010; Hämmerer & Eppinger, 2012; Luciana, Wahlstrom, Porter & Collins, 2012; Somerville & Casey, 2010). Hier wurde gezeigt, dass sowohl der Dopamin- und Dopamintransporterlevel, als auch die D1 und D2 Rezeptordichte im dorsolateralen Striatum bis zum Alter von 9 bis 10 Jahren ansteigt (Haycock et al., 2003; Seeman et al., 1987). Im frontalen Kortex brauchen diese Reifungsprozesse allerdings mehr Zeit und man findet dopaminerge Veränderungen bis in die Adoleszenz und das frühe Erwachsenenalter (Benes, 2001).

Modelle zur Entwicklung der kognitiven Kontrolle setzen diese neurologischen Reifungsprozesse mit dem zunehmenden Auftreten kontrollierter Verarbeitung in Verbindung (für einen Überblick s. **Ferdinand & Kray, 2014**). Subkortikale Hirnareale, wie beispielsweise das Striatum, reifen früher als diejenigen, die für das Ausüben kognitiver Kontrolle notwendig sind,

z. B. der präfrontale Cortex (PFC). Aus diesem Grund sollte mit zunehmendem Alter die kognitive Kontrolle zunehmen und impulsive Handlungen, wie z. B. das Eingehen unnötiger Risiken, abnehmen (Davidson, Amso, Anderson & Diamond, 2006; Diamond, 2002; Huizinga, Dolan & Van der Modeln, 2006; Mischel, Shoda & Rodriguez, 1989). Zusätzlich wird der Adoleszenz eine besondere Rolle in der Entwicklung zugeschrieben, da es durch den Einfluss von Geschlechtshormonen, u.a. auf die Neurotransmittersysteme des limbischen Systems, zu einer erhöhten Sensitivität auf Belohnungen kommt (Casey et al., 2008; Ernst, 2014; Ernst, Pine & Hardin, 2006; Galvan et al., 2006; Nelson, Leibenluft, McClure & Pine, 2005; Spear, 2000; van Leijenhorst, Zanolie, et al., 2010; van Leijenhorst, Moor, et al., 2010). Besonders in emotional aufgeladenen Situationen wird deshalb das Belohnungssystem überaktiviert, was die erhöhte Risikobereitschaft und das Streben nach neuen und aufregenden Erfahrungen in der Adoleszenz trotz zunehmender kognitiver Kontrollfähigkeit erklären kann (Kognitiv-emotionale Balance-Hypothese, van Leijenhorst & Crone, 2009).

Die wichtigsten Befunde zur Entwicklung der Handlungsüberwachung haben wir in einem Überblicksartikel (**Ferdinand & Kray, 2014**) zusammengestellt. Dieser Artikel zeigt, dass es nur eine Handvoll Studien gibt, die die Entwicklung der Fehler- und Feedbackverarbeitung im Kindes- und Jugendalter mittels elektrophysiologischer Methoden untersuchen. Diese belegen, dass die elektrophysiologische Reaktion auf jegliche Art von externem Feedback (FRN) mit zunehmendem Alter abnimmt (z. B. Eppinger, Mock & Kray, 2009; Hämmerer, Li, Müller & Lindenberger, 2010; Zottoli & Grose-Fifer, 2012). Ein möglicher Grund hierfür ist, dass externes Feedback für die Verhaltensanpassung von Kindern eine sehr große Rolle spielt. Erst mit zunehmendem Alter können sie sich mehr und mehr auf ihre eigenen internen Repräsentationen von korrektem Verhalten in einer bestimmten Situation verlassen (Crone, Somsen, Zanolie & Van der Molen, 2006). Diese Interpretation steht im Einklang mit einer sich mit dem Alter entwickelnden Fehlernegativierung auf selbst begangene Fehler (ERN/Ne) und einem zunehmend engeren Zusammenhang von Fehlerdetektion und erfolgreicher Verhaltensadaptation (Ladouceur, Dahl & Carter, 2007). Diese Befunde werden allerdings dadurch verkompliziert, dass man je nach Aufgabe bereits bei fünfjährigen Kindern eine signifikante ERN/Ne finden kann (Torpey, Hajcak, Kim, Kujawa & Klein, 2011), in anderen Studien jedoch Jugendliche immer noch keine ERN zeigen (Hogan, Vargha-Khadem, Kirkham & Baldeweg, 2005). Dies lässt sich dadurch erklären, dass die Aufgabenschwierigkeit die Fehlerdetektion moduliert, denn zur Detektion eines Fehlers gehört immer auch eine interne Repräsentation der angemessenen oder richtigen Reaktion. Damit ist sie abhängig von anderen Hirnarealen, wie beispielsweise dem dorso-lateralen PFC, der für die Aufrechterhaltung komplexer Stimulus-

Reaktions-Zuordnungen zuständig ist. Deshalb können in relativ einfachen Aufgaben bereits sehr früh basale Prozesse der Fehlerdetektion stattfinden. Komplexe Aufgaben übersteigen jedoch die Fähigkeiten des noch nicht ausgereiften Überwachungssystems und der Systeme, die mit ihm zusammenarbeiten. Ein weiteres häufig gefundenes Ergebnis ist, dass die FRN von Kindern nicht bzw. weniger gut zwischen positivem und negativem Feedback differenziert als die von Jugendlichen oder jungen Erwachsenen. Das deutet darauf hin, dass sie weniger effizient darin sind, die relevanten Informationen aus einem Feedbackstimulus zu extrahieren (vgl. Crone, Jennings & van der Molen, 2004). Es wäre allerdings auch möglich, dass es für Kinder schwieriger ist zwischen verschiedenen Arten von Feedback zu unterscheiden, weil externes Feedback für sie salienter ist als für Jugendliche oder Erwachsene (vgl. Mai et al., 2011).

In der Beschreibung der Modelle zur Entwicklung der kognitiven Kontrolle ist bereits angeklungen, dass der Adoleszenz eine besondere Rolle zukommt. Einerseits nimmt die Fähigkeit zur kontrollierten Verarbeitung zu, andererseits führen hormonelle Veränderungen zu einer besonderen Sensitivität gegenüber positiven, belohnenden Ereignissen (s.o.). Da an der Handlungsüberwachung sowohl subkortikale Areale des Belohnungssystems als auch der mediale Frontallappen, besonders der ACC, beteiligt sind, ist eine wichtige offene Frage, wie sich einerseits die mit dem Alter zunehmende kognitive Kontrolle und andererseits die besondere Belohnungssensitivität der Adoleszenz auf die Verarbeitung von positivem und negativem Feedback auswirken. Dieser Frage sind wir in einer Studie mit Kindern (8-10 Jahre) und Jugendlichen (12-14 Jahren) nachgegangen (**Ferdinand, Becker, Kray & Gehring, 2016**). Dazu wurde die bereits oben beschriebene Zeitschätzaufgabe (s. Kapitel 2.3) für eine Untersuchung mit Kindern adaptiert und mittels ereigniskorrelierter Potentiale die frühen (FRN) und späteren (P300) Prozesse der Feedbackverarbeitung analysiert. Den in der Literatur bekannten Befund einer abnehmenden FRN mit zunehmendem Alter (vgl. Eppinger et al., 2009; Hämmerer et al., 2010; Zottoli & Grose-Fifer, 2012) konnten wir replizieren. Obwohl das in unserer Studie nicht direkt geprüft werden kann, ist dies konsistent mit der Idee, dass externem Feedback bei Kindern eine größere Rolle in der Handlungskontrolle zukommt als internem Feedback und internen Handlungsrepräsentationen (Crone et al., 2006). Unsere Ergebnisse zeigen weiter, dass weder bei Kindern noch bei Jugendlichen der initiale, schnelle Prozess zur Entdeckung von Erwartungsverletzungen ausgereift ist, denn sie zeigen keine Differenzierung in der FRN zwischen erwartetem und unerwartetem Feedback, wie das bei jungen Erwachsenen der Fall war. Außerdem fand sich bei Jugendlichen keine höhere Sensitivität für positives im Vergleich zu negativem Feedback, wie es ein überaktives Belohnungssystem nahelegen würde. Das könnte zum einen daran liegen, dass der ACC noch nicht ausgereift ist und die

belohnungsrelatierten Dopaminsignale noch nicht angemessen verarbeiten kann. Alternativ könnte es aber auch der Fall sein, dass unsere Laboraufgabe eine eher emotional neutrale Situation darstellt und somit die zunehmende kognitive Kontrolle einen größeren Einfluss auf unser Ergebnis hat als das (eventuell überaktive) Belohnungssystem. Im späteren Evaluationsprozess, der sich in der P300 abbilden lässt, zeigt sich allerdings, dass Kinder und Jugendliche sehr wohl die Unerwartetheit von Ereignissen verarbeiten können und diese Information nutzen, um ihr Modell der Umwelt im Arbeitsgedächtnis aufzufrischen (Donchin & Coles, 1988; Polich, 2004, 2007), denn die P300 fiel nach unerwartetem positiven und negativen Feedback größer aus als nach erwartetem Feedback. Dieser Effekt war bei Jugendlichen stärker ausgeprägt und zeigte eine breitere Verteilung über die Kopfoberfläche als bei Kindern. Allerdings zeigten die Jugendlichen noch nicht das gleiche Ergebnismuster wie junge Erwachsene, denn der bei jungen Erwachsenen gefundene Relevanzeffekt (größere P300 nach dem aufgabenrelevantesten Feedback, s. Kapitel 2.3) blieb aus. Auch die breiter verteilte Topographie der P300 bei Jugendlichen unterschied sich von der parietal fokussierten Topographie der Erwachsenen. Dieser frontale Shift im Jugendalter könnte bedeuten, dass hier zusätzliche frontale Hirnareale zugeschaltet werden können, um die Aufgabe besser zu bewältigen. Diese Interpretation wird dadurch gestützt, dass die Aufgabenperformanz der Jugendlichen mit dem frontalen Shift der P300 in Zusammenhang steht: Jugendliche mit besserer Verhaltensanpassung nach unerwartetem (negativem) Feedback zeigen einen stärkeren frontalen Shift der P300 als solche, die ihr Verhalten weniger gut anpassen können. Zusammengefasst lässt sich also sagen, dass Kinder und Jugendliche die Unerwartetheit von Ereignissen verarbeiten und zur Verhaltensanpassung nutzen. Allerdings tun sie das in einem späteren Verarbeitungsschritt als junge Erwachsene, was zeigt, dass das Überwachungssystem im Alter von 12-14 Jahren noch nicht ausgereift ist.

2.3 Die Entwicklung der Fehler- und Feedbackverarbeitung im hohen Erwachsenenalter

Wie von Baltes und Kollegen (z. B. Baltes, 1987, 1997; Baltes, Staudinger & Lindenberger, 1999; Kray & Lindenberger, 2007; Lindenberger & Kray, 2005) beschrieben, finden auch nach der Ausreifung des Gehirns noch entwicklungsbedingte Veränderungen im Laufe des Lebens statt. Viele davon betreffen Regionen, die an der Verarbeitung von Fehlern und Feedback beteiligt sind. Beispielsweise geht Altern mit Veränderungen des Dopaminsystems und der neuronalen Strukturen, die von diesem System Input erhalten (z. B. dem PFC), einher (Bäckman

et al., 2000; Bäckman, Nyberg, Lindenberger, Li & Farde, 2006; Raz et al., 2003; 2005; Salat, Kaye & Janowsky, 2002; Tisserand et al., 2002). Autopsiestudien belegen beispielsweise, dass die Dopaminrezeptordichte im Striatum vom frühen bis zum späten Erwachsenenalter um etwa 10% pro Dekade abnimmt (Rinne, Lönnberg & Marjamäki, 1990; Seeman et al., 1987). Ähnliche Ergebnisse wurden mittels bildgebender Verfahren auch in vivo gefunden (Ichise et al., 1998; Suhara et al., 1991; Volkow et al., 2000). Darüber hinaus wurde gezeigt, dass die statistische Kontrolle dieser Variablen altersrelatierte Einbußen bei einer Vielzahl kognitiver Aufgaben eliminieren kann (Bäckman et al., 2006; Nieuwenhuis et al., 2002).

Aufgrund dieser alters-relatierten Veränderungen schlugen Nieuwenhuis und Kollegen (2002) eine Erweiterung des RL-Modells von Holroyd und Coles (2002) vor. Sie postulierten, dass aufgrund oben beschriebener Abbauprozesse im Alter ein reduziertes Dopaminsignal zu einer verminderten Aktivierung des ACC und somit zu Einschränkungen in der Verarbeitung von Fehlern und Feedback führen sollte. Diese Befunde stehen in Einklang mit Studien, die bei älteren Probanden Defizite im Verstärkungslernen (Marschner et al., 2005; Mell et al., 2005; Hämmerer et al., 2010) und reduzierte Fehlernegativierungen nach begangenen Fehlern (ERN/Ne) und negativem Feedback (FRN) zeigen (Band & Kok, 2000; Falkenstein et al., 2001; Ferdinand, Weiten, Mecklinger & Kray, 2010; Gehring & Knight, 2000; Hämmerer et al., 2010; Mathalon et al., 2003; Mathewson, Dywan & Segalowitz, 2005; Nieuwenhuis et al., 2002).

Im Gegensatz zu diesen Studien, die für eine altersbedingte Abnahme der Handlungsüberwachung sprechen, konnten Eppinger und Kollegen (2008) zeigen, dass es keine solche Abnahme gibt, wenn die Reaktionszeitmessung mit Hilfe adaptiver Deadlines vorgenommen wird, so dass ältere Erwachsene keine Nachteile durch verlangsamte Verarbeitungsprozesse haben. Sie fanden außerdem, dass Lernprozesse sich auch in einer Positivierung nach korrekten Reaktionen und nach positivem Feedback zeigen können, und dass dies mit Lernen aus positiver Rückmeldung in Zusammenhang stehen könnte. Sie äußern die Vermutung, dass dieser Mechanismus insbesondere bei älteren Menschen eine wichtige Rolle spielt, da diese einen Positivitätsbias zeigen, d. h. positive Informationen bevorzugt verarbeiten (vgl. auch Pietschmann, Endrass, Czerwon & Kathmann, 2011). Dieser Befund ist v.a. im Bereich von Aufmerksamkeits- und Gedächtniseffekten gut belegt (Mather & Carstensen, 2005; Reed & Carstensen, 2012). In Übereinstimmung damit stehen Befunde von Samanez-Larkin et al. (2007), die bei älteren Probanden eine verminderte Aktivierung in Striatum und Insula selektiv bei der Antizipation von Verlusten, nicht aber von Gewinnen fanden. Umgekehrt gibt es aber auch Studien, die nahelegen, dass ältere Menschen besonders gut aus negativer Rückmeldung

lernen. Frank und Kong (2008) fanden beispielsweise in einer probabilistischen Lernaufgabe, dass ältere Erwachsene (mittleres Alter = 77 Jahre) besser darin waren, Stimuli zu vermeiden, die mit negativen Konsequenzen gekoppelt waren (vgl. auch Hämmerer et al., 2010). Zusätzlich gibt es Studien, die keine Präferenz für das Lernen aus positiven und negativen Rückmeldungen im Alter finden (Simon, Howard & Howard, 2010) oder die einen Positivitätseffekt nur beim Beobachtungslernen, nicht aber beim aktiven Selbstlernen finden (Bellebaum, Rustemeier & Daum, 2012). Es gibt also einerseits altersbedingte Beeinträchtigungen im Dopaminsystem, die das Lernen aus Fehlern und Feedback und dessen EKP-Korrelate beeinflussen könnten. Andererseits gibt es Hinweise darauf, dass die Fehler- und Feedbacküberwachung wenig bis keine alters-relatierten Einbußen zeigt, wenn die Aufgabenschwierigkeit mittels adaptiver Verfahren ausgeglichen wird (z. B. Eppinger et al., 2008). Ob beim Lernen aus Fehlern und Feedback mit zunehmendem Alter tatsächlich eine bevorzugte Verarbeitung positiver Rückmeldungen einhergeht ist bisher ungeklärt.

Um systematisch zu untersuchen, ob im hohen Alter tatsächlich eine bevorzugte Verarbeitung von positiven Rückmeldungen auftritt, haben wir das bereits beschriebene Zeitschätzparadigma mit älteren Erwachsenen im Alter von 70-77 Jahren durchgeführt (**Ferdinand & Kray, 2013**). Zum einen eignet sich dieses Paradigma sehr gut, um die Verarbeitung von positivem und negativem Feedback zu vergleichen. Zum anderen spielen Altersunterschiede und individuelle Unterschiede in der Performanz (vgl. Eppinger et al., 2008) keine Rolle, da ein adaptiver Mechanismus (s. Kapitel 2.1) das Feedback individuell auf die Leistung des jeweiligen Probanden einstellt. Es handelt sich also um bedeutungsvolles Feedback, das valide die Performanz der Probanden widerspiegelt und somit handlungsrelevant ist. Unterschiede in der tatsächlichen Fähigkeit Zeit adäquat einzuschätzen spielen aber keine Rolle und beeinflussen die gefundenen Ergebnisse nicht.

Unsere Ergebnisse zeigen, dass man die Feedbackverarbeitung auch bei älteren Erwachsenen in eine initiale, frühe Detektion von Erwartungsverletzungen in Form der FRN und eine spätere Evaluationsphase in Form der P300 unterscheiden kann. Bei der schnellen Detektion von Erwartungsverletzungen zeigen ältere Erwachsene das gleiche Ergebnismuster wie jüngere Erwachsene: Die FRN ist größer für unerwartetes (positives und negatives) Feedback als für erwartetes Feedback. Das Überwachungssystem verarbeitet Erwartungsverletzungen also auf die gleiche Art und Weise wie bei jüngeren Erwachsenen und es konnte nicht belegt werden, dass positive Rückmeldungen im Alter bevorzugt verarbeitet werden. Allerdings fiel die FRN auf alle Arten von Feedback marginal kleiner als bei jungen Erwachsenen

aus. Das spricht dafür, dass das Überwachungssystem eine leicht reduzierte Reaktivität auf Feedback im Allgemeinen zeigt, was mit den oben beschriebenen alters-relatierten neuronalen Abbauprozessen im Einklang steht. Für den späteren Evaluationsprozess, der mit dem Auffrischen des Arbeitsgedächtnisses nach unerwarteten Ereignissen in Zusammenhang steht und sich in der P300 zeigt, hatten wir bei jüngeren Erwachsenen sowohl einen Effekt der Erwartung als auch einen Effekt der Handlungsrelevanz demonstrieren können. Bei älteren Erwachsenen löste allerdings nur noch das besonders handlungsrelevante positive Feedback die größte P300 aus, während unerwartetes negatives und erwartetes Feedback eine kleinere P300 auslösten, die sich nicht unterschied. Eine mögliche Interpretation dieser Ergebnisse ist, dass sich ältere Erwachsene aufgrund ihrer reduzierten Arbeitsgedächtniskapazität auf einen bestimmten Feedbacktyp fokussieren müssen. In dieser Aufgabe fokussieren sie sich auf den Feedbacktyp, der die größte Aufgabenrelevanz hat und zu einer erfolgreichen Aufgabenbearbeitung in zukünftigen Durchgängen führt. Diese Idee passt dazu, dass die P300 bei älteren Erwachsenen eine deutlich frontalere Verteilung auf der Kopfoberfläche hatte, was im Alter häufig als Indiz für einen kompensatorischen Mechanismus gewertet wird (Adrover-Roig & Barceló, 2010; Reuter-Lorenz & Lustig, 2005). Ältere Erwachsene müssen andere, und möglicherweise frontalere Hirnareale rekrutieren, um die gleiche Aufgabe zu lösen. Diese Interpretation der Aufgabenrelevanz und der Fokussierung auf aufgabenrelevantes Feedback im Alter sind allerdings post-hoc Erklärungen, die es in zukünftiger Forschung weiter zu untermauern gilt. Da jüngere Erwachsene aber ebenfalls positives Feedback besonders stark verarbeiten, handelt es sich bei unseren P300-Ergebnissen mit sehr großer Wahrscheinlichkeit nicht um einen selektiven Positivitätseffekt im Alter.

