



FACULTEIT PSYCHOLOGIE EN
PEDAGOGISCHE WETENSCHAPPEN

Faculteit Psychologie en Pedagogische Wetenschappen

Academiejaar 2010-2011

Eerste examenperiode

MAKEN MACHINES EN MENSEN DEZELFDE FOUTEN?

EEN FMRI-ONDERZOEK.

Masterproef neergelegd tot het behalen

van de graad van Master in de Psychologie,

afstudeerrichting Theoretische en Experimentele Psychologie

door Eliane Deschrijver.

Promotor: Prof. Dr. Marcel Brass

Begeleiding: Charlotte Desmet

ABSTRACT

In onderzoek naar de cognitieve verwerking van eigen en niet-eigen fouten in experimentele taken wordt evidentie gevonden voor een ‘gedeeld’ foutenverwerkingssysteem in de posterieur mediale frontale cortex (pmFC), meerbepaald in de anterior cingulate cortex. De vraag is echter nauwelijks eerder gesteld of dit systeem ook instaat voor de verwerking van fouten die plaatsvinden in een dagdagelijkse context. In deze exploratieve fMRI-studie kregen participanten een reeks filmpjes ter observatie aangeboden, waarin een persoon interageert met een machine. Hierbij maakte die persoon (mensenfoutconditie) of de machine (machinefoutconditie) een fout, ofwel ging alles goed (correcte conditie). Een bijkomende ‘verwachtingsconditie’ werd gecreëerd, waarin geen fout voorkwam maar de verwachting van de proefpersonen wel werd geschonden. Uit de resultaten bleek dat alledaagse menselijke en machinale fouten een voornamelijk bilateraal en gedeeld neuronaal netwerk aanspraken in het menselijke brein. De resultaten leverden daarbij evidentie voor het bestaan van een algemeen en niet-sociaal foutenverwerkingssysteem in de pmFC-regio. In overeenstemming met een vooraf gemaakte hypothese, nam de activiteit in dit hersendeel toe naarmate de geobserveerde gebeurtenissen onverwachter waren (menselijke fout < machinale fout < verwachtingsschending). Eerder dan door een motorische simulatie van de fouten, werd beargumenteerd dat participanten de fouten in deze studie begrepen via mentaal reflectie over de oorzaken ervan. De rol van de andere gedeelde hersengebieden (zoals de inferieur frontale gyri, occipitotemporale cortices, inferieur pariëtale lob en superieur temporale sulci) en unieke activiteitsclusters (zoals het extrastriate lichaamsgebied in de mensenfoutconditie) werd uitgebreid bediscussieerd, alsook de implicaties van deze bevindingen.

INLEIDING

“A man of genius makes no mistakes. His errors are volitional and are the portals of discovery.”

(Joyce, 1922, p. 228-229)

Fouten maken deel uit van het leven. Zelfs het meest perfectionistische individu ziet zich in de praktijk bijna dagelijks geconfronteerd met allerhande vergissingen, hetzij door eigen toedoen hetzij in confrontatie met andermans of machinaal falen. En dat is maar goed ook. Wie geen actie onderneemt, maakt immers niet de kans een fout te maken en daaruit te leren. Fouten zetten aan tot probleemoplossend denken, wat in het beste geval leidt tot compensatie van de foutieve acties. De praktijk van ‘trial and error’, in de volksmond geparafraseerd als het leren ‘met vallen en opstaan’, wordt in de leerpsychologie uitvoerig beschreven (door o.a. Thorndike, 1911). Op een wat hoger niveau dan het individuele, kan dit fenomeen zelfs gezien worden als één van de meest basale ontdekkingsmethoden in de empirische wetenschappen. De mens is bovendien een uitermate sociaal en intelligent wezen. Hierdoor heeft hij het voordeel dat een fout niet noodzakelijkerwijs zelf begaan moet worden om er iets uit bij te leren. Zo beklemtoonde Bandura (1977, p.22) in zijn sociale leertheorie al eerder dat "learning would be exceedingly laborious, not to mention hazardous, if people had to rely solely on the effects of their own actions to inform them what to do". Dit alles in het achterhoofd houdend, is het niet verwonderlijk dat vele wetenschappers binnen de cognitieve neurowetenschappen een bijzondere interesse hebben ontwikkeld naar hoe de verwerking van fouten gebeurt in het cognitieve systeem. De generalisatie van de bevindingen uit dit omvangrijke onderzoeksgebied naar fouten die gemaakt worden in de dagdagelijkse werkelijkheid, lijkt voor menig onderzoeker immers evident.

Deze boude veralgemening werd echter in de neurowetenschappen nauwelijks eerder experimenteel beproefd. In de huidige masterproef is aan deze lacune tegemoet gekomen, door via functionele magnetische resonantie (fMRI) na te gaan welke hersengebieden betrokken zijn bij de perceptie van fouten van machinale en menselijke oorzaak in alledaagse situaties. Of de verschillende foutentypes hierbij al dan niet dezelfde hersensystemen aanspreken, vormt de kernvraag in dit onderzoek. De inleiding vervolgt daarom met een schets van de huidige stand van de wetenschap die handelt over de verwerking van fouten in het menselijke brein. Doorheen de inleiding wordt in het bijzonder gefocust op de hersengebieden en functionele neuronale systemen die geacht en verwacht worden hierbij van cruciaal belang te zijn. De literatuur rond de verwerking van eigen fouten in experimenteel-psychologische taken is hierbij als uitgangspunt genomen, om via empirische bevindingen rond de verwerking van fouten van derden naar fouten in een dagdagelijkse context toe te werken. De inleiding sluit af met de eigenlijke hypothesen.

Verwerking van eigen Fouten in Experimentele Taken

De Posterieur Mediale Frontale Cortex

Electro-encephalografie en fMRI. Het onderzoek naar de verwerking en detectie van eigen fouten binnen het menselijke cognitieve systeem vindt zijn oorsprong in onder andere elektroencefalografische studies (EEG) uitgevoerd begin de jaren '90 (Falkenstein, Hohnsbein, Hoormann & Blanke, 1990; Gehring, Coles, Meyer & Donchin, 1990). Een typische event-related potential (ERP-component) die in dit onderzoeksdomein aangetroffen wordt bij het maken van een fout, is de error-related negativity (ERN) of error negativity (Ne). Deze negatieve piek van fronto-centrale origine (met doorgaans een maximale amplitude op electrode FCz) volgt ongeveer 80 ms na het begaan van de fout, meestal in een experimentele reactietijdtaak met discrete responskeuzes zoals bijvoorbeeld de Eriksen flankertaak en de go/no-go taak (Falkenstein et al., 1990; Gehring, Goss, Coles, Meyer & Donchin, 1993). Een gelijkaardige doch iets latere piek in het EEG-signaal (rond 250 à 300 ms), de zogenaamde feedback-related negativity (FRN), wordt gerapporteerd bij onderzoek dat zich toespitst op negatieve feedback en ongewenste uitkomsten (o.a. Ullsperger & von Cramon, 2003; Hajcak, Moser, Holroyd & Simons, 2006). Dit zijn niet de enige ERP-componenten die gerelateerd worden aan de verwerking van fouten, maar wel twee van de meest consequent gerapporteerde (voor een discussie rond de centro-pariëtale Error related Positivity (Pe) en P300, zie o.m. Overbeek, Nieuwenhuis & Ridderinkhof, 2005; en Archel & Donchin, 2009).

In de huidige context zijn echter de hersengebieden die ten grondslag liggen aan de uitlokking van deze ERP's van cruciaal belang, eerder dan het exacte tijdsverloop van de hersenactivaties. De hier aangehaalde studies hanteren echter elektro-encefalografische maten, die op het vlak van temporele resolutie een uitstekende methode vormen, maar betreffende de spatiële resolutie het met wat minder moet stellen. De lokalisatie van hersengebieden betrokken bij de verwerking van fouten gebeurt bijgevolg voornamelijk aan de hand van fMRI en meta-analyses van zowel fMRI als EEG-studies. Daarbij worden de ERN en FRN (en soms ook de Pe) in deze literatuur gezien als zijnde uitgelokt door delen van de posterieur mediale frontale cortex (pmFC). Onder meer de rostrale cingulate zone (vnl. Brodmann areas 24 en 32), caudale cingulate zone (vnl. Brodmann area 24) en het pre-supplementaire motorgebied (pre-SMA, Brodmann area 6) zijn hierbij betrokken (Ridderinkhof, Ullsperger, Crone & Nieuwenhuis, 2004; Ridderinkhof, Nieuwenhuis & Braver, 2007). Ook processen samenhangend met de detectie van responsconflicten worden gesitueerd in deze hersengebieden (Botvinick, Braver, Carter, Barch & Cohen, 2001; Yeung, Botvinick & Cohen, 2004). Vaak verwijzen onderzoekers hierbij in het bijzonder naar de anterior cingulate cortex (ACC; Falkenstein et al., 1990; Holroyd et al., 2004),

die zich situeert in de rostrale cingulate zone. Vooral dit gebied wordt immers consistent gerapporteerd bij de neurologische beeldvorming van fouten en responsconflict in experimentele taken (van Veen & Carter, 2002).

Theorievorming. Een integratie van de veelzijdige bevindingen rond de functie van de pMFC in prestatie monitoring is voorgesteld in een meta-analyse door Ridderinkhof en collega's (2004; zie ook Taylor et al., 2007). De auteurs zien in deze vondsten een cognitief controlesysteem aan het werk dat signaleert wanneer een aanpassing van het gedrag en een verhoogde controle noodzakelijk is, met het oog op het bereiken van een bepaald actiedoel of het verkrijgen van een bepaalde beloning (zie ook Magno, Foxe, Molholm, Robertson & Garavan, 2006). Dit kan zowel gebeuren na het begaan van een fout, na het verkrijgen van negatieve feedback of bij conflicterende responstendensen en wordt bevestigd in de overlappende gebieden gevonden in de drie genoemde onderzoeksstromingen. Hierbij is een neuroanatomische link tussen de vernoemde gebieden en gebieden betrokken bij een effectieve gedragsaanpassing aanwezig, zoals aangetoond door Fiehler en collega's, die een gedeeld neuroanatomisch substraat suggereren voor zowel de detectie als de correctie van fouten (met name het rostrale cingulate gebied en het pre-SMA; Fiehler, Ullsperger & von Cramon, 2004).

Ook in twee van de heden ten dage meest invloedrijke theoretische kaders rond de verwerking van fouten wordt ervan uitgegaan dat een cognitief systeem toezicht houdt op de taakprestatie, zodat na detectie van een fout gedragsaanpassingen tot stand kunnen komen. Deze processen (of ten minste belangrijke componenten daarvan) vinden doorgaans plaats in de pMFC/ACC. Zo wordt in de *conflict monitoring theorie* (Botvinick et al., 2001; Yeung et al., 2004) gesuggereerd dat het systeem toezicht houdt op de niveaus van cognitief conflict en compensatoire aanpassingen in de cognitieve controle implementeert bij voorkomen van hoge niveaus van dit conflict. Fouten zouden ontstaan door de gelijktijdige activatie van twee elkaar uitsluitende responstendensen, waarbij de incorrecte tendens de correcte motortendens overwint. Het hierbij gepaard gaande conflict zou gedetecteerd worden door de ACC en leiden tot gedragsaanpassingen, zoals tragere responsen op experimentele trials direct volgend op de fouten (post-error slowing; bv. Gehring et al., 1993). Andere theorieën wijzen daarentegen op het belang van verwachtingen en voorspellingen van het actieresultaat. Zo suggereren de auteurs van de *bekrachtigingsleertheorie* (Holroyd & Coles, 2002; Holroyd, Yeung, Coles & Cohen, 2005) dat een mesencephalisch dopaminesysteem een continue evaluatieve afweging maakt tussen het voorspelde en het eigenlijke resultaat van motorische acties en gebeurtenissen. Indien bij deze afweging bevonden wordt dat een bepaald resultaat slechter is dan verwacht, zou een neuronaal leersignaal zorgen dat het gedrag dat hiertoe geleid heeft negatief bekrachtigd wordt door de

ACC. Hierdoor zal dit gedrag in de toekomst minder voorkomen. Op deze manier zouden fouten (die in het cognitieve systeem haast per definitie slechter-dan-verwachte actie-uitkomsten voorstellen) leiden tot de gedragsaanpassingen. Binnen het brede raamwerk van de bekrachtigingsleertheorie kunnen bovendien theorieën van een beperktere grootte-orde gesitueerd worden. Zo speelt het concept van ‘verwachting’ ook een cruciale rol in de *orienting account* (Notebaert et al., 2009). Deze auteurs wijzen immers op het gegeven dat fouten doorgaans laagfrequente en dus onverwachte gebeurtenissen zijn in een experimentele taak. Zij menen dat deze fouten daardoor de aandacht trekken en een oriëntatiereactie uitlokken, waardoor de zgn. post-error slowing optreedt. Hoewel deze theorie niet geëxpliciteerd wordt op neuronaal niveau en in die zin in dit schrijven van beperkt nut is, heeft een gelijkaardige gedachtegang een grote rol gespeeld bij het opzetten van het huidige experiment.

Een uitgebreidere bespreking van dit omvangrijke onderzoeksgebied valt buiten het bestek van dit schrijven (voor een review zie Ridderinckhof et al., 2004; Taylor, Stern & Gehring, 2007). De focus van deze studie ligt immers op de verwerking van fouten gemaakt door anderen, eerder dan op die van de eigen fouten. In de volgende delen wordt daarom dieper ingegaan op onderzoek dat zich specifiek richt op processen betrokken bij de observatie van niet-eigen fouten. Hierbij wordt afgewogen of er een wetenschappelijke grond bestaat om te veronderstellen dat de verwerkingsprocessen van eigen en geobserveerde fouten beroep doen op dezelfde hersengebieden.

Verwerking van Geobserveerde Fouten in Experimentele Taken

De pMFC en het Spiegelneuronensysteem

Zoals al eerder aangehaald is, rijst recentelijk de interesse bij onderzoekers voor het leeraspect dat gerelateerd is aan het maken van fouten (zie bv. de bekrachtigingsleertheorie; Holroyd & Coles, 2002; Yeung et al., 2005). Daarbij maken sommige neurowetenschappers het expliciete onderscheid tussen leren volgens de klassieke principes van de operante conditionering (door negatieve aspecten van het zelf begaan van een fout), en leren door observatie (Yu & Zhou, 2006). In dit leren door observatie spelen fouten ook een grote rol. Immers, onderzoek maakt duidelijk dat mensen meer leren van iemand die veel fouten maakt in een taak dan van een foutloos presterend individu (Brown, Wilson, Obhi & Gribble, 2010). Bovendien is het in een sociale context vaak voor de eigen prestatie eveneens van belang andermans acties correct te evalueren, zeker in situaties waarin een directe interactie bestaat met een andere persoon. Daarom suggereren sommige onderzoekers dat de detectie en correctie van de eigen fouten zou gebeuren

door dezelfde processen als diegene die betrokken zijn bij de verwerking van geobserveerde fouten (op basis van gedragsdata; Bekkering et al., 2009; Blandin & Proteau, 2000). Het sociale aspect van de pMFC/ACC werd bovendien al eerder bevestigd (o.a. Rushworth, Buckley, Behrens, Walton & Bannerman, 2007), ook in vormen van sociale cognitie die niet gerelateerd zijn aan prestatie-monitoring (bv. Somerville, Heatherton & Kelley, 2006; Krienen, Tu & Buckner, 2010, voor een review zie Amodio & Frith, 2006). Waar 'straf' (met name fouten en negatieve feedback) dus voornamelijk een rol speelt in de verwerking van eigen fouten, is hier de logica van de onderzoekers, zou het verwerken van straf-bij-anderen (met name hun geobserveerde fouten) evenzeer beroep kunnen doen op het pMFC. Evidentie voor de rol van de pMFC in de verwerking van geobserveerde fouten wordt verderop in dit deel behandeld.

