

Aus der Klinik für Psychiatrie und Psychotherapie
der Medizinischen Fakultät
Charité – Universitätsmedizin Berlin

DISSERTATION

„Der Einfluss von Emotion und Motivation auf die visuelle
Informationsverarbeitung“

zur Erlangung des akademischen Grades

Doctor rerum medicarum (Dr. rer. medic.)

vorgelegt der Medizinischen Fakultät
Charité – Universitätsmedizin Berlin

von

Marcus Rothkirch

aus Lutherstadt Wittenberg

Gutachter: 1. Prof. Dr. med. Ph. Sterzer
2. Prof. Dr. H. Heekeren
3. Prof. Dr. N. Busch

Datum der Promotion: 23. Juni 2013

Inhaltsverzeichnis

Abstract	- 4 -
1 Einleitung.....	- 5 -
2 Zielstellung	- 7 -
3 Methodik und Ergebnisse	- 8 -
3.1 <i>Datenerhebung und Datenanalyse</i>	- 8 -
3.2 <i>Teilnehmer, Design und Ergebnisse der einzelnen Studien</i>	- 9 -
3.2.1 Studie 1	- 9 -
3.2.2 Studie 2	- 11 -
3.2.3 Studie 3	- 12 -
3.2.4 Studie 4	- 14 -
4 Diskussion	- 15 -
5 Literaturverzeichnis	- 19 -
6 Anteilserklärung.....	- 21 -
7 Ausgewählte Publikationen.....	- 23 -
8 Lebenslauf	- 27 -
9 Komplette Publikationsliste.....	- 29 -
10 Selbständigkeitserklärung.....	- 31 -
11 Danksagung	- 32 -

Abstract

Rapid detection of behaviourally relevant visual stimuli is one of the major challenges for the human visual system. In most instances, visual stimuli gain behavioural relevance through their emotional or motivational meaning. The aim of the present work was to explore the mechanisms underlying the influence of emotion and motivation on visual perception in healthy individuals. The first two studies examined how visual processing interacts with attention and awareness, respectively. In study 1, it could be shown that emotional stimuli can enhance the effects of spatial attention in early visual cortex. Study 2 demonstrated that eye movements can serve as an indicator for unconscious visual processing, even in the objective absence of awareness. The last two studies focused on the effects of implicit motivational information of visual stimuli. Study 3 showed that two psychological dimensions of implicit motivation, namely motivational value and motivational salience, are processed in two distinct areas of orbitofrontal cortex. Finally, study 4 provided empirical evidence for the impact of implicit motivation on attentional selection processes. Taken together, these studies demonstrate the profound effects of emotion and motivation on human visual perception and provide methodological approaches for further investigations into the neural and behavioural effects of emotionally and motivationally salient stimuli.

Abstract

Die schnelle Entdeckung verhaltensrelevanter visueller Reize ist eine der wichtigsten Herausforderungen für das menschliche visuelle System. In den meisten Fällen erhalten visuelle Reize eine Verhaltensrelevanz durch ihre emotionale oder motivationale Bedeutung. Das Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die Mechanismen zu untersuchen, die dem Einfluss von Emotion und Motivation auf die visuelle Wahrnehmung bei gesunden Personen zugrunde liegen. Die ersten beiden Studien überprüften, wie die Verarbeitung visueller Reize mit Aufmerksamkeits- und Bewusstseinsprozessen interagiert. In Studie 1 konnte gezeigt werden, dass emotionale Reize die Auswirkungen räumlicher Aufmerksamkeit im visuellen Kortex verstärken können. Studie 2 zeigte, dass Augenbewegungen als Indikator für die unbewusste Verarbeitung visueller Reize dienen können, auch bei objektiver Abwesenheit von Bewusstsein über einen Reiz. Der Schwerpunkt der letzten beiden Studien lag auf den Auswirkungen impliziter motivationaler Informationen visueller Stimuli. Studie 3 zeigte, dass zwei psychologische Dimensionen impliziter Motivation, und zwar motivationaler Wert und motivationale Salienz, in zwei verschiedenen Regionen des orbitofrontalen Kortex verarbeitet werden. Schließlich lieferte Studie 4 empirische Belege für den Einfluss impliziter Motivation auf aufmerksamkeitsgesteuerte Selektionsprozesse. Zusammen genommen zeigen diese Studien die tief greifenden Auswirkungen von Emotion und Motivation auf die menschliche visuelle Wahrnehmung und liefern zudem methodische Ansätze für weitere Erforschungen neuronaler und behavioraler Effekte von emotional und motivational salienten Reizen.

1 Einleitung

Das menschliche visuelle System ist fortwährend mit einer Vielzahl sensorischer Eindrücke konfrontiert. Um vorhandene Ressourcen optimal einzusetzen, steht es daher vor der Herausforderung besonders relevante Informationen zu erkennen und effizient weiter zu verarbeiten, um möglichst adäquate Handlungen zu generieren. Eine hohe Relevanz erhalten sensorische Reize meist dadurch, dass sie Informationen von emotionaler oder motivationaler Bedeutung für das Individuum besitzen.

So wird beispielsweise die räumliche Aufmerksamkeit oft automatisiert auf Stimuli mit einer hohen emotionalen Ausprägung gelenkt (Öhman et al., 2001). Zahlreiche Bildgebungsstudien haben zudem gezeigt, dass emotional bedeutsame Reize zu stärkeren Aktivierungen im visuellen Kortex führen (z.B. Sabatinelli et al., 2007; Critchley et al., 2000; Lang et al., 1998). Obwohl eine bevorzugte Verarbeitung emotional bedeutsamer Reize belegt ist, sind dennoch viele Fragen über die zugrunde liegenden Prozesse offen. Besonders die Interaktion von Aufmerksamkeitsprozessen mit der Verarbeitung emotionaler Stimulusinformation ist Gegenstand einer andauernden Debatte. Während einige Studien darauf hindeuten, dass stärkere neuronale Antworten auf emotionale Reize im visuellen Kortex unabhängig von Aufmerksamkeit sind (Vuilleumier et al., 2001), legen andere Studien nahe, dass eine solche bevorzugte Verarbeitung emotionaler Informationen von verfügbaren Aufmerksamkeitsressourcen abhängt (Pessoa et al., 2002). Hinzu kommt, dass sich Bildgebungsstudien zur Untersuchung der Verarbeitung emotionaler Reize bisher fast ausschließlich auf höhere visuelle Areale konzentriert haben, deren hauptsächliche funktionelle Bedeutung in der Objekt- und Gesichtsverarbeitung liegt. Dagegen ist nur sehr wenig darüber bekannt, wie emotionale Reize im frühen visuellen Kortex verarbeitet werden und dort mit Aufmerksamkeitsprozessen interagieren. Der traditionellen Sicht, dass diese Areale (insbesondere der als V1 bezeichnete primäre visuelle Kortex) nur der passiven Abbildung retinaler Signale dienen, stehen die Beobachtungen einiger jüngerer Studien gegenüber, die zeigen, dass der frühe visuelle Kortex auch in komplexere Mechanismen der visuellen Wahrnehmung eingebunden ist (Smith & Muckli, 2010; Murray et al. 2006). Da die frühen visuellen Areale retinotop organisiert sind, d.h. sich eine Aktivität an einer bestimmten Stelle im visuellen Kortex einem bestimmten Bereich im Gesichtsfeld zuordnen lässt, lassen sich hier zudem lokal spezifische Effekte von Aufmerksamkeit und Emotion untersuchen.

Neben der Frage, ob emotionale Stimulusinformationen unabhängig von verfügbaren Aufmerksamkeitsressourcen verarbeitet werden, gibt es auch Hinweise darauf, dass emotional bedeutsame Reize sogar dann verarbeitet werden, wenn sie unterhalb der Schwelle zur bewussten Wahrnehmung liegen (Morris et al., 1998; Whalen et al., 1998). Kritisch in diesem Zusammenhang ist allerdings die Operationalisierung von „Bewusstsein“. Meist gilt das subjektive Erleben des Probanden als Maßstab für vorhandenes bzw. nicht-vorhandenes Be-

wusstsein über einen Reiz. Dieser Ansatz ist allerdings problematisch, da solch ein subjektives Urteil verzerrt sein kann (Pessoa et al., 2005; Kunimoto et al., 2001). Eine objektive Erfassung von Bewusstsein basierend auf der Signalentdeckungstheorie ist dagegen frei von solchen Verzerrungen. Diesem Ansatz folgend kann nur davon ausgegangen werden, dass der Proband einen Reiz nicht bewusst wahrnehmen konnte, wenn dessen Trefferrate sich nicht vom zu erwartenden Zufallsniveau in einer Detektions- bzw. Diskriminationsaufgabe unterscheidet. Bisher existieren nur wenige Studien, die eine neuronale Verarbeitung visueller Stimuli trotz objektiver Abwesenheit von Bewusstsein zeigen konnten (Sterzer et al., 2009). Ob darüber hinaus ein objektiv unsichtbarer visueller Reiz auch direkt auf das Verhalten einwirken kann, ist dagegen noch weitestgehend ungeklärt.