2.4 Diskussion der Befunde zur Handlungsüberwachung

2.4.1 Implikationen für neurokognitive Modelle der Handlungsüberwachung

In diesem Kapitel wurden eigene Studien zur Handlungsüberwachung und zur Implementation kognitiver Kontrolle vorgestellt. Hier habe ich zum einen gezeigt, dass das Timing von Feedbacksignalen kritisch für eine funktionierende Handlungsüberwachung und für eine darauf basierende Handlungsanpassung ist. Zum anderen belegen die beschriebenen Studien, dass Erwartungen beim Lernen aus Feedback eine große Rolle spielen. Durch diese Studien wurde deutlich, dass es sich bei den Begriffen „Fehlensignal“ und „Fehlerverarbeitungssystem“ um historisch gewachsene Begriffe handelt, die dem tatsächlichen

Sachverhalt nicht vollkommen gerecht werden und durchaus irreführend sind. Tatsächlich legen die o.g. Studien nahe, dass es sich um Vorhersagefehler im Sinne einer Erwartungsverletzung handelt. Tritt ein Ereignis ein, das so nicht erwartet wurde, wird unabhängig von der Valenz des Ereignisses ein Verstärkungslernsignal gesendet, das der Handlungsanpassung dient. Somit sind die Ergebnisse, wie bereits oben ausführlich dargelegt, im Einklang mit dem PRO-Modell von Alexander und Brown (2011). Diesen Ergebnissen stehen allerdings Befunde entgegen, die in Glückspielartigen Paradigmen gefunden wurden. Hier wird mehrheitlich gefunden, dass die Valenz maßgeblich beeinflusst, ob das Überwachungssystem aktiviert wird oder nicht: Eine FRN wird in diesen Studien nach negativem Feedback, Geld- oder Punkteverlusten und anderen negativen Ereignissen gefunden.

Wie lassen sich diese gegensätzlichen Befunde nun miteinander vereinbaren? Dies wird möglich, wenn man die Funktion des Handlungsüberwachungssystems darin sieht, die Notwendigkeit zur Implementation kognitiver Kontrolle anzuzeigen. Dies bedeutet, dass man den Informationswert betrachten muss, den ein Ereignis (z. B. ein Feedback), in einer bestimmten Situation für die Verhaltensanpassung oder -auswahl besitzt. Da in Glücksspielsituationen keine Möglichkeit besteht, das Ergebnis bzw. das Erhalten von Gewinnen oder Verlusten zu beeinflussen, bleiben die einzig möglichen Handlungsalternativen, die Situation zu verlassen sobald sie zu unangenehm wird (zu viele Verluste) oder in ihr zu verbleiben solange sie angenehm oder zumindest nicht zu unangenehm ist (mehr Gewinne als Verluste oder zumindest eine ausgeglichene Gewinn-Verlust-Balance). Somit beinhaltet die Information darüber, ob ein Ereignis angenehm oder unangenehm ist, in dieser Situation, in der Erwartungen nicht gebildet werden können, die einzig handlungsrelevante Information. In Lernsituationen ist das anders. Hier trägt die Unerwartetheit eines Ereignisses Informationen darüber, ob das interne Modell, das wir für eine bestimmte Situation haben, angemessen ist oder nicht und somit, ob das Modell und unser Verhalten angepasst werden muss oder nicht. Man könnte also spekulieren, dass die Unerwartetheit eines Ereignisses oder die Valenz nur unterschiedliche Aspekte darstellen, die in jeweils spezifischen Situationen und Aufgaben die eigentlich kritische Variable "Informationsgehalt für die Handlungsanpassung" manipulieren. Anders ausgedrückt bedeutet dies, dass das Handlungsüberwachungssystem vermutlich sensibel auf informative handlungsrelevante Ereignisse in einer bestimmten Situation reagiert.

Diese Idee des Informationswerts im Sinne der Verhaltensrelevanz steht auch in Einklang mit weiteren Befunden. Beispielsweise konnten Holroyd und Kollegen (2009) zeigen, dass die Amplitude der FRN in Aufgaben, in denen ein optimales Verhalten gelernt werden kann, von der

Auftretenswahrscheinlichkeit des positiven und negativen Feedbacks (hier Gewinne und Verluste) abhängt, dies in einer Aufgabe, in der das Feedback unabhängig vom Verhalten des Probanden ist, aber nicht der Fall ist. Weiterhin konnten wir in einer Studie zeigen, dass die Information, die die Probanden in einer bestimmten Lernsituation für lernrelevant halten, beeinflusst, ob eine „Fehlernegativierung“ generiert wird oder nicht. In diesem Fall handelte es sich um eine N2b auf unerwartete Ereignisse, von der wir annehmen, dass sie durch einen sehr ähnlichen Mechanismus generiert wird, wie die ERN und die FRN (Ferdinand et al., 2015). Es gibt außerdem fMRT-Befunde, die nahelegen, dass die Aktivierung des ACC (der als Hauptquelle der Fehlernegativierungen angesehen wird) durch negatives Feedback stark von der Lernrelevanz des Feedbacks abhängt (Crone, Zanolie, van Leijenhorst, Westenberg & Rombouts, 2008; van den Bos, Güroglu, van den Bulk, Rombouts & Crone, 2009).

Zusammengenommen spricht also einiges dafür, dass es bei der Handlungsüberwachung um den Informationswert eines Ereignisses im Sinne der Handlungsrelevanz geht. Das bedeutet, dass je nach Situation Erwartung oder Valenz eines Ereignisses handlungsrelevante Informationen tragen können und somit das Handlungsüberwachungssystem aktivieren können. Diese Idee sollte in zukünftiger Forschung explizit überprüft werden und, falls sie sich bestätigt, Eingang in die Modelle zur Handlungsüberwachung finden.

Eine weitere wichtige Erkenntnis aus o.g. Ergebnissen ist, dass Feedback in mehreren aufeinanderfolgenden Schritten verarbeitet wird. In einem ersten Schritt wird durch das Überwachungssystem eine initiale Verarbeitung durchgeführt, die darauf abzielt möglichst schnell Ereignisse zu detektieren, die von unseren Erwartungen abweichen. Dies spiegelt sich in der FRN und in der ACC-Aktivierung wieder. Anschließend folgen weitere Evaluations- und Verarbeitungsprozesse, wie das Aktualisieren von Umweltrepräsentationen im Arbeitsgedächtnis, das sich in der P300 widerspiegelt. Dieser spätere Prozess könnte zusätzliche strategische Effekte beinhalten, die im Zusammenhang mit der Relevanz des Feedbacks stehen.

2.4.2 Erkenntnisse zur Entwicklung der Handlungsüberwachung

Des Weiteren habe ich Studien zur Entwicklung der Handlungsüberwachung über die Lebensspanne vorgestellt. Hier konnte gezeigt werden, dass weder bei 8-10 jährigen Kindern noch bei 12-14 jährigen Jugendlichen der initiale schnelle Prozess zur Entdeckung von verhaltensrelevanten Erwartungsverletzungen ausgereift ist, denn sie zeigen keine Differenzierung in der FRN zwischen erwartetem und unerwartetem Feedback, wie das bei

jungen Erwachsenen der Fall ist. Im Gegensatz dazu zeigte sich, dass das Handlungsüberwachungssystem älterer Erwachsener Erwartungsverletzungen auf die gleiche Art und Weise verarbeitet wie das bei jüngeren Erwachsenen der Fall ist. Allerdings fiel die FRN auf alle Arten von Feedback im Vergleich zu jungen Erwachsenen marginal kleiner aus, was dafür spricht, dass das Überwachungssystem eine leicht reduzierte Reaktivität auf Feedback im Allgemeinen zeigt. Dies steht im Einklang mit alters-relatierten neuronalen Abbauprozessen des Dopaminsystems und des medio-frontalen Cortex.

Im späteren Evaluationsprozess, der sich in der P300 abbilden lässt, zeigt sich ebenfalls ein differentielles Ergebnismuster über die Lebensspanne. Hier zeigt sich, dass Kinder und Jugendliche sehr wohl die Unerwartetheit von Ereignissen verarbeiten können und diese Information nutzen, um ihr Modell der Umwelt im Arbeitsgedächtnis anzupassen. Dieser Effekt war bei Jugendlichen stärker ausgeprägt und zeigte eine breitere Verteilung über die Kopfoberfläche als bei Kindern. Unsere Ergebnisse deuten darauf hin, dass diese frontale Verteilung der P300 mit einer Zuschaltung frontaler Hirnareale und einer verbesserten Fähigkeit zur Verhaltensanpassung in Zusammenhang stehen. Zusammengefasst kann man also sagen, dass Kinder und Jugendliche die Unerwartetheit von Ereignissen verarbeiten und zur Verhaltensanpassung nutzen. Allerdings tun sie das in einem späteren Verarbeitungsschritt als junge Erwachsene, was zeigt, dass das Überwachungssystem im Alter von 12-14 Jahren noch nicht ausgereift ist. Bei jungen Erwachsenen tritt nun zusätzlich zum Erwartungseffekt ein Relevanzeffekt auf, bei dem das besonders handlungsrelevante positive Feedback die größte P300 auslöst. Dieser Relevanzeffekt ist im hohen Alter weiterhin vorhanden, wohingegen das für den Erwartungseffekt nicht der Fall ist. Hier könnte man spekulieren, dass es sich bei dem Relevanzeffekt um einen strategischen Effekt handelt, der der willentlichen Kontrolle der Probanden unterliegt und je nach Aufgabensituation eingesetzt wird. Ältere Erwachsene müssen sich aufgrund einer reduzierten Arbeitsgedächtniskapazität stärker auf einen bestimmten Feedbacktyp fokussieren. In dieser Aufgabe fokussieren sie sich auf den Feedbacktyp, der die größte Aufgabenrelevanz hat und zu einer erfolgreichen Aufgabenbearbeitung in zukünftigen Durchgängen führt. Diese Idee passt dazu, dass die P300 bei älteren Erwachsenen eine deutlich frontale Verteilung auf der Kopfoberfläche hatte, was häufig als Indiz für einen kompensatorischen Mechanismus gewertet wird (Adrover-Roig & Barceló, 2010; Reuter-Lorenz & Lustig, 2005). Ältere Erwachsene müssen andere, und möglicherweise frontale Hirnareale rekrutieren, um die gleiche Aufgabe zu lösen. Diese Interpretation gilt es in zukünftiger Forschung, etwa durch die direkte Manipulation der Arbeitsgedächtnisbeanspruchung weiter zu untermauern.

Ein Schwachpunkt vieler entwicklungspsychologischer Studien, die elektrophysiologische oder bildgebende Verfahren einsetzen, ist, dass häufig nur ein sehr kleiner Altersrange im Fokus der Forschungsfrage steht. Häufig sind auch viele der verwendeten Paradigmen speziell auf bestimmte Altersgruppen zugeschnitten und in anderen Gruppen nur begrenzt oder gar nicht anwendbar. Somit besteht ein weiterer wichtiger Beitrag der o.g. Studien zur Handlungsüberwachung darin, dass hier ein Paradigma entwickelt wurde, dass in einem weiten Altersrange durchgeführt werden kann, und das anschließend auch in verschiedenen Altersstufen, nämlich bei Kindern (8-10 Jahre), Jugendlichen (10-12 Jahre), jungen (20-27 Jahre) und älteren Erwachsenen (70-77 Jahre), eingesetzt wurde. Erst dadurch wird es überhaupt möglich Lebensspannenveränderungen, wie das oben beschriebene Ergebnismuster, zu erkennen. Dieses Ergebnis zeigt deutlich, dass altersbedingter Abbau nicht einfach das Gegenteil entwicklungsbedingter Reifung ist, was durch die häufig zitierte U-Form der Entwicklung über die Lebensspanne in gewisser Weise suggeriert wird. Natürlich wären auch hier weitere Altersgruppen und feinere Altersabstufungen wünschenswert, z. B. gerade in der Adoleszenz und im Übergang zum jungen Erwachsenenalter oder aber im mittleren bis sehr hohen Erwachsenenalter. Noch aufschlussreicher wäre es, Längsschnittstudien durchführen zu können und zusätzlich weitere Parameter als das reine Lebensalter in Jahren als Maß für Entwicklungsprozesse heranzuzuziehen, da dies nur ein Hilfsmittel zur Abbildung von Entwicklungsprozessen ist. Beispielsweise hat im Jugendalter der Pubertäts-/ Hormonstatus einen wichtigen Einfluss auf die Entwicklung und könnte als weiterer Indikator für biologische Reifungsprozesse herangezogen werden.

Als allgemeines Fazit lässt sich bereits an dieser Stelle festhalten, dass die Unterscheidung in mechanisch-fluide und pragmatisch-kristalline kognitive Fähigkeiten und der jeweils angenommene Entwicklungsverlauf von Reifungs- und Abbauprozessen über die Lebensspanne (s. Kapitel 1) hilfreich ist, wenn man kognitive Entwicklung beschreiben möchte. Es zeigt sich allerdings auch deutlich, dass es Wechselwirkungen und gegenseitige Abhängigkeiten zwischen fluiden und kristallinen Fähigkeiten gibt (vgl. Baltes, 1987, 1997; Baltes et al., 1999; Kray & Lindenberger, 2007; Lindenberger & Kray, 2005), die sich in spezifischen Trajektorien verschiedener kognitiver Fähigkeiten über die Lebensspanne niederschlagen. Präziser ausgedrückt bedeutet das, dass die Messung verschiedener fluider kognitiver Fähigkeiten durch strategische Effekte und Erfahrungen unmittelbar beeinflusst und verändert wird. Dies schlägt sich in der Performanz in bestimmten kognitiven Aufgaben nieder, z. B. der Handlungsüberwachung, wie oben dargelegt. Dies bedeutet, dass der jeweilige Beitrag fluider und kristalliner Fähigkeiten nicht durch oberflächliche Betrachtung direkt ablesbar und

einfach trennbar ist, sondern dass jede spezielle Aufgabenstellung im Detail betrachtet werden muss. Auf der anderen Seite bedeutet dies aber auch, dass man sich genau dies zunutze machen kann, um durch kompensatorische Strategien und Training Entwicklungs- und Abbauprozesse positiv zu beeinflussen.

3. Die Implementation kognitiver Kontrolle und ihre Entwicklung über die Lebensspanne

Im vorigen Kapitel wurde die menschliche Fähigkeit zur Handlungsüberwachung anhand der Verarbeitung von Feedback ausführlich besprochen. Allgemein ausgedrückt beinhaltet sie die Entdeckung von unvorhergesehenen Ereignissen, die uns signalisieren, dass unser Verhalten nicht oder nicht mehr optimal ist. Nur die Entdeckung solcher Ereignisse reicht aber bei weitem nicht aus, um adaptives Verhalten zu zeigen, denn sie zeigt nur die Notwendigkeit einer Verhaltensanpassung an. Wenn ein Kind also aus der Keksdose genascht hat, reicht das „Bemerken“ der Standpauke der Eltern nicht aus, um sein Verhalten zu ändern. Es muss beispielsweise auch bei der „nächsten Versuchung“ in der Lage sein, seine vorherrschende Verhaltenstendenz (das Naschen) zu unterdrücken. Wir müssen also zusätzlich in der Lage sein, unsere kognitiven Prozesse und Handlungen im Einklang mit unseren Zielsetzungen zu kontrollieren. Dies wird Thema in Kapitel 3 sein. Dazu werde ich zunächst Modelle der kognitiven Kontrolle und ihre neuronalen Grundlagen vorstellen, bevor ich zur Entwicklung dieser Fähigkeit über die Lebensspanne komme. Der Beitrag eigener Studien liegt hierbei v.a. in den Veränderungen der kognitiven Kontrollfähigkeit im hohen Erwachsenenalter. Danach wird der Einfluss von motivationalen Prozessen und die Möglichkeit der kognitiven Intervention bzw. der Trainierbarkeit von kognitiver Kontrolle besprochen. Abschließend folgt eine Diskussion der Befunde.

3.1 Modelle kognitiver Kontrolle

Die Fähigkeit, das eigene Verhalten, Erleben und kognitiven Prozesse zielgerichtet zu steuern und zu kontrollieren, bezeichnet man als kognitive Kontrolle. Sie erlaubt eine flexible Anpassung an Veränderungen in der Umgebung und angemessenes Verhalten und ist hoch mit Intelligenz korreliert (z. B. Duncan, 1995). Kognitive Kontrolle ist ein multidimensionales Konstrukt, welches verschiedene Komponenten umfasst. Die Kernkomponenten sind a) die Fähigkeit zielgerichtete Handlungsrepräsentationen und Informationen auszuwählen, sie im Arbeitsgedächtnis aufrechtzuhalten und zu manipulieren, b) die Fähigkeit ablenkende Informationen und automatisierte Reaktionen zu inhibieren, um die o.g. Arbeitsgedächtnisinhalte stabil zu halten, und c) dennoch kognitiv flexibel zwischen verschiedenen Aufgaben und Umwelтанforderungen wechseln zu können, falls dies nötig ist (Grange & Houghton, 2014; Hofmann et al., 2012; Miyake & Friedman, 2012; Miyake et al., 2000). Diese Kernkomponenten

bilden die Grundlage für solch komplexe Fähigkeiten wie das Problemlösen, logisches Schlussfolgern oder unsere Fähigkeit Pläne zu entwickeln und zu verfolgen. Alle diese Fähigkeiten beruhen auf neuronalen Schaltkreisen die den PFC beinhalten und sind stark von seiner Funktionsfähigkeit abhängig (Anderson, Jacobs & Anderson, 2008; Bialystok & Craik, 2005). Häufig wird die Fähigkeit die Umwelt nach Ereignissen zu überwachen, die anzeigen, dass die kognitive Kontrolle erhöht werden sollte (d. h. die Fähigkeit Fehler, Feedback, unerwartete Ereignisse oder Konflikte zu detektieren und zu verarbeiten), ebenfalls zu den Komponenten der kognitiven Kontrolle gezählt. Da die Handlungsüberwachung in dieser Arbeit aber bereits ausführlich behandelt wurde und in Modellen zur kognitiven Kontrolle häufig sehr kurz kommt, wird sie in diesem Kapitel nur eine untergeordnete Rolle spielen. Sie wird als ein vorgeschalteter Prozess betrachtet, der anzeigt, wann kognitive Kontrolle initiiert und wie stark sie ausgeübt werden muss.

Die Idee, dass man kognitive Kontrolle ausüben muss, um sein Verhalten angemessen steuern zu können ist nicht neu. Bereits 1986 postulierten Norman und Shallice, dass unsere Handlungen auf einer großen Anzahl erlernter Schemata beruhen. Diese Schemata werden in den meisten Fällen durch sog. Triggerbedingungen aktiviert. Schaltet die Ampel vor einem geübten Autofahrer auf rot, aktiviert diese Triggerbedingung das Schema „abbremsen“. Allerdings kann es zu Problemen kommen, wenn mehrere Schemata gleichzeitig aktiviert werden, weil die Triggerbedingung uneindeutig ist. Beispielsweise kann eine orangefarbene Ampel sowohl „abbremsen“ als auch „durchstarten“ aktivieren, je nachdem, ob orange auf rotes oder auf grünes Licht folgt. Dadurch entsteht ein Konflikt zwischen den gleichzeitig aktivierten Schemata. Teilweise kann dieser Konflikt durch laterale Inhibition gelöst werden, d. h. die Repräsentationen konkurrierender Schemata hemmen sich gegenseitig, so dass am Ende nur das am stärksten aktivierte Schema gewinnt. Ein so konstruiertes System der Handlungssteuerung wäre allerdings ein Sklave seiner Gewohnheiten. Deshalb nehmen Norman und Shallice zusätzlich zu dieser bottom-up Handlungssteuerung an, dass es einen top-down Einfluss auf unser Verhalten gibt, der abhängig von Zielen und Plänen ist. Dieser top-down Einfluss, der der kognitiven Kontrolle entspricht, wird vom Supervisory Attentional System (SAS) ausgeübt, welches zusätzlich Schemata je nach Zielsetzung inhibieren oder aktivieren kann (Norman & Shallice, 1986). Dies ist besonders in solchen Situationen wichtig, in denen (noch) keine automatischen Verhaltensweisen etabliert sind oder wenn diese automatischen Verhaltensweisen nicht (mehr) zum gewünschten Ergebnis führen und angepasst werden müssen. Auch in Situationen, in denen man schnell und flexibel zwischen verschiedenen Zielen oder Aufgabenstellungen wechseln muss oder in denen verschiedene Verhaltensweisen

miteinander konkurrieren, ist top-down Kontrolle vonnöten. Wann immer also mehr oder weniger automatische Verhaltensweisen nicht ausreichen, sondern gezielte Verhaltensänderungen stattfinden sollen, ist kognitive Kontrolle nötig, die vom SAS initiiert und gesteuert wird.