Anderzijds komen neuronale aspecten van passieve actieobservatie in het vizier wanneer men spreekt over observationeel leren (zie ook Van Schie, Mars, Coles & Bekkering, 2004). Zo vermoeden wetenschappers dat het begrijpen van biologische acties tot stand komt door middel van automatische actie-imitatie in het motorische systeem van de observator (Iacoboni et al., 2005; Rizzolatti, Fogassi & Gallese, 2001; Rizzolatti & Craighero, 2004). Dit 'spiegelneuronensysteem' staat ervoor gekend actief te worden bij zowel het zelf verrichten van handelingen als het uitgevoerd zien worden van dezelfde handelingen door derden (voor evidentie op gedragsniveau, zie Brass, Bekkering, Wohlslager & Prinz, 2000). Door deze parallelle activatie in de motorsystemen van de observator en de geobserveerde actor, zou de observator immers het doel van de geobserveerde persoon achterhalen (zie ook Umiltà et al., 2001). Aan dit proces zouden onder meer de premotorcortex, het anterieure deel van de intraparietale sulcus en de inferieur frontale gyri deelnemen (Caspers, Zilles, Laird & Eickhof, 2010; Keysers & Gazzola, 2006; Kilner, Neal, Weiskopf, Friston & Frith, 2011; van Overwalle & Baetens, 2009), hoewel het debat over de precieze neurologische correlaten van dit motorsimulatiesysteem nog steeds gaande is (zie bv. Kilner et al., 2011). Echter, de gelijkenis tussen dit systeem en een eventueel 'spiegelende' foutendetectiesysteem is opvallend. Dit bracht sommige onderzoekers ertoe te suggereren dat indien het spiegelende foutenmonitoringssysteem bestaat, dit het motorische spiegelneuronensysteem zou kunnen ondersteunen door aan te geven wanneer een gespiegelde motorische actie incorrect is (bv. Bates, Patel & Liddle, 2005; Miltner, Brauer, Hecht, Trippe & Coles, 2003). Andere onderzoekers gaan hierin nog verder, door te insinueren dat het motorische systeem direct gevoelig zou zijn aan het voorkomen van een incorrecte actie (Koelewijn, van Schie, Bekkering, Oostenveld & Jensen, 2008; van Schie et al., 2004). Hierbij zou een fout als het ware rechtstreeks motorisch gesimuleerd worden, waarbij het motorische spiegelneuronensysteem meer actief wordt bij de observatie van foute ten opzichte van correcte

uitkomsten. Het spiegelneuronensysteem zou dan signaleren wanneer een geobserveerde actor zijn doel *niet* haalt, additioneel aan zijn eerder beschreven functie.

Onderzoek naar de observatie van fouten van anderen. Evidentie voor de rol van de pMFC in de verwerking van geobserveerde fouten in experimentele taken is terug te vinden in meerdere EEG-studies. Deze studies rapporteerden immers ERN-achtige componenten meteen na de observatie van een fout. Hoewel deze ERPs soms enige verschillen vertoonden qua distributie, grootte en tijdsverloop met de ERN-door-eigen-fouten (Bates et al., 2005; Miltner, Brauer, Hecht, Trippe & Coles, 2003; Van Schie et al., 2004), werden zij bestempeld als de ‘error related negativities in others’ (oERN). Niet alleen bij de waarneming van andermans incorrecte responsen trof men echter frontomediale componenten aan, ook bij het vernemen van negatieve feedback op andermans responsen bleek de pMFC actief te zijn (d.i. de oFRN; Fukushima & Hariki, 2006;2009; Yu & Zhou, 2006; Miltner et al., 2003). Bovendien bleken de fouten van anderen ook werkzaam te zijn op gedragsniveau, o.a. weergegeven in een vertraging bij uitvoering van de eigen taak na een geobserveerde fout (Schuch & Tipper, 2007). Deze eerste evidentie voor een ‘spiegelend’ foutenverwerkingssysteem werd aangevuld door EEG-onderzoek waarin de focus lag op het motorische systeem. Zo kwam uit een studie voort dat de motorcortices van de observator betrokken zijn bij de verwerking van incorrecte responsen van anderen in een flankertaak (Van Schie et al. 2004). Merk op dat in deze studie de hersenactiviteit in de motorcortices sneller afnam na een geobserveerde foute t.o.v. een correcte respons. Hoewel de auteurs dit resultaat veroorzaakt zien door de gevoeligheid van het spiegelneuronensysteem aan fouten, is hun evidentie hiervoor niet direct. Deze motorische gebieden behoren immers in principe niet tot het spiegelneuronensysteem (zie o.m. van Overwalle & Baetens, 2009).

Shane en zijn medewerkers (Shane, Stevens, Harenski & Kiehl, 2008) boden een welkome toevoeging op de bestaande literatuur, door de observatie van fouten bij anderen te benaderen vanuit een neurologisch beeldvormend perspectief. Deze auteurs vergeleken de ‘blood level oxygen dependent’- responsen (BOLD) bij geobserveerde fouten in een go/no go-taak met die bij eigen fouten. Zij registreerden verhoogde activiteit na geobserveerde fouten in de eerder beschreven foutengerelateerde pMFC (zoals de ACC en het SMA), maar ook nog niet eerder gerapporteerde gebieden zoals de thalamus en orbitofrontale cortex. Hierbij slaagden Shane en collega’s er ook in hersendelen te lokaliseren die uitsluitend hemodynamische activiteit vertonen bij de observatie van fouten, en niet bij het zelf begaan van fouten (o.a. de inferieure en superieure pariëtale cortices en mediale temporale cortex). De inferieur pariëtale cortex zou daarbij volgens de auteurs een functie hebben bij het onderscheid tussen de eigen prestatie en die van derden (sense of agency; Shane, Stevens, Harenski & Kiehl, 2009). In deze studie werd dus

net zoals in de EEG-studies verhoogde activatie in de pMFC-regio geregistreerd na de observatie van niet-eigen menselijke fouten, hoewel hierbij geen evidentie gevonden werd voor de betrokkenheid van spiegelneuronen. Onderzoek dat zich toespitste op reikbewegingen anderzijds (Malfait et al., 2009), wees op de rol van o.a. de linker anterior pariëtale sulcus en de premotorcortex bij de verwerking van geobserveerde reikfouten, beide met een bekende functie in de spiegelneuronenliteratuur. Daarentegen werd in deze studie geen activatie waargenomen in de pMFC. Een nog andere studie maakt gebruik van magnetoencefalografie (MEG) om specifiek na te gaan of de spiegelneuronengebieden differentiële hersenactiviteit vertonen bij de observatie van menselijke foute t.o.v. correcte responsen (in taak waarin de kleur van een bolletje indiceerde met welke hand en vinger men diende te reageren; Koelewijn et al., 2008). Deze auteurs wezen op een verhoogde activiteit in de primaire motorcortices en de premotorcortex na de observatie van een incorrecte respons. De activiteit in foutengerelateerde regio's werd in deze studie niet nagegaan.

Algemeen kan men dus stellen dat er enkele preliminaire aanwijzingen bestaan voor de betrokkenheid van (delen van) het motorische spiegelneuronensysteem bij de verwerking van geobserveerde fouten (Malfait et al., 2009; Koelewijn et al., 2009), terwijl delen van het eigen foutendetectiesysteem in de pMFC (waaronder de ACC) ook robuust geactiveerd worden bij de observatie van andermans fouten (bv. Bates et al., 2005; Miltner et al., 2004; Shane et al., 2008), echter niet bij bewegingsfouten (Malfait et al., 2009).

Onderzoek naar de observatie van machinale fouten. Nu kan men zich de vraag stellen of een biologisch agens aan de oorzaak van een fout moet liggen, voor een mogelijk spiegelend foutenmonitoringssysteem in actie schiet. Of anders gesteld: Is de attributie van een mentale staat aan het geobserveerde agens een noodzakelijke voorwaarde voor een neurale corepresentatie van de fouten bij de observator? Louter op basis van de fysieke gelijkenis zou immers een beperktere activiteit van de beschreven gedeelde hersengebieden verondersteld kunnen worden bij observatie van fouten bij machines. De vereenzelviging die een observator maakt met een niet-biologisch agens is namelijk allicht lager dan die met een mens. Diezelfde redenering volgend, beschrijven auteurs uit het spiegelneuronendomein kleinere of geen hersenactiviteiten in visuomotorische gebieden in reactie op bewegingen door robots (Tai, Scherfler, Brooks, Sawamoto & Castiello, 2004) en andere levenloze actoren (Tsai & Brass, 2007). Ook op het gedragsniveau worden door sommige onderzoekers kleinere effecten gevonden van de imitatie-observatie van een non-biologisch agens (Press, Bird, Flach & Heyes 2005), hoewel ook de subjectieve perceptie van levendheid of 'bezieldheid' van de niet-biologische actor daarin een rol speelt (Müller et al., 2011). Motorisch onvertrouwde acties (Buccino et al., 2004;

Calvo-Merino, Glaser, Grèzes, Passingham & Haggard, 2005; Calvo-Merino, Grezes, Glaser, Passingham & Haggard, 2006) lijken daarnaast ook de responsiviteit van het spiegelneuronensysteem te verminderen, met uitzondering van biomechanisch onmogelijke menselijke acties die zich zowel op gedragsmatig vlak als op neuroanatomische beelden even effectief toonden als uitlokkers van spiegelneuronenactiviteit (Costantini et al., 2005; Liepelt & Brass, 2010). In het algemeen blijken de spiegelneuronen dus minder gevoelig voor motorische acties van niet-biologische actoren en hangt hun responsiviteit af van de mate waarin de geobserveerde acties passen binnen het eigen motorrepertoire. Daarom zou in principe verwacht kunnen worden dat de pMFC niet of minder geactiveerd wordt bij fouten die een non-biologische machinale oorzaak hebben, zeker indien (pre)motorische representaties van fouten bijdragen tot de verwerking ervan (zoals geopperd door Van Schie et al, 2004.). In hoeverre deze tot de verbeelding sprekende resultaten dus terug te vinden zijn in een ‘spiegelend’ prestatie monitoringssysteem was tot voor enkele jaren nog een open vraag.

Ullsperger en collega's (2007) kwamen aan deze kwestie tegemoet met een studie waarin de deelnemers werden misleid met een suggestie dat ‘technische malfunctions’ in het programma ervoor konden zorgen dat hun responsen in een flankertaak niet onmiddellijk geregistreerd werden. Zij konden voor dit probleem corrigeren door hun antwoord opnieuw in te geven totdat aangegeven werd dat de respons succesvol vastgelegd was. Zowel eigen fouten als machinale fouten leidden in deze fMRI-studie tot een gelijkaardige activatie van de pMFC-regio, vooral de rostraal cingulate zone en pre-SMA. Gebieden gerelateerd aan sensorimotorische functies (primaire motor- en primaire en secundaire sensorische cortex,...) vertonen unieke activatie bij de confrontatie met malfunctions. Deze studie werd gerepliceerd met EEG-maten (Gentsch, Ullsperger & Ullsperger, 2009), waarin bleek dat de malfunctions een component uitlokten die vergelijkbaar is met de FRN, terwijl de eigen fouten de gebruikelijke ERN vertoonden. In een andere EEG-studie konden onderzoekers echter geen ERN-gerelateerde activiteit onderscheiden na de observatie van incorrecte computerfeedback waar niet voor gecorrigeerd kon worden (Ehlis, Herrmann, Bernhard & Fallgatter, 2005).

Uit deze studies blijkt dat de pMFC ook sensitief is aan ‘fouten’ van machines. De oorzaak van de fout schijnt dus van ondergeschikt belang te zijn aan het voorkomen van de fout zelf. Eerder dan de fysieke gelijkenis van de observator met de agens, kan het louter observeren van het plaatsvinden van een fout (en de mogelijkheid tot compensatie ervoor) dus zorgen voor de activatie in de pMFC. De onvoorwaardelijke responsiviteit van het menselijke foutenverwerkingsysteem bij de confrontatie met machinale fouten is echter niet bewezen.

Een Preoccupatie met Taakgerelateerde en Subjectief Waardevolle Fouten?

Wanneer men de eerder beschreven studies naderbij beschouwt, is het van belang op te merken dat men op het moment van observatie van fouten, vanzelfsprekend niet genoodzaakt is zelf die fouten te vermijden. Logisch gezien is de betrokkenheid van het eigen prestatie monitoringssysteem dus niet onontbeerlijk bij de perceptie van fouten van derden. Het leeraspect van fouten in acht nemend is het niettemin wel adaptief andermans fouten op te volgen indien de taak die deze andere persoon uitvoert op één of andere manier relevant is voor de eigen taakprestatie (zie ook Ullsperger et al., 2007; Gentsch et al., 2009). De meeste studies in deze tak van het onderzoeksveld richten zich dan ook op de vergelijking van actieve hersengebieden door geobserveerde fouten en die door de eigen fouten *in eenzelfde cognitieve taak*. Vaak toont men immers filmisch materiaal waarin een persoon te zien is die fouten maakt in een taak die de proefpersonen nog moeten uitvoeren of zelfs al hebben uitgevoerd (Shane, et al. 2008), gebruikt men de prestaties van een virtueel subject op de gegeven taak (Miltner et al. 2003), of is de te observeren persoon de taak ‘live’ aan het uitvoeren (Yu & Zhou, 2006; Kang, Hirsch & Chasteen, 2010; Koban, Pourtois, Vocat & Vuilleumier, 2010; Van Schie et al, 2004; Bates et al., 2005). De relevantie van de fouten, praktisch begrip van eerder uitgevoerde handelingen of verwachting de taak in de toekomst nog te moeten uitvoeren kunnen bijgevolg hoog zijn, de subjectieve waarde van de fouten derhalve ook. In die zin zou de oERN ook een alternatieve vorm van feedback in een subjectief interessante taak kunnen reflecteren, eerder dan dat het een directe neuronale incorporatie van de fout van een ander voorstelt. De component heeft immers qua verloop en timing veel weg van een FRN (zie ook Miltner et al., 2003). Onderzoek toont ook aan dat louter een expliciete aansporing tot nauwkeurigheid de grootte van de ERN bij eigen fouten al vergroot (Gehring et al., 1993). Men zou kunnen stellen dat door het belang van een foutenloze prestatie te onderstrepen, een fout in (negatieve) waarde toeneemt en een sterkere neuronale respons uitlokt. Het is dus niet onwaarschijnlijk dat het laten plaatsvinden van de foutenexecutie en observatie in eenzelfde taak op een meer impliciete manier de geobserveerde fouten in waarde laat toenemen.

Bemerkingen rond de relevantie van de fouten sluiten ook aan bij recente bevindingen omtrent de invloed van motivationele aspecten op het verwerken van fouten van anderen. Die toonden immers aan dat het hebben van tegengestelde doelen aan die van het geobserveerd individu (‘een rivaal’) de oERN-component reduceert en temporeel uitstelt (Koban et al, 2010) of zelfs omkeert (Itagaki & Katayama, 2008). In een fMRI –studie wezen onderzoekers daarnaast op een differentiële activatie van de pmFC bij de observatie van ‘goals’ en ‘misses’ van de eigen t.o.v. van de tegenpartij in een voetbalspel (Newman-Norlund, Ganesh, van Schie, De Bruijn & Bekkering, 2009). Zo lokten de ‘misses’ van de eigen partij een grotere activatie uit in het

middelste deel van de ACC, wanneer vergeleken met de ‘misses’ van de tegenpartij. Dit sociale aspect van foutenobservatie werd onlangs nog eens in de verf gezet door bevindingen die de positieve invloed van subjectieve similariteit (Carp, Halenar, Quandt, Sklar & Compton, 2009) en vriendschap (Kang et al., 2010; Leng & Zhou, 2010) aantonen op de grootte van de neurale responsen in de pMFC bij het aanzien van fouten door anderen.

Uit deze studies blijkt dat de neurale representatie van andermans fouten onderhevig is aan abstracte doelen van de observator, sociale factoren en de subjectieve relevantie van de fouten. Gezien deze bemerkingen, stelt zich de vraag in welke mate de pMFC betrokken is bij de verwerking van fouten die niet meteen taak- en/of subjectief relevant zijn, een opmerking die ook gegeven werd door Ullsperger en collega's (2007). In het huidige onderzoek is het deze vorm van fouten die onderzocht wordt. Hier worden fouten immers visueel voorgesteld in dagdagelijkse situaties die voor iedereen wel vertrouwd zijn, maar niet kaderen binnen een specifieke taakopdracht of een persoonlijke relevantie kennen.