Ein visueller Reiz kann aber auch aufgrund motivationaler Aspekte eine hohe Relevanz für ein Individuum besitzen. Während emotionale Informationen stimulusinhärent sind und sich somit nicht von den physikalischen Reizeigenschaften trennen lassen, wird einem Reiz eine motivationale Relevanz meist durch sein Auftreten mit positiven oder negativen Konsequenzen verliehen. Motivationale Informationen können somit unabhängig von den physikalischen Eigenschaften, wie etwa Kontrast oder Helligkeit, des Reizes sein. Die motivationale Salienz gibt dabei an, wie wichtig ein Reiz nach motivationalen Gesichtspunkten ist, unabhängig davon, ob es sich dabei um positive oder negative Konsequenzen handelt (Lang & Davis, 2006). Im Vergleich dazu beschreibt der motivationale Wert die Erwünschtheit eines Reizes. Besonders positive Reize haben demnach den höchsten motivationalen Wert und negative den niedrigsten (Rangel et al., 2008). Bisherige Studien haben gezeigt, dass die motivationale Salienz eines Reizes Aufmerksamkeitsprozesse lenkt und zu einer erhöhten Effizienz in perzeptuellen Aufgaben führt (Hickey et al., 2010; Milstein & Dorris, 2007). In empirischen Untersuchungen wird der motivationale Gehalt eines Reizes zumeist dadurch kontrolliert, dass die Reaktion auf ebenjenen Reiz mit einem monetären Gewinn oder Verlust verbunden ist. Da in diesem Fall die motivationale Salienz entscheidend für das Abschneiden des Probanden in der jeweiligen Aufgabe ist, sind solche motivationsbezogenen Effekte auf kognitiv kontrollierte Einflüsse, also so genannte Top-down-Effekte, zurückzuführen. Wenig bekannt ist dagegen bislang noch, welchen Einfluss implizite motivationale Informationen haben. Kann sich also der motivationale Gehalt eines Reizes auch dann förderlich auf Aufmerksamkeitsprozesse auswirken, wenn diese Information keine unmittelbare Relevanz für die Ausübung der momentanen Aufgabe besitzt? Zudem ist auch noch ungeklärt, wie solche impliziten motivationalen Informationen auf neuronaler Ebene verarbeitet werden.

2 Zielstellung

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, den Einfluss emotional und motivational bedeutsamer Informationen auf die visuelle Wahrnehmung bei gesunden Probanden zu untersuchen. Durch den Einsatz verschiedener experimenteller Methoden und Techniken (funktionelle Bildgebung, Blickbewegungsmessung, Verhaltensexperimente, „Continuous flash suppression“) soll ein möglichst umfassendes Bild über die zugrunde liegenden Prozesse bei gesunden Personen erarbeitet werden. Dies soll als Grundlage dafür dienen, emotionale und motivationale Einflüsse bei Patienten mit affektiven Erkrankungen zu untersuchen. Des Weiteren wird in der vorliegenden Arbeit auch das Ziel verfolgt, experimentelle Paradigmen zu entwickeln, die dazu geeignet sind, weiterführende, sich anschließende Fragestellungen empirisch zu überprüfen.

Die einzelnen Studien sollen dabei Antworten auf folgende Fragestellungen liefern:

- Wie interagieren Aufmerksamkeitsprozesse mit der Verarbeitung emotionaler Informationen in frühen retinotop organisierten Arealen des visuellen Kortex? (*Studie 1*)
- Welchen Einfluss haben objektiv unsichtbare visuelle Reize auf das menschliche Verhalten? (*Studie 2*)
- Wie werden implizite motivationale Informationen im Gehirn verarbeitet? (*Studie 3*)
- Wie wird die räumliche Ausrichtung von Aufmerksamkeit durch implizite motivationale Informationen beeinflusst? (*Studie 4*)

3 Methodik und Ergebnisse

Für die vorliegende Arbeit wurde sowohl die funktionelle Magnetresonanztomographie zur Untersuchung von Hirnaktivitäten als auch die Blickbewegungsmessung angewendet. Im nächsten Abschnitt werden daher Datenerhebung und –analyse für diese beiden Methoden kurz skizziert, bevor im Anschluss die spezifischen Versuchsdesigns und Ergebnisse der einzelnen Studien beschrieben werden.

3.1 Datenerhebung und Datenanalyse

Funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT) Die MRT-Daten für diese Arbeit wurden an einem 3 T Magnetresonanztomographen (Tim TRIO, Siemens) erhoben. Die Erhebung funktioneller MRT-Daten erfolgte mittels T2*-gewichteter EPI-Sequenzen (EPI = echo planar imaging). Aufnahmen erfolgten vom ganzen Gehirn, wofür jeweils 38 Schichten gemessen wurden. Die Voxelgröße betrug 3 x 3 x 3 mm³. Zusätzlich wurde von jedem Probanden ein T1-gewichtetes strukturelles Bild mit einer Voxelgröße von 1 x 1 x 1 mm³ aufgenommen.

Die MRT-Daten wurden mit der SPM5- bzw. SPM8-Toolbox (SPM = Statistical Parametric Mapping) für Matlab ausgewertet. Zunächst wurden alle Daten einer Vorverarbeitung unterzogen. Diese umfasste eine Zeitkorrektur (Slice Timing), eine Bewegungskorrektur (Realignment), die Segmentierung in weiße und graue Substanz sowie räumliche Normalisierung und Glättung (Smoothing) der Daten. Die anschließende statistische Auswertung bestand jeweils aus zwei Stufen. Im ersten Schritt wurden für jeden Probanden die Effekte der Versuchsbedingungen auf die Signale in jedem Voxel im Rahmen des allgemeinen linearen Modells geschätzt. Auf Grundlage der dabei erstellten Kontrastbilder wurde dann im zweiten Schritt die gruppenbezogene Analyse der fMRT-Daten vorgenommen. Da diese Berechnungen für jedes Voxel durchgeführt werden, wurden die in SPM implementierten Verfahren der FWE-Korrektur (FWE = family-wise error) für multiples Testen angewendet.

In den durchgeführten MRT-Studien wurden Gesichter als visuelle Reize verwendet (s. Beschreibung der Studien 1 und 3). Eine Zielregion war daher das sogenannte fusiforme Gesichtsbereich (engl.: fusiform face area, FFA; s. Kanwisher et al., 1997). Von jedem Probanden wurde zusätzlich eine funktionelle Lokalisierungssequenz aufgenommen, die dann dazu verwendet wurde, neuronale Antworten gezielt in dieser Region zu untersuchen.

Zudem galt in Studie 1 auch der frühe visuelle Kortex als Zielregion. Dazu wurde für jeden Probanden eine retinotopische Kartierung des visuellen Kortex vorgenommen. Durch die visuelle Stimulation entlang des vertikalen und horizontalen Meridians des Gesichtsfeldes wurden jeweils die ventralen und dorsalen Anteile der Regionen V1 bis V3 identifiziert. Anschließend

wurden die Repräsentationen der Stimuluspositionen innerhalb dieser Regionen bestimmt. Dazu wurde das Programm FreeSurfer in Kombination mit SPM5 verwendet.

