

# Abstract

Dipl.-Psych. Reka Daniel-Weiner:

*The influence of different forms of outcome information on the neural substrates of the acquisition and representation of categories*

The ability to divide objects and events into separate categories based on their functional relevance is a central determinant of both behavior and cognition. Complex category structures are known to be acquired best in the presence of response-contingent feedback. This effect is supposed to be mediated by the mesencephalic dopaminergic system, which has been studied mainly in the context of reward-based learning. However, in everyday learning most decisions are not immediately followed by reward or external information on correctness. The set of experiments presented in this thesis was designed to test the influence of the nature of outcome information on the neural substrates of the acquisition of categories and their representation. Three types of outcome information were compared: monetary reward, cognitive feedback and internally generated signals on correctness. All experiments were carried out using functional magnetic resonance imaging (fMRI) on healthy young human participants.

In the first experiment, two parallel category learning tasks were developed. Participants received a monetary reward for correct answers in one task, in the other task only cognitive feedback on correctness was provided. A post-experimental questionnaire assessed the motivational state during categorization and fMRI activations in the two tasks were compared. This approach was extended in a second experiment. Participants learned the task via observation without ever receiving feedback and were questioned about their confidence after each decision as a measure of internal feedback signals. The neural correlates of these internal signals were examined in terms of reinforcement learning theory. In a third experiment, the lasting effects of monetary reinforcement and feedback on correctness during training were compared. Here, similarity patterns of fMRI activation during passive viewing after successful acquisition of the category structure were assessed.

Results show a parallel implication of many major target structures of the dopaminergic system, including the ventral striatum, during category learning with explicit rewards, cognitive feedback, and in response to internal signals on correctness. Yet, both qualitative and quantitative differences in activation are reported. During category learning effects in the ventral striatum are smaller in the absence of external rewards, and in visual areas the representation of the categorical structure of stimuli is less pronounced after feedback-based than after reward-based training. Also, the motivational states induced by reward influence the pattern of activation, and a specific representation of potentially more valuable stimuli in the orbito-frontal cortex can be observed.

The experiments presented in this thesis provide a parsimonious account of learning in ecologically valid settings, where outcome information does not always take the form of explicit rewards, by showing that structures of the dopaminergic system are activated irrespective of the nature of feedback. Additionally, several differences in implication are pointed out, which help to clarify the neural basis of previously observed differences due to the specific training protocol.

# Zusammenfassung

Dipl.-Psych. Reka Daniel-Weiner:

*The influence of different forms of outcome information on the neural substrates of the acquisition and representation of categories*

Das Wissen über die kategoriale Struktur der Umwelt ist eine zentrale Determinante von Kognition und Verhalten. Dabei ist bekannt, dass der Erwerb komplexer Kategoriestrukturen stark von kontingenter Rückmeldung abhängig ist und es wird vermutet, dass dieser Effekt über das mesencephale dopaminerge System vermittelt wird. In zahlreichen tierexperimentellen elektrophysiologischen Untersuchungen zu den neuronalen Grundlagen des Lernens wurde gezeigt, dass dopaminerge Mittelhirnneurone die Antizipation von Belohnung und Abweichungen der tatsächlichen von der antizipierten Belohnung, den Vorhersagefehler, kodieren. Im humanexperimentellen Bereich wurde dieses System hauptsächlich mittels funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT) und Glücksspielen nachempfundenen Paradigmen untersucht. Hierbei wurde die Belohnung meist über Geldbeträge realisiert. Allerdings wurde auch gezeigt, dass reine Rückmeldung ohne expliziten Belohnungscharakter zu vergleichbaren Aktivierungsänderungen in dopaminergen Strukturen führt wie Belohnung. Im menschlichen Alltag folgt auf die meisten Entscheidungen keine Belohnung, und oft ist auch keine unmittelbare externe Information bezüglich der Korrektheit der Entscheidung verfügbar. Aus diesem Grund beschäftigt sich die in dieser Arbeit vorgestellte Experimentalreihe mit dem Einfluss der Art der Rückmeldung auf die neuronalen Grundlagen des Kategorielernens und der Repräsentation von erlernten Kategoriestrukturen. In allen in dieser Arbeit berichteten Experimenten wurden Daten zur Aktivierung neuronaler Strukturen mittels fMRT an gesunden jungen Teilnehmern erhoben.

Im ersten Experiment bearbeiteten die Teilnehmer zwei parallele Kategorielernaufgaben in einer fMRT Sitzung, erhielten aber nur für eine der Aufgaben monetäre Belohnung. In der zweiten Aufgabe wurde ihnen lediglich die Korrektheit ihrer Antwort rückgemeldet. In beiden Aufgaben wurden ähnliche funktionelle Aktivierungen auch in dopaminergen Projektionsarealen beobachtet. Als einziges Areal zeigte eine Struktur im ventralen Striatum, der Nucleus accumbens, eine signifikant höhere Aktivierung, wenn eine monetäre Belohnung erwartet wurde, als wenn eine reine Rückmeldung erwartet wurde. Diese Aktivierung wurde vom motivationalen Zustand der Teilnehmer beeinflusst. Sie wurde in der Aufgabe mit rein kognitiver Rückmeldung durch Maße der intrinsischen Motivation vorhergesagt, und in der Aufgabe mit monetärer Belohnung durch Maße der extrinsischen Motivation. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass der Großteil der neuronalen Strukturen, die am Kategorielernen beteiligt sind, nicht signifikant von der Art der Rückmeldung beeinflusst wird. Einzig die Aktivierung im Nucleus accumbens kodiert die positiven Anreizeigenschaften der Rückmeldung in Abhängigkeit von der spezifischen Art der Rückmeldung.