Verwerking van Geobserveerde Fouten in een Dagdagelijkse Context

Zoals voorheen al aangegeven, verloren vele onderzoekers in het foutenmonitoringsdomein uit het oog dat de meeste fouten en incorrecte handelingen weldegelijk in het dagelijkse leven voorkomen. Paradigmata in het eerder geschetste onderzoeksdomein bestonden echter uitsluitend uit cognitief-experimentele taken, waarbij vaak de nadruk ligt op het veelvuldig zo snel en correct mogelijk reageren op abstracte stimuli (zie ook Bruijn, Schubotz & Ullsperger, 2007). Deze experimentele paradigmata vertonen weinig overeenkomst met meer betekenisvolle incorrecte acties (zoals pakweg een verkeerde knop induwen in een lift, waardoor men op een verkeerde verdieping belandt). Verschillend zijn ook de directe consequenties van de incorrecte resultaten: waar die in het experimenteel onderzoek dikwijls zonder gevolg blijven (men gaat gewoon verder met de taak), moet men in meer ecologisch valide situaties bijna altijd een oplossing zoeken om de veroorzaakte impasse teniet te doen (bv. de juiste knop in de lift kiezen). Voor de observator van een zulke fout echter, wordt het zo mogelijk nog moeilijker. In onderzoek naar taakgerelateerde fouten is immers vooraf door middel van instructie duidelijk gemaakt aan de observator waaruit een foutieve actie bestaat. Het begaan van een fout door deze persoon zal daarom meteen begrepen worden door de observator, zonder meer. In dagdagelijkse situaties daarentegen, is aangetoond dat de eigen achtergrondkennis gebruikt wordt om te voorspellen of een fout tot stand zal komen (bv. motorische expertise; Aglioti et al., 2008; zie ook Chambon et al., 2011). De rol voor achtergrondkennis bij de confrontatie met dagdagelijkse

fouten, wordt in de literatuur rond foutenverwerking in de regel echter genegeerd. Dit alles in beschouwing genomen, lijkt de rechtstreekse vergelijking die vele neurowetenschappers maken tussen fouten die voorkomen in experimentele taken en die in de alledaagse werkelijkheid, om het voorzichtig te stellen, voorlopig voorbarig.

Onderzoek naar Ecologisch Valide Fouten

De belangstelling voor de verwerking van meer ecologisch valide geobserveerde fouten werd recentelijk expliciet gemaakt door enkele onderzoekers, die zich afvroegen of de observatie van onjuiste dagdagelijkse acties eenzelfde ERP-component uitlokt als de observatie van fouten in experimentele taken (met name de oERN). Proefpersonen kregen daarbij sequensen van zes afbeeldingen te zien met daarop een handeling, waarvan de laatste afbeelding stevast resulteerde in of een correct resultaat van de handeling, of een motorische executiefout. In geen van beide condities werd een ERN-achtige component geregistreerd. Wel werd een latere positieve component van eerder centropariëtale oorsprong geobserveerd in respons op de fouten. Deze resultaten impliceren aldus de auteurs dat het prestatie monitoringssysteem dat werkzaam is bij de verwerking van taakgerelateerde fouten dit niet is in het geval van dagdagelijkse fouten. De onderzoeksresultaten werden aangevuld door enkele andere auteurs, in naar mijn weten het enige fMRI-experiment hierrond. Zo onderzochten Manthey, Schubotz en Cramon (2003) de hersengebieden bij het bekijken van filmpjes met incorrecte handelingen ('movement error') en handelingen met incorrecte voorwerpen ('object error'), met hierbij een specifieke focus op de rol van de premotorcortex. Dit hersengebied wordt als deel van het spiegelneuronensysteem in de literatuur beschreven als zijnde betrokken bij actieobservaties. De interesse van de auteurs ging dan ook in het bijzonder uit naar de differentiële activiteit die de beide incorrecte condities zouden uitlokken in deze gebieden. Tijdens het experiment kregen de deelnemers de opdracht de filmpjes zo snel mogelijk te categoriseren in 'correct action', 'movement error', 'object error' of 'baseline' (random, niet-doelgerichte bewegingen). In de analyses contrasteerden de auteurs respectievelijk elk van de drie eerste condities met de laatste conditie. Manthey en collega's konden in hun zodanig verkregen neurale beelden de premotorcortex inderdaad terugvinden en daarbij ook andere gebieden (zoals delen van de intrapariëtale sulcus en het presupplementaire motorgebied). In hun resultaten en discussiesectie echter, gingen de auteurs enkel in op de hemisferische lateralisatie van de hersengebieden die betrokken werden bij de analyse van objecten en bewegingen, en niet op de activiteit die gerelateerd is aan de fouten zelf. Zo verzuimden zij eveneens de verschillende foutencondities rechtstreeks met de correcte acties te contrasteren, waardoor de eventuele differentiële activiteit in delen van het spiegelneuronen en/of foutenverwerkingssysteem na het zien van foute t.o.v. correcte acties onmogelijk achterhaald kan

worden. De erg grote overeenkomst tussen de piekactiviteitscoördinaten uitgelokt door de ‘object error’, ‘movement error’ en ‘correct action’ condities kan mijns inziens aan de basis liggen van het nalaten van deze nochtans eenvoudig uit te voeren contrasten. Het direct contrasteren van deze condities zou immers mogelijk nulresultaten opleveren. In de tabellen met de coördinaten van de activatiepieken lijkt het er zo bijvoorbeeld ook op dat gelijkaardige hemodynamische responsen geregistreerd werden in de cingulate zone en de pre-SMA tijdens de observatie van bewegingsfouten, objectfouten en correcte acties (alle t.o.v. de baseline). Zodoende deden de auteurs in hun discussie ook louter uitspraken over hersengebieden die betrokken zijn bij ‘de observatie van menselijke acties’.

Deze resultaten lijken de betrokkenheid van de pMFC bij de observatie van fouten door derden in een dagdagelijkse context bijgevolg op het eerste zicht uit te sluiten. Echter, gezien het minimale aantal studies die aan dit onderwerp gewijd zijn en de onvolledige onderzoeksresultaten, zijn harde conclusies voorbarig. Bovendien kan men zich afvragen of de twijfelachtige kwaliteit van de gebruikte stimuli in de twee studies niet aan de oorzaak ligt van het niet vinden van pMFC-activiteit, zeker gezien in geen van beide studies gewag gemaakt wordt van een voorafgaande validering van de stimuli. In de studie van Manthey en collega’s (2003) werd immers een grote verscheidenheid aan contexten bedacht waarin de foute, correcte en random acties plaatsvonden. De correcte en foute handelingen werden echter niet binnen eenzelfde situatie gemanipuleerd. Door op een dergelijke manier te werk te gaan kan men echter ongewenste situatiespecifieke effecten in de fMRI-beelden niet tegengaan. Zo valt het bijvoorbeeld op dat in de ‘object error’-conditie doorgaans drie voorwerpen worden gebezigd, terwijl men in de andere condities telkens twee of minder voorwerpen aanwendt. Deze verschillen komen de vergelijkbaarheid van de condities niet ten goede. Naast deze verschillen *tussen* de verschillende condities lijken er ook confounds te zitten *binnen* de condities; met name de kwestie of door het begaan van de fout het doel van de persoon al dan niet bereikt wordt. Een sprekend voorbeeld kan men terugvinden in de conditie met de objectfouten. Enerzijds is er een situatie waarbij een tas koffie geroerd wordt met een soeplepel in plaats van een theelepels, en anderzijds een situatie waarbij zout in plaats van suiker toegevoegd wordt aan een tas koffie. Waar in de tweede situatie een impasse voordoet door het gebruiken van het misplaatste object (de koffie kan nu immers niet meer gedronken worden), doet zich in het eerste geval eigenlijk geen fundamenteel probleem voor. Op die manier creëert men ongewild verschillende vormen van de fouten binnen eenzelfde conditie, waarbij men zich kan afvragen of een fout die niet tot een impasse leidt ook niet gezien kan worden als een alternatieve methode om een resultaat te verkrijgen. Een dergelijke verschillende impliciete interpretatie van de stimuli door de proefpersonen kan mogelijks ook een verklaring bieden voor de hoge inter-individuele variantie

in de hersenactiviteit die gerapporteerd werd door de auteurs. In de studie van De Bruijn en collega's (2005) anderzijds, werd gebruik gemaakt van foto's om de (foutieve) actiesequensen weer te geven. Hier gaan de auteurs echter voorbij aan het continue karakter van de handelingen die leiden tot een dagdagelijkse fout, hoewel zij deze eigenschap zelf onderstrepen als bepalend voor deze categorie van fouten. Vanwege de methode die zij hanteren (EEG), zien zij zich echter genoodzaakt deze stimulusvorm te gebruiken. Het voorkomen van de fout in de actiesequens moet immers temporeel exact geïkt kunnen worden wanneer men met elektro-encefalografische maten werkt. Deze klaarblijkelijke contradictie tussen enerzijds de continuïteit van de fouten in kwestie en anderzijds de temporele exactheid die kenmerkend is voor elektro-encefalografie, doet mijns inziens vragen rijzen over de geschiktheid van deze methode in dit soort van onderzoek. Anderzijds is de aard van de onderzochte stimuli in dit onderzoek zodanig dat enkel continue bewegingsfouten experimenteel beproefd worden. Zoals de auteurs ook zelf aanhaalden in hun discussie, kan dit gegeven ook mede aan de basis hebben gelegen van het niet observeren van pMFC-activatie, gezien de eigen continue bewegingsfouten ook geen activiteit in dit gebied blijken op te wekken (zie o.m. Krigolson & Holroyd, 2006; 2007 en Krigolson, Holroyd, Van Gyn & Heath, 2008) en ook de observatie van bewegingsfouten van anderen in experimentele taken dit niet doet (Malfait et al., 2009; zie ook Aglioti, Cesari, Romani & Urgesi, 2008).

Het onderzoek naar de cognitieve verwerking van ecologisch valide fouten staat met andere woorden nog in zijn kinderschoenen. Ondanks de bevindingen van de studies die zich aan dit onderwerp gewijd hebben, is de evidentie voor noch tegen de betrokkenheid van de pMFC en het spiegelneuronensysteem bijzonder degelijk. In deze verkennende studie wordt aldus gepoogd een toegevoegde waarde te bieden aan deze literatuur.

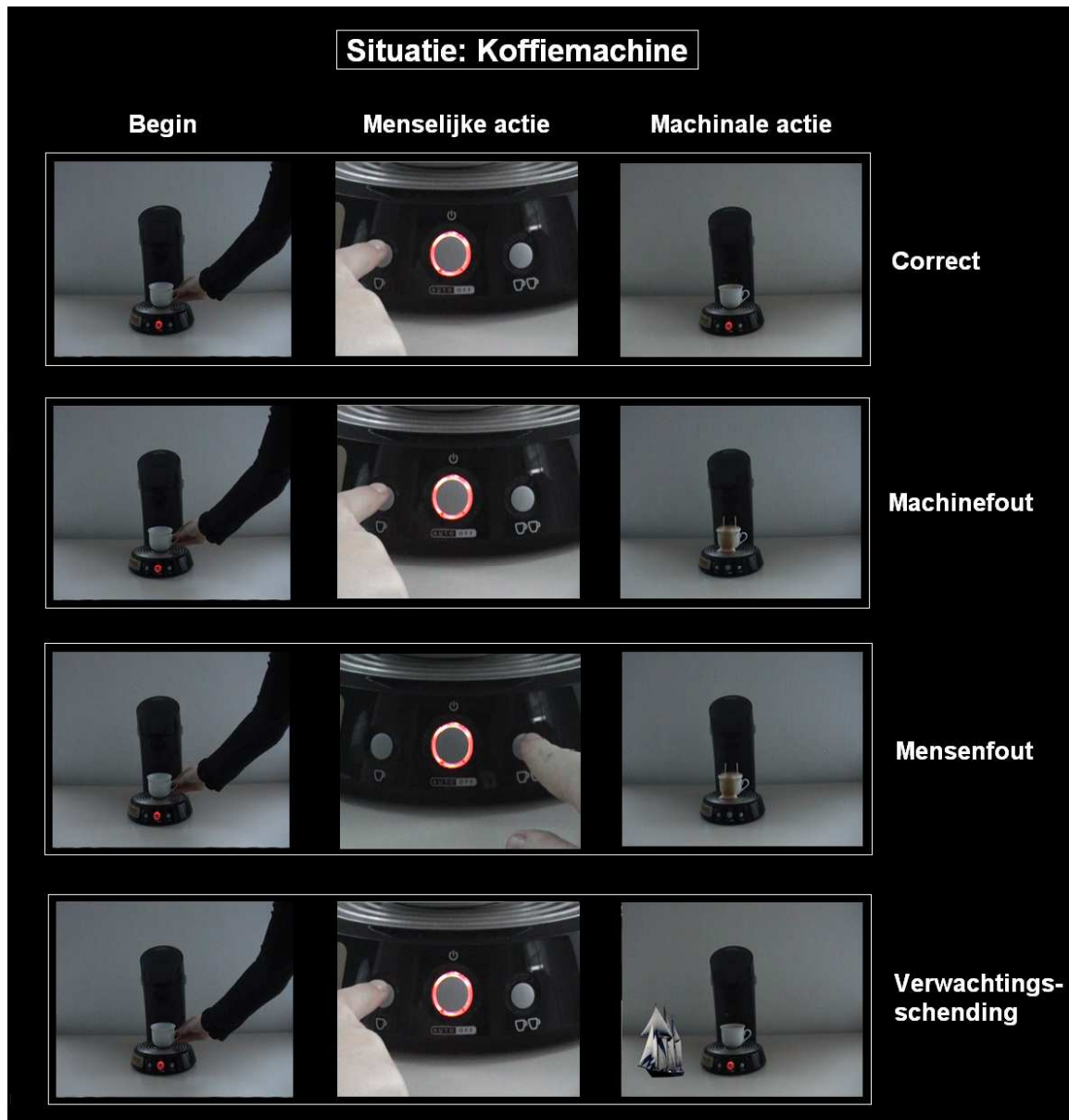
Dit Onderzoek

In de huidige fMRI-studie trachtten wij de hersengebieden die betrokken zijn bij het passief observeren van niet-taakgerelateerde en ecologisch valide fouten te identificeren. Anders dan in voorgaande studies naar dagdagelijkse fouten echter, werden de hier beproefde fouten niet beperkt tot deze van louter menselijke oorzaak. Geïnspireerd op enkele studies uit zowel het spiegelneuronen- als het foutenverwerkingsdomein (e.g. Tai et al., 2004; Tsai & Brass, 2007; Ullsperger et al., 2007), kozen we ervoor om de hersenactiviteit uitgelokt bij aanzien van zowel machinale als menselijke fouten te visualiseren. In het eenvoudige experimentele opzet werden de deelnemers gevraagd een reeks van filmpjes te bekijken. Hierin interageerde een persoon ('de mens') telkens met een alledaagse machine (bv. koffiemachine, lift, drankautomaat,...). Zo zag

men bijvoorbeeld een situatie met een koffiemachine (zie figuur 1) waarin een persoon een koffietas in de machine zette, waarna deze op de knop voor één kopje koffie drukte en de machine zijn werk deed (d.i. de 'correcte conditie'). Het kwam echter ook voor dat de persoon in de loop van het filmpje een fout maakte (d.i. de mensenfoutconditie). Zo werd in het voorbeeld van de koffiemachine door de persoon soms verkeerdelijk gekozen om de knop corresponderend aan twee kopjes koffie in te drukken. Deze fout leidde dan tot een impasse (het kopje koffie liep over), waarna het filmpje eindigde. Ook kwam een conditie voor waarbij er toch een probleem ontstond, hoewel de persoon tijdens zijn handeling met de machine volledig correct te werk ging (d. i. de machinefoutconditie). Zo zag men in de situatie met de koffiemachine de persoon via de correcte knop kiezen voor één kopje koffie, waarna de koffietas toch overstroomde. Het in de controleconditie 'juiste' resultaat werd dus geenszins geobserveerd in de machine- en mensenfoutconditie omwille van een foutief resultaat dat er tot uiting kwam. Waar De Bruijn en collega's (2007) in hun EEG-onderzoek rond alledaagse foutieve acties nog sequensen van foto's gebruikten en Manthey en collega's (2003) filmpjes draaiden met situaties die verschilden tussen condities, werden de foutencondities hier in filmpjes binnen de situaties zelf gemanipuleerd. Bovendien werd ervoor geopteerd de beelden vooraf te valideren in een ratingstudie. Zo liet het hier gebruikte design toe op een gecontroleerde manier de hersengebieden te identificeren die betrokken zijn bij de verwerking van dagdagelijkse fouten.