Auf diesem klassischen, kognitiven Ansatz bauen viele neuere Modelle auf, die zusätzlich die neuronalen Grundlagen der kognitiven Kontrolle berücksichtigen. Ein prominentes Beispiel dafür ist die „Guided Activation Theory“ von Miller und Cohen (2001), die die Funktion der top-down Kontrolle dem PFC zuschreibt. Hier wird angenommen, dass im PFC Ziele, Pläne und Aufgabenstellungen in Form von neuronalen Aktivitätsmustern repräsentiert und aktiv aufrechterhalten werden. Diese üben einen modulierenden Einfluss auf automatische, habituelle Verhaltensweisen aus, indem sie die Stärke der Aktivierung von verschiedenen Assoziationen beeinflussen, d. h. also bestimmte Schemata stärker aktivieren und andere hemmen. Das SAS im Modell von Norman und Shallice (1986) hatte starke Charakteristika eines Homunkulus, d. h. es wurde nicht thematisiert woher das kognitive Kontrollsystem „weiß“, wann unser Verhalten – und damit eventuell unsere Ziele und Aufgabenrepräsentationen - angepasst werden muss und wann nicht. Miller und Cohen (2001) postulieren, dass dies durch ein dopaminerg-vermitteltes Verstärkungslernsignal aus dem Mittelhirn realisiert wird, ähnlich wie es in Theorien zur Handlungsüberwachung angenommen wird (s. Kapitel 2). Wenn neue, wichtige Information aufgenommen wird, wird durch Veränderungen in der phasischen Dopaminaktivität eine Auffrischung des aktiven Gedächtnisses möglich, so dass Ziele und Handlungspläne angepasst werden können. Wenn keine phasische Modulation der Dopaminausschüttung stattfindet, wird der aktive Gedächtnisinhalt im PFC gegen interferierende Informationen geschützt und kann weiter wie bisher das Verhalten top-down beeinflussen.

Zur Untersuchung kognitiver Kontrolle wird häufig das Aufgabenwechselparadigma herangezogen (Grange & Houghton, 2014; Kiesel et al., 2010; Meiran, 2010; Monsell, 2003). Hier sollen Probanden ambivalente Stimuli abwechselnd nach zwei (oder mehreren) verschiedenen Aufgabenstellungen bearbeiten. Der Wechsel zwischen den Aufgaben kann dabei instruktions-/ gedächtnisbasiert erfolgen („Wechsele nach jedem zweiten Durchgang“) oder durch einen Hinweisreiz („Aufgabe A“/ „Aufgabe B“) angezeigt werden. Das Aufgabenwechselparadigma eignet sich besonders gut um kognitive Kontrolle zu untersuchen, da für die erfolgreiche Bearbeitung der Aufgabe viele Kontrollprozesse zusammenwirken müssen: Da mit dem ambivalenten Stimulus prinzipiell beide Aufgaben ausgeführt werden können, muss die aktuelle Aufgabenstellung (z. B. Aufgabe A) aktiv im Arbeitsgedächtnis aufrechterhalten werden, gegen Interferenz durch die konkurrierende Aufgabenstellung (z. B. Aufgabe B) abgeschirmt

werden. Wenn allerdings ein Aufgabenwechsel ansteht, muss die gerade noch inhibierte Aufgabe aktiviert werden, der Arbeitsgedächtnisinhalt aktualisiert werden, und die zuvor ausgeführte Aufgabe muss inhibiert werden. Mit Hilfe von EKPs kann man in diesem Paradigma verschiedene kognitive Kontrollprozesse untersuchen und in aufgabenvorbereitende und -ausführende Prozesse einteilen. Aufgabenvorbereitende Prozesse lassen sich besonders gut in Paradigmen mit Hinweisreizen untersuchen. Ein typischer Befund ist hier eine größere P300-Komponente in Blöcken mit Aufgabenwechsel als in Einzelaufgabenblöcken. Analog findet man auch eine größere P300 (auch switch positivity genannt) in Durchgängen mit einem Aufgabenwechsel als in Durchgängen ohne Aufgabenwechsel. Dieses Ergebnis zeigt, dass eine differentielle Aufgabenvorbereitung stattfindet. Es wird üblicherweise damit erklärt, dass sowohl in Blöcken mit Aufgabenwechsel als auch in Durchgängen mit Aufgabenwechsel höhere Anforderungen an das Arbeitsgedächtnis gestellt werden und es bei Aufgabenwechsel aktualisiert werden muss, d. h. das aktuelle Aufgabenset muss aktiviert und im Arbeitsgedächtnis repräsentiert werden. Auch während der Aufgabenausführung kann man mittels EKPs verschiedene Prozesse unterscheiden. Hier spielen EKP-Komponenten, die nach der Stimuluspräsentation auftreten, eine wichtige Rolle. Eine der beiden wichtigsten ist eine Konfliktnegativierung, die in Form einer fronto-zentralen N2 auftritt, und die durch Interferenz entweder durch den ambivalenten Stimulus oder Interferenz aus dem vorherigen Trial entsteht. Diese N2 kann zeitlich in Abhängigkeit von Aufgabenstellung und -schwierigkeit stark variieren, so dass sie in einigen Studien auch in Form einer N450 auftritt. Diese Konfliktnegativierung ist in Durchgängen mit Aufgabenwechsel größer als in Durchgängen ohne Aufgabenwechsel und fällt am kleinsten in Einzelaufgabenbedingungen aus. Mit ihr einher geht meist eine parietal verteilte P3b, die mit zunehmender Aufgabenschwierigkeit abnimmt (für einen Überblick s. Karayanidis & Jamadar, 2013; Karayanidis et al., 2010; für einen Überblick über die wichtigsten altersrelatierten Veränderungen s. **Kray & Ferdinand, 2014**).

Eng mit der zeitlichen Einteilung in aufgabenvorbereitende und -ausführende Kontrollprozesse ist auch die Unterscheidung von proaktiver und reaktiver Kontrolle verbunden, die Braver und Kollegen (Braver, 2012; Braver, Gray & Burgess, 2007) in der „Dual Mechanisms of Control“ Theorie postulieren. Proaktive Kontrolle stellt eine Form früher Selektion da, in der zielrelevante Informationen aktiv aufrechterhalten werden, um eine optimale Aufgabenvorbereitung zu gewährleisten. Im Gegensatz dazu zeichnet sich reaktive Kontrolle durch späte Korrekturprozesse aus, die immer dann erfolgen, wenn sie notwendig sind, z. B. wenn ein Konflikt auftritt. Ein proaktiver Kontrollmodus geht also mit starker Vorbereitung auf eine anstehende Aufgabe einher und ist mit dem Versuch Interferenz möglichst zu vermeiden

verbunden, wohingegen ein reaktiver Modus mit der Auflösung von Interferenz assoziiert ist, sobald diese detektiert wird (vgl. auch Jacoby, Kelley & McElree, 1999). Der präferiert eingesetzte Kontrollmodus kann sowohl intraindividuell, also situations- oder aufgabenabhängig, als auch interindividuell variieren. Er ist aber u.a. auch von der Reifung des PFC bzw. vom Entwicklungsstand der kognitiven Kontrolle abhängig. So zeigen Kinder und ältere Erwachsene im Vergleich zu jüngeren Erwachsenen eher einen reaktiven Kontrollmodus (Braver & Barch, 2002; Chatham, Frank, & Munakata, 2009; Karayanidis, Whitson, Heathcote & Michie, 2011; Lorscheid & Reimer, 2008, 2010; Munakata, Snyder, & Chatham, 2012; s. Kapitel 3.3 für ausführlichere Informationen).

3.2 Die Entwicklung kognitiver Kontrolle im Kindes- und Jugendalter

Die Fähigkeit zur kognitiven Kontrolle entwickelt sich mit zunehmendem Alter über die Kindheit und Adoleszenz hinweg und ist eng mit der Reifung des PFC verbunden. Dieser reift im Vergleich mit anderen Hirnarealen relativ spät aus und entwicklungsbedingte Veränderungen in der PFC-Reifung und der kognitiven Kontrolle sind bis ins frühe Erwachsenenalter beobachtbar (Anderson, Anderson, Northam, Jacobs & Catroppa 2001; Bunge & Zelazo, 2006; Hughes, 2011).

Der Übergangsphase zum Schulalter kommt eine besondere Rolle bei der Entwicklung der kognitiven Kontrollfähigkeiten zu, weil in dieser Zeit von den Kindern eine zunehmende Fähigkeit erwartet wird, sich im Alltag angemessen zu verhalten. Somit ist die Fähigkeit zur kognitiven Kontrolle auch eng mit der Fähigkeit zur Selbst- und Emotionsregulation verbunden (Hofmann et al., 2012; Kochanska, Murray & Harlan, 2000). Dass in dieser Übergangsphase drastische grundlegende Veränderungen in der Fähigkeit zur kognitiven Kontrolle stattfinden, lässt sich auch empirisch belegen. Im Vorschulalter sind die drei oben genannten Kernkomponenten der kognitiven Kontrolle sehr hoch miteinander korreliert, was nahelegt, dass ihnen in diesem Alter ein gemeinsamer Faktor zugrunde liegt und die Kontrollleistungen bestimmt (Wiebe, Espy & Charak, 2008). Allerdings entwickeln sich die Kernkomponenten mit unterschiedlicher Geschwindigkeit. Beispielsweise konnte gezeigt werden, dass im Vorschulalter starke Verbesserungen in der Inhibitionsfähigkeit stattfinden (z. B. Carlson, 2005; Cole & Mitchell, 2000), wohingegen im Schulalter vermehrt Verbesserungen in der kognitiven Flexibilität einsetzen (z. B. Luciana, 2003; für einen Überblick s. Garon, Bryson & Smith, 2008). Somit sind ab dem Schulalter Modelle, in denen die Kernkomponenten durch unterschiedliche latente

Faktoren beschrieben werden, die immer noch moderat miteinander korrelieren, angemessener (Huizinga et al., 2006; Lehto, Juujärvi, Kooistra & Pulkkinen, 2003).

Weiterhin kommt (wie bereits in Kapitel 2.2 kurz beschrieben) auch der Adoleszenz eine besondere Rolle zu. Einerseits nimmt die kognitive Kontrolle in diesem Lebensabschnitt weiter zu, z. B. steigt in dieser Zeit die Fähigkeit kurz- und langfristigen Nutzen gegeneinander abzuwägen (Crone & van der Molen, 2004) und die Impulsivität nimmt ab (Eigsti et al., 2006). Andererseits setzen mit der Adoleszenz starke hormonelle Veränderungen ein. Geschlechtshormone werden ausgeschüttet und beeinflussen u.a. die Neurotransmittersysteme des limbischen Systems (Nelson et al., 2005). Dies führt dazu, dass die Hirnareale, die an der Verarbeitung von Belohnung beteiligt sind, im Jugendalter hyperaktiv sind, d. h. sie werden im Vergleich zu jüngeren Kindern oder jungen Erwachsenen überproportional stark aktiviert (Galvan et al., 2006; Spear, 2000; van Leijenhorst, Zanolie, et al., 2010; van Leijenhorst, Moor, et al., 2010; für einen Überblick s. Casey et al., 2008; Ernst, 2014). Dies führt dazu, dass Adoleszente besonders empfänglich für positive Reize und Belohnungen sind und erklärt die erhöhte Risikobereitschaft und das Streben nach neuen und aufregenden Erfahrungen in diesem Lebensabschnitt. Jugendliche besitzen also eine zunehmende kognitive Kontrollfähigkeit, verhalten sich aber dennoch in manchen Situationen eher entgegen dieser Fähigkeit. Diese scheinbare Gegensätzlichkeit versucht die kognitiv-emotionale Balance-Hypothese von van Leijenhorst und Crone (2009) in Einklang zu bringen und damit das Entscheidungsverhalten von Jugendlichen zu erklären. Sie nimmt an, dass das System, welches kognitive Kontrolle ausübt, mit dem System in Konkurrenz steht, das Belohnungen und Arousal verarbeitet. Wie stark ein System jeweils am Entscheidungsverhalten beteiligt ist, ist situationsabhängig. In einer neutralen Situation gewinnt das Kontrollsystem ab einem gewissen Alter die Oberhand. Besonders in emotional aufgeladenen Situationen, z. B. wenn das Verhalten durch Gleichaltrige beurteilt wird, wird allerdings das Belohnungssystem überaktiviert und bestimmt das Verhalten (vgl. Chein, Albert, O'Brian, Uckert & Steinberg, 2011; Guyer, Choate, Pine & Nelson, 2012).

3.3 Die Entwicklung kognitiver Kontrolle im hohen Erwachsenenalter

Viele Theorien des kognitiven Alterns nehmen an, dass eine Abnahme der kognitiven Kontrollfähigkeiten ein wichtiger Grund für altersrelatierte Einbußen in vielen verschiedenen Aufgaben darstellt. Beispielsweise nehmen Braver und Barch (2002) an, dass flexible

Verhaltensanpassung im Alter schlechter ausfällt, weil die Fähigkeit zur Aufrechterhaltung von Kontextinformationen im Arbeitsgedächtnis, sowie das Aktualisieren des Arbeitsgedächtnisses und das Abschirmen von Informationen gegen Interferenzen bei älteren Erwachsenen beeinträchtigt ist. Diese Erklärung wird gestützt durch Befunde, die zeigen, dass der PFC und das Dopaminsystem stark von altersbedingten Abbauprozessen betroffen sind (z. B. Bäckman & Farde, 2005; Bäckman et al., 2000; Raz, 2000; West, 1996). Außerdem ist sie auch in Einklang mit Befunden, die Performanzeinbußen bei älteren Erwachsenen besonders in solchen Aufgaben finden, die auf den PFC und das Dopaminsystem zurückgreifen. Dazu gehören nicht nur Einbußen in Arbeitsgedächtnisaufgaben (Hale, Myerson, Emery, Lawrence & Dufault, 2007; Reuter-Lorenz & Sylvester, 2005), sondern auch in Aufgabenwechselsituationen (für eine Metaanalyse s. Wasylshyn, Verhaeghen & Sliwinski, 2011; für einen Überblick s. **Kray & Ferdinand, 2014**) und Funktionen der Handlungsüberwachung (Eppinger & Kray, 2011; **Ferdinand & Kray, 2013**; Hämmerer & Eppinger, 2012; Nieuwenhuis et al., 2002).

Um ihren Erklärungsansatz empirisch zu belegen, haben Braver und Kollegen eine modifizierte Version der „AX-Continuous-Performance Task“ (AX-CPT) eingesetzt. Hier werden kontinuierlich Cue-Probe-Paare präsentiert, bei denen die Antwort auf den Probe vom Kontext abhängt, den der Cue darstellt. Jüngere Erwachsene investieren in diesen Aufgaben ihre kognitiven Ressourcen eher in das Aktualisieren und Aufrechterhalten von Kontextinformation auf den Cue, um angemessen auf den Probe reagieren zu können, d. h. sie üben kognitive Kontrolle auf eine proaktive Art und Weise aus. Im Gegensatz dazu investieren ältere Erwachsene weniger in vorbereitende Prozesse und reagieren deshalb eher reaktiv, d. h. sie müssen Kontextinformationen reaktivieren, wenn der Probe präsentiert wird (Braver & Barch, 2002). Zusätzlich zeigen fMRT-Studien, dass diese unterschiedlichen Herangehensweisen an die Aufgabe mit entsprechenden zeitlichen Verschiebungen in den Aktivierungsmustern des PFC zusammenhängen. Der proaktive Kontrollmodus junger Erwachsener ist mit einer erhöhten Aktivierung des lateralen PFC nach der Cuepräsentation verbunden, wohingegen der reaktive Kontrollmodus der älteren Erwachsenen mit einer erhöhten Aktivierung des lateralen PFC auf den Probe hin verbunden ist (Jimura & Braver, 2009; Paxton, Barch, Racine & Braver, 2008).

Braver und Kollegen stützen ihre Modellannahmen v.a. auf diese und ähnliche Ergebnisse aus Verhaltens- und fMRT-Studien. Da es sich allerdings um altersrelatierte zeitliche Verschiebungen in Prozessen der kognitiven Kontrolle handelt, können gerade EKPs einen wertvollen Beitrag zum Testen des Modells liefern. Aus diesem Grund haben wir uns dafür interessiert, ob man eine Veränderung von einem proaktiven Kontrollmodus in der Kontextver-

arbeitung von jüngeren Erwachsenen hin zu einem eher reaktiven Modus bei älteren Erwachsenen mit Hilfe von EKPs nachweisen kann (**Schmitt, Ferdinand & Kray, 2014; Schmitt, Wolff, Ferdinand & Kray, 2014**). Um dies zu untersuchen, haben wir jüngere (19-27 Jahre) und ältere (68-82 Jahre) Erwachsene eine modifizierte AX-CPT (vgl. Lenartowicz, Escobedo-Quiroz & Cohen, 2010) ausführen lassen. In dieser Version der Aufgabe besteht ein Durchgang aus einem Kontextcue (ein Gesicht) und einem Probereiz (ein Tier). Dabei gibt es kontextabhängige und kontextunabhängige Durchgänge. In kontextabhängigen Durchgängen bestimmt der Kontextcue, welche Antwort auf einen bestimmten Probereiz die richtige ist. Folgt beispielsweise auf das Gesicht einer jungen Frau der Probereiz "Katze", wäre die rechte von zwei Tasten die richtige Antwort. Wenn allerdings der Katze das Gesicht eines älteren Mannes vorangeht, wäre die linke Taste die richtige Wahl. Im Unterschied dazu war die Antwort auf den Probereiz in kontextunabhängigen Durchgängen nicht vom vorherigen Cue abhängig. Der Probereiz war, unabhängig vom vorangehenden Cue, eindeutig mit einer Antwort assoziiert. Aus den Verhaltensdaten wurde ersichtlich, dass ältere Erwachsene langsamere Reaktionen auf den Probereiz zeigen und mehr Fehler machen als jüngere Erwachsene. Diese Alterseffekte waren in den schwierigeren kontextabhängigen Durchgängen stärker ausgeprägt als in den kontextunabhängigen. Dies zeigt bereits, dass das Verarbeiten von Kontextinformation im Alter beeinträchtigt ist, lässt sich aber noch nicht eindeutig auf einen reaktiven Kontrollmodus zurückführen. Hier liefern die EKP-Ergebnisse wertvolle Hinweise, die zur Untersuchung der aufgabenvorbereitenden Prozesse im Kontextcueintervall und zur Untersuchung der Aufgabenausführung im Probeintervall analysiert wurden. In den EKPs auf den Kontextcue, fanden wir bei jüngeren Erwachsenen eine größere, parietal fokussierte P300 auf Cues in kontextabhängigen als in kontextunabhängigen Durchgängen. Dies weist darauf hin, dass nach kontextabhängigen Cues mehr Updating stattfindet als nach kontextunabhängigen Cues, so wie man es im Falle eines effizienten und flexiblen Verhaltens auf Änderungen im Kontext erwarten würde: Jüngere Erwachsene aktualisieren ihre Kontextrepräsentationen im Arbeitsgedächtnis immer dann, wenn es notwendig ist. Bei älteren Erwachsenen war dies jedoch nicht der Fall. Hier differenzierte die P300 nicht zwischen den zwei Trialarten. Allerdings zeigten die älteren Erwachsenen immer dann mehr Kontextupdating, wenn die Identität des Kontextcues sich von einem Durchgang zum nächsten änderte, d. h. sie scheinen eine andere Repräsentation der Aufgabe zu haben als jüngere Erwachsene. Sie repräsentieren die Aufgabe nicht wie jüngere Erwachsene als bestehend aus zwei Bedingungen, nämlich kontextabhängige vs. –unabhängige Durchgänge, sondern sie repräsentieren sie anhand der vier unterschiedlichen Kontextcues. Somit zeigen sie zwar proaktive Prozesse während der Aufgabenvorbereitung, allerdings

werden diese deutlich weniger effizient und flexibel eingesetzt als dies bei jüngeren Erwachsenen der Fall ist (**Schmitt, Ferdinand & Kray, 2014**). Hervorzuheben ist hierbei, dass diese Alterseffekte nicht darauf beruhen, dass ältere Probanden generell eine schlechtere Performanz zeigen als jüngere, denn wenn man eine Subgruppe von jüngeren und älteren Probanden betrachtet, die sich in ihrer Performanz in der Aufgabe nicht unterscheiden, ändert sich dieses Ergebnismuster nicht (**Schmitt, Wolff, Ferdinand & Kray, 2014**). Um zusätzlich Altersunterschiede in reaktiven Kontrollprozessen zu untersuchen, wurden anschließend die EKPs im Probeintervall betrachtet. Hier fanden wir, dass sowohl jüngere Erwachsene mit einer schlechteren Performanz, als auch ältere Erwachsene mit einer guten Performanz eine größere N450 in kontextabhängigen Durchgängen aufwiesen. Die N450 ist eine negative Komponente im EKP, die zwischen 400 ms und 500 ms auftritt, und die mit der Entdeckung und Verarbeitung von Konflikt in Zusammenhang steht. Diese beiden Subgruppen zeigen also insoweit einen reaktiveren Kontrollmodus, als dass sie während der Aufgabenausführung (etwa zum Zeitpunkt der Antwortabgabe) Konflikt erfahren, der auf eine unzureichende Aufgabenvorbereitung oder Antwortunsicherheit zurückgehen könnte (**Schmitt, Wolff, Ferdinand & Kray, 2014**).