Eyetracking Augenbewegungsdaten wurden mit einem videobasierten Eyetracker der Firma Cambridge Research Systems aufgezeichnet. Das Gerät beleuchtet das Auge mittels zweier Infrarotlichtquellen, die zwei Reflexe auf der Cornea ergeben. Aus der relativen Position der Pupille zu diesen beiden Reflexen berechnet das System die aktuelle Blickrichtung. Es wurde mit einer zeitlichen Auflösung von 250 Hz gearbeitet, so dass alle 4 ms ein Datenpunkt mit der aktuellen Blickposition des Probanden (d.h. dessen x- und y-Koordinaten) gespeichert wurde. Die aufgenommenen Daten wurden im Anschluss an das jeweilige Experiment mit selbst geschriebenen Auswerteprozeduren in Matlab analysiert. Neben Blickpositionen werden Augenbewegungen durch weitere bestimmte Parameter charakterisiert. Ein bedeutsames Maß ist dabei die Latenz einer Sakkade, welche die Dauer von einer Stimuluspräsentation bis zum Beginn einer Sakkade beschreibt.

In den fMRT-Studien wurden ebenfalls die Augenbewegungen der Probanden aufgezeichnet. Damit wurde kontrolliert, dass Unterschiede zwischen Versuchsbedingungen nicht mit systematischen Augenbewegungen konfundiert sind. In diesem Fall wurden die Augenbewegungsdaten mit einem fMRT-kompatiblen, videobasierten Eyetracker der Firma SensoMotoric Instruments GmbH aufgenommen. Dieses Gerät hatte eine Abtastrate von 50 Hz. Auch hier wurden die Daten während der Erhebung zunächst aufgezeichnet und gespeichert und anschließend mit selbst geschriebenen Auswerterroutinen analysiert.

3.2 Teilnehmer, Design und Ergebnisse der einzelnen Studien

3.2.1 Studie 1

Ziel dieser Studie war es die Interaktion von Aufmerksamkeitsprozessen mit der Verarbeitung emotionaler Informationen im retinotopen visuellen Kortex zu untersuchen.

Versuchsteilnehmer und -design 15 gesunde Probanden nahmen an dieser Studie teil. Während der Durchführung des Experimentes wurde die Hirnaktivität der Probanden mittels fMRT aufgezeichnet. Die Versuchsteilnehmer führten eine Aufgabe durch, bei der sie ihre räumliche Aufmerksamkeit in jedem Versuchsdurchgang auf ein Stimuluspaar richten sollten. Insgesamt wurden in jedem Versuchsdurchgang vier visuelle Reize präsentiert, von denen sich jeder in jeweils einem der vier Quadranten befand. Stimuluspaare waren dabei immer zwei Stimuli entlang einer Diagonale des Bildschirms, also z.B. der obere rechte und der untere linke Stimulus. Ein vorher eingeblendeter Hinweisreiz gab an, auf welches Stimulus-

paar der Proband im Folgenden seine Aufmerksamkeit richten sollte. Jedes Stimuluspaar bestand aus einem intakten Gesicht und einem Gesicht, dessen einzelne Teile zufällig zusammengesetzt waren und welches somit nicht mehr als Gesicht erkennbar war. Die zwei intakten Gesichter, die in einem Versuchsdurchgang gezeigt wurden, konnten jeweils entweder einen neutralen oder einen angstvollen Gesichtsausdruck haben. Nach der Präsentation der vier Reize sollten die Probanden das Geschlecht desjenigen intakten Gesichtes angeben, das in ihrem Aufmerksamkeitsfokus lag. Die unabhängige experimentelle Manipulation von Aufmerksamkeit und Emotion ermöglichte somit die Untersuchung der Wechselwirkung beider Faktoren im frühen visuellen Kortex.

Ergebnisse Zunächst wurden die neuronalen Antworten in der linken und rechten FFA jeweils mit einer einfaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA) ausgewertet (Faktorstufen: attendierte Emotion, keine Emotion, nicht-attendierte Emotion). Dabei ergab sich eine stärkere Aktivierung, wenn die Aufmerksamkeit auf das emotionale Gesicht gerichtet war im Vergleich zu Durchgängen, in denen kein emotionales Gesicht gezeigt wurde. Die statistische Analyse der retinotop spezifischen neuronalen Antworten in den Arealen V1 bis V3 des visuellen Kortex (s. Abbildung 1) wurde mit einer 3 x 3 x 2-faktoriellen ANOVA mit Messwiederholung durchgeführt. Die Faktoren waren Region (V1, V2, V3), Emotion (angstvolles Gesicht, neutrales Gesicht, neutrales Gesicht mit gleichzeitiger Präsentation eines angstvollen Gesichts) und Aufmerksamkeit (attendiert, nicht attendiert). Die daraus resultierenden signifikanten Interaktionseffekte (Aufmerksamkeit x Emotion, Region x Aufmerksamkeit sowie Emotion x Region) wurden mit Bonferroni-korrigierten paarweisen t-Tests weiter aufgeklärt. Dies ergab für alle drei Regionen keine signifikanten Unterschiede zwischen attendierten emotionalen und nicht attendierten emotionalen Gesichtern. Jedoch zeigte sich ein robuster Aufmerksamkeitseffekt für neutrale Gesichter, bei denen gleichzeitig ein emotionales Gesicht auf dem Bildschirm vorhanden war. Dieser Effekt war in allen drei Regionen vorhanden (jeweils $p < 0,05$).

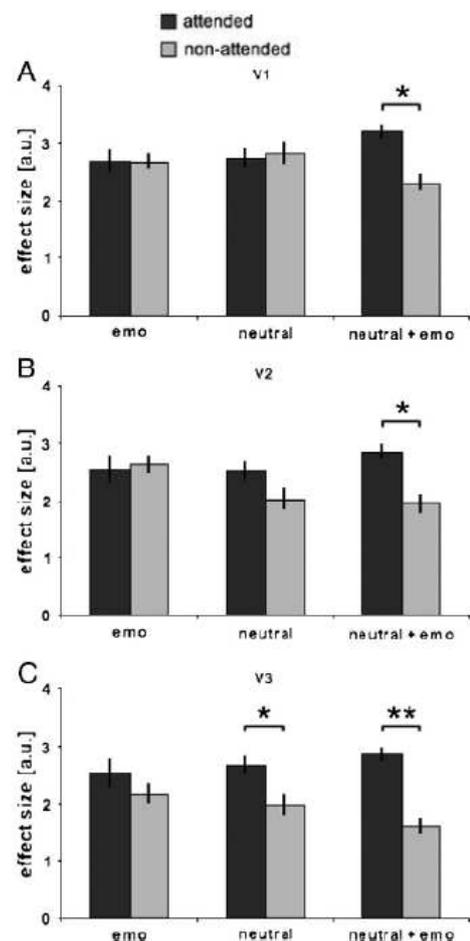


Abbildung 1: Neuronale Antworten auf die Versuchsbedingungen in den retinotop organisierten Arealen V1 (A), V2 (B) und V3 (C) des frühen visuellen Kortex.

3.2.2 Studie 2

Die Ergebnisse von Studie 1 verdeutlichen die hohe Relevanz emotionaler Informationen bei der Verarbeitung visueller Reize, selbst wenn die Aufmerksamkeit nicht auf die emotionale Information gerichtet ist. Daran anknüpfend stellt sich die Frage, ob emotionale Reize auch unbewusst verarbeitet werden und sich auf das Verhalten eines Individuums auswirken können. Da bisher kein etabliertes Verfahren für Verhaltensmessungen bei gleichzeitiger Kontrolle objektiver Unbewusstheit über einen Reiz existiert, soll in Studie 2 zunächst eine neue, zu diesem Zweck entwickelte Methode geprüft werden. Diese Studie folgt somit einem Proof-of-concept-Ansatz. Das heißt, dass hier die generelle Eignung der neu entwickelten Methode für die erwähnte Fragestellung empirisch geprüft werden soll, weshalb zunächst nur neutrale Reize verwendet wurden.