In de klassieke literatuur rond de verwerking van fouten wijzen meerdere auteurs op het belang van de voorspelling van het resultaat bij het toezicht houden op de eigen prestaties (e.g. Holroyd & Coles, 2002). Dat de observatie van alledaagse fouten van anderen mogelijk de een verwachtingspatroon over het eindresultaat schendt, wordt aangehaald door De Bruijn en collega's (2003). In de regel immers, worden de meeste dagdagelijkse motorische acties tot een goed einde gebracht. Deze bemerking valt ook in deze studie niet te minimaliseren. Bij het tot uiting komen van zowel een machine- als een menselijke fout lopen de gebeurtenissen immers niet zoals men ze in dergelijke dagdagelijkse situaties normalerwijze zou aantreffen. Bovendien bestaat in het huidige opzet een discrepantie tussen de beide foutencondities in het verwachtingspatroon dat tijdens het bekijken van de actiesequensen opgebouwd wordt. Bij de observatie van de filmpjes uit de mensenfoutconditie immers, wordt tijdens het verloop van de acties al duidelijk dat deze onmogelijk naar een goede afloop kunnen leiden. Indien echter het slecht of incorrect functioneren van een machine tot een impasse leidt, wordt een observator zich hier (alleszins in dit opzet) niet van bewust totdat dit in het uiteindelijke resultaat naar voor komt. Een machinale fout blijft met andere woorden onvoorspelbaar tot die er ook effectief is. Dit verschil is geïmplementeerd in het design naar analogie van het voorkomen van dit soort fouten in het dagelijkse leven, en dus ook inherent aan de hier gebruikte stimuli. Om na te gaan in welke

mate deze verwachtingsschending de hersenactiviteit die uitgelokt wordt bij het zien van de dagdagelijkse fouten beïnvloedt, werd daarom besloten nog een vierde conditie in te voeren (d.i. de ‘verwachtingsconditie’). Deze conditie week in niets af van de originele correcte conditie buiten in het volgende: op het relatieve moment waarop in de machinefoutconditie zich een fout zou manifesteren, verscheen plotsklaps een ongerelateerd statisch voorwerp in een uithoek van het beeld. Merk op dat er zich dus geen machinale noch menselijke fout voordoet in deze conditie, maar dat de verwachting van de observator dat een dergelijke gebeurtenis zich voordoet als nagenoeg nihil geschat kan worden. Door op een dergelijke artificiële manier een schending van de opgebouwde verwachting omtrent het verloop van het filmpje door te voeren, waarbij niet geraakt werd aan de correctheid van de acties in het filmpje, werd een controleconditie voor processen gerelateerd aan verwachtingsschending ingebouwd in de studie. Ter algemene verduidelijking van het experiment, zijn de vier verschillende condities in de situatie waarin een mens interageert met een koffiemachine gevisualiseerd in figuur 1.



Figuur 1: Visuele weergave van de vier condities in de situatie met de koffiemachine.

Hypothesen

Gezien de talrijke verschillen met eerder onderzoek rond de observatie van fouten in experimentele paradigmata en het bescheiden aantal onderzoekers dat zich gericht heeft op het identificeren van hersengebieden betrokken bij naturalistische fouten, heeft deze studie een eerder exploratief karakter. Desondanks konden aan de hand van het voorgaande onderzoek op een algemeen niveau wel een aantal hypothesen vastgelegd worden.

Bij het vergelijken van de hersenactiviteit op het moment van het resultaat in de mensenfoutconditie met die op hetzelfde moment in de correcte conditie, zou men hersenactiviteit

kunnen verwachten in de anterior cingulate cortex, of ruimer; in de pMFC (e.g. Ridderinkhof et al., 2004; Shane et al., 2008). Deze gebieden zijn immers werkzaam wanneer men zelf een fout begaat in een experimentele taak en blijken dit ook te zijn wanneer men een fout van een ander observeert, zoals in eerdere delen besproken. Indien dit systeem werkelijk de detectie van fouten reflecteert, kan dus verwacht worden dat het ook sensitief zal zijn aan het voorkomen van menselijke fouten in een dagdagelijkse context. Een eerste hypothese be vraagt dus of de activiteit in de ACC/pMFC die ontstaat na (het observeren van) een fout in een experimentele taak ook gerepliceerd kan worden met ecologisch valide fouten. In hoeverre dit systeem daarnaast ook sensibel is aan fouten met een niet-biologische oorzaak is niet duidelijk (zie Ehlis et al., 2005; Ullsperger et al., 2007). Met betrekking tot de machinefoutconditie kunnen daarom twee mogelijke veronderstellingen gemaakt worden, die ook een verschillende uitspraak doen over de aard van het foutenverwerkingssysteem. Indien het hier immers een systeem van sociale aard betreft, zal het enkel sensitief zijn voor fouten in het gedrag van mensen of van andere biologische actoren. In dit geval kan de hypothese gesteld worden dat andere hersengebieden dan de pMFC-regio zullen instaan voor de verwerking van machinale fouten, terwijl deze regio wel betrokken zal zijn bij de verwerking van de menselijke fouten. Een dergelijke hypothese omtrent een sociaal foutenverwerkingssysteem leunt ook aan bij de suggestie in de literatuur dat het spiegelneuronensysteem een ondersteunende rol zou spelen bij de detectie en verwerking van fouten (Van Schie et al., 2004; Koelewijn et al., 2008). In de huidige studie is het hierbij interessant dat de foutieve acties van de menselijke actor in de mensenfoutconditie gesimuleerd kunnen worden, terwijl de proefpersonen in de fysieke onmogelijkheid verkeren de foutieve acties van de machines te spiegelen (zie ook Calvo-Merino et al., 2006; Tai et al., 2004). Indien dus de corepresentatie van foutieve biologische acties effectief een rol zou spelen bij de verwerking van fouten, kan men enkel in de mensenfoutconditie spiegelneuronenactiviteit verwachten. Op dit moment is het belangrijk op te merken dat in de huidige studie zowel de menselijke fouten als de machinefouten tot uiting komen op een moment waarop de respectievelijke machine aan het werk is. In de situatie met het koffieapparaat bijvoorbeeld, kan de toeschouwer een tas koffie zien overlopen in een machine naar aanleiding van een menselijke of een machinale fout. Deze specifieke opstelling heeft tot gevolg dat op het moment dat de impasse duidelijk wordt in de filmpjes, geen bewegende lichaamsdelen in het beeld te zien zijn. Onderzoek toonde echter aan dat actierepresentaties in de premotorcortex intern gegenereerd kunnen worden, los van de visuele perceptie op dat moment (Umiltà et al., 2001). Een mentale reflectie over de foutieve acties voorafgaand aan de impasse kan dus voldoende zijn voor een uitlokking van foutengerelateerde spiegelneuronenactiviteit in de mensenfoutconditie. In de machinefoutconditie echter, blijven deze processen onwaarschijnlijk. Indien dus zulke

inferentieprocessen over de fouten voldoende zouden zijn om het spiegelneuronensysteem aan te roepen, bestaat de mogelijkheid dat de activiteit in dit systeem enkel in de mensenfoutconditie tot uiting zou komen. Of deze simulatieprocessen gerelateerd zijn of ondersteunend werken aan de detectiemechanismen van fouten in de pMFC, zou dan blijken uit de al dan niet parallel uitgelokte activatieclusters in deze twee systemen. Anderzijds, indien het foutenverwerkingsysteem van algemene aard is, kan men verwachten dat het ook sensitief is aan de niet-biologische, machinale fouten. Het zou dan immers ook in deze situatie signaleren dat er iets fout loopt, ongeacht de specifieke kenmerken van de oorzaak ervan. Additioneel aan deze hypothese, is het niet implausibel dat de cognitieve verwerking van fouten in een dagdagelijkse omgeving sterk bepaald wordt door een component gerelateerd aan (een schending van) de verwachting. In het 'klassieke' onderzoek naar fouten immers, wees men ook al op het belang van een verwachtingsschending in de processen die instaan voor de verwerking van een eigen fout (Notebaert et al., 2009). Wat betreft de observatie van machinale fouten, kan men in dit geval verwachten zelfs méér pMFC-activatie te vinden, wanneer die vergeleken wordt met de observatie van menselijke fouten. De machinefoutenconditie is immers nog meer strijdig aan de vooraf opgebouwde verwachtingen dan de mensenfoutconditie. Een oplopende sterkte van de pMFC-activiteit gerelateerd aan de mensenfout-, over de machinefout- naar de verwachtingsconditie zou deze hypothese bevestigen.

Om samen te vatten werden de hier geschetste hypothesen opnieuw weergegeven in vier algemene vraagstellingen, namelijk; 1. Is de activiteit van de ACC/pMFC bij de observatie van menselijke fouten van anderen in experimentele taken repliceerbaar met fouten in een natuurlijke context? 2. Vinden we bij de observatie van menselijke en machinale fouten gelijkaardige hersenactiviteit in gebieden die instaan voor foutenverwerking? Met andere woorden: Is het foutenverwerkingsysteem van algemene of van sociale aard? 3. Indien gelijkaardige activiteit wordt geregistreerd bij de observatie van machinale en menselijke fouten, is deze dan gerelateerd aan een schending van de verwachting? 4. Wat is de rol van spiegelneuronen hierbij? Vinden we evidentie voor de biologische simulatie van fouten?

METHODE

Steekproef

De experimentele groep bestond uit 24 studenten (19 vrouwen, gemiddelde leeftijd $M = 21.47$, $SD = 2.41$), die allen rechtshandig waren (zoals gemeten met een Nederlandse versie van de Edinburgh Handedness Inventory; Oldfield, 1971). Zij werden op vrijwillige basis gerekruteerd en allen hadden zij een normaal of gecorrigeerd-naar-normaal zicht. Bovendien voldeden zij volledig aan de voorwaarden voor een fMRI-onderzoek (wat werd nagegaan met een screeningvragenlijst van het Universitair Ziekenhuis van Gent). Zij ondertekenen allen een informed consent. Het experiment kreeg vooraf de goedkeuring van de ethische commissie van het Universitair Ziekenhuis van Gent. Na afloop van het volledige experiment kregen de participanten 31 euro uitbetaald voor hun deelname.

Materiaal

Opname en Montage van de Filmpjes

Initieel werden tien situaties bedacht waarin een persoon handelingen met een machine kon uitvoeren die resulteerbaar waren in een machinale of menselijke fout (voor een beschrijving, zie bijlage 1). Deze handelingen werden allen uitgevoerd door een vrouwelijke studente met neutrale kledij en geluidsloos gefilmd met een digitale handcamera. De videocamera was op een statief bevestigd, ingesteld was op ooghoogte. Naderhand werden de filmpjes op professionele manier gemonteerd en (in het geval van de machinefout) sommige getrukeerd, resulterende in de correcte conditie, machinefoutconditie en mensenfoutconditie. Hierbij is het van belang op te merken dat tijdens de montage van de condities zo veel mogelijk filmmateriaal van eenzelfde context werd gerecycleerd, om de vergelijkbaarheid tussen de verschillende condities zo groot mogelijk te houden. Zo zijn de beelden die in de mensenfoutconditie gebruikt werden identiek aan die in de machinefoutconditie, met uitzondering van die met de menselijke handeling die tot het uiteindelijke resultaat leidde. Op analoge manier waren de beelden uit de correcte conditie nagenoeg volledig dezelfde als die in de machinefoutconditie, hierin was immers alleen het uiteindelijke resultaat verschillend (zie figuur 1). Op die manier was het mogelijk de drie condities binnen eenzelfde situatie dermate identiek te houden dat het enige onderscheid bestond in het eigenlijke resultaat en/of de menselijke handeling die tot dat resultaat leidde.

Ratingstudie

Gezien de kwaliteit van de gebruikte stimuli van uiterst belang was voor de huidige studie, kozen wij ervoor de filmpjes vooraf uitgebreid te valideren in een ratingstudie. In deze studie werden 20 studenten van de eerste bachelor Psychologie (19 vrouwen) gevraagd elk filmpje te beoordelen aan de hand van een aantal vragen (zie bijlage 2 voor het gebruikte evaluatieformulier). De ratingstudie zelf verliep in 4 groepen van 5 personen, die alle filmpjes eenmaal in gerandomiseerde volgorde geprojecteerd te zien kregen op een groot scherm (met verschillende randomisaties per groep). Zodoende werden 30 filmpjes getoond aan elke proefpersoon (10 situaties x 3 condities). Na elk filmpje kregen ze telkens ongeveer 1 minuut de tijd om te antwoorden op de vragen op het formulier. In deze vragen werd gepeild naar het subjectieve oordeel van de participanten over de mate van ‘verwachting’, de ‘waarschijnlijkheid’ en het ‘realisme’ van het uiteindelijke resultaat. Deze maten konden door de proefpersonen gequoteerd worden op een vijfpunten-Likertschaal. De bevraging naar de verwachting van het eindresultaat gegeven de daaraan voorafgaande handeling, kadert binnen de algemene bedenking dat machinefouten meer onverwacht zijn dan menselijke fouten in de loop van de geobserveerde handelingen. Via deze vraag werd evidentie voor die stelling gezocht. Daarnaast is het concept ‘waarschijnlijkheid’ gerelateerd aan dat van ‘verwachting van het resultaat gegeven de voorgaande handeling’, hoewel het betrekking heeft op alle gebeurtenissen en dus algemener is. Het werd geïmplementeerd in de vragenlijst om een bijkomende zekerheid te hebben dat de verschillende condities niet op een onbedoelde manier van elkaar verschilden. Zo kan men ook op deze maten de hoogste scores verwachten in de machinefoutconditie, gevolgd door de mensenfoutconditie en de correcte conditie. De vraag rond de mate van ‘realisme’ werd benut om na te gaan of de filmpjes wel degelijk ecologisch valide genoemd kunnen worden. Daarnaast dienden de participanten het doel van de persoon in het filmpje te bepalen (open vraag), te constateren of die persoon zijn doel al dan niet bereikt had (ja of neen) en zo neen, of de persoon in de loop van de handeling het probleem had kunnen vermijden (ja of neen). Op die manier kon afgeleid worden of de deelnemers de gebeurtenissen in het filmpje aanzagen als een machinale of humane fout, dan wel als een correcte handeling, en dit zonder expliciet te verwijzen naar het gegeven ‘fout’. Zodoende trachtten we de onbevangenheid van de proefpersonen te bewaren, om de vergelijkbaarheid met de participanten in het eigenlijke experiment (die louter een aansporing tot aandachtig kijken kregen) te maximaliseren. Indien de proefpersonen van de ratingstudie op alle drie de vragen rond ‘begrip’ antwoordden in overeenstemming met de conditie en de situatie waartoe het filmpje behoorde, werd aangenomen dat de participanten het filmpje correct begrepen hadden. Na afloop van de ratingstudie werden de acht situaties geselecteerd die de beste resultaten omtrent het ‘begrip’ aangaven. Hierbij werden de data van één deelnemer uitgesloten

(wegens een foutenpercentage dat meer dan twee standaarddeviaties afweek van het gemiddelde). In het verdere schrijven wordt naar de data van de filmpjes uit deze acht situaties gerefereerd.

Stimulusmateriaal

De machines gebruikt in de acht overblijvende situaties zijn de volgende: een koffieapparaat, automatische deuren, een elektronische garagepoort, een kopieerapparaat, een digitaal fototoestel, een drankautomaat, een lift en een digitale klok. Deze filmpjes waren gemiddeld ongeveer 30s lang ($M = 28.22$; $SD = 9.50$). Tijdens de ratingstudie kreeg elke deelnemer elk filmpje eenmaal te zien. Daarom werden de afhankelijke variabelen ‘begrip’, ‘realisme’, ‘waarschijnlijkheid’ en ‘verwachting’ door middel van repeated-measures one-way ANOVA’s geanalyseerd, met Conditie als enige factor en drie niveaus (‘correct’, ‘machinefout’, ‘mensenfout’). Bij een significante p-waarde ($p < 0.05$) werden de precieze verschillen tussen de condities nagegaan door middel van repeated-measures t-toetsen. Dit alles gebeurde in het programma PASW Statistics 18. In dit programma werden ook grafieken opgesteld voor elk van de afhankelijke variabelen, die zich in bijlage 3 bevinden. Daarnaast werden de gemiddelden en standaarddeviaties per conditie weergegeven in tabel 1.

Tabel 1: Gemiddelden (M) en standaarddeviaties (SD) voor de afhankelijke variabelen begrip, realisme, waarschijnlijkheid en verwachting in de drie condities.