Insgesamt stützen unsere Ergebnisse also die Theorie von Braver und Kollegen (Braver & Barch, 2002) und zeigen, dass jüngere Erwachsene sehr effizient proaktive Kontrollprozesse nutzen, während ältere Erwachsene stärker auf reaktive Prozesse zurückgreifen. Darüber hinaus machen sie deutlich, dass ältere Erwachsene nicht deshalb stärker auf reaktive Kontrollprozesse angewiesen sind, weil sie keine proaktive Kontrolle einsetzen, sondern weil sie diese auf eine wenig effiziente Weise einsetzen.

3.3.1 Interaktion mit motivationalen Prozessen

Kognitive Prozesse können durch emotionale oder motivationale Faktoren beeinflusst werden und sind nicht unabhängig davon zu sehen. Mittlerweile gibt es eine Vielzahl an Forschungsergebnissen, die diese Sichtweise belegen und zeigen, dass Aufmerksamkeit, Wahrnehmung und Gedächtnis durch emotionale und motivationale Einflüsse moduliert werden (z. B. Anderson & Phelps, 2001; Davis & Whalen, 2001; Dolan, 2002; Drevets & Raichle, 1998; Holland & Gallagher, 1999; Pessoa, 2008; Pessoa, McKenna, Gutierrez & Ungerleider, 2002; Phelps, 2006). Pessoa argumentiert sogar, dass es keine isolierten Systeme geben kann, die ausschließlich für kognitive oder ausschließlich für emotionale oder motivationale Prozesse zuständig sind, da sich menschliches Verhalten gerade durch die komplexe Interaktion zwischen

kognitiven und emotionalen/ motivationalen Einflussfaktoren auszeichnet (Pessoa, 2008). In der vorliegenden Arbeit wurde diese Sichtweise bereits implizit angenommen, als die besondere Belohnungssensitivität von Jugendlichen und der Positivitätseffekt im hohen Alter behandelt und ihr möglicher Einfluss auf die Verarbeitung von Fehlern und Feedback diskutiert wurde (s. Kapitel 2.2 und 2.3).

Im vorliegenden Kontext haben wir uns dafür interessiert, ob sich motivationale Anreize auch auf das Ausmaß an pro- und reaktiver Kontrolle auswirken, das von Probanden in einer bestimmten Aufgabensituation ausgeübt wird. Hinweise darauf, dass der kognitive Kontrollmodus durchaus situationsabhängig und flexibel veränderbar ist, gibt es bereits aus früheren Studien. Braver und Kollegen (2009) konnten beispielsweise zeigen, dass durch die Einführung von Bestrafungen, junge Erwachsene von einem proaktiven Kontrollmodus mit Cue-relatierter Aktivierung im PFC zu einem reaktiveren Kontrollmodus übergingen, der mit Probe-relatierter PFC-Aktivierung assoziiert war. Auch ältere Erwachsene zeigen Flexibilität im angewandten Kontrollmodus, denn nach Absolvieren eines Strategietrainings veränderte sich ihr Kontrollmodus zu einem proaktiveren mit Cue-relatierter PFC-Aktivierung (Braver, Paxton, Locke & Barch, 2009; Paxton, Barch, Storandt & Braver, 2006). Hinweise auf eine motivationale Modulation dieser Kontrollmodi liefern beispielsweise Fröber und Dreisbach (2012; 2014). Sie zeigten, dass induzierter positiver Affekt mit niedrigem Arousal und zufällige (performanz-unabhängige) Belohnungen das Ausmaß reduzieren, in dem Probanden auf proaktive Weise informative Hinweisreize nutzen, wohingegen performanzabhängige Belohnungen einen proaktiven Kontrollmodus fördern. Sie argumentieren, dass performanzabhängige Belohnungen die Motivation für eine gute Leistung erhöhen und deshalb zu einer proaktiveren Kontrollstrategie führen. Im Gegensatz dazu induzieren positiver Affekt und zufällige Belohnungen eher ein Gefühl der Sicherheit, in dem kognitive Ressourcen gespart werden (aber s. Chiew & Braver, 2014). Wenn man davon ausgeht, dass im hohen Erwachsenenalter eine bevorzugte Verarbeitung positiver Reize stattfindet (sozio-emotionale Selektivitätstheorie; Mather & Carstensen, 2005), könnten also gerade hier motivationale Anreize eine besonders wichtige Rolle spielen und die Performanz in kognitive Aufgaben sehr stark beeinflussen. Dies wurde allerdings in bisherigen Studien nicht untersucht.

Aus diesem Grund haben wir in einer unserer Studien untersucht, wie sich monetäre motivationale Anreize auf den Grad der proaktiven und reaktiven Kontrolle auswirken, und ob besonders bei älteren Erwachsenen durch erhöhte Motivation ein stärkeres Ausmaß an proaktiver Kontrolle induziert werden kann (**Schmitt, Ferdinand & Kray, 2015**). Um das zu

prüfen, wurde das Design der Vorgängerstudie (**Schmitt, Ferdinand & Kray, 2014**) verändert, indem dem Kontextcue- und Probeintervall ein Motivationscue vorangestellt wurde. Dieser Motivationscue konnte entweder aus einem positiven Anreiz bestehen, d. h. ein in Aussicht gestellter Gewinn bei richtiger Antwort auf die folgende Kontextcue-Probe-Kombination, oder aus einem negativen Anreiz, d. h. ein möglicher Geldverlust bei falscher Antwort. Als Kontrollbedingung diente zusätzlich ein neutraler Motivationscue, der anzeigte, dass im folgenden Durchgang weder Geld gewonnen noch verloren werden konnte. Das Besondere an dieser Studie ist, dass hier zum ersten Mal innerhalb einer Studie sowohl positive (potentielle Gewinne) als auch negative Anreize (potentielle Verluste) gesetzt wurden und die Auswirkung dieser auf den kognitiven Kontrollmodus bei jungen (19-28 Jahre) und älteren (69-78 Jahre) Erwachsenen mittels EKPs untersucht wurde, um Veränderungen in der zeitlichen Dynamik genauer zu erfassen⁴. Wir fanden zum einen, dass im Zeitintervall des Motivationscues bei jüngeren und älteren Erwachsenen positive und negative motivationale Hinweisreize eine größere automatische Aufmerksamkeitszuwendung (Salienzeffekt in der P2) sowie eine stärkere Aktualisierung aufgabenrelevanter Informationen (Salienzeffekt in der P3b) auslösen als neutrale Hinweisreize. Zum anderen fanden wir altersgruppenspezifische Veränderungen in den kognitiven Kontrollprozessen im Kontextcue- und im Probeintervall. Jüngere Erwachsene mobilisierten mehr kognitive Ressourcen, um potentielle Verluste zu vermeiden. Dies war sowohl im Kontextcueintervall in Form einer stärkeren vorbereitenden Aufrechterhaltung (Maintenance) von kontextrelevanten Informationen sichtbar (Valenzeffekt in der CNV mit größerer Amplitude für Durchgänge, die potentielle Verluste beinhalteten), als auch im Probeintervall in Form von stärkerem Konflikterleben und -auflösung in den schwierigeren kontextabhängigen Durchgängen (Valenzeffekt in der N450 und SP mit größerer Amplitude für kontextabhängigen Durchgänge, die potentielle Verluste beinhalteten). Ältere Erwachsene hingegen mobilisierten mehr kognitive Ressourcen in allen motivational salienten Durchgängen. Im Contextcueintervall äußerte sich das in größeren P3b-Amplituden in kontextabhängigen Durchgängen nach motivationalen Hinweisreizen, im Probeintervall zeigte es sich in einer stärkeren Beanspruchung des Arbeitsgedächtnisses kurz vor Antwortausführung. Zusammengefasst scheinen also bei jüngeren Erwachsenen durch potentielle Verlustcues zusätzlich zu den proaktiven Kontrollmechanismen reaktive Prozesse der Konfliktverarbeitung aktiviert zu werden, wohingegen bei älteren Erwachsenen durch motivationale Anreize im

⁴ In der folgenden Beschreibung der EKP-Ergebnisse werden einige EKP-Komponenten genannt, die im vorigen Test noch nicht eingeführt wurden. Dennoch wird hier zugunsten einer konsistenten Gesamtdarstellung ebenfalls darauf verzichtet, diese Komponenten und die mit ihnen assoziierten kognitiven Prozesse im Detail zu beschreiben. Der interessierte Leser sei für eine ausführliche Beschreibung auf die Originalstudie (Schmitt et al., 2015) und auf „The Oxford Handbook of Event-related Potential Components“ (Luck & Kappenmann, 2012) verwiesen.

Allgemeinen die Kontextrepräsentationen im vorbereitenden Kontextcueintervall geschärft werden und die proaktiven Kontrollprozesse somit denen der jüngeren Probanden ähnlicher werden. Demnach zeigen unsere Befunde eindeutig altersdifferenzielle Einflüsse motivationaler Anreize auf den Einsatz von Kontrollfunktionen.

3.4 Möglichkeiten kognitiver Intervention

Die Fähigkeit kognitive Kontrolle auszuüben, spielt eine sehr wichtige Rolle in vielen Bereichen des täglichen Lebens. Dazu gehören Erfolg in Schule und Beruf (Alloway & Alloway, 2010; Borella, Carretti & Pelgrina, 2010; Bull, Andrews Espy, Wiebe, Sheffield & Nelson, 2011; Duckworth & Seligman, 2005; Gathercole, Pickering, Knight & Stegmann, 2004), psychische und physische Gesundheit (Baler & Volkow, 2006; Miller, Barnes & Beaver, 2011) und Lebenszufriedenheit und Lebensqualität (Davis, Marra, Najafzadeh & Lui-Ambrose, 2010). Außerdem verlieren sich Probleme mit der kognitiven Kontrollfähigkeit, die in der Kindheit vorliegen, meist nicht von alleine, sondern verstärken sich im Verlauf der Zeit (O'Shaughnessy, Lane, Gresham & Beebe-Frankenberger, 2003; Riggs, Blair & Greenberg, 2003). Somit haben Probleme der kognitiven Kontrolle sehr langfristige Auswirkungen bis ins Erwachsenenalter. Beispielsweise konnten Moffitt und Kollegen (2011) in einer Längsschnittstudie zeigen, dass Kinder mit schlechterer Inhibitionsfähigkeit in ihrem späteren Leben ein geringeres Einkommen hatten, einen schlechteren Gesundheitszustand aufwiesen und weniger zufrieden mit ihren Lebensumständen waren als diejenigen, deren Fähigkeit zur Inhibition stärker ausgeprägt war. Aus diesem Grund ist es wichtig, kognitive Kontrolle bei Kindern bereits so früh wie möglich zu schulen und zu verbessern (für einen Überblick s. Diamond, 2012). Besonders Kinder, die Probleme in ihrer kognitiven Kontrollfähigkeit haben, profitieren von solchen Interventionen (Diamond, 2012; Flook et al., 2010). Ein weiterer Grund mit kognitiven Interventionen so früh wie möglich zu beginnen, liegt in der besonders hohen neuronalen Plastizität des PFC im Kindesalter begründet (Wass, Porayska-Pomsta & Johnson, 2011).

In unserem Überblicksartikel (**Kray & Ferdinand, 2013**) diskutieren wir nicht nur die Wichtigkeit kognitiver Interventionen im Kindesalter, sondern beschreiben auch Möglichkeiten, die Fähigkeit zur kognitiven Kontrolle bei Kindern mittels verschiedener Interventionen zu verbessern. Besonders zwei Arten von Interventionen haben sich hier als hilfreich erwiesen. Die erste ist eine strategiebasierte Intervention, die sich der Sprache zur Unterstützung der Verhaltensregulation bedient. Die zweite ist prozessbasiert und beinhaltet das gezielte Training

kognitiver Kontrollprozesse. Wir diskutieren theoretische und praktische Implikationen dieser Interventionsansätze und zeigen ihre Grenzen auf. Wir kommen zu dem Schluss, dass sowohl strategie- als auch prozessbasierte Interventionen die kognitive Kontrolle bei Kindern fördern können. Strategiebasierte Interventionen, die sich der Verbalisierung aufgabenrelevanter Inhalte zur Unterstützung der Verhaltensregulation bedient, verbessern v.a. die Aufgabenvorbereitung und die -ausführung in Aufgaben in denen Inhibition eine große Rolle spielt. Sie sind eine einfache und effiziente Maßnahme, in einer bestimmten Situation die Aufmerksamkeit zu steuern und so die kognitive Kontrolle zu erhöhen. Da diese verbalen Strategien aber häufig sehr aufgabenspezifisch gestaltet sind, lassen sie sich nicht einfach auf neue Aufgaben und Situationen übertragen. Im Gegensatz zu strategiebasierten Interventionen verbessern prozessbasierte Interventionen, wie ein Arbeitsgedächtnis- oder Aufgabenwechseltraining, die der jeweiligen Aufgabe zugrundeliegenden kognitiven Kontrollprozesse und transferieren auf ähnliche untrainierte Aufgaben. Die Evidenz für weiten Transfer ist gemischt, allerdings finden einige Studien eine Generalisierung auf untrainierte kognitive Aufgaben und auch auf die schulischen Leistungen (z. B. Loosli, Buschkuehl, Perrig & Jaeggi, 2012; Witt, 2011; für eine Metaanalyse s. Melby-Lervag & Hulme, 2013), was eine Verbesserung von allgemeinen, domänen-unspezifischen kognitiven Kontrollprozessen nahelegt. Einschränkend ist allerdings anzumerken, dass dieser Interventionsansatz sehr zeitaufwändig ist und der Nutzen für die Kinder stark von der Komplexität der jeweiligen Trainingsbedingungen abzuhängen scheint (**Kray & Ferdinand, 2013**).

Nicht nur während der Reifung, auch im hohen Erwachsenenalter, gibt es noch Möglichkeiten kognitiver Intervention. Da die Effizienz kognitiver Kontrollprozesse und die Beeinträchtigungen, die sich im hohen Alter zeigen, eng miteinander verbunden sind (Duncan, 1995), ist es auch sinnvoll diese Möglichkeiten strategisch zu nutzen. Dabei ist im hohen Alter das Ziel, die kognitive Funktionsfähigkeit möglichst lange auf einem hohen Niveau zu halten und kompensatorische Mechanismen zu trainieren. Die Tatsache, dass sich die Anzahl älterer Menschen in den nächsten Dekaden stark erhöhen wird, verleiht der Wichtigkeit von kognitiven Interventionen im hohen Alter zusätzliches Gewicht.

Auch hier wird unterschieden zwischen strategiebasierten Arten der Intervention, die sich der Sprache zur Unterstützung der Verhaltensregulation bedienen, und prozessbasierten Arten der Intervention, die das gezielte Training kognitiver Kontrollprozesse beinhalten. In unserem Überblicksartikel (**Kray & Ferdinand, 2014**) stellen wir diese beiden Arten der Intervention vor und diskutieren ihre Wirksamkeit, Möglichkeiten und Grenzen bei der Anwendung im hohen

Alter. Insgesamt scheinen besonders ältere Erwachsene von verbalen Strategien sehr stark zu profitieren. Dies hat vermutlich mehrere Gründe. Zum einen hat Sprache eine verhaltenssteuernde und aufmerksamkeitsfokussierende Funktion, die sich besonders in einer Stärkung von proaktiven, aufgabenvorbereitenden Prozessen widerspiegelt. Sie sichert die Anwendung und optimiert das Timing von vorbereitenden Prozessen. Zum anderen wird die verhaltenssteuernde Funktion von Sprache von älteren Erwachsenen, anders als von jüngeren Erwachsenen, nicht spontan eingesetzt (z. B. Kray, Eber & Karbach, 2008; Kray, Eber & Lindenberger, 2004), und das, obwohl Sprachprozesse bei älteren Erwachsenen durch lebenslange Anwendung wenig ressourcenintensiv sind und deshalb sehr einfach strategisch eingesetzt werden können. Das Problem der Übertragbarkeit von verbalen Strategien auf andere Aufgaben und Situationen bleibt allerdings bestehen. Auch prozessbasierte Interventionen, die dieses Problem nicht beinhalten, sind im hohen Erwachsenenalter hilfreich und können altersrelatierte Defizite verringern. Diese Interventionen zeigen, dass sich ältere Erwachsene, beispielsweise in Aufgabenwechselfaufgaben (z. B. Karbach & Kray, 2009; Kray et al., 2008), stark im Verlaufe des Trainings verbessern können, was für das Vorhandensein von kognitiver Plastizität auch im hohen Alter spricht. Auch spricht einiges dafür, dass gerade Aufgabenwechseltrainings im hohen Alter zu relativ breiten Transfereffekten auf andere kognitive Aufgaben, wie Inhibitionsfähigkeit und Arbeitsgedächtnis, und auf intellektuelle Fähigkeiten, wie schlussfolgerndes Denken, zeigen (z. B. Karbach & Kray, 2009).

3.5 Diskussion der Befunde zur kognitiven Kontrolle

3.5.1 Implikationen für Modelle der kognitiven Kontrolle und Erkenntnisse zur Entwicklung kognitiver Kontrolle

Im zweiten thematischen Teil der Arbeit ging es um die Implementation kognitiver Kontrolle. Der Hauptbeitrag der oben beschriebenen Arbeiten zu diesem Forschungsgebiet ist dabei in der genauen Untersuchung des zeitlichen Zusammenspiels pro- und reaktiver Kontrollprozesse und den mit dem Alter einhergehenden Veränderungen zu sehen. Bei jungen Erwachsenen fanden wir Belege für einen proaktiven Kontrollmodus. Sie reagieren bei der Aufgabenvorbereitung (Cueintervall) effizient und flexibel auf Hinweisreize, die Änderungen des Kontexts anzeigen und aktualisieren ihre Kontextrepräsentationen im Arbeitsgedächtnis immer dann, wenn es notwendig ist (im Falle eines kontextabhängigen Cues). Im Gegensatz dazu zeigen ältere Erwachsene einen weniger effizienten Einsatz von kognitiver Kontrolle bei der

Aufgabenvorbereitung. Sie initiieren Kontrollprozesse immer dann, wenn sich der Hinweisreiz von einem Durchgang zum nächsten ändert, auch wenn dieser Wechsel keine Änderung im Aufgabenkontext nach sich zieht. Zusätzlich zeigen ältere Erwachsene (ähnlich wie jüngere Erwachsene mit einer schlechteren Aufgabenperformanz) einen stärkeren Einsatz reaktiver Kontrollprozesse zum Zeitpunkt der Aufgabenausführung (Probeintervall). Sie erfahren während der Aufgabenausführung, etwa zur Zeit der Antwortabgabe, Konflikt. Dieser muss verarbeitet und aufgelöst werden, und geht mit hoher Wahrscheinlichkeit auf eine unzureichende und ineffiziente Aufgabenvorbereitung und eine Restunsicherheit bei der Antwortabgabe zurück.

Somit machen die vorgestellten Studien deutlich, wie EKPs es erlauben, kognitive Prozesse „in Echtzeit“ zu betrachten und so zu neuen Erkenntnissen auf dem Gebiet der kognitiven Entwicklungspsychologie beitragen. Sie zeigen außerdem, dass nicht alleine das Lebensalter die Variable ist, die bestimmt, wie effizient Informationsverarbeitung stattfindet, wie effizient kognitive Kontrolle eingesetzt wird, und wie weit biologische oder kognitive Abbauprozesse fortgeschritten sind. Sie zeigen vielmehr, dass individuelle Unterschiede ebenfalls eine sehr wichtige Rolle spielen, denn es gibt bereits junge Probanden, die nicht optimal effizient verarbeiten und Ergebnismuster beim Einsatz der kognitiven Kontrollprozesse zeigen, die ähnlich denen älterer Erwachsener sind. Es besteht also insgesamt eine große Variabilität im Einsatz kognitiver Kontrollprozesse, der besonders im Alter und beim Verlauf von Abbauprozessen zu großen Unterschieden zwischen Individuen führen kann. Aber was genau befähigt eine Person dazu, noch im hohen Alter eine effiziente Art der Informationsverarbeitung anzuwenden, wohingegen einer anderen das nicht möglich ist? Liegt es an der genetischen Ausstattung, einem gesunden Lebenswandel oder dem lebenslangen Training kognitiver Fähigkeiten, das sich zwischen Personen unterscheidet? Hinweise darauf, dass kognitive Kontrolle eine sehr starke erbliche Komponente enthalten, gibt es bereits heute (Friedman et al., 2008). Man weiß allerdings auch, dass sie dennoch trainierbar sind (z.B. Karbach & Kray, 2009) und dass beispielsweise nicht alle Aspekte kognitiver Kontrolle gleichsam mit Intelligenz korrelieren (Friedman et al., 2006). Über den Einfluss des Lebenswandels einer Person, weiß man allerdings vergleichsweise wenig. Es wird eine wichtige Aufgabe für zukünftige Forschungsarbeiten sein, diese Variabilität, ihre Ursachen und Konsequenzen genauer zu untersuchen (vgl. Miyake & Friedman, 2012). Dies könnte auch wertvolle Hinweise für die Entwicklung wirksamer Trainings- und Interventionsstrategien geben, so dass man die kognitive Funktionstüchtigkeit möglichst bis ins hohe Alter erhalten kann.