Versuchsteilnehmer und -design An dieser Studie nahmen 25 gesunde Probanden teil. Ihre Aufgabe war es die Position eines visuellen Reizes, eines so genannten Gabor Patches, zu bestimmen. Dieser Reiz wurde allerdings mit Hilfe eines Spiegelstereoskops nur auf dem nicht-dominanten Auge der Probanden gezeigt. Auf dem anderen Auge hingegen wurden zur gleichen Zeit bunte, kontrastreiche Muster in schneller Abfolge (10 Hz) präsentiert. Diese als „continuous flash suppression“ (CFS) bekannte Methode führt dazu, dass der kontrastschwächere Reiz auf dem anderen Auge (in diesem Fall das Gabor Patch) unterdrückt wird und nicht bewusst wahrgenommen werden kann (Tsuchiya & Koch, 2005). In der vorliegenden Studie wurde der visuelle Reiz in jedem Durchgang für eine Dauer von einer Sekunde gezeigt. In dieser Zeit durften die Probanden auf dem Bildschirm umherschauen um den Reiz zu entdecken. Gleichzeitig wurden auch ihre Augenbewegungen aufgezeichnet. Im Anschluss daran wurden die Probanden gebeten, jeweils die Position des Reizes (linke vs. rechte Bildschirmhälfte) und ihre Sicherheit bei der Positionsbestimmung anzugeben. Der Kernpunkt dieser Studie war, dass der visuelle Reiz nicht nur nach subjektiven Gesichtspunkten, sondern auch nach objektiven Messmethoden für die Probanden unsichtbar sein sollte. Um diese Voraussetzung zu gewährleisten, wurden nur diejenigen Probanden in die Analyse einbezogen, die die Position des Reizes nicht mit überzufälliger Genauigkeit angeben konnten.

Für diese Studie wurde zusätzlich noch ein Kontrollexperiment mit 23 weiteren Teilnehmern durchgeführt. Im Vergleich zum Versuchsdesign des ersten Experiments wurde den Probanden zusätzlich nach jedem Versuchsdurchgang eine Rückmeldung darüber gegeben, an welcher Stelle des Bildschirms der visuelle Reiz sich tatsächlich befand. Damit sollte ausgeschlossen werden, dass die Probanden stimulusbezogene Signale wahrnehmen können, ohne diese als dem Zielreiz zugehörig zu interpretieren.

Ergebnisse Die Probanden konnten die Position des Zielreizes weder im Haupt- noch im Kontrollexperiment überzufällig häufig angeben (durchschnittliche Trefferrate: 51,2% bzw. 50,2%; Einstichproben-t-Test gegen 50% in beiden Fällen $p > 0,2$). Dies zeigt deutlich, dass die Probanden nicht nur den subjektiven Eindruck hatten, den Zielreiz nicht bewusst gesehen zu haben, sondern auch, dass sie nach objektiven Kriterien kein Bewusstsein über die Position des Stimulus besaßen.

Aus den aufgezeichneten Augenbewegungen der Probanden wurde für die Suchphase die durchschnittliche Verweildauer auf dem Stimulus berechnet. Diese wurde dann mit der Verweildauer auf einer gleich großen Kontrollregion verglichen. Insgesamt richteten die Probanden ihren Blick häufiger auf den unsichtbaren Zielreiz als auf die Kontrollregion (durchschnittlich 15,4% vs. 11,0% der Zeit der Suchphase). Dieser Unterschied war hoch signifikant ($p = 0,0045$) und bestätigte sich auch in dem durchgeführten Kontrollexperiment (durchschnittliche Verweildauern: 9,9% vs. 7,5%; $p = 0,002$). Dies zeigt, dass visuelle Informationen zielgerichtete Augenbewegungen hervorrufen können, auch wenn der betreffende Reiz objektiv unsichtbar ist.

3.2.3 Studie 3

Studie 3 und 4 befassten sich mit dem Einfluss motivationaler Informationen auf die Verarbeitung visueller Reize. Dabei stand die Frage im Mittelpunkt welche Auswirkungen der motivationale Gehalt eines Reizes auf die Informationsverarbeitung hat, wenn er nur implizit vorhanden ist, d.h. keine unmittelbare Verhaltensrelevanz für die gegenwärtige Aufgabe besitzt. In Studie 3 wurde die neuronale Verarbeitung solcher impliziten motivationalen Informationen untersucht.

Versuchsteilnehmer und -design Für diese Studie wurden 23 gesunde Probanden rekrutiert, die jeweils an zwei aufeinander folgenden Aufgaben teilnahmen. Der erste Teil bestand aus einer instrumentellen Lernaufgabe, bei der die Teilnehmer die Assoziation von Gesichterreizen mit monetärer Belohnung und Bestrafung lernen sollten. Dazu wählten sie in jedem Versuchsdurchgang ein Gesicht aus einem Gesichterpaar aus, wobei jeweils ein Gesicht mit einer hohen und das andere Gesicht mit einer niedrigen Wahrscheinlichkeit einer Belohnung bzw. Bestrafung verbunden war. Direkt daran schloss sich der zweite Teil des Experiments an, in dem fMRT-Daten der Probanden erhoben wurden. Die Gesichter aus dem ersten Teil wurden hier erneut präsentiert. Allerdings folgte keine monetäre Belohnung oder Bestrafung auf die Reize, weshalb sie sich nun lediglich hinsichtlich ihrer impliziten motivationalen Information voneinander unterschieden. Die Aufgabe der Probanden bestand darin, entweder das Geschlecht des gezeigten Gesichtes zu bestimmen oder die räumliche Ausrichtung zweier umliegender Balken anzugeben. Diese beiden Aufgaben dienten dazu zu

erfassen, ob die neuronale Verarbeitung impliziter motivationaler Informationen von bestehenden Aufmerksamkeitsressourcen abhängt oder automatisiert verläuft. Im ersten Fall wären neuronale Antworten auf implizite motivationale Informationen nur in der Gesichter- nicht aber in der Balkenaufgabe zu beobachten. Bei einer automatisierten Verarbeitung der impliziten Motivation wären die neuronalen Antworten hingegen unabhängig vom Fokus der Aufmerksamkeit und damit in beiden Aufgaben zu erwarten.

Ergebnisse Im ersten Teil des Experiments, der instrumentellen Lernaufgabe, konnten die Probanden erfolgreich lernen, die für sie günstigen Gesichter auszuwählen. Im nachfolgenden zweiten Teil, in dem die fMRT-Messungen durchgeführt wurden, unterschieden sich die Gesichter nur noch hinsichtlich ihrer impliziten motivationalen Informationen. Dabei wurde untersucht, in welchen Hirnregionen der implizite motivationale Wert (d.h. die Erwünschtheit) der Stimuli und in welchen Regionen die implizite motivationale Salienz (d.h. die Wichtigkeit) verarbeitet wird. Die neuronalen Antworten im lateralen orbitofrontalen Kortex entsprachen den impliziten motivationalen Werten der Reize ($p = 0,02$; Abbildung 2A). Dieser Effekt nahm allerdings über die Zeit des Experimentes ab. Ein neuronales Korrelat der impliziten motivationalen Salienz wurde im medialen Teil des orbitofrontalen Kortex beobachtet ($p = 0,004$; Abbildung 2B). Im Gegensatz zur neuronalen Verarbeitung der impliziten motivationalen Stimuluswerte war dieser Effekt stabil über die gesamte Dauer der fMRT-Messung. Zudem erwiesen sich die neuronalen Antworten für beide motivationale Dimensionen als unabhängig davon, ob die Aufmerksamkeit der Probanden auf die Gesichterstimuli selbst oder auf die umliegenden Balken gerichtet war.