	Correct resultaat		Machinefout		Menselijke fout	
	M	SD	M	SD	M	SD
Begrip	99%	0%	89%	10%	94%	10%
Realisme	4.66	0.27	3.86	1.08	3.65	0.91
Waarschijnlijkheid	4.67	0.34	2.07	0.32	2.96	0.71
Verwachting	4.82	0.20	1.59	0.27	4.45	0.50

Gemiddeld genomen werden de 32 filmpjes in 94% van de gevallen correct geïnterpreteerd. Dit ‘begrip’ verschilde per conditie ($F(2,36) = 5.88$, $p < 0.01$). Bijkomende contrasten wezen uit dat correcte conditie marginaal significant beter werd begrepen dan de mensenfoutconditie ($t(18) = 1.94$, $p = 0.07$), en significant beter dan de machinefoutconditie ($t(18) = 3.66$; $p < 0.005$). De mensenfoutconditie werd echter niet beter begrepen dan de

machinefoutconditie ($t(18) = -1.47$, $p = 0.16$). Dit laatste resultaat is een goede zaak voor het behouden van de vergelijkbaarheid tussen de twee meest cruciale condities in deze studie. De ratingdata van niet correct begrepen filmpjes werden in de verdere analyses uitgesloten. Gemiddeld genomen schatten de participanten de filmpjes in als zijnde realistisch, zoals gemeten met een vijfpunten-Likertschaal ($M = 4.07$, $SD = 0.53$). Hiermee werd de ecologische validiteit van de gebruikte stimuli aangetoond. De condities bleken daarnaast significant van elkaar te verschillen wat betreft hun 'realisme' ($F(2,36) = 13.54$, $p < 0.001$). Na bijkomende t-toetsen werd duidelijk dat de correcte conditie realistischer werd bevonden dan de machinefoutconditie ($t(18) = 3.18$, $p = 0.005$), en ook als de mensenfoutconditie ($t(18) = 4.67$, $p < 0.001$). De twee foutencondities bleken echter niet significant van elkaar te verschillen qua realisme ($t(18) = 1.67$, $p = 0.11$). Deze resultaten geven dus weer dat het voorkomen van de fouten algemeen als minder realistisch wordt aanzien dan het correcte resultaat in een context, ongeacht of deze fouten van machinale of menselijke oorzaak zijn. De ratings voor 'waarschijnlijkheid' verschilden eveneens significant overheen de condities ($F(2,36) = 166.69$, $p < 0.001$). Uit de t-toetsen bleek dat de gebeurtenissen in de correcte conditie gemiddeld genomen meer waarschijnlijk werden bevonden dan die in de menselijke conditie ($t(18) = 10.53$, $p < 0.001$), die op zijn beurt waarschijnlijker waren dan die in de machinefoutconditie ($t(18) = -5.80$, $p < 0.001$). Ook de 'verwachting' van het uiteindelijke resultaat op basis van de geobserveerde menselijke handeling verschilde tussen de condities ($F(2,36) = 480$, $p < 0.001$). Geplande contrasten onthulden dat de het resultaat in de correcte conditie eerder verwacht werd dan dat in de mensenfoutconditie ($t(18) = 3.27$, $p < 0.005$), en het resultaat in die conditie op zijn beurt eerder verwacht werd dan dat in de machinefoutconditie ($t(18) = -22.59$, $p < 0.001$). De maat voor de verwachting van het eindresultaat bevestigt dus wat al eerder aangenomen was. Algemeen gezien voldoen de subjectieve beoordelingen van de filmpjes zeer goed aan de eisen en voorafgaande verwachtingen die voor ogen werden gehouden bij de vervaardiging ervan.

Naderhand werd de 'verwachtingsconditie' gecreëerd per situatie. Deze bestond, zoals eerder beschreven, uit dezelfde videobeelden als in de correcte conditie. Hierin werd echter een alledaags voorwerp gemonteerd dat met zijn oppervlakte ongeveer één van de kwadranten van het scherm besloeg. Het moment waarop dit voorwerp verscheen was gelijk aan het moment waarop in de foutencondities het resultaat tot uiting kwam. In elk van de acht situaties werd de fotografische beeltenis van een ander voorwerp gebruikt en over de acht situaties heen werd elk kwadrant tweemaal bestreken door een voorwerp. Het voorwerp, dat niet interfereerde in de lopende activiteit van de machine, bleef tot de afloop van het filmpje aanwezig op het scherm.

Opzet en Procedure

Verloop van het Experiment

In de loop van het experiment werden in totaal 96 filmpjes getoond aan elke participant. Deze bestonden uit de 32 verschillende filmpjes (4 condities x 8 situaties), die elk driemaal werden aangeboden (gerandomiseerd per aanbiedingsblok). De proefpersonen werden erop attent gemaakt dat er een kleine pauze voorzien was in het midden van het experiment. De aanbieding zelf gebeurde in het programma Presentation (Neurobehavioral Systems; <http://www.neurobs.com/>). Het experiment begon met de presentatie van instructies, die zichtbaar bleven totdat de proefpersoon op een knop duwde. Deze instructies maanden de participant aan aandachtig te kijken naar de filmpjes en te letten op alle details. De keuze voor een loutere aansporing tot aandachtig kijken werd bewust gemaakt. In het dagelijkse leven wordt men er immers ook niet op attent gemaakt indien er een fout zit aan te komen, en deze instructies sluiten elke vorm van taakgerelateerde hersenactiviteit op voorhand uit. Daarnaast werd de proefpersoon geïnformeerd over de mogelijkheid na het bekijken van een filmpje een vraag te krijgen over de inhoud ervan. Deze vraag kon hij beantwoorden via zijn wijs- en middelvingers, en dat met behulp van één van de vier responsknoppen van de twee responsboxen die op zijn dijbenen rustten. Deze zogenaamde 'catch-trials' gingen het begrip van elk filmpje na en dienden ook om de oplettendheid van de participant aan te wakkeren. Een voorbeeld van zo'n vraag wordt getoond in figuur 2, de volledige set vragen bevindt zich in bijlage 4. Gespreid over de drie blokken werd er over elke situatie één vraag gesteld en elke conditie werd zodoende tweemaal bevraagd. De hersenbeelden van de filmpjes waarin een vraag gesteld werd, werden naderhand niet betrokken in de analyses.

Wat gebeurde er in het filmpje?	
1. De knop voor '1 tas koffie' werd ingedrukt, de koffietas liep over.	(linkermiddelvinger)
2. De knop voor '1 tas koffie' werd ingedrukt, de koffietas liep niet over.	(linkerwijsvinger)
3. De knop voor '2 tassen koffie' werd ingedrukt, de koffietas liep over.	(rechterwijsvinger)
4. De knop voor '2 tassen koffie' werd ingedrukt, de koffietas liep niet over.	(rechtermiddelvinger)

Figuur 2: Voorbeeld van een vraag in de catch-trials (situatie: koffiemachine).

Nadat, volgend op de insructies, de fMRI-scanner 5 scannerpulsen had doorgegeven, begon de aanbieding van de filmpjes. Voorafgaandelijk aan elk filmpje werd er een zwart scherm getoond gedurende een variabel interval. Deze 'jittered' intervallen waren gerandomiseerd per conditie, waarbij in elke conditie telkens driemaal de duur 200ms, 500ms, 800ms en 1100ms gebruikt werden, telkens tweemaal de duur 1400ms, 1700ms, 2000ms en 2300ms en telkens éénmaal de duur 2600ms, 2900ms, 3200ms en 3500ms. Zodoende was het 'jitter'-interval

gemiddeld 1250ms lang. Na dit interval werd gedurende 200ms een fixatiekruis getoond, waarna het filmpje startte. De eerste helft van de filmpjes werd afgesloten met de aanbidding van een zwart scherm gedurende 10s, gevolgd door een kort pauzemoment. Na de pauze werden de resterende 48 filmpjes getoond. Ook hier sloot de aanbidding van een zwart scherm gedurende 10s het experiment af. Het gezamenlijke experiment duurde circa één uur per persoon, waarvan de proefpersonen ongeveer 45 minuten doorbrachten in de scanner zelf.

Opnamen en Analyse

Alle fMRI-data werden verzameld in het Universitair Ziekenhuis van Gent. Het experiment vond plaats in een 3T scanner (Siemens Trio), uitgerust met een 'head coil' gebruikmakend van 8 radiofrequentiekanalen. Participanten werden met hun hoofd eerst en liggend op hun rug in het toestel gepositioneerd. Hun hoofd werd daarbij gestabiliseerd met foamkussentjes, om bewegingsartefacten in de data te vermijden. Op elk dijbeen van de participant werd een responsbox met twee responsknoppen gelegd, waar wijs- en middelvingers op hun beurt bovenop kwamen te liggen. Wanneer de participant aangaf ontspannen en comfortabel te liggen, werd begonnen met de opnamen van een anatomische scan van het hoofd. Voor de aanvang van het eigenlijke experiment werden 176 anatomische beelden van hoge resolutie opgenomen, door middel van een T1-gewogen, driedimensionale, voor magnetisatie voorbereide rapidacquisition gradient echo sequens (repetitietijd (TR), 2530ms.; echotijd (TE), 2.85ms; beeldmatrix, 256 x 256; kijkveld (FOV), 220mm; flip angle, 7°; slice dikte, 0.90mm; voxelgrootte, 0.9 x 0.86 x 0.86 mm (omgezet naar 1 x 1 x 1 mm)). De whole-brain functionele hersenbeelden werden opgenomen door middel van een T2*-gewogen echoplanaire beeldvormingssequens (EPI), die gevoelig was voor het bloedoxygenatie level-dependent contrast (TR, 2000ms; TE, 35ms; beeldmatrix 64 x 64; FOV, 224mm; flip angle, 80°; dikte van de slices, 3.0mm; afstandsactor, 17%, voxelgrootte, 3.5 x 3.5 x 3 mm; 30 axiale slices). Gezien de filmpjes van ongelijke duur waren, verschilt het aantal opgenomen hersenbeelden per run.

Alle fMRI-data werden geanalyseerd door middel van SPM5 (<http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/software/spm5>). Elke EPI-sequens startte met 2 dummy scans, om T1-relaxatieeffecten in de data te voorkomen. Vóór het vergelijken van de experimentele contrasten vond een preprocessing van de ruwe functionele data plaats. Deze bestond uit een spatiale realignment, gebruikmakend van rigide lichaamstransformatie. Hierna werden de beelden 'slice-time' gecorrigeerd, met de eerste slice als referentie. Het anatomische beeld van elk subject werd gecoregistreerd met zijn gemiddelde functionele beeld. Vervolgens werden de functionele beelden genormaliseerd naar de template van het Montreal Neurologisch Instituut (MNI; Collins, Neelin, Peters & Errans, 1994). De beelden werden geresampled naar voxels met een grootte van

3.5mm³ en een spatiale smoothing werd toegepast met een Gaussiaanse kernel van 8mm (volledige breedte op het half-maximum). Een high-pass filter van 128 Hz werd gebruikt bij de data-analyse. De volgende gebeurtenissen werden gemodelleerd via SPM5: het correcte resultaat ('correct'), de machinefout ('machinefout'), de menselijke fout ('mensenfout') en de verwachtingsschending ('verwachting'). De ijking van deze gebeurtenissen werd precies bepaald op het moment dat in de machine- en de mensenfoutconditie de fout duidelijk werd in de actie van de machine. In de correcte conditie werd het overeenkomstige moment genomen, waar in deze conditie een correcte actie van de machine aan de gang of voltooid was. In de verwachtingsconditie aan de andere hand was dit het moment waarop het voorwerp in het beeld verscheen. Absoluut gezien verschilde het precieze moment van deze gebeurtenissen, afhankelijk van de respectievelijke situatie waarin het filmpje werd opgenomen. Eerst werd via het algemene lineaire model de hersenactiviteit op het moment van de gebeurtenissen bepaald voor elke participant afzonderlijk, waarna deze data op het tweede niveau via een volledige factoranalyse verder werden geanalyseerd. Naar aanleiding van de huidige onderzoeksvragen creëerden we de volgende contrasten: [mensenfout-controle], [machinefout-controle], [verwachting-controle], [mensenfout-machine], [machine-mensenfout], de conjunctie van de twee fouten ([mensenfout – correct] \cap [machinefout - correct]) en ten slotte de conjunctie van de eerste drie contrasten ([mensenfout – correct] \cap [machinefout – correct] \cap [verwachting – correct]). Gezien de exploratieve aard van het onderzoek, werd gekozen om de contrasten uit te voeren op het niveau van het gehele brein. Er werden dus geen regions of interest (ROI's) gedefinieerd. Zoals Monte Carlo simulaties van Desmet en collega's uitwezen (Desmet, Fias, Hartstra & Brass, 2011), is een cluster met de grootte van 22 aaneensluitende voxels met een ongecorrigeerde p-waarde van 0.001 gelijkwaardig aan één met een gecorrigeerde p-waarde van 0.05. In navolging van deze auteurs besloten we enkel aaneengesloten voxelclusters met een ongecorrigeerde p-waarde van 0.001 en een grootte van minimaal 22 voxels op te nemen in de resultatensectie. Alle hersengebieden werden benoemd met hun anatomische benamingen zoals beschreven in de breinatlas van Duvernoy (1999). Aanvullende functionele benamingen van de hersengebieden werden toegewezen wanneer dit de gebieden in kwestie preciezer kon lokaliseren. Bijkomend werden Brodmann gebieden bepaald met behulp van het programma Talairach Daemon (<http://www.talairach.org/daemon.html>), na omzetting van de coördinaten naar die in de Talairach-ruimte door middel van het programma GingerALE (<http://brainmap.org/ale>; Talairach & Tournoux, 1988).

RESULTATEN

Gedragsdata

Op basis van visuele inspectie van de bewegingsparameters werden drie participanten uitgesloten. Zij vertoonden één of meerdere bewegingen van het hoofd die groter of gelijk waren dan 4mm en niet plaatsvonden tijdens de pauze (waarin het de participanten toegestaan was zich even te bewegen, weliswaar zonder het toestel te verlaten). Alle overgebleven proefpersonen buiten één slaagden erin een minimum van vijf van de acht vragen in de catch-trials correct te beantwoorden ($M = 6.45$, $SD = 0.74$). Ook deze ene proefpersoon werd uit de verdere analyses uitgesloten. De uiteindelijke groep participanten bestond aldus uit 19 personen.

fMRI-beeldvorming

Tijdens het uitvoeren van de analyses werd vastgesteld dat in het algemeen vaak zeer grote aaneengesloten gebieden actief werden. Clusters van meer dan 300 voxels bleken niet uitzonderlijk. De individuele coördinaten van piekactivaties in deze hersengebieden waren bijgevolg weinig representatief voor het globale beeld van de activatie in het brein. Daarom worden in wat volgt de hersenactivatieclusters beschreven in termen van hun spreiding in het brein, naast de vermelding van hun specifieke hersencoördinaten in tabellen. Gezien de exploratieve aard van dit onderzoek zijn niet alleen specifieke conjunctieanalyses en de directe contrasten van de foutencondities beschreven, maar ook de basiscontrasten waarin de correcte conditie gesubstraheerd werd van respectievelijk de menselijke en de machinale foutenconditie.