Auch motivationale Prozesse haben einen großen Einfluss auf die Implementation kognitiver Kontrolle. Hier konnten wir demonstrieren, dass jüngere Erwachsene verstärkt kognitive Ressourcen mobilisieren, um potentielle Verluste zu vermeiden. Dies war sowohl im Bereich der proaktiven Kontrolle in Form einer stärkeren vorbereitenden Aufrechterhaltung von kontextrelevanten Informationen sichtbar, als auch im Bereich der reaktiven Kontrolle in Form von stärkerer Konfliktverarbeitung in schwierigeren (kontextabhängigen) Durchgängen. Dieser Befund passt zu früheren Befunden von Fröber und Dreisbach (2012; 2014), die argumentieren, dass performanzabhängige Belohnungen die Motivation für eine gute Leistung erhöhen und deshalb zu einer proaktiveren Kontrollstrategie führen, wohingegen positiver Affekt und zufällige Belohnungen eher ein Gefühl der Sicherheit induzieren, in dem kognitive Ressourcen gespart werden. Interessanterweise wirken sich aber motivationale Anreize nicht in jedem Alter gleich aus. Ältere Erwachsene mobilisierten im Allgemeinen mehr kognitive Ressourcen in motivationalen Anreizbedingungen, sowohl bei der Vermeidung potentieller Verluste als auch bei Aussicht auf potentielle Gewinne. Dies äußerte sich darin, dass zum einen reaktive Kontrollprozesse verstärkt eingesetzt wurden (stärkere Beanspruchung des Arbeitsgedächtnisses kurz vor Antwortausführung). Zum anderen scheinen aber auch die Kontextrepräsentationen im vorbereitenden Kontextcueintervall geschärft worden zu sein und somit wurden die proaktiven Kontrollprozesse älterer Erwachsener denen der jüngeren Probanden ähnlicher. Motivationale Prozesse können also bei älteren Erwachsenen in gewisser Weise einen „verjüngenden“ Einfluss haben, da sie proaktive Prozesse forcieren. Man kann davon ausgehen, dass motivationale Prozesse im Alltag eine noch viel größere Rolle spielen als in einer eher künstlichen Laborsituation. Die Art der motivationalen Anreize kann im Alltag auch in ganz anderen Formen als durch monetäre Verluste und Gewinne auftreten. Als motivationale Anreize können hier z. B. auch ein anregendes soziales Umfeld oder die Möglichkeit sich aktiv am Alltag zu beteiligen wirken. Umgekehrt kann sich natürlich auch das Fehlen solcher motivationaler Faktoren, z. B. im Falle der sozialen Vereinsamung, negativ auf den Einsatz kognitiver Fähigkeiten und in Folge auch auf die Alltagsbewältigung auswirken.

4. Integration der Befunde zur Handlungsüberwachung und zur Implementation kognitiver Kontrolle

4.1 Das Zusammenspiel von Handlungsüberwachung und kognitiver Kontrolle

Eine weitere wichtige Erkenntnis der vorliegenden Arbeit ist, dass Handlungsüberwachung und die Implementation kognitiver Kontrolle keineswegs unabhängige Fähigkeiten sind, und dass es zu neuen Erkenntnissen führen kann, wenn die Art und Weise ihres Zusammenspiels betrachtet wird. Denn obwohl Modelle der kognitiven Kontrolle üblicherweise nicht explizit von Fehler-/ Feedbackverarbeitung oder Handlungsüberwachung sprechen, postulieren einige von ihnen tatsächlich die Existenz eines ähnlichen Mechanismus, der als Auslöser für die Initiation kognitiver Kontrollprozesse fungiert. Miller und Cohen (2001) nehmen beispielsweise in ihrer „Guided Activation Theory“ einen dopaminerg vermittelten Gating-Mechanismus an, der diese Funktion erfüllt. Allerdings wird in Modellen zur kognitiven Kontrolle dieser Mechanismus nicht im Detail beschrieben, sondern nur davon ausgegangen, dass er bei neuer handlungsrelevanter Information zu einem Auffrischen des aktiven Gedächtnisses führt. In Modellen zur Fehler- und Feedbackverarbeitung wird hingegen nur ungenau beschrieben, wie die Entdeckung einer Erwartungsverletzung oder eines negativen Ereignisses zu einer Verhaltensänderung führen kann. Außerdem herrscht, wie bereits oben diskutiert, Uneinigkeit darüber, welcher Aspekt genau zu einer Aktivierung des Überwachungssystems führt.

Es wird also deutlich, dass eine Zusammenführung dieser Forschungsgebiete und ihrer Modelle fruchtbar sein kann. Aber wie genau könnte das Zusammenspiel von Handlungsüberwachung und kognitiver Kontrolle aussehen? Ein möglicher Vorschlag ist in Abbildung 1 zu sehen. Dieser Vorschlag ist stark an die Ideen des PRO-Modells (Alexander & Brown, 2010, 2011) und an die Guided Activation Theory (Miller & Cohen, 2001) angelehnt. Man kann annehmen, dass ein sensorischer Input als Triggerbedingung wirkt und bestimmte Assoziationen auslöst, z. B. Schemata, die bestimmen welche Reaktion ausgeführt wird. Eine Reaktion wiederum zieht Konsequenzen nach sich. Weiterhin führt ein sensorischer Input aber auch dazu, dass entsprechende Kontextinformationen aktiviert werden. Dabei kann der sensorische Input in Form eines Hinweisreizes (wie in unserem experimentellen Paradigma zur Untersuchung pro- und reaktiver Kontrolle) auftreten, aber auch der generelle Kontext einer Aufgabe (Ort, Situation, Ziel, etc.) oder die Instruktion eines Experimentes (vgl. Ferdinand et al., 2015; s. auch S. 30) kann als sensorischer Input gesehen werden, der Kontextinformation aktiviert. Diese Kontextinformation muss zum einen eine Repräsentation der Umwelt enthalten, welche Wissen über den aktuellen Kontext beinhaltet, in dem man sich befindet, die

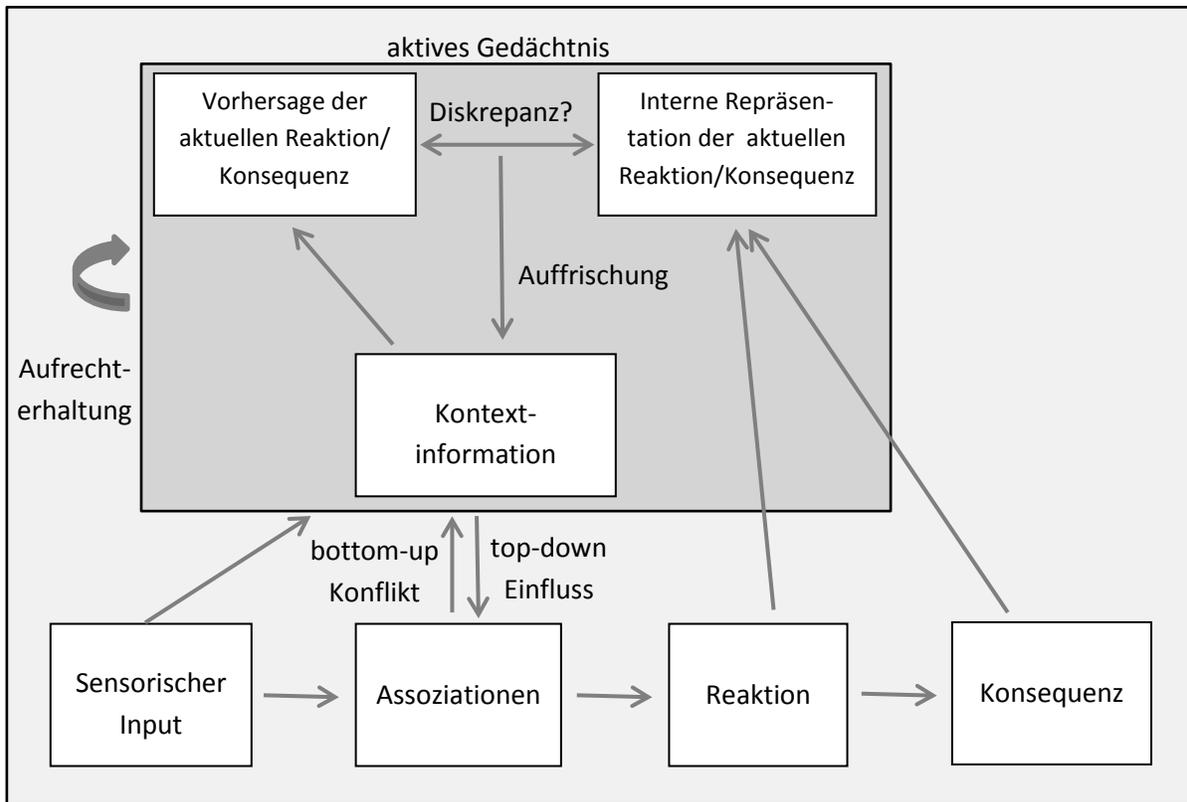


Abbildung 1: Zusammenspiel von Prozessen der Handlungsüberwachung und der kognitiven Kontrolle bei der adaptiven Verhaltensanpassung.

Aufgabenstellung, verschiedene Handlungsmöglichkeiten und die Wahrscheinlichkeiten verschiedener Handlungsausgänge. Zum anderen enthalten die Kontextinformationen, neben dem allgemeinen Wissen, auch Informationen über die jeweiligen Ziele und Pläne im aktuellen Kontext. Aus diesen Kontextinformationen entstehen Vorhersagen, die das eigene Verhalten und die daraus resultierenden Konsequenzen betreffen. Die Notwendigkeit kognitive Kontrolle einzusetzen oder zu erhöhen kann nun auf zwei Arten entstehen. Ersten, es entsteht Konflikt zwischen verschiedenen gleich stark aktivierten Assoziationen oder Schemata, welcher nicht durch laterale Inhibition aufgelöst werden kann. Die Entdeckung dieses Konflikts führt dann bottom-up dazu, dass Kontextinformationen (stärker) aktiviert werden, um den Konflikt durch top-down Kontrolle aufzulösen. Zweitens, werden sowohl eine ausgeführte Reaktion als auch deren Konsequenz intern repräsentiert. Diese interne Repräsentation wird mit der vorhergesagten Repräsentation (die aus der Kontextinformation abgeleitet wurde) verglichen. Wenn dieser Abgleich zu einer Diskrepanz führt, weil die interne Repräsentation neue verhaltensrelevante Information beinhaltet, muss die Kontextinformation aufgefrischt und verändert werden, um dann wiederum top-down kognitive Kontrolle ausüben zu können. Reaktive

kognitive Kontrolle findet also in der Anpassung der Kontextinformationen und Erwartungen nach der Detektion von Konflikt oder nach der Detektion einer Diskrepanz zwischen vorhergesagter und tatsächlicher Reaktion/ Konsequenz statt. Der proaktive Anteil ist darin zu sehen, dass Kontextinformationen aktiviert werden können, die das Ausüben kognitiver Kontrolle und auch die Diskrepanzdetektion in der Handlungsüberwachung bestimmen.

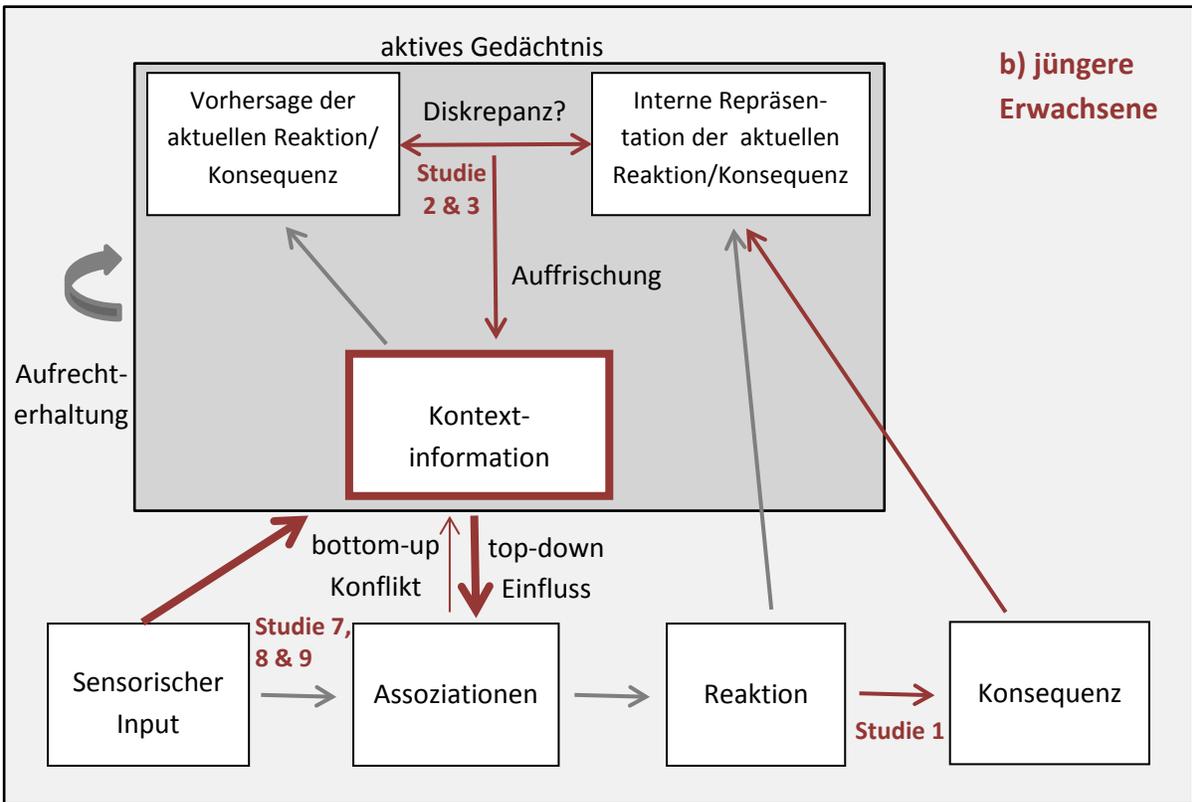
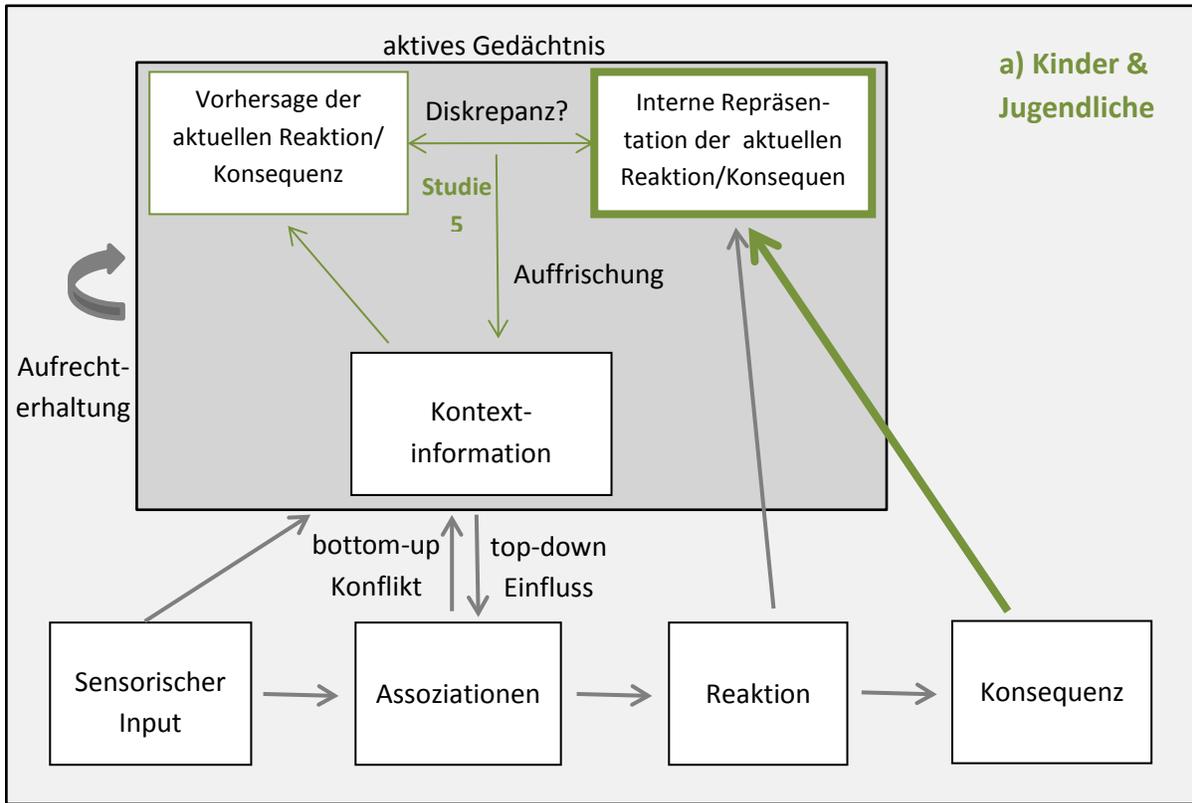
4.2 Beitrag der eigenen empirischen Arbeiten

Wie tragen nun die in dieser Arbeit vorgestellten empirischen Studien dazu bei das oben dargestellte Zusammenspiel von Handlungsüberwachung und kognitiver Kontrolle und dessen Entwicklung in verschiedenen Altersstufen besser zu verstehen? Dies wird in Abbildung 2 verdeutlicht. Studie 1 (**Opitz et al., 2011**) manipulierte das Zeitintervall zwischen Reaktion und Konsequenz bzw. Feedback (s. Abbildung 2b). Hier konnten wir zeigen, dass eine Verzögerung des Feedbacks von nur einer Sekunde bei jungen Erwachsenen sowohl die Diskrepanzdetektion zwischen der vorhergesagten und der internen Repräsentation der Konsequenz beeinträchtigt als auch die Auffrischung der aktiv gehaltenen Kontextinformation erschwert. Beides geht wahrscheinlich darauf zurück, dass die ausgeführte Handlung bei verzögertem Feedback länger im Gedächtnis aufrechterhalten werden muss, damit sie anschließend durch das Feedback angemessen verstärkt werden kann.

Studie 2 und 3 (**Ferdinand & Opitz, 2014; Ferdinand et al., 2012**) setzten direkt bei der Vorhersage von Konsequenzen an. Hier wurde verglichen, ob sich die Diskrepanzdetektion zwischen positiven und negativen unerwarteten Konsequenzen unterscheidet (s. Abbildung 2b). In einem eigens dafür entwickelten Design, welches verhaltensrelevantes Feedback mit gleicher Häufigkeit verwendet und somit einige problematische Aspekte früherer Studien umgeht, konnten wir zeigen, dass positive und negative unerwartete Konsequenzen durch einen ähnlichen neuronalen Mechanismus detektiert werden: Unerwartetes Feedback führt unabhängig von seiner Valenz zu einer Aktivierung des ACC und löst eine FRN aus. Diese Befunde sind nicht mit der Annahme zu erklären, dass negative Erwartungsverletzungen eine besondere Rolle beim Verstärkungslernen spielen (Holroyd & Coles, 2002). Sie sprechen allerdings dafür, dass bei der Handlungsüberwachung das unerwartete Nicht-Eintreten von Vorhersagen detektiert wird, unabhängig davon, ob die Vorhersage positiver oder negativer Natur war (Alexander & Braun, 2010, 2011). Mit anderen Worten, es findet eine Diskrepanzdetektion zwischen Vorhersage und interner Repräsentation des tatsächlich eingetretenen

Ereignisses statt. Eine solche Diskrepanz führt im weiteren Verlauf dazu, dass eine Aktualisierung des aktiven Gedächtnisses stattfindet (der Kontextinformation) und trägt so zu adaptivem Verhalten bei.