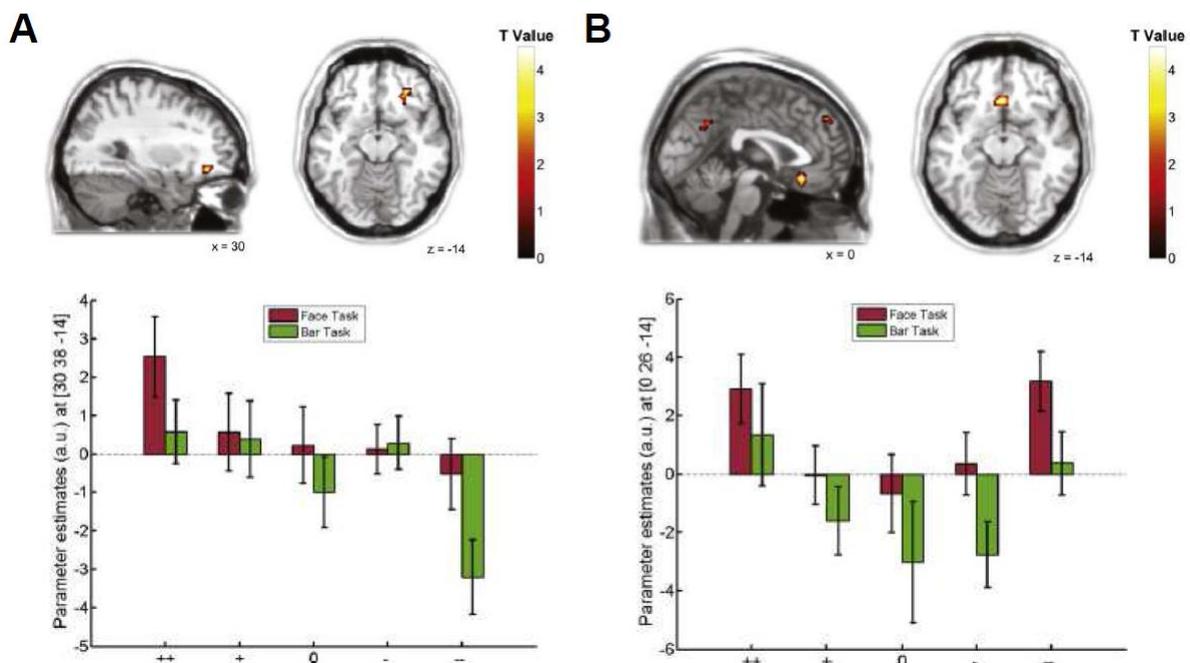


Abbildung 2: Neuronale Antworten auf implizite motivationale Informationen im orbitofrontalen Kortex: (A) Verarbeitung des impliziten motivationalen Wertes im lateralen orbitofrontalen Kortex und (B) Verarbeitung der impliziten motivationalen Salienz im medialen orbitofrontalen Kortex.

3.2.4 Studie 4

Wie Studie 3 gezeigt hat, werden motivationale Stimulusinformationen auch dann neuronal verarbeitet, wenn sie für die Ausübung der gegenwärtigen Aufgabe nicht relevant sind. Ausgehend von diesen Ergebnissen war das Ziel von Studie 4 zu untersuchen, ob solche impliziten motivationalen Stimulusinformationen auch die Allokation räumlicher Aufmerksamkeitsprozesse beeinflussen können.

Versuchsteilnehmer und -design Diese Studie bestand aus zwei Experimenten. Am ersten Experiment nahmen 23 Probanden teil. Für das zweite Experiment wurden 22 Versuchsteilnehmer gemessen. Wie in Studie 2 führten die Probanden zunächst eine Lernaufgabe durch mit dem Ziel, die Zuordnung monetärer Belohnungs- und Bestrafungswerte zu Gesichterreizen zu lernen. In einer sich direkt anschließenden Sakkadenaufgabe wurden diese Reize erneut präsentiert, wobei deren zuvor gelernte motivationale Assoziationen irrelevant für die Ausübung der Aufgabe waren. In *Experiment 1* wurde in jedem Durchgang eines der Gesichter auf einer Seite des Bildschirms gezeigt. Auf der gegenüberliegenden Seite erschien gleichzeitig das gleiche Gesicht in einer zufällig zusammengesetzten Version. Die Probanden bekamen jeweils am Anfang eines Blockes die Aufgabe für die folgenden Versuchsdurchgänge jeweils so schnell und so korrekt wie möglich ihre Augen auf einen der beiden Reize zu richten. Diese Aufgabe erforderte die Generierung willkürlicher Sakkaden, was bedeutet, dass bestimmte kognitive Verarbeitungsschritte erfolgen müssen – in diesem Fall die Diskrimination zwischen Ziel- und Distraktorreiz – bis die Ausführung einer Sakkade erfolgen kann. *Experiment 2* unterschied sich von *Experiment 1* dadurch, dass den Probanden nur ein Gesichterreiz pro Durchgang präsentiert wurde, wodurch keine Unterscheidung zwischen Ziel- und Distraktorreiz notwendig war. Die hierbei ausgelösten reaktiven Sakkaden zeichnen sich dadurch aus, dass sie bedeutend schneller und mit erheblich reduziertem kognitiven Aufwand erfolgen. Der Vergleich beider Experimente liefert Auskunft darüber, auf welche Prozesse der Aufmerksamkeitsallokation implizite motivationale Informationen einwirken können.

Ergebnisse Wie auch in Studie 3 konnten die Versuchsteilnehmer in beiden Experimenten von Studie 4 erfolgreich die Zuordnung von Gesichterreizen zu den zugehörigen monetären Werten lernen. In den anschließenden Sakkadenaufgaben wurden die Latenzen gemessen, mit denen die Versuchsteilnehmer Augenbewegungen zu den jeweiligen Zielreizen ausführten. In den Durchgängen des ersten Experimentes, in denen der motivationale Reiz als Distraktor präsentiert wurde, wurden Sakkadenlatenzen nicht durch den motivationalen Wert dieses Reizes beeinflusst. War hingegen der motivationale Reiz selbst der Zielreiz, so hatte der motivationale Wert einen Einfluss auf die Schnelligkeit, mit der Sakkaden initiiert

wurden: Sakkaden zu Gesichterreizen, denen in der Lernaufgabe zuvor eine hohe Belohnungswahrscheinlichkeit zugeordnet war, wurden mit signifikant kürzeren Latenzen ausgeführt verglichen mit den Gesichterreizen, auf die zuvor nur mit geringer Wahrscheinlichkeit eine Belohnung folgte (Bonferroni-korrigierter paarweiser t-Test: $p = 0,005$; Abbildung 3). Besonders Sakkaden im kürzeren bis mittleren Latenzbereich (etwa zwischen 180 und 220 ms) trugen zu diesem Effekt bei. Im zweiten Experiment, in dem nur noch ein Gesichterreiz pro Versuchsdurchgang präsentiert wurde, ergaben sich keine signifikanten Latenzunterschiede zwischen Reizen mit unterschiedlichem impliziten motivationalen Gehalt.

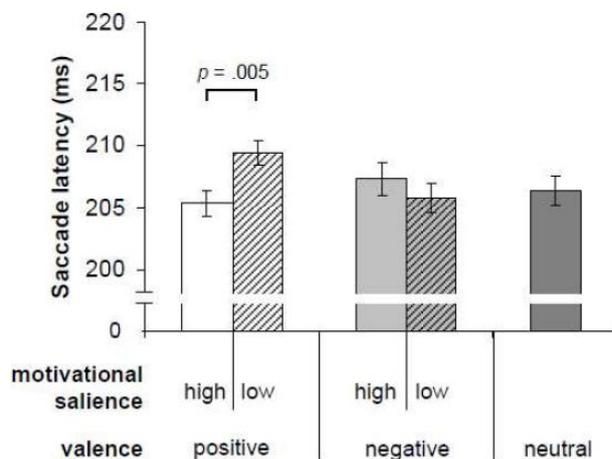


Abbildung 3: Latenzen von Sakkaden in Studie 4 (Experiment 1), die auf intakte Gesichter gerichtet waren. Sakkaden zu Gesichtern mit einer hohen positiven motivationalen Salienz wurden mit signifikant kürzeren Latenzen ausgeführt als Sakkaden zu Gesichtern mit einer niedrigen positiven motivationalen Salienz.

4 Diskussion

Ziel der vorliegenden Arbeit war es den Einfluss emotional und motivational bedeutsamer Stimulusinformationen auf die visuelle Informationsverarbeitung zu untersuchen. Ausgehend von der biologischen Relevanz emotionaler und motivationaler Informationen, stand die Frage im Mittelpunkt, welche Mechanismen der effizienten visuellen Verarbeitung solcher Informationen zugrunde liegen. Im Folgenden werden die Ergebnisse der einzelnen Studien noch einmal kurz zusammengefasst und diskutiert. Den Abschluss bildet ein Ausblick für weitere, sich anschließende Fragestellungen und Untersuchungen.

Die Verarbeitung emotionaler Reize im frühen visuellen Kortex

Studie 1 befasste sich mit dem Einfluss emotionaler Stimulusinformationen auf Aufmerksamkeitsmodulationen in frühen, retinotop organisierten Arealen des visuellen Kortex. Es wurden keine Unterschiede in den neuronalen Antworten auf attendierte emotionale und nicht-attendierte emotionale Gesichter gefunden. Allerdings erhöhte die Präsenz nicht-attendierter emotionaler Gesichter den Effekt von räumlicher Aufmerksamkeit bei der Verarbeitung

neutraler Gesichter. Bereits zuvor wurde in einer Studie von Damaraju et al. (2009) berichtet, dass aufgaben-irrelevante emotionale Stimulusinformationen neuronale Antworten im frühen visuellen Kortex erhöhen. Ähnliche Ergebnisse wurde auch für die Präsentation von furchtkonditionierten Gittermustern gezeigt (Padmala & Pessoa, 2008). Das in Studie 1 verwendete Versuchsdesign ermöglichte allerdings im Gegensatz zu vorherigen Studien, retinotop spezifische Effekte emotionaler Stimulusinformationen in Abhängigkeit von räumlicher Aufmerksamkeit zu untersuchen. Der hierbei beobachtete Effekt, dass nicht-attendierte emotionale Stimuli neuronale Antworten auf attendierte neutrale Stimuli verstärken spiegelt möglicherweise eine erhöhte Bereitschaft des Individuums auf potentielle Gefahren wider.