Observatie van een Menselijke Fout versus Observatie van een Correct Resultaat

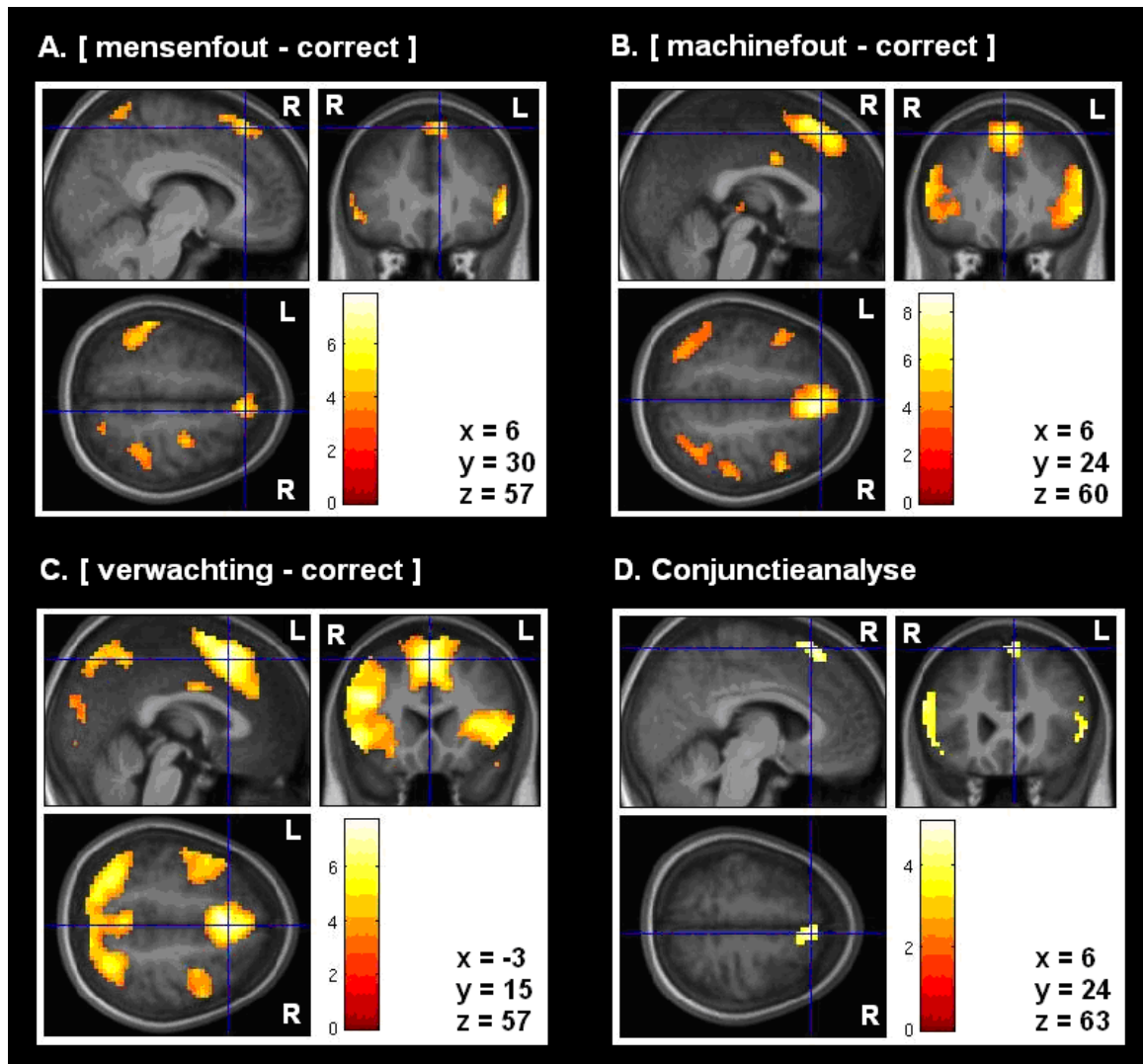
Gezien de focus van deze studie lag op de pMFC-regio en zijn relatie met foutenverwerking, ligt de initiële focus bij de analyse van de hersenbeelden hierop. Bij de perceptie van menselijke dagdagelijkse fouten werd een activatiecluster geregistreerd in de superieur frontale gyrus van de rechterhemisfeer (zie figuur 3A), in een gebied dat in de meta-analyse van Ridderinckhof en collega's (2004) aangeduid wordt als het pre-supplementaire motor gebied ('pre-supplementary motor area'; pre-SMA; Brodmann area 6). Deze activatie strekte zich in anterieure richting uit tot in Brodmann gebied 8 (Brodmann area 8). Het gebied in kwestie is relatief dorsaal gelegen in vergelijking met de meeste activatiepieken die studies rond responsfouten en cognitief conflict rapporteren (Ridderinckhof et al., 2004). De ACC was in dit contrast niet actief. Bijkomend lichtten in de rechterhemisfeer ook activatieclusters op in het middelste deel van de insula, de superieur precentrale sulcus en de inferieur frontale gyrus (met

piekactiviteit in het pars triangularis en uitbreidingen van de activatiecluster naar het pars opercularis en de middelste frontale gyrus). Ook vertoonden zich activatiepieken in de bilaterale occipitotemporale cortex, meer bepaald in een gebied dat men het extrastriate lichaamsgebied noemt ('extrastriate body area'; EBA; Downing, Peelen, Wiggett & Tew, 2006; Grossman & Blake, 2002). Deze laatste activatiepieken behoorden overigens tot heel uitgestrekte activatiegebieden (met telkens een grootte van meer dan 1900 voxels). In de rechterhemisfeer strekte deze cluster zich immers in anterieure richting uit tot in het posterieure deel van de superieur temporale sulcus en in dorsale richting over de supramarginale gyrus naar de intrapariëtale sulcus. In de linkerhemisfeer breidde dit activatiegebied zich uit over de supramarginale gyrus en de intrapariëtale sulcus naar de superieur pariëtale gyrus en zelfs over de middelste frontale gyrus helemaal tot in de inferieur frontale gyrus. In deze hemisfeer verscheen ook een onafhankelijke activatiecluster in het posterieure deel van de superieur temporale sulcus. Een visualisering van deze activatieclusters in de inferieur frontale, temporale en pariëtale regio's treft u aan in figuur 4A en 5A, terwijl een overzicht van de piekactivaties, z-scores en clustergroottes van de beschreven gebieden zich bevindt in de tabel in bijlage 5.

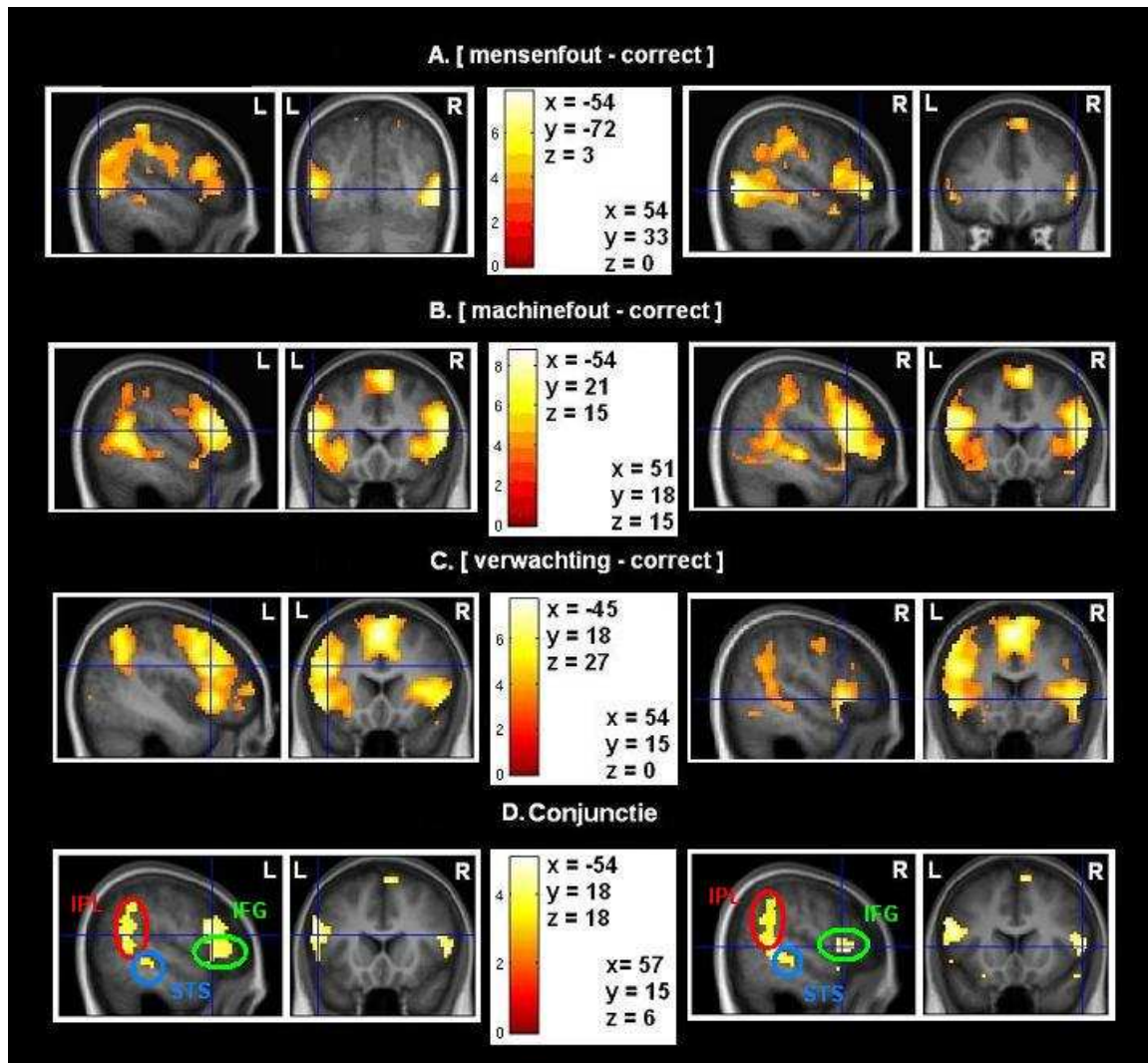
Observatie van een Machinale Fout versus Observatie van een Correct Resultaat

Om de hersenactiviteit uitgelokt door de machinale fouten in deze studie na te gaan, werd de correcte conditie gesubstraheerd van de machinefoutconditie ([machinefout - correct]). In dit contrast toonde de rechterhemisfeer activiteit in de frontale gyrus, met een piekactivatie op nagenoeg identieke coördinatenpunten in de pre-SMA als in het contrast [mensenfout - correct] (zie figuur 3B en bijlage 6). Bovendien verspreidde deze activatiecluster zich bilateraal over Brodmann gebieden 6 en 8 in de pMFC-regio, wat leidde tot een nog groter activatiegebied dan dat uitgelokt door de menselijke fouten. Ook hier toonde de ACC zich echter niet actief. Verder verscheen hersenactiviteit in de inferieur frontale gyrus (bilateraal), met de hoogste activatiepiek in de pars opercularis, waarna de activatie zich in dorsale richting verspreidde naar de middelste frontale gyrus en in mediale richting bovendien tot in de anterieure insula. Daarnaast kon men in dit contrast activiteitsclusters observeren in de bilaterale occipitotemporale regio's. Deze breidden zich net zoals in het vorige contrast uit naar de temporale en pariëtale cortices, met activiteit in de intrapariëtale sulci, de supramarginale gyri en de superieur temporale sulci. In de rechterhemisfeer liep de activatiecluster door tot in het middelste deel van de insula. Additioneel deed dit contrast nog activiteitspieken detecteren in de thalamus, basale ganglia en de ventrale posterieur cingulate cortex van de linkerhemisfeer. Een visualisering van de voornaamste van deze activatieclusters is voorgesteld in de figuren 3B, 4B en 5B. Een overzicht van de

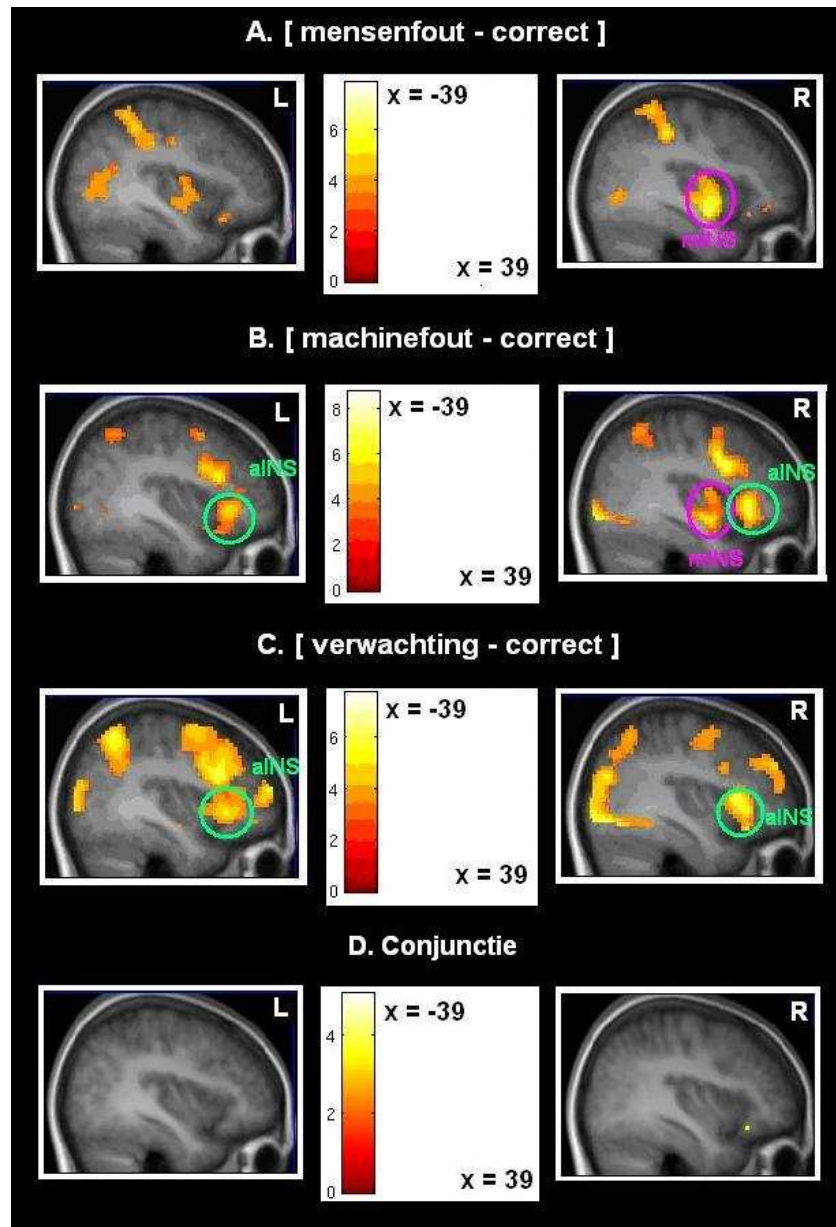
piekactivaties, z-scores en clustergroottes van de beschreven gebieden bevindt zich daarenboven in de tabel in bijlage 6.



Figuur 3. Weergave van de hersenactiviteit in de pmFC-regio en de coördinaten van de piekactivaties in de pre-SMA. A. Activiteit uitgelokt door een menselijke fout; B. Activiteit uitgelokt door een machinefout; C. Activiteit uitgelokt door een verwachtingsschending; D. Gedeelde activiteit in de drie voorgaande contrasten.