Die Studien 5 und 6 (**Ferdinand & Kray, 2013; Ferdinand et al., 2016**) tragen dazu bei, die Entwicklung der Zusammenarbeit von Handlungsüberwachung und kognitiver Kontrolle zu verstehen. Studie 5 (**Ferdinand et al., 2016**) zeigte, dass bei 8-10 jährigen Kindern und bei 12-14 jährigen Jugendlichen der Prozess der Diskrepanzdetektion noch nicht ausgereift ist, denn die FRN fiel auf alle Arten von Feedback, ob erwartet oder unerwartet, positiv oder negativ, gleich stark aus. Außerdem nahm sie mit dem Alter ab, d.h. sie fiel für Kinder deutlich größer als für Jugendliche und für Jugendliche wiederum größer als für junge Erwachsene aus. Das könnte damit erklärt werden, dass Kinder und Jugendliche stärker auf externes Feedback angewiesen sind und sie somit eine relativ starke interne Repräsentation des Feedbacks generieren. Auf der anderen Seite steht dieser starken internen Repräsentation aber wahrscheinlich eine relativ schwache Vorhersage gegenüber, so dass in jedem Fall eine Diskrepanz zwischen Vorhersage und interner Repräsentation des Feedbacks festgestellt wird (s. Abbildung 2a). Dies ist auch in Einklang mit Befunden, die zeigen, dass Kinder kognitive Kontrolle eher reaktiv einsetzen (z.B. Chatham et al., 2009; Munakata et al., 2012), was bedeuten würde, dass sie aus dem sensorischen Input wenig Kontextinformationen - und deshalb auch nur schwache Vorhersagen - ableiten können. Auch der auf die Diskrepanzdetektion folgende Prozess der Aktualisierung der Kontextinformationen ist bei Kindern noch nicht ausgereift. Hier verarbeiten Kinder und Jugendliche zwar die Unerwartetheit von Ereignissen und nutzen diese Information zur Verhaltensanpassung. Allerdings werden weitere strategische Aspekte, wie die Relevanz des jeweiligen Ereignisses, noch nicht berücksichtigt. Bei älteren Erwachsenen (Studie 6; **Ferdinand & Kray, 2013**) fanden wir hingegen, dass das Handlungsüberwachungssystem Verletzungen der Vorhersagen auf die gleiche Art und Weise verarbeitet wie das bei jüngeren Erwachsenen der Fall ist. Allerdings fiel die FRN auf alle Arten von Feedback im Vergleich zu jungen Erwachsenen marginal kleiner aus, was dafür spricht, dass das Überwachungssystem leicht beeinträchtigt ist (s. Abbildung 2c). Im darauf folgenden Aktualisierungsprozess, fanden sich ebenfalls Veränderungen mit dem Alter, denn der Effekt der Aktualisierung nach unerwarteten Ereignissen wurde zugunsten eines Relevanzeffektes aufgegeben. Hier könnte man spekulieren, dass beide altersbedingten Veränderungen auf einer eingeschränkten Fähigkeit zur Aufrechterhaltung von Informationen im aktiven Gedächtnis basieren (vgl. auch Braver & Barch, 2002): Zum einen wird die Diskrepanzdetektion erschwert, wenn die Repräsentation der vorhergesagten und der tatsächlichen Konsequenz im aktiven Gedächtnis geschwächt ist. Zum



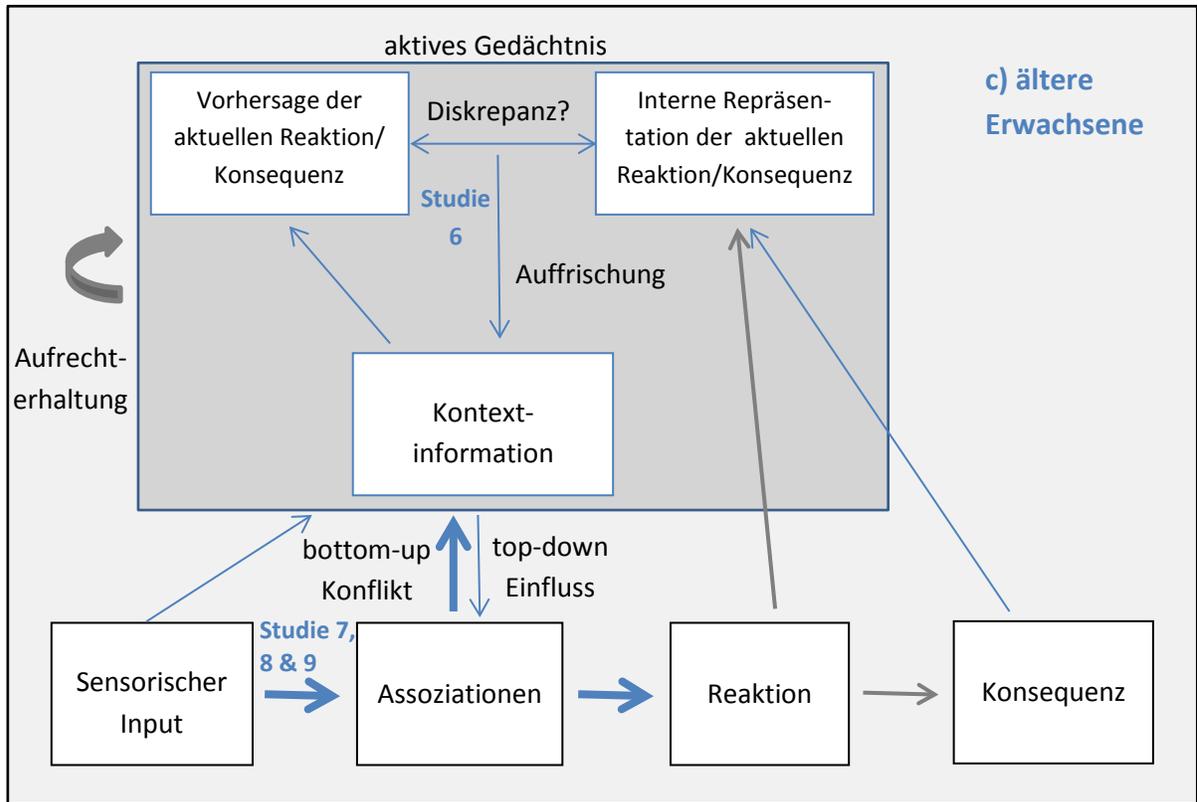


Abbildung 2: Integration von Handlungsüberwachung und kognitiver Kontrolle bei a) Kindern und Jugendlichen, b) jüngeren und c) älteren Erwachsenen. Die in den empirischen Studien dieser Arbeit untersuchten Prozesse sind farblich hervorgehoben. Die Stärke der Pfeile stellt die Stärke des Einflusses der jeweiligen Prozesse dar.

anderen könnten sich ältere Erwachsene aufgrund einer reduzierten Arbeitsgedächtniskapazität stärker auf einen bestimmten Feedbacktyp, nämlich den mit der größte Aufgabenrelevanz, fokussieren müssen.

Studie 7 und 8 (**Schmitt, Ferdinand & Kray, 2014; Schmitt, Wolff, Ferdinand & Kray, 2014**) demonstrieren, dass junge Erwachsene kognitive Kontrolle auf eine proaktive Weise anwenden. Sie reagieren bereits auf den ersten sensorischen Input (bei der Aufgabenvorbereitung im Cueintervall) indem sie Kontextinformationen im aktiven Gedächtnis aktivieren und diese nutzen, um einen top-down Einfluss auf ihr Verhalten auszuüben (s. Abbildung 2b). Dies tun sie sehr effizient immer dann, wenn es notwendig ist (im Falle eines kontextabhängigen Cues). Im Gegensatz dazu zeigen ältere Erwachsene einen weniger effizienten Einsatz von kognitiver Kontrolle bei der Aufgabenvorbereitung. Stattdessen verlassen sie sich stärker auf automatische Prozesse und Assoziationen, die durch den sensorischen Input aktiviert werden,

und erleben daher mehr Konflikt vor der Aufgabenausführung (im Probeintervall). Dieser Konflikt führt wiederum dazu, dass durch bottom-up Prozesse auf eine reaktive Weise kognitive Kontrolle angefordert wird (s. Abbildung 2c).

Studie 9 (**Schmitt et al., 2015**) demonstrierte, dass der Kontrollmodus bei jüngeren und älteren Probanden durch motivationale Anreize verändert werden kann. Hier deuten unsere Ergebnisse darauf hin, dass diese Anreize die Repräsentation der Kontextinformation und von Zielen und Handlungsplänen stärken (vgl. auch Pessoa, 2008). Somit würden sie zu einer stärker ausgeübten top-down Kontrolle und zu stärkeren Vorhersagen von Reaktionen und Konsequenzen führen. Ebenfalls vorstellbar wäre, dass durch motivationale Anreize (in Form motivationaler Hinweisreize oder auch in Form motivationalen Feedbacks, wie Gewinne und Verluste) die Vorhersage und die interne Repräsentation der aktuellen Reaktion bzw. Konsequenz und damit auch die Diskrepanzdetektion gestärkt werden. Allerdings lassen die hier berichteten empirischen Studien darauf keinen Rückschluss zu.

4.3 Ausblick und Fazit

Aus den obigen Überlegungen lassen sich eine Reihe neuer Forschungsfragen für zukünftige Untersuchungen ableiten. Einige davon wurden bereits weiter oben angesprochen, beispielsweise die genauere Untersuchung der Rolle des Arbeitsgedächtnisses bei der Handlungsüberwachung, besonders im hohen Alter (s. S. 28), die Möglichkeit weitere Entwicklungsmarker, zusätzlich zum Alter, zurate zu ziehen (s. S. 46) oder der Ursache von individuellen Unterschieden kognitiver Funktionsfähigkeit im hohen Alter auf den Grund zu gehen (s. S. 48). Um nur einige weitere Möglichkeiten zu nennen, könnte man beispielsweise die Vorhersage testen, dass in neuen unbekanntem Situationen und Aufgabenstellungen oder in Bedingungen mit großer Unsicherheit nur wenig Kontextinformation verfügbar sein sollte. Folglich wären auch die Vorhersagen für die Diskrepanzdetektion und damit die ausgeübten proaktive Kontrollprozesse nur schwach ausgeprägt. In diesem Fall würde man v.a. reaktive Kontrollprozesse vermuten. Ein weiterer Ansatz für zukünftige Forschung bietet sich im Kontext von Entwicklungsprozessen. Hier sollte die eher automatische Konfliktdetektion bereits früher funktionieren (z. B. die Abweichterdetektion beim impliziten Sequenzlernen in Form der N2b) als eine auf expliziten Vorhersagen beruhende Handlungsüberwachung. Dies sollte ebenso für eine Diskrepanzdetektion auf unterschiedlichen Schwierigkeits- oder Abstraktheitsgraden gelten: Vergleichsprozesse, die eine fortgeschrittene, komplexe oder abstrakte Verarbeitung der

Situation verlangen, sollten erst später in der Entwicklung zu einer funktionierenden Handlungsüberwachung und Implementation kognitiver Kontrollprozesse führen als solche, die relativ einfache Vergleichsprozesse enthalten. Indizien, die für diese Hypothese sprechen, gibt es bereits in der existierenden Literatur zur Handlungsüberwachung. Beispielsweise wird in den wenigen Kinderstudien zum Auftreten der ERN/Ne in einfachen Flankeraufgaben bereits in relativ frühem Alter eine ERN/Ne gefunden, wohingegen diese in komplexeren Aufgaben erst später auftritt (z. B. Davies, Segalowitz & Gavin, 2004; Hogan et al., 2005). Explizit manipuliert und innerhalb einer Studie überprüft wurde dies bisher allerdings nicht.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die vorliegenden Arbeiten zu neuen Erkenntnissen auf den Gebieten der Handlungsüberwachung und der kognitiven Kontrolle beigetragen haben. Außerdem zeigen sie, wie diese kognitiven Funktionen sich im Laufe des Lebens entwickeln. Dabei wurde deutlich, dass es sich bei der Handlungsüberwachung und der kognitiven Kontrolle nicht um isolierte Teilgebiete der Kognitionsforschung handelt, sondern dass sie interagieren und flexibles, adaptives Verhalten nur durch ein enges Zusammenspiel beider Funktionen möglich ist.

Literaturverzeichnis

- Aarts, E., Roelofs, A., & van Turenout, M. (2008). Anticipatory activity in anterior cingulate cortex can be independent of conflict and error likelihood. *Journal of Neuroscience*, 28, 4671-4678.
- Adrover-Roig, D., & Barceló, F. (2010). Individual differences in aging and cognitive control modulate the neural indexes of context updating and maintenance during task switching. *Cortex*, 46, 434-450.
- Alexander, W.H., & Brown, J.W. (2010). Computational models of performance monitoring and cognitive control. *Topics in Cognitive Science*, 2, 658-677.
- Alexander, W.H., & Brown, J.W. (2011). Medial prefrontal cortex as an action-outcome predictor. *Nature Neuroscience*, 14, 1338-1344.
- Alloway, T.P., & Alloway, R.G. (2010). Investigating the predictive roles of working memory and IQ in academic attainment. *Journal of Experimental Child Psychology*, 106, 20-29.
- Anderson, A.K., & Phelps, E.A. (2001). Lesions of the human amygdala impair enhanced perception of emotionally salient events. *Nature*, 411, 305-309.
- Anderson, V., Jacobs, R., & Anderson, P.J. (2008). *Executive functions and the frontal lobes: A lifespan perspective*. New York: Taylor & Francis.
- Anderson, V., Anderson, P., Northam, E., Jacobs, R., & Catroppa, C. (2001). Development of executive functions through late childhood and adolescence in an Australian sample. *Developmental Neuropsychology*, 20, 385-406.
- Bäckman, L., & Farde, L. (2005). The role of dopamine systems in cognitive aging. In R. Cabeza, L. Nysberg & D. Park (Eds.), *Cognitive neuroscience of aging* (pp. 58–84). Oxford: Oxford University Press.
- Bäckman, L., Nyberg, L., Lindenberger, U., Li, S.C., & Farde, L. (2006). The correlative triad among aging, dopamine, and cognition: current status and future prospects. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 30, 791-807.
- Bäckman, L., Ginovart, N., Dixon, R.A., Robins Wahlin, T.-B., Wahlin, Å., Halldin, C., & Farde, L. (2000). Age-related cognitive deficits mediated by changes in the striatal dopamine system. *American Journal of Psychiatry*, 157, 635-637.

- Baler, R.D., & Volkow, N.D. (2006). Drug addiction: The neurobiology of disrupted self-control. *Trends in Molecular Medicine*, 12, 559-566.
- Baltes, P.B. (1987). Theoretical propositions of life-span developmental psychology: On the dynamics between growth and decline. *Developmental Psychology*, 23, 611-626.
- Baltes, P.B. (1997). On the incomplete architecture of human ontogeny: Selection, optimization, and compensation as foundation of developmental theory. *American Psychologist*, 52, 366-380.
- Baltes, P.B., Staudinger, U.M., & Lindenberger, U. (1999). Lifespan psychology: Theory and application to intellectual functioning. *Annual Review of Psychology*, 50, 471-507.
- Band, G., & Kok, A. (2000). Age effects on response monitoring in a mental-rotation task. *Biological Psychology*, 51, 201-221.
- Bates, A.T., Patel, T.P., & Liddle, P.F. (2006). External Behavior Monitoring Mirrors Internal Behavior Monitoring Error-Related Negativity for Observed Errors. *Journal of Psychophysiology*, 19, 281-288.
- Bellebaum, C., Rustemeier, M., & Daum, I. (2012). Positivity effect in healthy aging in observational but not active feedback-learning. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, 19, 402-420.
- Benes, F.M. (2001). The development of prefrontal cortex: The maturation of neurotransmitter systems and their interactions. In C. Alexander & M.L. Nelson (eds.), *Handbook of developmental cognitive neuroscience* (pp. 79-92). Massachusetts: MIT Press.
- Berger, B., Gaspar, P., & Verney, C. (1991). Dopaminergic innervation of the cerebral cortex: Unexpected differences between rodents and primates. *Trends in Neurosciences*, 14, 21-27.
- Beste, C., Saft, C., Andrich, J., Gold, R., & Falkenstein, M. (2006). Error processing in Huntington's disease. *PLoS ONE* 1(1): e86.
- Bialystok, E., & Craik, G. (2005). *Lifespan cognition: mechanisms of change*. New York, NY: Oxford University Press.
- Black, J., Belluzzi, J.D., & Stein, L. (1985). Reinforcement Delay of One Second Severely Impairs Acquisition of Brain Self-Stimulation. *Brain Research*, 359, 113-119.

- Borella, E., Carretti, B., & Pelgrina, S. (2010). The specific role of inhibition in reading comprehension in good and poor comprehenders. *Journal of Learning Disabilities*, 43, 541-552.
- Brackbill, Y., Isaacs, R.B., & Smelkinson, N. (1962). Delay of reinforcement and the retention of unfamiliar, meaningsles material. *Psychological Reports*, 11, 553-554.
- Braver, T.S. (2012). The variable nature of cognitive control: A dual mechanisms framework. *Trends in Cognitive Sciences*, 16, 106-113.
- Braver, T.S.,& Barch, D.M. (2002). A theory of cognitive control, aging cognition, and neuromodulation. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 26, 809-817.
- Braver, T.S., Gray, J.R., & Burgess, G.C. (2007). Explaining the many varieties of working memory variation: dual mechanisms of cognitive control. In A.R.A. Conway, C. Jarrold, M.J. Kane, A. Miyake, & J.N. Towse (eds.), *Variation in working memory* (pp.76.106). Oxford: Oxford Unversity Press.
- Braver, T.S., Paxton, J.L., Locke, H.S., & Barch, D.M. (2009). Flexible neural mechanisms of cognitive control within human prefrontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 7351-7356.
- Braver, T.S., Barch, D.M., Gray, J.R., Molfese, D.L., & Snyder, A. (2001). Anterior cingulate cortex and response conflict: Effects of frequency, inhibition and errors. *Cerebral Cortex*, 11, 825-36.
- Bull, R., Andrews Espy, K., Wiebe, S.A., Sheffield, T.D., & Nelson, J.M. (2011). Using confirmatory factor analysis to understand executive control in preschool children: Sources of variation in emergent mathematic achievement. *Developmental Science*, 14, 679-692.
- Bunge, S., & Zelazo, P.D. (2006). A brain-based account of the development of rule use in childhood. *Current Directions in Psychological Science*, 15, 118-121.
- Carlson, S. (2005). Developmentally sensitive measures of executive function in preschool children. *Developmental Neuropsychology*, 28, 595-616.
- Casey, B.J., & Jones, R.M. (2010). Neurobiology of the adolescent brain and behavior: Implications for substance use disorders. *Journal of the American Academy of Child & Adolescent Psychiatry*, 49(12), 1189-1201.

- Casey, B.J., Jones, R.M., & Hare, T.A. (2008). The adolescent brain. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1123, 111-126.
- Champion, R.A., & McBride, D.A. (1962). Activity during delay of reinforcement in human learning. *Journal of Experimental Psychology*, 63, 589-592.
- Chatham, C.H., Frank, M.J., & Munakata, Y. (2009). Pupillometric and behavioral markers of a developmental shift in the temporal dynamics of cognitive control. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 5529-5533.
- Chein, J., Albert, D., O'Brian, L., Uckert, K., & Steinberg, L. (2011). Peers increase adolescent risk taking by enhancing activity in the brain's reward circuitry. *Developmental Science*, 14(2), F1-F10.
- Chiew, K.S., & Braver, T.S. (2014). Dissociable influences of reward motivation and positive emotion on cognitive control. *Cognitive, Affective and Behavioral Neuroscience*, 14, 509-529.
- Chung, S.-H., & Herrnstein, R.J. (1967). Choice and delay of reinforcement. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 10, 67-74.
- Cohen, M.X., Elger, C.E., & Ranganath, C. (2007). Reward expectation modulates feedback-related negativity and EEG spectra. *NeuroImage*, 35, 968-978.
- Colby, J.B., van Horn, J.D., & Sowell, E.R. (2011). Quantitative in vivo evidence for broad regional gradients in the timing of white matter maturation during adolescence. *NeuroImage*, 54, 25-31.
- Cole, K., & Mitchell, P. (2000). Siblings in the development of executive control and a theory of mind. *British Journal of Developmental Psychology*, 18, 279-295.
- Crone, E.A., & van der Molen, M.W. (2004). Developmental changes in real-life decision making: Performance on a gambling task previously shown to depend on the ventromedial prefrontal cortex. *Developmental Neuropsychology*, 25(3), 251-279.
- Crone, E.A., & van der Molen, M.W. (2008). Neurocognitive development of performance monitoring and decision making. In C.A. Nelson & M. Luciana (eds.), *Handbook of developmental cognitive neuroscience* (2nd edition). Cambridge, Massachusetts: MIT Press.