Auswirkungen objektiv unbewusster Reize auf das Verhalten

Einige Studien legen nahe, dass emotionale Reize nicht nur außerhalb des momentanen Aufmerksamkeitsfokus sondern sogar generell außerhalb der bewussten Wahrnehmung noch verarbeitet werden können. Allerdings hat die bisherige Studienlage zu dieser Frage noch kein eindeutiges Bild ergeben. Eine wesentliche Ursache dafür ist die Messung von „Bewusstsein“, welches meist über das subjektive Empfinden des Probanden ermittelt wird. Wie mit der in Studie 2 entwickelten Methode gezeigt werden konnte, können sich aber auch objektiv unbewusst präsentierte Reize auf das Verhalten von Individuen auswirken: Obwohl die Probanden der Studie den jeweiligen Reiz manuell nicht lokalisieren konnten – was ein objektiver Indikator dafür ist, dass der Reiz nicht bewusst wahrgenommen werden konnte – waren ihre Augenbewegungen häufiger auf diesen Reiz gerichtet. Diese Methode – die Messung okulomotorischer Reaktionen bei gleichzeitiger objektiver Erfassung von Bewusstsein in einer manuellen Diskriminationsaufgabe – stellt daher einen fruchtbaren Ansatz für weitere Untersuchungen dar. Da Studie 2 eine Proof-of-concept-Studie für die erwähnte Methode darstellt, wurde hier mit neutralen Reizen als Stimulusmaterial gearbeitet. In weiteren Untersuchungen kann diese Methode nun dazu genutzt werden die Auswirkung einer Vielzahl von Reizeigenschaften, darunter sowohl physikalische als auch emotionale und motivationale Salienz, auf das Verhalten bei gleichzeitiger objektiver Überprüfung des Bewusstseins über diesen Reiz untersucht werden. Zudem lässt sich dieser Versuchsaufbau auch für die Erforschung der neuronalen Korrelate unbewusster Wahrnehmung einsetzen.

Der Einfluss impliziter Motivation auf neuronale und attentionale Prozesse

Der Fokus der Studien 3 und 4 lag auf der Verarbeitung impliziter motivationaler Informationen. Der motivationale Gehalt der visuellen Reize stammte aus einer instrumentellen Lernaufgabe. Im Kontext der sich anschließenden Aufgabe waren diese motivationalen Informationen allerdings irrelevant. Die Ergebnisse der Studie 4 zeigten, dass solche impliziten motivationalen Informationen die Allokation räumlicher Aufmerksamkeit beeinflussen können,

gemessen an der Latenz durchgeführter Augenbewegungen zu diesen Reizen. In mehreren früheren Studien wurde bereits berichtet, dass aktuelle Belohnungen attentionale Selektionsprozesse begünstigen können (z.B. Milstein & Dorris, 2007; Della Libera & Chelazzi, 2006). Dies ist auf Top-down-Einflüsse zurückzuführen, da in diesen Fällen höhere Aufgabenleistungen zu höheren Gewinnen führten. Die hier vorgestellte Studie zeigt dagegen, dass neben dem Einfluss von Top-down-Prozessen (und dem Einfluss stimulusgetriebener Bottom-Up-Verarbeitung) weitere Mechanismen an der Verteilung von Aufmerksamkeitsressourcen beteiligt sind, die über eine bloße Dichotomie von Bottom-up- und Top-down-Prozessen hinausgehen (vgl. Awh et al. 2012).

In diesem Zusammenhang stellt sich auch die Frage, wie implizite motivationale Informationen im Gehirn verarbeitet werden. Studie 3 ergab eine Verarbeitung des impliziten motivationalen Wertes im lateralen Bereich des orbitofrontalen Kortex, während hingegen die implizite motivationale Salienz im medialen Bereich dieser Hirnregion verarbeitet wurde. Ferner deutete die unterschiedliche zeitliche Stabilität dieser beiden Prozesse auf eine unterschiedliche Funktionalität dieser beiden motivationalen Dimensionen hin: Motivationale Salienz ist eng verknüpft mit der Handlungsbereitschaft des Individuums. Eine hohe Salienz begünstigt dabei die Initiierung von Annäherungs- oder Vermeidungsverhalten (Lang & Davis, 2006). Demgegenüber spiegelt der motivationale Wert, der über die Dauer des Experimentes abnahm, die Erwünschtheit eines Stimulus wider. Die zeitliche Abnahme weist darauf hin, dass der aktuelle Kontext, in dem der motivationale Wert keine Rolle mehr spielte, einen Einfluss auf diesen Effekt hatte. Dies ist in Einklang mit früheren Befunden, die eine Reduzierung der Verarbeitung des empfundenen Wertes von Nahrungsmitteln im lateralen orbitofrontalen Kortex bei Sättigung des Individuums ergeben haben (Kringelbach et al., 2003).

Zusammen genommen zeigen die Befunde von Studie 3 und 4, dass motivationale Informationen von visuellen Reizen auch dann noch neuronal verarbeitet werden und Auswirkungen auf das Verhalten haben, wenn sie im gegenwärtigen Kontext keine unmittelbare Relevanz mehr besitzen. Dies passt zu neueren Vorstellungen über die Mechanismen zur visuellen Wahrnehmung, wonach die sensorische Verarbeitung eines Reizes automatisch mit der Verarbeitung dessen affektiven Gehalts einhergeht (Barrett & Bar, 2009).

Zusammenfassung und Ausblick

Die Studien der vorliegenden Arbeit konnten deutlich die hohe Relevanz emotionaler und motivationaler Informationen bei der visuellen Informationsverarbeitung zeigen: Stimuli mit erhöhtem emotionalen oder motivationalen Gehalt führten auch dann zu einer bevorzugten Verarbeitung, wenn (1) sie nicht im gegenwärtigen Aufmerksamkeitsfokus des Individuums standen und (2) sie nicht unmittelbar verhaltensrelevant, d.h. nur implizit vorhanden waren.

In Studie 2 wurde zudem ein neuer experimenteller Ansatz entwickelt mit dem die visuelle Informationsverarbeitung auch bei objektiv unbewussten Reizen nachgewiesen werden konnte. In Folgestudien soll nun dieses Paradigma dazu verwendet werden zu untersuchen, ob emotional und motivational bedeutsame Reize auch bei objektiver Unbewusstheit zu zielgerichtetem Verhalten führen können. Zudem ist der vorgestellte Ansatz auch dann bei der Beantwortung solcher Fragestellungen anwendbar, wenn sie sich auf komplexere und naturalistischere Stimuluskonfigurationen beziehen, wie sie beispielsweise in Studien zur visuellen Suche eingesetzt werden.

Bei der Untersuchung motivationaler Einflüsse auf die neuronale Verarbeitung sowie auf Aufmerksamkeitsprozesse standen in dieser Arbeit *implizite* motivationale Informationen im Vordergrund. Diese Art motivationaler Informationen sind – im Gegensatz zu aktuell verhaltensrelevanten motivationalen Einflüssen – in der wissenschaftlichen Literatur bisher kaum berücksichtigt worden und standen deshalb besonders im Fokus dieser Arbeit. Allerdings sind auch bei motivationalen Informationen mit gegenwärtiger Verhaltensrelevanz noch viele Aspekte unklar. So ist wie auch bei der Verarbeitung emotionaler Reize bisher noch nicht geklärt, wie die Verarbeitung motivationaler Informationen mit Aufmerksamkeitsprozessen interagiert (Maunsell, 2004). Diese Fragestellung wurde aber in einer weiteren fMRT-Studie untersucht, die sich in Vorbereitung befindet, aber den Rahmen der vorliegenden Dissertation sprengen würde.