Figuur 4. Weergave van de hersenactiviteit in inferieur frontale, temporale en inferieur pariëtale delen van de cortex. Alle coördinaten geven de piekactivaties in de inferieur frontale gyri weer, met uitzondering van die in de linkerhemisfeer in het contrast [mensenfout – correct] (zie de tabel in bijlage 5). A. Activiteit uitgelokt door een menselijke fout; B. Activiteit uitgelokt door een machinefout; C. Activiteit uitgelokt door een schending van de verwachting; D. Gedeelde activiteit in de drie voorgaande contrasten (IFG = inferieur frontale gyrus; IPL = inferieur pariëtale lob; STS = superieur temporale sulcus)



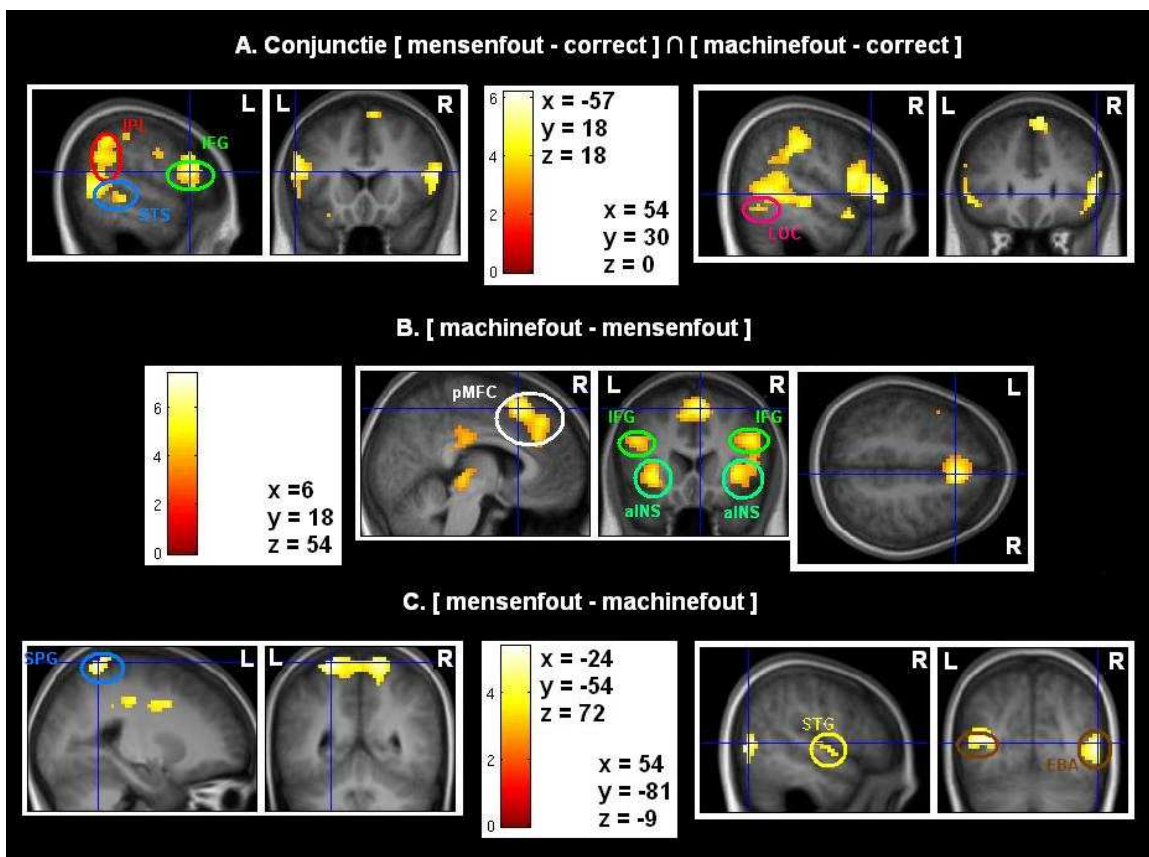
Figuur 5. Weergave van de hersenactiviteit in de bilaterale insulae. Alle sagittale doorsneden werden op de coördinaten 39 of -39 weergegeven (respectievelijk de rechter- en linkerhemisfeer). Merk op dat de cluster in de linksgelateraliseerde insula in het contrast [mensenfout – correct] niet significant is. A. Activiteit uitgelokt door een menselijke fout; B. Activiteit uitgelokt door een machinefout; C. Activiteit uitgelokt door een schending van de verwachting D. Conjunctie van de drie voorgaande contrasten. (aINS =anterieure insula ; mINS = middelste deel van de insula).

Conjunctieanalyses

De machinale fout en de menselijke fout. Uit de tot hiertoe beschreven contrasten en hun afbeeldingen kon men al afgeleiden dat veel hersenactiviteit bij het zien van machinale en menselijke fouten gedeeld wordt, met name vooral in de frontale cortex. Een conjunctieanalyse van de eerder beschreven contrasten ([machinefout-correct] \cap [mensenfout - correct]) bevestigde deze bevinding statistisch. In deze analyse toonden zich activatieclusters actief in de pre-SMA, het middelste deel van de insula in de rechterhemisfeer, en de inferieur frontale gyrus, supramarginale gyrus, en de superieur temporale sulci in beide hemisferen. Bovendien werd ook in de occipitotemporale regio's bilaterale activatie aangetroffen, met in de rechterhemisfeer een piekactivatie in een gebied dat het lateraal occipitaal complex wordt genoemd (LOC; Malach et al., 1995). De volledige reeks van activatiepiekcoördinaten in deze analyse bevindt zich in tabel 2. Figuur 6A toont de voornaamste activiteitsclusters in dit contrast.

De machinale, de menselijke fout en de verwachtingsconditie. Gezien de a priori hypothese rond de rol van een verwachtingsschending bij het bekijken van dagdagelijkse en machinale en menselijke fouten, implementeerden bij de verwachtingsconditie in het opzet. Deze conditie maakte het mogelijk na te gaan welke van de foutengerelateerde gebieden ook gevoelig zijn aan stimuli die de verwachting schenden, zonder daarom een fout te representeren. Omdat de visuele perceptie van dit additionele voorwerp op het beeldscherm de activiteit in de verwachtingsconditie echter ook beïnvloedt (zie bijvoorbeeld de occipitale regio's in figuur 3C), werd dit contrast [verwachting - correct] zelf hier niet in detail besproken. Deze reeks coördinaten, hun respectievelijke z-scores en clustergroottes bevinden zich in bijlage 7. De conditie is echter wel zeer informatief wanneer die opgenomen wordt in een conjunctie-analyse met de beide foutencondities ([machinefout – correct] \cap [mensenfout – correct] \cap [verwachting - correct]). Op die manier hebben wij de activiteit die gerelateerd is aan de puur perceptuele verschillen in de verwachtingsconditie geweerd uit de analyses. In de verwachtingsconditie toonde zich hersenactiviteit in een clustergebied in de pre-SMA dat zich nog sterker ventraal uitspreidde dan dat in de machinale en menselijke foutencondities, met name tot aan de cingulate gyri (zie figuur 3C). De conjunctieanalyse toonde bovendien aan dat de activatie in dit gebied gedeeld werd met de beide foutencondities, en dat het een gelijkaardige grootte en locatie had als dat in het contrast [mensenfout – correct]. Ook de activiteit in de bilaterale frontale gyri, superieur temporale sulci, de posterieure delen van de superieur temporale sulci, de rechtsgelateraliseerde LOC en de linksgelateraliseerde supramarginale gyrus bleken de foutencondities te delen met de verwachtingsconditie (zie figuren 4C en D). Dit duidt aan dat ook deze gebieden sterk gevoelig waren aan de schending van de verwachting die de fouten met zich

meebrachten. Merk echter op dat in het geval van de pMFC-regio en de frontale gyri de activatie in sterkte toenam van de mensenfoutconditie over de machinefoutconditie naar de verwachtingsconditie. In het geval van de meeste andere regio's echter, kon men een gelijkaardige activiteit observeren in de machinefout- en mensenfoutcondities, terwijl die in de verwachtingsconditie gelijk of beperkter van omvang was. Een uitzondering hierop was de activiteit in de insula, die vertoonde immers geen gedeelde activatie over de drie contrasten (zie figuur 5). Een volledige rapportage van de piekactiviteiten in deze conjunctieanalyse (en hun z-scores en cluster grootte) bevindt zich in tabel 3.



Figuur 6. Weergave van de gedeelde en unieke hersenactiviteit in de foutencondities en hun coördinaten. A. Activiteit gedeeld door beide fouten; B. Unieke activiteit uitgelokt door een machinefout; C. Unieke activiteit uitgelokt door een menselijke fout. (IPL = inferieur pariëtale lob; IFG = inferieur frontale gyrus; STS = superieur temporale sulcus; LOC = lateraal occipitaal complex; pMFC = posterieur mediale frontale cortex; aINS = anterieure insula; STG = superieur temporale gyrus; EBA = extrastriate body area).

Directe Contrasten van de Machinale en de Menselijke Fouten

Het contrast [machinefout - mensenfout]. Om na te gaan of naast de vele hersengebieden die gedeeld werden in de beide condities ook unieke activatie bij de verschillende fouten gevonden kon worden, werden de condities met de fouten ook rechtstreeks met elkaar gecontrasteerd. Het contrast dat de unieke activatie weergaf bij het zien van een machinefout bevestigde het grotere activatiegebied in de pMFC bij het zien van machinale fouten. Bovendien werden de bilaterale anterieure delen van de insula in dit contrast actief, waarvan de activatie zich uitbreidde tot in de inferieure frontale gyri. Zoals een eerdere conjunctieanalyse en ook de visualisering van de activatiegebieden in figuur 3 en 4 al uitwezen echter, kan men de grotere activatie van de inferieur frontale gyri en de pMFC-regio in dit contrast toeschrijven aan de grotere verwachtingsschending in deze conditie ten opzichte van in de mensenfoutconditie. Bijkomend toonden zich in de rechterhemisfeer ook de ventraal posterieur cingulate cortex, cuneus, collaterale sulcus en de thalamus actief. Tabel 4 bevat de piekcoördinaten uit de beschreven gebieden in dit contrast evenals bijkomende gegevens en in figuur 6B kunnen de voornaamste activatieclusters van dit contrast bekeken worden.

Het contrast [mensenfout - machinefout]. Om de hersengebieden te begrijpen die uniek instaan voor de verwerking van menselijke fouten, werd de activatie bij de perceptie van machines gesubstraheerd van die bij de perceptie van mensen. Wat tijdens het visueel inspecteren van dit contrast meteen opviel is dat meerdere activatiepiekcoördinaten zich situeerden in de witte hersenstof. Witte hersenstof bestaat echter uit de gemyeliniseerde axonen die verschillende hersenregionen met elkaar verbinden, waarin normalerwijze geen hersenactiviteit gemeten kan worden door middel van fMRI. De oorzaak van deze onzuiverheden in het contrast zijn ons onduidelijk en op dit moment hebben we deze artefacten nog niet kunnen wegfilteren. Ondanks de artefacten werden in dit contrast ook piekactivaties geregistreerd die er volkomen normaal uitzagen en dit hoogstwaarschijnlijk ook zijn. Deze piekactivaties bestonden uit de bilaterale superieure temporale gyri, de superieur pariëtale gyrus in de linkerhemisfeer (met activatiespreiding naar hetzelfde gebied in de rechterhemisfeer) en de bilaterale extrastriate lichaamsgebieden (EBA) die al eerder gelokaliseerd werden in het contrast [mensenfout - correct]. Hoewel er geen reden is om aan te nemen dat ook deze activatiegebieden artefacten voorstellen, moeten zij toch met de nodige voorzichtigheid bekeken worden. Meer specifieke informatie over de betrokken hersengebieden bevindt zich in tabel 5 en een visualisering ervan in figuur 6C.

Tabel 2. Hersenactivaties in de conjunctie $[mensenfout - correct] \cap [machinefout - correct]$

Hersengebied	Cluster-grootte	z-score	L/R	x	y	z	Brodmann gebied
Superieur frontale gyrus, pre-supplementair motor gebied (pre-SMA)	97	4.89	R	6	30	57	6
Middelste deel van de insula (lange insulaire gyri)	130	5.15	R	39	-6	-9	n.v.t.
Inferieur frontale gyrus, pars triangularis	319	5.52	R	54	30	0	45
Inferieur frontale gyrus, pars triangularis	310	4.54	L	-57	18	18	45
Supramarginale gyrus	899	5.03	R	57	-33	39	40
Superieur temporale sulcus (STS)	47	4.02	L	-60	-39	-3	21
Occipitotemporale cortex	431	4.81	L	-60	-60	3	37
Inferieur postcentrale gyrus	39	3.58	L	-63	-12	33	3
Extrastriate cortex, lateraal occipitaal complex (LOC)	73	4.67	R	45	-81	-9	19

Alle coördinaten komen overeen met de piekwaarden in een cluster en werden gerapporteerd in de MNI ruimte. Enkel clusters met een grootte van minimum 22 voxels werden gerapporteerd (zie methodesectie). (n.v.t. = niet van toepassing)

Tabel 3: Hersenactivaties in de conjunctie $[mensenfout - correct] \cap [machinefout - correct] \cap [verwachting - correct]$

Hersengebied	Cluster-grootte	z-score	L/R	x	y	z	Brodmann gebied
Superieur frontale gyrus, pre-supplementair motorgebied (pre-SMA)	67	4.65	R	6	24	63	6
Anterieur prefrontale cortex	22	3.44	L	-48	42	-64	10
Inferieur frontale gyrus (IFG), pars triangularis	219	4.54	L	-54	18	18	45
Inferieur frontale gyrus (IFG), pars opercularis	112	4.44	R	57	15	6	44
Superieur temporale sulcus (STS)	307	4.13	R	60	-42	0	22
Superieur temporale sulcus (STS)	43	4.02	L	-60	-39	-3	21
Supramarginale gyrus	281	4.34	L	-60	-54	30	40
Extrastriate cortex, lateraal occipitaal complex (LOC)	48	4.64	R	45	-81	-9	19

Alle coördinaten komen overeen met de piekwaarden in een cluster en werden gerapporteerd in de MNI ruimte. Enkel clusters met een grootte van minimum 22 voxels werden gerapporteerd (zie methodesectie).

Tabel 4. Hersenactivaties in het directe contrast [machinefout – mensenfout]

Hersengebied	Cluster-grootte	z-score	L/R	x	y	z	Brodmann gebied
Posterieur mediaal frontale cortex, pre-supplementair motorgebied (pre-SMA)	562	5.59	R	6	18	54	6
Ventraal posterieur cingulate cortex	96	4.02	R	3	-24	30	23/30
Anterieure insula (korte insulaire gyri)	573	6.33	R	36	24	0	n.v.t.
Anterieure insula (korte insulaire gyri)	455	5.69	L	-30	24	0	n.v.t.
Cuneus	63	4.62	R	24	-90	-6	18
Collaterale sulcus	25	4.07	R	33	-63	-12	19
Thalamus (pulvinar)	95	4.82	R	9	-27	-6	n.v.t.

Alle coördinaten komen overeen met de piekwaarden in een cluster en werden gerapporteerd in de MNI ruimte. Enkel clusters met een grootte van minimum 22 voxels werden gerapporteerd (zie methodesectie). (n.v.t. = niet van toepassing)

Tabel 5. Hersenactivaties in het directe contrast [mensenfout - machinefout]

Hersengebied	Cluster-grootte	z-score	L/R	x	y	z	Brodmann gebied
Laterale occipitotemporale cortex, extrastriate body area (EBA)	99	4.59	R	54	-72	6	37
Laterale occipitotemporale cortex, extrastriate body area (EBA)	154	4.84	L	-39	-72	9	19
Superieur temporale gyrus (STG)	40	3.64	L	-57	-9	3	22
Superieur temporale gyrus (STG)	39	4.41	R	66	-24	6	42
Superieur pariëtale gyrus	401	4.87	L	-24	-54	72	7
<i>Witte stof</i>	28	3.83	R	39	-39	18	n.v.t.
<i>Witte stof</i>	238	4.92	L	-42	-30	33	n.v.t.
<i>Witte stof</i>	173	4.38	R	30	-33	42	n.v.t.
<i>Witte stof</i>	87	4.35	R	27	3	30	n.v.t.
<i>Witte stof</i>	38	3.88	L	-21	-6	36	n.v.t.

Alle coördinaten komen overeen met de piekwaarden in een cluster en werden gerapporteerd in de MNI ruimte. Enkel clusters met een grootte van minimum 22 voxels werden gerapporteerd (zie methodesectie). (n.v.t. = niet van toepassing)

BESPREKING

Samenvatting van de Resultaten

De resultaten uit de huidige studie bieden inzicht in de hersengebieden die betrokken zijn bij de perceptie van alledaagse fouten van menselijke en machinale aard. In de fMRI-beelden werden de contouren duidelijk van een uitgebreid, voornamelijk bilateraal activatienetwerk. Na zorgvuldige analyse van de resultaten bleek dat zowel het observeren van een menselijke fout als een machinale fout in een dagdagelijkse context activiteit uitlokte in de pre-SMA (Brodmann area 6), een gebied dat gesitueerd is in de superieure prefrontale gyrus. Dit resultaat bevestigt de hypothese dat er een gedeeld algemeen systeem bestaat voor de verwerking van fouten, maar het gebied zelf wordt hieraan in de literatuur minder frequent gerelateerd (Ridderinckhof et al., 2004). Dit resultaat wordt daarom nader in beschouwing genomen in het eerstvolgende deel van de bespreking. Daarnaast bleek de activatie in dit gebied af te hangen van de mate waarin de verwachting van de proefpersonen geschonden werd. De activatiecluster nam immers in grootte toe van de mensenfoutconditie over de machinefoutconditie naar de verwachtingsconditie, waarbij (vooral in deze twee laatste condities) ook grote delen van de pMFC actief werden. Deze graduele toename van de activiteit over de gegeven condities is in overeenstemming met de gestelde hypothese dat de verwerking van dagdagelijkse fouten in het menselijke brein te relateren valt aan de verwachtingsschending die hierbij gepaard gaat. De rol van verwachting bij de observatie van alledaagse fouten in de huidige studie wordt in het derde deel van de bespreking in detail bediscussieerd. In de beide foutencondities werden ook grote delen van de inferieur frontale, temporale (voornamelijk STS) en inferieur pariëtale cortices (voornamelijk supramarginale gyrus en inferieur pariëtale sulcus) gezamenlijk actief. Deze delen worden genoemd in het kader van motorische simulatie en imitatieprocessen, en worden daarom verderop in deze discussie uitgebreider besproken. Uit informatie vergaard over de unieke hersengebieden die betrokken zijn bij de verwerking van de verschillende dagdagelijkse fouten bleek dat de unieke activiteit bij een machinale fout voornamelijk te relateren valt aan zijn grotere onverwachtheid. De unieke activiteit in de mensenfoutconditie wees echter op de rol van de superieur temporale gyri, de superieur pariëtale gyri en bepaalde gebieden in de occipitotemporale regio's. De mogelijke betekenis van deze gebieden bij het begrijpen van de oorzaak van dagdagelijkse fouten wordt besproken in het daaropvolgende deel. De insula ten slotte, vertoonde een erg specifiek activatiepatroon over de verschillende condities. In zowel de mensenfout- als de machinefoutconditie werd immers het middelste deel van de insula in de rechterhemisfeer actief, terwijl de bilaterale anterieure delen van de insula in zowel de verwachtings- als de machinefoutconditie actief werden, maar niet in de mensenfoutconditie. De

rol van de insula bij de verwerking van dagdagelijkse fouten wordt bevestigd in het daaropvolgende deel van de discussie. Ten slotte worden ook nog enkele ideeën voor toekomstig onderzoek aangereikt.