- Crone, E.A., Jennings, J.R., van der Molen, M.W. (2004). Developmental change in feedback processing as reflected by phasic heart rate changes. *Developmental Psychology*, 40, 1228-1238.
- Crone, E.A., Somsen, R.J.M., Zanolie, K., & Van der Molen, M.W. (2006). A heart rate analysis of developmental change in feedback processing and rule shifting from childhood to early adulthood. *Journal of Experimental Child Psychology*, 95, 99-116.
- Crone, E.A., Zanolie, K., van Leijenhorst, L., Westenberg, P.M., & Rombouts, S.A.R.B. (2008). Neural mechanisms supporting flexible performance adjustment during development. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 8, 165-177.
- Daniel, R., & Pollmann, S. (2010). Comparing the neural basis of monetary reward and cognitive feedback during information-integration category learning. *J Neurosci*, 30, 47-55.
- Davidson, M.C., Amso, S., Anderson, L.C., & Diamond, A. (2006). Development of cognitive control and executive functions from 4 to 13 years: Evidence from manipulations of memory, inhibition, and task switching. *Neuropsychologia*, 44, 2037-2078.
- Davies, P.L., Segalowitz, S.J., & Gavin, W.J. (2004). Development of response-monitoring ERPs in 7- to 25-year olds. *Developmental Neuropsychology*, 25, 355-376.
- Davis, J.C., Marra, C.A., Najafzadeh, M., & Lui-Ambrose, T. (2010). The independent contribution of executive functions to health related quality of life in older women. *BMC Geriatrics*, 10, 16-23.
- Davis, M., & Whalen, P.J. (2001). The amygdala: vigilance and emotion. *Molecular Psychiatry*, 6, 13-34.
- De Bruijn, E.R.A., & von Rhein, D.T. (2012). Is your error my concern? An event-related potential study on own and observed error detection in cooperation and competition. *Frontiers in Neuroscience*, 6, 8.
- Delgado, M.R., Miller, M.M., Inati, S., & Phelps, E.A. (2005). An fMRI study of reward-related probability learning. *NeuroImage*, 24, 862-873.
- Diamond, A. (2002). Normal development of prefrontal cortex from birth to young adulthood: Cognitive functions, anatomy and biochemistry. In D.T. Stuss & R.T. Knight (eds.), *Principles of frontal lobe function* (pp. 466-503). London: Oxford University Press.

- Diamond, A. (2012). Activities and programs that improve children's executive functions. *Current Directions in Psychological Science*, 21, 335-341.
- Dolan, R.J. (2002). Emotion, Cognition, and Behavior. *Science*, 298, 1191-1194.
- Donchin, E., & Coles, M.G.H. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating? *Behavioral Brain Sciences*, 11, 357-374.
- Donkers, F.C., & van Boxtel, G.J.M. (2005). Mediofrontal negativities to averted gains and losses in the slot-machine task. *Journal of Psychophysiology*, 19, 256-262.
- Drevets, W.C., & Raichle, M.E. (1998). Reciprocal suppression of regional cerebral blood flow during emotional versus higher cognitive processes: Implications for interactions between emotion and cognition. *Cognition & Emotion*, 12, 353-385.
- Duckworth, A.L., & Seligman, M.E.P. (2005). Self-discipline outdoes IQ in predicting academic performance of adolescents. *Psychological Science*, 16, 939-944.
- Duncan, J. (1995). Attention, intelligence, and the frontal lobes. In M. Gazzaniga (Ed.), *The cognitive neurosciences* (pp. 721-733). Cambridge, MA: MIT Press.
- Eigsti, I., Zayas, V. Mischel, W., Shoda, Y., Ayduk, O., Dadlani, M.B., et al. (2006). Predicting cognitive control from preschool to late adolescence and young adulthood. *Psychological Science*, 17(6), 478-484.
- Eppinger, B., & Kray, J. (2011). To choose or to avoid: Age differences in learning from positive and negative feedback. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23, 41-52.
- Eppinger, B., Mock, B., & Kray, J. (2009). Developmental differences in learning and error processing: Evidence from ERPs. *Psychophysiology*, 46, 1043-1053.
- Eppinger, B., Kray, J., Mock, B., & Mecklinger, A. (2008). Better or worse than expected? Aging, learning, and the ERN. *Neuropsychologia*, 46, 521-539.
- Ernst, M. (2014). The triadic model perspective for the study of adolescent motivated behavior. *Brain and Cognition*, 89, 104-111.
- Ernst, M., Pine, D.S., & Hardin, M. (2006). Triadic model of the neurobiology of motivated behavior in adolescence. *Psychological Medicine*, 36, 299-312.

- Falkenstein, M., Hoorman, J., & Hohnsbein, J. (2001). Changes of error-related ERPs with age. *Experimental Brain Research*, 138, 258-262.
- Falkenstein, M., Hohnsbein, J., Hoormann, J., & Blanke, L. (1990). Effects of errors in choice reaction tasks on the ERP under focused and divided attention. In C.H.M. Brunia, A.W.K. Gaillard & A. Kok (Eds.), *Psychophysiological Brain Research* (pp.192-195). Tilburg: Tilburg University Press.
- Fareri, D.S., Martin, L.N., & Delgado, M.R. (2008). Reward-related processing in the human brain: developmental considerations. *Development and Psychopathology*, 20, 1191-1211.
- Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2013). Age-related changes in processing positive and negative feedback: Is there a positivity effect for older adults? *Biological Psychology*, 94, 235-241.
- Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2014). Developmental changes in performance monitoring: How electrophysiological data can enhance our understanding of error and feedback processing in childhood and adolescence. *Behavioral Brain Research*, 263, 122-132.
- Ferdinand, N.K., & Opitz, B. (2014). Different aspects of performance feedback engage different brain areas: Disentangling valence and expectancy in feedback processing. *Scientific Reports*, 4.
- Ferdinand, N.K., Mecklinger, A., & Kray, J. (2008). Error and Deviance Processing in Implicit and Explicit Sequence Learning. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20, 629-642
- Ferdinand, N.K., Mecklinger, A., & Opitz, B. (2015). Learning context modulates the processing of expectancy violations. *Brain Research*, 1629, 72-84.
- Ferdinand, N.K., Becker, A.M.W., Kray, J., & Gehring, W.J. (2016). Feedback processing in children and adolescents. *Neuropsychologia*, 82, 31-38.
- Ferdinand, N.K., Mecklinger, A., Kray, J., & Gehring, W.J. (2012). The processing of unexpected positive response outcomes in the mediofrontal cortex. *The Journal of Neuroscience*, 32, 12087-12092.
- Ferdinand, N.K., Weiten, A., Mecklinger, A., & Kray, J. (2010). Error-induced learning as a resource-adaptive process in young and elderly individuals. In M., Crocker & J., Siekmann (Eds.), *Resource Adaptive Cognitive Processes*. Berlin: Springer.

- Flook, L., Smalley, S.L., Kitil, M.J., Galla, B.M., Kaiser-Greenland, S., Locke, J., Ishijima, E., & Kasari, C. (2010). Effects of Mindful Awareness Practices on Executive Functions in Elementary School Children. *Journal of Applied School Psychology*, 26, 70-95.
- Frank, M.J. (2005). Dynamic dopamine modulation in the basal ganglia: A neurocomputational account of cognitive deficits in medicated and nonmedicated Parkinsonism. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17, 51-72.
- Frank, M.J., & Kong, L. (2008). Learning to avoid in older age. *Psychology and Aging*, 23, 392-398.
- Frank, M.J., Seeberger, L.C., & O'Reilly, R.C. (2004). By carrot or by stick: Cognitive reinforcement learning in Parkinsonism. *Science*, 306, 1940-1943.
- Frank, M.J., Woroch, B.S., & Curran, T. (2005). Error-related negativity predicts reinforcement learning and conflict biases. *Neuron*, 47, 495-501.
- Friedman, N.P. Miyake, A., Corley, R.P., Young, S.E., DeFries, J.C., & Hewitt, J.K. (2006). Not all executive functions are related to intelligence. *Psychological Science*, 17, 172-179.
- Friedman, N.P. Miyake, A., Young, S.E., DeFries, J.C., Corley, R.P., & Hewitt, J.K. (2008). Individual differences in executive functions are almost entirely genetic in origin. *Journal of Experimental Psychology: General*, 137(2), 201-225.
- Fröber, K., & Dreisbach, G. (2012). How positive affect modulates proactive control: reduced usage of informative cues under positive affect with low arousal. *Frontiers in Psychology*, 3, 265.
- Fröber, K. & Dreisbach, G. (2014). The differential influences of positive affect, random reward, and performance-contingent reward on cognitive control. *Cognitive, Affective, and Behavioral Neuroscience*, 14, 530-547.
- Galvan, A. (2010). Adolescent development of the reward system. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4, 6.
- Galvan, A., Hare, T.A., Parra, C.E., Penn, J., Voss, H., Glover, G., et al., (2006). Earlier development of the accumbens relative to orbitofrontal cortex might underlie risk taking behavior in adolescents. *Journal of Neuroscience*, 26(25), 6885-6892.

- Garon, N., Bryson, S.E., & Smith, I.M. (2008). Executive function in preschoolers: A review using an integrative framework. *Psychological Bulletin*, 134, 31-60.
- Gathercole, S.E., Pickering, S.J., Knight, C., & Stegmann, Z. (2004). Working memory skills and educational attainment: Evidence from national curriculum assessments at 7 and 14 years of age. *Applied Cognitive Psychology*, 18, 1-16.
- Gehring, W.J., & Knight, R.T. (2000). Prefrontal-cingulate interactions in action monitoring. *Natur Neuroscience*, 3, 516-520.
- Gehring, W.J., & Willoughby, A.R. (2002). The medial frontal cortex and the rapid processing of monetary gains and losses. *Science*, 295, 2279-2282.
- Gehring, W.J., Liu, Y., Orr, J.M., & Carp, J. (2012). The error-related negativity (ERN/Ne). In S.J. Luck & K. Kappenman (eds), *Oxford handbook of event-related potential components* (pp.231-291). New York: Oxford University Press.
- Gehring, W.J., Goss, B., Coles, M.G.H., Meyer, D.E., & Donchin, E. (1993). A neural system for error detection and compensation. *Psychological Science*, 4, 385-390.
- Giedd, J.N., Blumenthal, J., Jeffries, N.O. Castellanos, F.X., Liu, H., Zijdenbos, A., Paus, T., Evans, A.C., & Rapoport, J.L. (1999). Brain development during childhood and adolescence: a longitudinal MRI study. *Nature Neuroscience*, 2, 861-863.
- Grange, J.A., & Houghton, G. (2014). Task switching and cognitive control: An introduction. In J. Grange & G. Houghton (Eds.), *Task Switching and Cognitive Control* (pp.1-26). Oxford University Press.
- Grice, G.R. (1948). The relation of secondary reinforcement to delayed reward in visual discrimination learning. *Journal of Experimental Psychology*, 38, 1-16.
- Guyer, A.E., Choate, V.R., Pine, D.S., & Nelson, E.E. (2012). Neural circuitry underlying affective response to peer feedback in adolescence. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 7, 81-92.
- Hale, S., Myerson, J., Emery, L., Lawrence, B.M., & Dufault, C. (2007). Variation in working memory across the life span. In A. A. Conway, C. Jarrold, M. J.Kane,A.Miyake,&J.N. Towse (Eds.), *Variation in working memory* (pp. 194–226). Oxford: Oxford University Press.

- Hämmerer, D., & Eppinger, B. (2012). Dopaminergic and prefrontal contributions to reward-based learning and outcome monitoring during child development and aging. *Developmental Psychology*, 48, 862-874.
- Hämmerer, D., Li, S.-C., Müller, V., & Lindenberger, U. (2010). Life span differences in electrophysiological correlates of monitoring gains and losses during probabilistic reinforcement learning. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23, 579-92.
- Hajcak, G., Moser, J.S., Holroyd, C.B., & Simons, R.F. (2006). The feedback-related negativity reflects the binary evaluation of good versus bad outcomes. *Biological Psychology*, 71, 148-154.
- Hajcak, G., Moser, J.S., Holroyd, C.B., & Simons, R.F. (2007). It's worse than you thought: The feedback negativity and violations of reward prediction in gambling tasks. *Psychophysiology*, 44, 905-912.
- Hajcak, G., Moser, J.S., Yeung, N., & Simons, R.F. (2005). On the ERN and the significance of errors. *Psychophysiology*, 42, 151-160.
- Haycock, J.W., Becker, Ö., Ang, L., Furukawa, Y., Hornykiewicz, O., & Kish, S.J. (2003). Marked disparity between age-related changes in dopamine and other presynaptic dopaminergic markers in human striatum. *Journal of Neurochemistry*, 87, 574-585.
- Hewig, J., Trippe, R.H., Hecht, H., Coles, M.G.H., Holroyd, C.B., & Miltner, W.H.R. (2008). An electrophysiological analysis of coaching in Blackjack. *Cortex*, 44, 1197-1205.
- Hofmann, W., Schmeichel, B.J., & Baddeley, A.D. (2012). Executive functions and self-regulation. *Trends in Cognitive Sciences*, 16, 174-180.
- Hogan, A.M., Vargha-Khadem, F., Kirkham, F.J., & Baldeweg, T. (2005). Maturation of action monitoring from adolescence to adulthood: an ERP study. *Developmental Science*, 8, 525-534.
- Holland, P.C., & Gallagher, M. (1999). Amygdala circuitry in attentional and representational processes. *Trends in Cognitive Sciences*, 3, 65-73.
- Holroyd, C.B., & Coles, M.G. (2002). The neural basis of human error processing: Reinforcement learning, dopamine, and the error-related negativity. *Psychological Review*, 109, 679-709.

- Holroyd, C.B., Krigolson, O.E., & Lee, S. (2011). Reward positivity elicited by predictive cues. *NeuroReport*, 22, 249-252.
- Holroyd, C.B., Pakzad-Vaezi, K.L., & Krigolson, O.E. (2008). The feedback correct-related positivity: Sensitivity of the event-related potential to unexpected positive feedback. *Psychophysiology*, 45, 688-697.
- Holroyd, C.B., Nieuwenhuis, S., Yeung, N., & Cohen, J.D. (2003). Errors in reward prediction are reflected in the event-related brain potential. *NeuroReport*, 14, 2481-2484.
- Holroyd, C.B., Krigolson, O.E., Baker, R., Lee, S., & Gibson, J. (2009). When is an error not a prediction error? An electrophysiological investigation. *Cognitive, Affective, and Behavioral Neuroscience*, 9, 59-70.
- Hughes, C. (2011). Changes and challenges in 20 years of research into the development of executive functions. *Infant and Child Development*, 20, 251-271.
- Huizinga, M., Dolan, C.V., & Van der Modeln, M.W. (2006). Age-related change in executive function: Developmental trends and a latent variable analysis. *Neuropsychologia*, 44(11), 2017-2036.
- Huttenlocher, P.R. (1990). Morphometric study of human cerebral cortex development. *Neuropsychologia*, 28, 517-527.
- Ichise, M., Ballinger, J.R., Tanaka, F., Moscovitch, M., St. George-Hyslop, P.H., Raphael, D., & Freedman, M. (1998). Age-related changes in D2 receptor binding with Iodine-123-iodobenzofuran SPECT. *Journal of Nuclear Medicine*, 39, 1511-1518.
- Jacoby, L.L., Kelley, C.M., & McElree, B.D. (1999). The role of cognitive control: Early selection versus late correction. In S. Chaiken & E. Trope (eds.), *Dual Process Theories in Social Psychology* (pp. 383-400), New York: Guilford Press.
- Jernigan, T.L., Trauner, D.A., Hesselink, J.R., & Tallal, P.A. (1991). Maturation of human cerebrum observed in vivo during adolescence. *Brain*, 114, 2037-2049.
- Jessup, R.K., Busemeyer, J.R., & Brown, J.W. (2010). Error effects in anterior cingulate cortex reverse when error likelihood is high. *Journal of Neuroscience*, 30, 3467-3472.
- Jimura, K., & Braver, T.S. (2009). Age-related shifts in brain activity dynamics during task switching. *Cerebral Cortex*, 20, 1420-1431.

- Karayanidis, F., & Jamadar, S.D. (2013). Event-related potentials reveal multiple components of proactive and reactive control in task switching. In J. Grange & G. Houghton (Eds.), *Task Switching and Cognitive Control* (pp.200-236). Oxford University Press.
- Karayanidis, F., Whitson, L.R., Heathcote, A., & Michie, P.T. (2011). Variability in proactive and reactive cognitive control processes across the adult lifespan. *Frontiers in Psychology*, 2, 318.
- Karayanidis, F., Jamadar, S., Ruge, H., Phillips, N., Heathcote, A., & Forstmann, B.U. (2010). Advance preparation in task-switching: converging evidence from behavioral brain activation, and model-based approaches. *Frontiers in Psychology*, 1, 25.
- Karbach J., & Kray, J. (2009). How useful is executive control training? Age differences in near and far transfer of task-switching training. *Developmental Science*, 12, 978-990.
- Kiesel, A., Steinhauser, M., Wendt, M., Falkenstein, M., Jost, K., Philipp, A.M., & Koch, I. (2010). Control and interference in task switching - a review. *Psychological Bulletin*, 136, 849-874.
- Killeen, P.R. (2011). Models of trace decay, eligibility for reinforcement, and delay of reinforcement gradients, from exponential to hyperboloid. *Behavioural Processes*, 87, 57-63.
- Knutson, B., Adams, C. M., Fong, G.W., & Hommer, D. (2001). Anticipation of increasing monetary reward selectively recruits nucleus accumbens. *Journal of Neuroscience*, 21, RC159.
- Kochanska, G., Murray, K., & Harlan, E. T. (2000). Effortful control in early childhood: Continuity and change, antecedents, and implications for social development. *Developmental Psychology*, 36, 220-232.
- Kopp, B., & Wolff, M. (2000). Brain mechanisms of selective learning: event-related potentials provide evidence for error-driven learning in humans. *Biological Psychology*, 51, 223-246.
- Kray, J., & Ferdinand, N.K. (2013). How to improve cognitive control in childhood development: potentials and limits of cognitive interventions. *Child Development Perspectives*, 7(2), 121-125.
- Kray, J., & Ferdinand, N.K. (2014). Task switching and Aging. In J. Grange & G. Houghton (Eds.), *Task Switching and Cognitive Control* (pp.350-371). Oxford University Press.

- Kray, J., & Lindenberger, U. (2007). Fluide Intelligenz. In J. Brandtstädter & U. Lindenberger (Hrsg.), *Entwicklungspsychologie der Lebensspanne. Ein Lehrbuch* (S. 194-220). Stuttgart, Germany: Kohlhammer Verlag.
- Kray, J., Eber, J., & Karbach, J. (2008). Verbal self-instructions in task switching: A compensatory tool for action-control deficits in childhood and old age? *Developmental Science*, 11, 223-236.
- Kray, J., Eber, J., & Lindenberger, U. (2004). Age differences in executive functioning across the lifespan: The role of verbalization in task preparation. *Acta Psychologica*, 115, 143-165.
- Ladouceur, C.D., Dahl, R.E., & Carter, C.S. (2007). Development of action monitoring through adolescence into adulthood: ERP and source localization. *Developmental Science*, 10, 874-891.
- Lehto, J., Juuärvi, P., Kooistra, L., & Pulkkinen, L. (2003). Dimensions of executive functioning: Evidence from children. *British Journal of Developmental Psychology*, 21, 59-80.
- Lenartowicz, A., Escobedo-Quiroz, R., & Cohen, J.D. (2010). Updating of context in working memory: An event-related potential study. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 10, 298-315.
- Liebermann, D.A., Vogel, A.C.M., & Nisbet, J. (2008). Why do the effects of delaying reinforcement in animals and delaying feedback in humans differ? A working-memory analysis. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 61, 194-202.
- Lindenberger, U., & Kray, J. (2005). Kognitive Entwicklung. In S.-H. Filipp & U.M. Staudinger (Eds.), *Entwicklungspsychologie des mittleren und höheren Erwachsenenalters* (pp. 299-341). Göttingen, Germany: Hogrefe Verlag.
- Liu, Y., & Gehring, W.J. (2009). Loss feedback negativity elicited by single- vs. conjoined-feature stimuli. *NeuroReport*, 20, 632-636.
- Loosli, S.V., Buschkuhl, M., Perrig, W.J., & Jaeggi, S.M. (2012). Working memory training improves reading processes in typically developing children. *Child Neuropsychology*, 18, 62-78.
- Lorsbach, T.C., & Reimer, J.F. (2008). Context Processing and Cognitive Control in Children and Young Adults. *The Journal of Genetic Psychology*, 169, 34-50.