Wie in der Einleitung zu dieser Arbeit bereits ausgeführt wurde, sollen die durchgeführten Studien und verwendeten experimentellen Paradigmen auch als Grundlage dafür dienen, die Einflüsse emotionaler und motivationaler Stimulusinformationen auf die visuelle Informationsverarbeitung bei Patienten mit affektiven Erkrankungen zu untersuchen. So gibt es bereits Hinweise darauf, dass die Verarbeitung emotionaler Reize bei depressiven Patienten im Vergleich zu gesunden Kontrollprobanden verändert ist – auch wenn diese Reize außerhalb der bewussten Wahrnehmung präsentiert werden (Sheline et al., 2001). Ob dagegen depressive Patienten auch veränderte Reaktionen auf *objektiv* unbewusste emotionale Reize zeigen, kann mit dem in Studie 2 beschriebenen Ansatz empirisch überprüft werden. Auch die Frage der Verarbeitung und des Einflusses impliziter motivationaler Stimulusinformationen ist bei Depressiven von besonderer Relevanz. Da Anhedonie – der Verlust von Freude an vormals als positiv erlebten Ereignissen oder Reizen (Der-Avakian & Markou, 2012) – ein zentrales Symptom der Depression ist, stellt sich die Frage, wie sich die Verarbeitung motivationaler Informationen, die im gegenwärtigen Kontext zu keiner expliziten Verstärkung mehr führen, bei Depressiven und Gesunden voneinander unterscheidet. Dies soll eine unlängst begonnene fMRT-Studie mit unmedizierten depressiven Patienten und unter Verwendung des in Studie 3 beschriebenen Versuchsdesigns näher beleuchten.

5 Literaturverzeichnis

- Awh E, Belopolsky AV, Theeuwes J (2012). Top-down versus bottom-up attentional control: a failed theoretical dichotomy. *Trends Cogn Sci.* 16(8):437-43.
- Barrett LF, Bar M (2009). See it with feeling: affective predictions during object perception. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 364(1521):1325-34.
- Critchley H, Daly E, Phillips M, Brammer M, Bullmore E, Williams S, Van Amelsvoort T, Robertson D, David A., Murphy D (2000). Explicit and implicit neural mechanisms for processing of social information from facial expressions: a functional magnetic resonance imaging study. *Hum Brain Mapp.* 9(2):93-105.
- Damaraju E, Huang YM, Barrett LF, Pessoa L (2009). Affective learning enhances activity and functional connectivity in early visual cortex. *Neuropsychologia.* 47(12):2480-7.
- Della Libera C, Chelazzi L (2006). Visual selective attention and the effects of monetary rewards. *Psychol Sci.* 17(3):222-7.
- Der-Avakian A, Markou A (2012). The neurobiology of anhedonia and other reward-related deficits. *Trends Neurosci.* 35(1): 68-77.
- Hickey C, Chelazzi L, Theeuwes J (2010). Reward changes salience in human vision via the anterior cingulate. *J Neurosci.* 30(33): 11096-103.
- Kanwisher N, McDermott J, Chun MM (1997). The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *J Neurosci.* 17(11): 4302-11.
- Kringelbach ML, O'Doherty J, Rolls ET, Andrews C (2003). Activation of the human orbitofrontal cortex to a liquid food stimulus is correlated with its subjective pleasantness. *Cereb Cortex.* 13(10): 1064-71.
- Kunimoto C, Miller J, Pashler H (2001). Confidence and accuracy of near-threshold discrimination responses. *Conscious Cogn.* 10(3): 294-340.
- Lang PJ, Bradley MM, Fitzsimmons JR, Cuthbert BN, Scott JD, Moulder B, Nangia V (1998). Emotional arousal and activation of the visual cortex: an fMRI analysis. *Psychophysiology.* 35(2): 199-210.
- Lang PJ, Davis M (2006). Emotion, motivation, and the brain: reflex foundations in animal and human research. *Prog Brain Res.* 156: 3-29.
- Maunsell JH (2004). Neuronal representations of cognitive state: reward or attention? *Trends Cogn Sci.* 8(6): 261-5.
- Morris JS, Öhman A, Dolan RJ (1998). Conscious and unconscious emotional learning in the human amygdala. *Nature.* 393(6684): 467-70.
- Murray SO, Boyaci H, Kersten D (2006). The representation of perceived angular size in human primary visual cortex. *Nat Neurosci.* 9(3): 429-34.

- Öhman A, Flykt A, Esteves F (2001). Emotion drives attention: detecting the snake in the grass. *J Exp Psychol Gen.* 130(3): 466-78.
- Padmala S, Pessoa L (2008). Affective learning enhances visual detection and responses in primary visual cortex. *J Neurosci.* 28(24): 6202-10.
- Pessoa L, Japee S, Ungerleider LG (2005). Visual awareness and the detection of fearful faces. *Emotion.* 5(2): 243-7.
- Pessoa L, McKenna M, Gutierrez E, Ungerleider LG (2002). Neural processing of emotional faces requires attention. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 99(17): 11458-63.
- Phillips ML, Williams LM, Heining M, Herba CM, Russell T, Andrews C, Bullmore ET, Brammer MJ, Williams SC, Morgan M, Young AW, Gray JA (2004). Differential neural responses to overt and covert presentations of facial expressions of fear and disgust. *Neuroimage.* 21(4): 1484-96.
- Rangel A, Camerer C, Montague PR (2008). A framework for studying the neurobiology of value-based decision-making. *Nat Rev Neurosci.* 9(7): 545-56.
- Sabatinelli D, Lang PJ, Keil A, Bradley MM (2007). Emotional perception: correlation of functional MRI and event-related potentials. *Cereb Cortex.* 17(5): 1085-91.
- Sheline YI, Barch DM, Donnelly JM, Ollinger JM, Snyder AZ, Mintun MA (2001). Increased amygdala response to masked emotional faces in depressed subjects resolves with antidepressant treatment: an fMRI study. *Biol Psychiatry.* 50(9): 651-8.
- Smith FW, Muckli L (2010). Nonstimulated early visual areas carry information about surrounding context. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 107(46): 20099-103.
- Sterzer P, Jalkanen L, Rees G (2009). Electromagnetic responses to invisible face stimuli during binocular suppression. *Neuroimage.* 46(3): 803-8.
- Tsuchiya N, Koch C (2005). Continuous flash suppression reduces negative afterimages. *Nat Neurosci.* 8(8): 1096-101.
- Vuilleumier P, Armony JL, Driver J, Dolan RJ (2001) Effects of attention and emotion on face processing in the human brain: an event-related fMRI study. *Neuron.* 30(3): 829-41.
- Whalen PJ, Rauch SL, Etcoff NL, McInerney SC, Lee MB, Jenike MA (1998). Masked presentations of emotional facial expressions modulate amygdala activity without explicit knowledge. *J Neurosci.* 18(1): 411-8.

6 Anteilserklärung

Marcus Rothkirch hatte folgenden Anteil an den einzelnen Publikationen:

- 1) Gomez, A., Rothkirch, M., Kaul, C., Weygandt, M., Haynes, J.-D., Rees, G. & Sterzer, P. (2011). Emotion modulates the effects of endogenous attention on retinotopic visual processing. *Neuroimage*, 57(4), 1542-1551.

20%

Beitrag im Einzelnen:

- Beteiligung an der Erhebung der fMRT-Daten
- Auswertung der im Rahmen der Studie erhobenen Augenbewegungsdaten
- Korrektur des Manuskripts

- 2) Rothkirch, M., Stein, T., Sekutowicz, M. & Sterzer, P. (2012). A direct oculomotor correlate of unconscious visual processing. *Curr Biol*, 22(13), R514-R515.

75%

Beitrag im Einzelnen:

- Programmierung des experimentellen Paradigmas in Matlab
- Rekrutierung von Versuchsteilnehmern und Durchführung von Augenbewegungsmessungen
- Statistische Auswertung der Daten in SPSS und mit selbstgeschriebenen Routinen in Matlab
- Anfertigung der ersten Version des Manuskripts
- Einreichung des Manuskripts

- 3) Rothkirch, M., Schmack, K., Schlagenhaut, F. & Sterzer, P. (2012). Implicit motivational value and salience are processed in distinct areas of orbitofrontal cortex. *Neuroimage*, 62(3), 1717-1725.