Die Ergebnisse dieses ersten Experiments zeigen, dass kognitive Rückmeldung ähnlich verarbeitet wird wie monetäre Belohnung. Oft ist jedoch Information über das Ergebnis von Entscheidungen nicht unmittelbar verfügbar. In diesen Fällen muss die Information über das wahrscheinliche Ergebnis der Entscheidung intern konstruiert werden. Daher wurden die neuronalen Korrelate intern generierter Signale über die Korrektheit von Antworten in einem zweiten

Experiment untersucht. Der direkte Vergleich der Gehirnaktivierung während der Gabe korrekter und falscher Antworten macht deutlich, dass während Testdurchgängen nach Beobachtungslernen die Aktivität in dopaminergen Projektionsarealen ähnlich durch die Korrektheit der Antworten moduliert wird, wie während belohnungs-basiertem Lernen. Jedoch wird beim Belohnungslernen die neuronale Aktivierung nicht durch die absolute Höhe der Belohnung, sondern in Antwort auf den Vorhersagefehler moduliert. Daher wurde ein Belohnungslernmodell angepasst, in welchem die nach jedem Durchgang berichtete Konfidenz der Teilnehmer über ihre letzte Entscheidung als Maß für die Belohnung diente. Die fMRT Aktivierung korrelierte im Striatum (Nucleus accumbens und Putamen) mit dem so berechneten Vorhersagefehler. Folglich zeigt auch die Aktivierung in Antwort auf den Konfidenzvorhersagefehler, einem intern generierten Signal basierend auf dem Wissen über die Struktur der Umwelt, ein ähnliches Muster wie die Aktivierung in Antwort auf den Belohnungsvorhersagefehler. Weiterhin war die Aktivierung im ventralen Striatum für neue Reize höher, was die Zuteilung von Aufmerksamkeitsressourcen für weniger vertraute Reize unterstützen könnte.

In einem letzten Schritt wurde der längerfristige Einfluss der Art der Belohnung während des Lernens auf die Repräsentation von Kategorien untersucht. Die Teilnehmer erlernten Reize einer von vier Kategorien zuzuordnen, wobei korrekte Entscheidungen in Bezug auf eine Kategorie monetär belohnt wurden. Für die anderen Kategorien wurde eine Rückmeldung über die Korrektheit der Antworten gegeben. Nach erfolgreichem Training wurden fMRT Daten während des passiven Betrachtens der zuvor trainierten Reize erhoben. Die Ähnlichkeitsstruktur dieser Daten wurde in sensorischen, (prä)motorischen und belohnungsrelatierten Arealen am besten durch ein Modell beschrieben, welches sowohl die Kategorie- als auch die Belohnungsstruktur der zuvor erlernten Aufgabe abbildet. Die Repräsentation von Reizen aus derselben Kategorie war ähnlicher bei denjenigen Probanden, die die Aufgabe im Vorfeld besser gelernt hatten, und war in frühen visuellen Arealen ähnlicher für Reize aus der belohnten Kategorie. Im Orbitofrontalkortex, einem weiteren prominenten dopaminergen Projektionsareal, wurde jedoch ein umgekehrtes Muster beobachtet: hier wurden Reize aus der belohnten Kategorie distinkter verarbeitet. Die vorliegenden Ergebnisse unterstützen die Annahme einer Feinabstimmung in frühen sensorischen Arealen um die Performanz in der Aufgabe zu erhöhen, während im Orbitofrontalkortex spezifisch diejenigen Zustände der Umwelt repräsentiert werden, die potentiell zu wertvolleren Ergebnissen führen.

Die hier vorgestellten Untersuchungen zeigen, dass Belohnungslernen und Lernen in der Abwesenheit expliziter Rückmeldung gemeinsame neuronale Korrelate teilen. Insbesondere antworten die dopaminergen Projektionsareale im ventralen Striatum ähnlich auf die Erwartung kognitiver Rückmeldung wie auf die Erwartung monetärer Belohnung, und die Aktivierung im Striatum folgt in der Abwesenheit externaler Rückmeldung dem Konfidenzvorhersagefehler. Weitere Ähnlichkeiten lassen sich auch nach dem Lernen beobachten: die kategoriale Struktur der Umwelt, die sowohl während belohnungs- und rückmeldungsbasiertem Lernen erworben wurde, wird parallel in sensorischen Arealen repräsentiert. Allerdings lassen sich sowohl quantitative als auch qualitative Unterschiede zwischen Belohnungslernen und Lernen in Abwesenheit expliziter Belohnungsreize aufzeigen. Während des Kategorielernens sind die Effekte im Striatum kleiner, wenn keine explizite Belohnung erwartet wird, und in visuellen Arealen ist die Repräsentation der Kategoriestruktur der Reize nach rückmeldungsbasiertem Lernen geringer ausgeprägt als nach belohnungsbasiertem Lernen. Weiterhin beeinflusst der

durch die Belohnung induzierte motivationale Zustand das beobachtete Aktivierungsmuster, und es kommt zu einer spezifischen Repräsentation potentiell wertvoller Umweltreize im Orbitofrontalkortex. Diese Ergebnisse legen eine parsimonische Erklärung für die neuronale Basis des Lernens nahe, indem sie aufzeigen, dass ähnliche Basismechanismen sowohl dem Belohnungslernen als auch dem Lernen in Abwesenheit externer Rückmeldung zugrunde liegen. Gleichzeitig werden aber auch differentielle Aktivierungen berichtet, welche zur Aufklärung der neuronalen Substrate belohnungsabhängiger Verhaltenseffekte beitragen können.