- Lorsbach, T.C., & Reimer, J.F. (2010). Developmental Differences in Cognitive Control: Goal Representation and Maintenance during a Continuous Performance Task. *Journal of Cognition and Development*, 11, 185-216.
- Luciana, M. (2003). Practitioner review: Computerized assessment of neuropsychological function in children: Clinical and research applications of the Cambridge Neuropsychological Testing Automated Battery (CANTAB). *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 45, 649-663.
- Luciana, M., Wahlstrom, D., Porter, J.N., & Collins, P.F. (2012). Dopaminergic modulation of incentive motivation in adolescence: age-related changes in signaling, individual differences, and implications for the development of self-regulation. *Developmental Psychology*, 48, 844-861.
- Luck, S.J. (2005). *An introduction to the event-related potential technique*. Cambridge: MIT Press.
- Luck, S.J., & Kappenmann, E.S. (2012). *The Oxford handbook of event-related potential components*. New York: Oxford University Press.
- Mai, X., Tardif, T., Doan, S.N., Liu, C., Gehring, W.J., & Luo, Y.-J. (2011). Brain activity elicited by positive and negative feedback in preschool-aged children. *PLoS ONE*, 6, e18774.
- Marschner, A., Mell, T., Wartenburger, I., Villringer, A., Reischies, F.M., & Heekeren, H.R. (2005). Reward-based decision-making and aging. *Brain Research Bulletin*, 67, 382-390.
- Mathalon, D.H., Bennett, A., Askari, N., Gray, E.M., Rosenbloom, M.J., & Ford, J.M. (2003). Response-monitoring dysfunction in aging and Alzheimer's disease: An event-related potential study. *Neurobiology of Aging*, 24, 675-685.
- Mather, M., & Carstensen, L.L. (2005). Aging and motivated cognition: The positivity effect in attention and memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 9, 496-502.
- Mathewson, K.J., Dywan, J., & Segalowitz, S.J. (2005). Brain bases of error-related ERPs as influenced by age and task. *Biological Psychology*, 70, 88-104.
- Mazur, J.E. (2000). Tradeoffs among delay, rate, and amount of reinforcement. *Behavioural Processes*, 49, 1-10.

- Meiran, N. (2010). Task switching: Mechanisms underlying rigid vs. flexible self control. In R. Hassin, K. Ochsner & Y. Trope (eds.). *Self control in society, mind and brain* (pp.202-220). New York: Oxford University Press.
- Melby-Lervag, M., & Hulme, C. (2013). Is working memory training effective? A meta-analytic review. *Developmental Psychology*, 49, 270-286.
- Mell, T., Heekeren, H.R., Marschner, A., Wartenburger, I., Villringer, A., & Reischies, F.M. (2005). Effect of aging on stimulus-reward association learning. *Neuropsychologia*, 43, 554-563.
- Miller, E.K., & Cohen, J.D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review of Neuroscience*, 24, 167-202.
- Miller, H.V., Barnes, J.C., & Beaver, K.M. (2011). Self-control and health outcomes in a nationally representative sample. *American Journal of Health Behavior*, 35, 15-27.
- Miltner, W.H.R., Braun, C.H., & Coles, M.G.H. (1997). Event-related brain potentials following incorrect feedback in a time-estimation task: evidence for a "generic" neural system for error detection. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9, 788-798.
- Mischel, W., Shoda, Y., & Rodriguez, M. (1989). Delay of gratification in children. *Science*, 244, 933-938.
- Miyake, A., & Friedman, N.P. (2012). The nature and organization of individual differences in executive functions: Four general conclusions. *Current Directions in Psychological Science*, 21, 8-14.
- Miyake, A., Friedman, N.P., Emerson, M.J., Witzki, A.H., & Howerter, A. (2000). The Unity and Diversity of Executive Functions and their Contributions to Complex "Frontal Lobe" Tasks: A Latent Variable Analysis. *Cognitive Psychology* 41, 49-100.
- Moffitt, T.E., Arseneault, L., Belsky, D., Dickson, N., Hancox, R.J., Harrington, H., & Caspi, A. (2011). A gradient of childhood self-control predicts health, wealth, and public safety. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 2693-2698.
- Monsell, S. (2003). Task switching. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 134-140.
- Munakata, Y., Snyder, H.R., & Chatham, C.H. (2012). Developing cognitive control: Three key transitions. *Current Directions in Psychological Science*, 21, 71-77.

- Nelson, E.E., Leibenluft, E., McClure, E.B., & Pine, D.S. (2005). The social re-orientation of adolescence: A neuroscience perspective on the process and its relation to psychopathology. *Psychological Medicine*, 35, 163-174.
- Nessler, D., & Mecklinger, A. (2003). ERP correlates of true and false recognition after different retention delays: Stimulus- and response-related processes. *Psychophysiology*, 40, 146-159.
- Nieuwenhuis, S., Ridderinkhof, K.R., Talsma, D., Coles, M.G.H., Holroyd, C.B., Kok, A., & van der Molen, M.W. (2002). A computational account of altered error processing in older age: Dopamine and the error-related negativity. *Cognitive, Affective, and Behavioral Neuroscience*, 2, 19-36.
- Norman, D.A., & Shallice, T. (1986). Attention to action. In R.J. Davidson, G.E. Schwarz & D. Shapiro, *Consciousness and Self-Regulation* (1-18). New York: Springer.
- O'Shaughnessy, T.E., Lane, K.L., Gresham F.M., & Beebe-Frankenberger, M.E. (2003). Children Placed at Risk for Learning and Behavioral Difficulties: Implementing a School-Wide System of Early Identification and Intervention. *Remedial and Special Education*, 24, 27-35.
- Oliveira, F.T.P., McDonald, J.J., & Goodman, D. (2007). Performance monitoring in the anterior cingulate is not all error related: expectancy deviation and the representation of action–outcome associations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19, 1994-2004.
- Opitz, B., Ferdinand, N.K., & Mecklinger, A. (2011). Changes in the feedback-related negativity during artificial language learning. *Frontiers in Human Neuroscience*, 5, 8.
- Paxton, J.L., Barch, D.M., Racine, C.A., & Braver, T.S. (2008). Cognitive control, goal maintenance, and prefrontal function in healthy aging. *Cerebral Cortex*, 18, 1010-1028.
- Paxton, J.L., Barch, D.M., Storandt, M., & Braver, T.S. (2006). Effects of environmental support and strategy training on older adults' use of context. *Psychology and Aging*, 21, 499-509.
- Pessoa, L. (2008). On the relationship between emotion and cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, 9, 148-158.
- Pessoa, L., McKenna, M., Gutierrez, E., & Ungerleider, L.G. (2002). Neural processing of emotional faces requires attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 11458-11463.

- Phelps, E.A. (2006). Emotion and cognition: Insights from studies of the human amygdala. *Annual Review of Psychology*, 57, 27-53.
- Pietschmann, M., Endrass, T., Czerwon, B., & Kathmann, N. (2011). Aging, probabilistic learning and performance monitoring. *Biological Psychology*, 86, 74-82.
- Polich, J. (2004). Neuropsychology of P3a and P3b: A theoretical overview. In N.C. Moore & K. Arikan (eds.), *Brainwaves and mind: recent developments* (pp.15-29). Wheaton: Kjellberg Inc.
- Polich, J. (2007). Updating P300: An integrative theory of P3a and P3b. *Clinical Neurophysiology*, 118, 2128-2148.
- Potts, G.F., Martin, L.E., Burton, P., & Montague, P.R. (2006). When things are better or worse than expected: the medial frontal cortex and the allocation of processing resources. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18, 1112-1119.
- Raz, N. (2000). Aging of the brain and its impact on cognitive performance: Integration of structural and functional findings. In F.I.M. Craik & T.A. Salthouse (Eds.), *The handbook of aging and cognition* (pp. 1–91). Mahwah: Erlbaum.
- Raz, N., Rodrigue, K.M., Kennedy, K.M., Head, D., Gunning-Dixon, F., & Acker, J.D. (2003). Differential Aging of the Human Striatum: Longitudinal Evidence. *American Journal of Neuroradiology*, 24, 1849-1856.
- Raz, N., Lindenberger, U., Rodrigue, K.M., Kennedy, K.M., Head, D., Williamson, A., Dahle, C., Gerstorf, D., & Acker, J.D. (2005). Regional Brain Changes in Aging Healthy Adults: General Trends, Individual Differences and Modifiers. *Cerebral Cortex*, 15, 1676-1689.
- Reed, A.E. & Carstensen, L.L. (2012). The theory behind the age-related positivity effect. *Frontiers in Psychology*, 3, 339.
- Rescorla, R.A., & Wagner, A.R. (1972). A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. In: A.H. Black & W.F. Prokasy (Eds.) *Classical conditioning II: Current research and theory*. (pp.64-99). New York: Appleton-Century-Crofts.
- Reuter-Lorenz, P.A., & Lustig, C. (2005). Brain aging: Reorganizing discoveries about the aging mind. *Current Opinion in Neurobiology*, 15, 245-251.

- Reuter-Lorenz, P.A., & Sylvester, C.Y.C. (2005). The cognitive neuroscience of working memory and aging. In R. Cabeza, L. Nyberg & D. Park (Eds.), *Cognitive neuroscience of aging* (pp. 186-217). Oxford: Oxford University Press.
- Riggs, N.R., Blair, C.B., & Greenberg, M.T. (2003). Concurrent and 2-year longitudinal relations between executive function and the behavior of 1st and 2nd grade children. *Child Neuropsychology*, 9, 267-276.
- Rinne, J.O., Lönnberg, P., & Marjamäki, P. (1990). Age-dependent decline of dopamine-D1 and dopamine-D2 receptor. *Brain Research*, 508, 349-352.
- Salat, D. H., Kaye, J.A., & Janowsky, J.S. (2002). Greater orbital prefrontal volume selectively predicts worse working memory performance in older adults. *Cerebral Cortex*, 12, 494-505.
- Salmoni, A.W., Schmidt, R.A., & Walter, C.B. (1984). Knowledge of results and motor learning: A review and critical appraisal. *Psychological Bulletin*, 95, 355-386.
- Samanez-Larkin, G.R., Gibbs, S.E.B., Khanna, K., Lielsen, L., Carstensen, L.L., & Knutson, B. (2007). Anticipation of monetary gain but not loss in healthy older adults. *Nature Neuroscience*, 10, 787-891.
- Sampson, J.F. (1971). Delay of reinforcement in human verbal learning. *Australian Journal of Psychology*, 23(1), 35-45.
- Schmitt, H., Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2014). Age-differential effects on updating cue information: evidence from event-related potentials. *Cognitive, Affective, and Behavioral Neuroscience*, 14, 1115-1113.
- Schmitt, H., Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2015). The influence of monetary incentives on context processing in younger and older adults: An ERP-study. *Cognitive, Affective, and Behavioral Neuroscience*, 15, 416-434.
- Schmitt, H., Wolff, M.C., Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2014). Age differences in the processing of context information: Is it age or is it performance? *Journal of Psychophysiology*, 28, 202-214.
- Schultz, W. (2002). Getting formal with dopamine and reward. *Neuron*, 36, 241-263.
- Schultz, W., Dayan, P., & Montague, P. R. (1997). A neural substrate of prediction and reward. *Science*, 275, 1593-1599.

- Seeman, P., Bzowej, N.H., Guan, H.C., Bergeron, C., Becker, L.E., Reynolds, G.P., et al. (1987). Human brain dopamine receptors in children and aging adults. *Synapse*, 1, 399-404.
- Simon, J.R., Howard, J.H., & Howard, D.V. (2010). Adult age differences in learning from positive and negative probabilistic feedback. *Neuropsychology*, 24, 534-541.
- Smith, A.R., Chein, J., & Steinberg, L. (2013). Impact of socio-emotional context, brain development, and pubertal maturation on adolescent risk-taking. *Hormones and Behavior*, 64, 323-332.
- Somerville, L.H., & Casey, B.J. (2010). Developmental neurobiology of cognitive control and motivational systems. *Current Opinion in Neurobiology*, 20, 236-241.
- Sowell, E.R., Peterson, B.S., Thompson, P.M., Welcome, S.E., Henkenius, A.L., & Toga, A.W. (2003). Mapping cortical change across the human life span. *Nature Neuroscience*, 6, 309-315.
- Spear, L.P. (2000). The adolescent brain and age-related behavioral manifestations. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 24, 417-463.
- Spence, K.W. (1956). *Behavior theory and conditioning*. New Haven: Yale University Press.
- Suhara, T., Fukuda, H., Inoue, O., Itoh, T., Suzuki, K., Yamasaki, T., & Tateno, Y. (1991). Age-related changes in human D1 dopamine receptors measured by positron emission tomography. *Psychopharmacology*, 103, 41-45.
- Swinnen, S.P. (1990). Interpolated activities during the knowledge-of-results delay and post-knowledge-of-results interval: Effects on performance and learning. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 16, 692-705.
- Swinnen, S.P., Schmidt, R.A., Nicholson, D.E., & Shapiro, D.C. (1990). Information feedback for skill acquisition: Instantaneous knowledge of results degrades learning. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 16, 706-716.
- Thorndike, E.L. (1970). Laws and hypotheses for behavior. In E.L. Thorndike, *Animal intelligence* (pp. 241-281). Darien, CT: Hafner Publishing Co. (Original work published 1911).
- Tisserand, D.J., Pruessner, J.C., Sanz Arigita, E.J., van Boxtel, M.P., Evans, A.C., Jolles, J., & Uylings, H.B.M. (2002). Regional frontal cortical volumes decrease differentially in aging: An

MRI study to compare volumetric approaches and voxel-based morphometry. *NeuroImage*, 17, 657-669.

- Torpey, D.C., Hajcak, G., Kim, J., Kujawa, A., & Klein, D.N. (2011). Electrocortical and behavioral measures of response monitoring in young children during a go/no-go task. *Developmental Psychobiology*, 54, 139-150.
- Travlos, A.K., & Pratt, J. (1995). Temporal locus of knowledge of results: A meta-analytic review. *Perceptual and Motor Skills*, 80, 3-14.
- Ullsperger, M., & von Cramon, D. Y. (2001). Subprocesses of performance monitoring: A dissociation of error processing and response competition revealed by event-related fMRI and ERPs. *NeuroImage*, 14, 1387-1401.
- van den Bos, W., Güroglu, B., van den Bulk, B.G., Rombouts, S.A.R.B., & Crone, E.A. (2009). Better than expected or as bad as you thought? The neurocognitive development of probabilistic feedback processing. *Frontiers in Human Neuroscience*, 3, 52.
- van Leijenhorst, L., & Crone, E.A. (2009). Paradoxes in adolescent risk taking. In P.D. Zelazo, M. Chandler & E.Crone (eds.), *Developmental Social Cognitive Neuroscience* (pp.209-225). New York: Psychology Press.
- van Leijenhorst, L., Zanolie, K., Van Meel, C.S., Westenberg, P.M., Rombouts, S.A.R.B., & Crone, E.A. (2010a). What motivates the adolescent? Brain regions explaining reward sensitivity across adolescence. *Cerebral Cortex*, 20, 61-69.
- van Leijenhorst, L., Moor, B.G., Op de Macks, Z.A., Rombouts, S.A.R.B., Westenberg, P.M., & Crone, E.A. (2010b). Adolescent risky decision-making: Neurocognitive development of reward and control regions. *NeuroImage*, 51, 345-355.
- van Schie, H.T., Mars, R.B., Coles, M.G.H., & Bekkering, H. (2004). Modulation of activity in medial frontal and motor cortices during error observation. *Nature Neuroscience*, 7, 549-554.
- van Veen, V., & Carter, C.S. (2002). The timing of action monitoring processing in the anterior cingulate cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14(4), 593-602.
- Volkow, N.D., Logan, J., Fowler, J.S., Wang, G.-J., Gur, R.C., Wong, C., Felder, C., Gatley, S.J., Ding, Y.-S., Hitzemann, R., & Pappas, N. (2000). Association between age-related decline

in brain dopamine activity and impairment in frontal and cingulated metabolism. *American Journal of Psychiatry*, 157, 75-80.

Wass, S., Porayska-Pomsta, K., & Johnson, M.H. (2011). Training attentional control in infancy. *Current Biology*, 21, 1543-1547.

Wasylyshyn, C., Verhaeghen, P., & Sliwinski, M.J. (2011). Aging and task switching: A meta-analysis. *Psychology and Aging*, 26, 15-20.

West, R. (1996). An application of prefrontal cortex function theory to cognitive aging. *Psychological Bulletin*, 120, 272-292.

Wiebe, S.A., Espy, K.A., & Charak, D. (2008). Using confirmatory factor analysis to understand executive control in preschool children: I. Latent structure. *Developmental Psychology*, 44, 575-587.

Witt, M. (2011). School based working memory training: Preliminary findings of improvement in children's mathematical performance. *Advances in Cognitive Psychology*, 7, 7-15.

Zottoli, T.M., & Grose-Fifer, J. (2012). The feedback-related negativity (FRN) in adolescents. *Psychophysiology*, 4, 413-420.

Teil B: Der kumulativen Habilitationsschrift zugrundeliegende Originalarbeiten

Der kumulativen Habilitationsschrift zugrundeliegende Originalarbeiten

1. Opitz, B., Ferdinand, N.K., & Mecklinger, A. (2011). Timing matters: the impact of immediate and delayed feedback on artificial language learning. *Frontiers in Human Neuroscience*, 5, 8. DOI: 10.3389/fnhum.2011.00008
2. Ferdinand, N.K., Mecklinger, A., Kray, J., & Gehring, W.J. (2012). The processing of unexpected positive response outcomes in the mediofrontal cortex. *The Journal of Neuroscience*, 32(35), 12087-12092. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1410-12.2012
3. Ferdinand, N.K., & Opitz, B. (2014). Different aspects of performance feedback engage different brain areas: Disentangling valence and expectancy in feedback processing. *Scientific Reports*, 4. DOI: 10.1038/srep05986
4. Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2014). Developmental changes in performance monitoring: How electrophysiological data can enhance our understanding of error and feedback processing in childhood and adolescence. *Behavioral Brain Research*, 263, 122-132. DOI: 10.1016/j.bbr.2014.01.029
5. Ferdinand, N.K., Becker, A.M.W., Kray, J., & Gehring, W.J. (2016). Feedback processing in children and adolescents: Is there a sensitivity for processing rewarding feedback? *Neuropsychologia*, 82, 31-38. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2016.01.007
6. Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2013). Age-related changes in processing positive and negative feedback: Is there a positivity effect for older adults? *Biological Psychology*, 94, 235-241. DOI: 10.1016/j.biopsycho.2013.07.006
7. Schmitt, H., Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2014). Age-differential effects on updating cue information: evidence from event-related potentials. *Cognitive, Affective, and Behavioral Neuroscience*, 14, 1115-1131. DOI: 10.3758/s13415-014-0268-9

8. Schmitt, H., Wolff, M.C., Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2014). Age differences in the processing of context information: Is it age or is it performance? *Journal of Psychophysiology*, 28, 202-214. DOI: 10.1027/0269-8803/a000126
9. Schmitt, H., Ferdinand, N.K., & Kray, J. (2015). The influence of monetary incentives on context processing in younger and older adults: an ERP-study. *Cognitive, Affective, and Behavioral Neuroscience*, 15, 416-434. DOI: 10.3758/s13415-015-0335-x
10. Kray, J., & Ferdinand, N.K. (2013). How to improve cognitive control in childhood development: potentials and limits of cognitive interventions. *Child Development Perspectives*, 7(2), 121-125. DOI: 10.1111/cdep.12027
11. Kray, J., & Ferdinand, N.K. (2014). Task switching and aging. In Grange, J. & Houghton, G. (Eds.), *Task switching and cognitive control* (pp.350-371). Oxford: Oxford University Press.