80%

Beitrag im Einzelnen:

- Programmierung der experimentellen Paradigmen in Matlab
- Rekrutierung von Versuchsteilnehmern und Durchführung behavioraler und fMRT-Messungen
- Statistische Auswertung der Daten in SPSS und SPM8
- Anfertigung der ersten Version des Manuskripts
- Einreichung des Manuskripts

- 4) Rothkirch, M., Ostendorf, F., Sax, A.-L. & Sterzer, P. (2012). The influence of motivational salience on saccade latencies. *Exp Brain Res*, DOI: 10.1007/s00221-012-3284-4

70%

Beitrag im Einzelnen:

- Programmierung der experimentellen Paradigmen in Matlab
- Rekrutierung von Versuchsteilnehmern und Durchführung behavioraler und Augenbewegungsmessungen
- Statistische Auswertung der Daten in SPSS und mit selbstgeschriebenen Routinen in Matlab
- Anfertigung der ersten Version des Manuskripts
- Einreichung des Manuskripts

Marcus Rothkirch

Prof. Dr. Philipp Sterzer

7 Ausgewählte Publikationen

- 1) Gomez, A., Rothkirch, M., Kaul, C., Weygandt, M., Haynes, J.-D., Rees, G. & Sterzer, P. (2011). Emotion modulates the effects of endogenous attention on retinotopic visual processing. *Neuroimage*, 57(4), 1542-1551.
DOI: 10.1016/j.neuroimage.2011.05.072
Impact Factor: 5.895

2) Rothkirch, M., Stein, T., Sekutowicz, M. & Sterzer, P. (2012). A direct oculomotor correlate of unconscious visual processing. *Curr Biol*, 22(13), R514-R515.

DOI: 10.1016/j.cub.2012.04.046

Impact Factor: 9.647

3) Rothkirch, M., Schmack, K., Schlagenhauf, F. & Sterzer, P. (2012). Implicit motivational value and salience are processed in distinct areas of orbitofrontal cortex. *Neuroimage*, 62(3), 1717-1725.

DOI: 10.1016/j.neuroimage.2012.06.016

Impact Factor: 5.895

4) Rothkirch, M., Ostendorf, F., Sax, A.-L. & Sterzer, P. (2012). The influence of motivational salience on saccade latencies. *Exp Brain Res*, 224(1), 35-47.

DOI: 10.1007/s00221-012-3284-4

Impact Factor: 2.395

8 Lebenslauf

Mein Lebenslauf wird aus datenschutzrechtlichen Gründen in der elektronischen Version meiner Arbeit nicht veröffentlicht.

9 Komplette Publikationsliste

Originalarbeiten

Rothkirch M, Ostendorf F, Sax A-L, Sterzer P. (2012). The influence of motivational salience on saccade latencies. *Exp Brain Res*, DOI: 10.1007/s00221-012-3284-4

Rothkirch M, Schmack K, Schlagenhaut F, Sterzer P. (2012). Implicit motivational value and salience are processed in distinct areas of orbitofrontal cortex. *Neuroimage*, 62(3), 1717-1725.

Rothkirch M, Stein T, Sekutowicz M, Sterzer P. (2012). A direct oculomotor correlate of unconscious visual processing. *Curr Biol*, 22(13), R514-R515.

Gomez A, **Rothkirch M**, Kaul C, Weygandt M, Haynes JD, Rees G, Sterzer P. (2011). Emotion modulates the effects of endogenous attention on retinotopic visual processing. *Neuroimage*, 57(4), 1542-1551.

Vorträge

Juli 2012 **Rothkirch M**, Stein T, Sekutowicz M, Sterzer P
Looking Without Seeing: A Direct Oculomotor Correlate of Unconscious Visual Processing.
Vortrag im Rahmen des 16th Annual Meeting of the Association for the Scientific Study of Consciousness (ASSC) in Brighton, Großbritannien

September 2011 **Rothkirch M**, Schmack K, Darmohray D, Sterzer P
Attentional modulation of reward processing in the human brain
Vortrag im Rahmen der 10th Charité Conference on Psychiatric Research: Emotional Neuroscience in Berlin, Deutschland

Posterbeiträge

September 2012 **Rothkirch M**, Schmack K, Murphy R, Sterzer P
Short-term changes in expectations flexibly modulate the appearance of ambiguous stimuli
European Conference on Visual Perception (ECVP), Alghero, Italien

Guggenmos M, **Rothkirch M**, Obermayer K, Haynes, J-D, Sterzer P
Neural Correlates of Perceptual Learning of Objects in the Hippocampus and the Dorsolateral Prefrontal Cortex
European Conference on Visual Perception (ECVP), Alghero, Italien

Sterzer P, **Rothkirch M**, Sekutowicz M, Rössler H, Haynes J-D, Schmack K
Delusions and the role of beliefs in perceptual inference
European Conference on Visual Perception (ECVP), Alghero, Italien

- Mai 2011 **Rothkirch M**, Ostendorf F, Sterzer P
Saccade latencies are modulated by previously learned stimulus value
 Annual Meeting of the Vision Sciences Society (VSS), Naples, USA
- Schmack K, Gomez A, **Rothkirch M**, Haynes J-D, Sterzer P
Expectations alter the neural correlates of visual awareness in visual cortex
 Annual Meeting of the Vision Sciences Society (VSS), Naples, USA
- November 2010 **Rothkirch M**, Schmack K, Schlagenhaut F, Sterzer P
Der Einfluss gelernter motivationaler Bedeutsamkeit auf die neuronale Verarbeitung visueller Reize
 Kongress der Deutschen Gesellschaft für Psychiatrie, Psychotherapie und Nervenheilkunde (DGPPN), Berlin, Deutschland
- Sterzer P, Darmohray D, **Rothkirch M**, Schmack K
Automatic processing of motivational salience in the human brain
 Kongress der Deutschen Gesellschaft für Psychiatrie, Psychotherapie und Nervenheilkunde (DGPPN), Berlin, Deutschland
- Juni 2010 Sterzer P, **Rothkirch M**, Stein T
Attention modulates the processing of invisible faces in human fusiform gyrus
 16th Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping, Barcelona, Spanien
- Gomez-Carrillo des Castro A, **Rothkirch M**, Kaul C, Sterzer P
Emotional information modulates the effects of attention on retinotopic visual processing
 16th Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping, Barcelona, Spanien
- August 2009 **Rothkirch M**, Gomez-Carrillo de Castro A, Sterzer P
Motivational valence improves visual detection performance
 European Conference on Visual Perception (ECVP), Regensburg, Deutschland
- Gomez-Carrillo de Castro A, **Rothkirch M**, Kaul C, Sterzer P
Emotional enhancement in retinotopic visual cortex
 European Conference on Visual Perception (ECVP), Regensburg, Deutschland

10 Selbständigkeitserklärung

„Ich, Marcus Rothkirch, erkläre, dass ich die vorgelegte Dissertation mit dem Thema: „Der Einfluss von Emotion und Motivation auf die visuelle Informationsverarbeitung“ selbst verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt, ohne die (unzulässige) Hilfe Dritter verfasst und auch in Teilen keine Kopien anderer Arbeiten dargestellt habe.“

Datum

Unterschrift

11 Danksagung

In erster Linie möchte ich meinem Doktorvater Prof. Philipp Sterzer für seine motivierende und engagierte Betreuung sowie für seine stete und geduldige Bereitschaft zur Unterstützung meiner Promotion danken.

Ein weiterer besonderer Dank gilt Dr. Katharina Schmack, an die ich mich stets bei Problemen oder Fragen hinsichtlich der Analyse und Interpretation von Daten wenden konnte.

Außerdem danke ich allen Mitgliedern der AG Visuelle Wahrnehmung, insbesondere Timo Stein, Maria Sekutowicz, Dr. Ana Gomez, Matthias Guggenmos, Dr. Kiley Seymour, Dr. Lia Sanders und Dr. Guido Hesselmann, dafür, dass sie aufgrund ihrer beständigen Unterstützung für eine stets angenehme Arbeitsatmosphäre gesorgt haben.

Dr. Florian Ostendorf und Dr. Florian Schlagenhaut danke ich ganz besonders für die Hilfe bei der Datenanalyse.

Nicht zuletzt möchte ich auch meiner Familie und meinen Freunden für die emotionale Unterstützung während der gesamten Zeit meiner Promotion danken.