Dagdagelijkse Fouten en het ‘Klassieke’ Foutenverwerkingsysteem

Het gebied in de superieur frontale lob dat in deze studie in zowel de conditie met de machinale fout, de menselijke fout als de verwachtingsschending geactiveerd werd, ligt relatief dorsaal ten opzichte van datgene dat doorgaans gerapporteerd wordt in onderzoek naar de verwerking van eigen fouten, responsconflicten en feedback op de eigen prestatie (Ridderinckhof et al., 2004; 2007). In deze studies maakt men immers meestal melding van activiteit in de ACC of ruimer, in de pmFC. Desalniettemin zijn de geregistreerde superieur frontale gebieden die in deze studie niet volledig uitzonderlijk in de literatuur rond de verwerking van fouten (zie voor een concreet voorbeeld bv. Desmet et al., 2011; Ullsperger et al., 2007, supplementair materiaal). De piekactiviteit in deze regio bevond zich immers voor zowel de machinefout- als de mensenfoutconditie in de pre-SMA (Brodmann gebied 6), een gebied dat vooral frequent gerapporteerd wordt in onderzoek naar onzekerheid van uitkomsten en pre-responsconflict (Ridderinckhof et al., 2004). In de conditie met de machinale fout verspreidde de activatie zich daarenboven ook tot ver in de pmFC-regio.

De verzamelde evidentie uit voorgaand onderzoek wijst erop dat het monitoringssysteem dat gelokaliseerd is in de pmFC sensitief is voor enerzijds de eigen fouten in experimenteel-psychologische taken en anderzijds voor geobserveerde fouten van anderen en van machines in diezelfde taken (Bates et al., 2005; Miltner et al., 2003; Ridderinckhof et al., 2004; 2007; Shane et al., 2008; Ullsperger et al., 2007; van Schie et al., 2004; maar zie Malfait et al., 2009). Het huidige onderzoek levert een significante bijdrage tot deze literatuur, daar het evidentie biedt voor de werking van dit systeem bij de perceptie van fouten in dagdagelijkse situaties, een bevinding die naar mijn beste weten nog nooit eerder gedaan werd. Bovendien toonde het onderzoek aan dat dit systeem sensitief is aan alledaagse fouten van zowel biologische als niet-biologische oorzaak, een bevinding die duidt op de algemene en niet-sociale aard van dit detectiesysteem. Daarentegen staan de huidige resultaten in contrast met de bevindingen uit een voorgaand fMRI-onderzoek naar de observatie van dagdagelijkse fouten, dat van de hand is van Manthey en zijn onderzoeksmedewerkers (2003) en besproken werd in de inleiding. Deze auteurs leken immers geen differentiële hersenactiviteit in de pmFC te registreren bij de observatie van objectfouten ten opzichte van correcte acties (hoewel directe contrasten niet gerapporteerd werden, zie eerder).

Bovendien is het verwonderlijk dat we in dit experiment duidelijke aanwijzingen vonden voor de betrokkenheid van de pMFC, maar dit niet het geval was in een eerdere studie met EEG-maten (De Bruijn et al., 2005). De reden voor deze verschillende resultaten kan echter gezien worden in de eerder twijfelachtige kwaliteit van de stimuli, inadequaatte werkwijze of van deze studie verschillende aard van fouten, bemerkingen die al in de inleiding geopperd werden. Daarenboven bleek uit de huidige resultaten dat taakrelevantie en subjectieve waardevolheid van de fouten geen absolute voorwaarde zijn voor de betrokkenheid van de pMFC. De participanten in de huidige studie kregen immers louter de opdracht aandachtig te kijken naar de filmpjes, zonder dat vooraf een duidelijk omliggende taak werd geëxpliciteerd. Bovendien ondergingen zij in deze studie de confrontatie met fouten die zij niet binnen de context van het experiment ook zelf zouden moeten vermijden, of net zelf hadden moeten vermijden. Dit experiment bood additioneel ook evidentie waaruit bleek dat de pMFC ook zonder de mogelijkheid tot compensatie van de geobserveerde fouten actief is, in tegenspraak met de claim van sommige onderzoekers (bv. Ullsperger et al., 2007). Deze opmerkingen bevestigen de algemene aard van dit foutenverwerkingssysteem nog eens des te meer.

De Rol van Verwachting bij de Observatie van Dagdagelijkse Fouten

Initieel werd het vermoeden al geuit dat de confrontatie met een fout in een dagdagelijkse context, en eigenlijk met een fout in het algemeen, doorgaans onverwacht is. Daarbij werd de mogelijkheid geopperd dat indien er hersenactiviteit in de pMFC uitgelokt was bij het bekijken van een menselijke of een machinale fout, deze gerelateerd zou zijn aan een schending van de verwachting rond het eindresultaat. Dat het foutenverwerkingssysteem sensibel is voor de mate waarin die fouten onverwacht zijn, bleek op indirecte manier al uit de fMRI-beelden waarin de machinefouten meer pMFC-activiteit uitlokten dan de menselijke fouten. De mogelijkheid om ook expliciet te toetsen of de mate van onverwachtheid een verklaring biedt voor de verschillen in hersenactiviteit tussen de condities, werd bovendien vooraf voorzien in een conditie waarbij een correct resultaat tot uiting kwam, maar de verwachting van de proefpersoon wel geschonden werd. Aangezien deze verwachtingsconditie een nog sterkere activatie in de frontale gyri en het pMFC-gebied uitlokte, wanneer vergeleken met zowel de mensenfout als de machinefoutconditie, werd overtuigende evidentie gevonden voor de gevoeligheid van de pMFC aan verwachtingsschendingen. Meer nog, deze resultaten lijken te impliceren dat de activiteit uitgelokt door machinale en menselijke dagdagelijkse fouten in de frontale gyrus en de pMFC zelfs volledig verklaard kan worden door een schending van de verwachting. In dat geval zou de pMFC niet zo zeer fouten detecteren, maar zou het in feite enkel waken over het voorkomen van

onverwachte gebeurtenissen in alledaagse situaties, waaronder fouten ook vallen. Een dergelijk sterke interpretatie van de data is echter niet absoluut noodzakelijk. Immers, de bevindingen duiden wel degelijk op de gevoeligheid van de pMFC aan het voorkomen van onverwachte gebeurtenissen in dagdagelijkse contexten, maar deze gevoeligheid kan ook strategisch interessant zijn met het primaire doel snel impasses en fouten te detecteren. In een dagdagelijkse context is de kans dat een onverwachte gebeurtenis een probleem of fout voorspelt immers groot. Zodoende zou het voor de mens niet inadapatief zijn om over een foutendetectiesysteem te beschikken dat als het ware de omgeving rondom zich ‘screenet’ op gebeurtenissen die niet voorspeld zijn vanuit de algemene achtergrondkennis over de situaties, om ze zo meteen te voorkomen. De gerichtheid van neuronen in het systeem naar het detecteren van onverwachte gebeurtenissen zou op die manier nog steeds begrepen worden binnen het bredere kader van foutendetectie. Of deze genuanceerdere dan wel de sterkere interpretatie van de resultaten dichter bij de waarheid staat, kan een richting zijn voor bijkomend onderzoek.

Onderzoek wees bovendien uit dat specifieke expertise in een bepaalde situatie de interpretatie van perceptuele informatie beïnvloedt, en bijdraagt aan de accuraatheid waarmee voorspeld kan worden of een fout zal plaatsvinden of niet (Aglioti et al., 2008). De expertise van de deelnemers in de huidige studie in dagdagelijkse situaties zoals diegene in deze studie, is relatief groot. Daarom kan verwacht worden dat de verwachtingsschending die de proefpersonen ervoeren bij de confrontatie met dagdagelijkse fouten niet enkel veroorzaakt werd door de verwachting die opgebouwd wordt door de perceptuele informatie die voorhanden is. Zo suggereerden de Bruijn en collega’s (2003) bijvoorbeeld dat correcte actieresultaten een verwachtingsvoordeel zouden kunnen hebben over foute resultaten door het infrequentere voorkomen van deze laatste in de dagdagelijkse praktijk. Ook een bevinding uit de ratingsstudie kan hierop wijzen. Participanten verwachtten immers het resultaat in de mensenfoutconditie minder dan in de correcte conditie, ondanks de expliciete vraag bij deze rating rekening te houden met de daaraan voorafgaande actie. In die zin staan de verwachtingsschendingen in deze studie conceptueel veraf van perceptuele verwachtingsschendingen zoals bijvoorbeeld die in oddballparadigmata. In deze experimentele taken wordt immers verondersteld dat vooral processen actief zijn die gerelateerd worden aan visuele aandacht en verrassing (Linden, 2005), en dus een online vorm van verwachtingopbouw. In dit onderzoek naar zeldzame gebeurtenissen in monotone experimentele taken wordt de betrokkenheid van de pMFC-regio’s die gevonden werden in deze studie dan ook doorgaans niet gerapporteerd (bv. Clark, Fannon, Lai, Benson, & Bauer, 2000; Horn, Syed, Lanfermann, Maurer & Dierks, 2003). Aan deze kwestie gerelateerd, maakte experimenteel onderzoek naar onverwachte gebeurtenissen al eerder expliciet onderscheid tussen de concepten van ‘verrassing’ (‘surprise’) en ‘contextuele voorspelbaarheid van een

gebeurtenis' ('entropy'; Strange, Duggins, Penny, Dolan & Friston, 2003). Uit dit onderzoek bleek ook dat de neurologische correlaten van deze twee elkaar aanvullende opererende vormen van verwachtingsschending functioneel van elkaar gedissocieerd zijn. Dit wijst erop dat verschillende systemen bestaan die gevoelig zijn aan de mate waarop gepercipieerde gebeurtenissen onverwacht zijn. Bij de observatie van dagdagelijkse situaties met fouten in de pMFC zijn allicht processen van een fundamenteel andere aard aan het werk zijn dan (of bovenop) die in de meeste experimentele paradigmata met oddballstimuli en andere onverwachte gebeurtenissen. Ook hier kan verder onderzoek nuttig zijn om de precieze rol van verwachting binnen de verwerking van alledaagse en taakgerelateerde geobserveerde fouten te verhelderen, alsook zijn relatie met andere vormen van verwachting.

Ondanks het feit dat de idee van een verwachtingsschending bij de confrontatie met fouten in de sommige theorieën rond de verwerking van de eigen fouten ook bestaat, lijken deze theorieën van beperkt nut in de huidige studie. Dit hoeft ook niet te verwonderen, gezien zij primair geconceptualiseerd zijn om een verklaring te bieden voor het begaan van eigen fouten in de specifieke context van een cognitieve taak. Zo wil de 'orienting account' van Notebaert en collega's (2009) een verklaring bieden voor het fenomeen van de post-error slowing, door het tot stand komen ervan te relateren aan een oriëntatiereactie (na een infrequente fout). Deze theorie vergelijkt de reactie op een fout dan ook met die op andere infrequente gebeurtenissen die de aandacht trekken en leiden tot verrassing, en de theorie sluit bijgevolg meer aan bij de literatuur rond perceptuele aandacht en oddballparadigmata. Neurologische mechanismen werden in deze theorie echter niet gespecificeerd. Anderzijds stellen de auteurs van de bekrachtigingsleertheorie (Holroyd & Coles, 2002; Holroyd et al., 2005) dat actie-uitkomsten die minder gewenst zijn dan voorafgaand voorspeld activiteit in de pMFC uitlokken. Hoewel de theorie het verschil in activiteit in de foutencondities in deze studie wel degelijk zou kunnen verklaren, is een verklaring voor de nog sterkere activatie in de verwachtingsconditie (die immers geen *slechter*-dan-verwacht resultaat bevat) vanuit deze theorie niet evident. Hoewel de terminologie die in deze theorie gehanteerd werd weliswaar toepasbaar is op de fouten die plaatsvinden in het dagelijkse leven, zijn de resultaten uit deze studie niet verenigbaar met zijn predicties. Bovendien is het onduidelijk in welke mate dagdagelijkse fouten en onverwachte gebeurtenissen in een alledaagse context ook geëxpliciteerd kunnen worden in termen van cognitief conflict, waardoor ook theorieën rond dit theoretische concept moeilijk toepasbaar zijn op fouten in een dagdagelijkse context (Botvinick et al., 2001; Yeung et al., 2004). Een theorie die de huidige en voorgaande bevindingen rond (de observatie van) fouten kan omvatten en de specifieke rol van verwachting hierin kan integreren, werd naar mijn weten nog niet geformuleerd.

Samenvattend werd uit de fMRI-beeldvorming duidelijk dat de hersenactiviteit bij de observatie van dagdagelijkse fouten in de pMFC uitgelokt wordt door een schending van de verwachting bij de observatie van een fout. Deze verwachtingsschending lijkt voort te komen uit een combinatie van enerzijds een conflict in de verwachtingsopbouw op basis van wat men ziet en anderzijds de algemene achtergrondkennis over het voorkomen van de geobserveerde gebeurtenissen en de dagdagelijkse praktijk. Deze specifieke vorm van verwachtingsschending is daarom fundamenteel verschillend van die in experimentele oddballparadigmata, waar de verwachting van proefpersonen vooral geschonden wordt op basis van visuele aandacht. Een theoretisch kader voor de bevindingen rond verwachting bij de verwerking van dagdagelijkse fouten is echter nog niet voorhanden in de literatuur.

Het Spiegelneuronensysteem: Imiteren we Fouten?

In het onderzoeksdomein rond de observatie van fouten in experimentele taken, suggereren sommige auteurs dat het spiegelneuronensysteem van de observator differentieel zou reageren op foute actieresultaten (bv. Koelewijn et al., 2008; van Schie et al., 2004). Indien dit het geval is, zou in deze studie louter in de mensenfoutconditie differentiële spiegelneuronenactiviteit verwacht worden, gezien in de andere condities geen foutieve biologische acties plaatsvinden. In de conditie met de mensenfouten werd inderdaad verhoogde hersenactiviteit geregistreerd in onder andere de inferieur frontale gyri, de intrapariëtale sulcus en andere delen van de inferieur pariëtale lob, wanneer gecontrasteerd werd met de correcte conditie. Deze gebieden werden in het verleden allen al genoemd in de context van actieobservatie, -executie en -imitatie (zie o.m. Chong, Cunnington, Williams, Kanwisher & Mattingley, 2008; Culham & Valyear, 2006; Keysers & Gazzola, 2006; Kilner et al., 2011; Rizzolatti et al., 2001; Van Overwalle & Baetens, 2009). Na het contrasteren van de machinefoutconditie met de mensenfoutconditie bleek ook dat in elk van deze gebieden een even sterke of zelfs grotere (in het geval van de inferieur frontale gyri) activiteit plaatsvond. Eerder onderzoek toonde daartegenover aan dat motorische acties van levenloze, niet-biologische actoren en motorisch onvertrouwde acties minder of geen activiteit uitlokken in het spiegelneuronensysteem (Buccino et al., 2004; Calvo-Merino et al., 2005; Tai et al., 2004; Tsai & Brass, 2007). Wat dus op het eerste zicht lijkt op een imitatie van de foutieve machinale actie, is eerder onwaarschijnlijk gezien het totale ontbreken van deze actie in het motorrepertoire van de observator. Bovendien werden gelijkaardige gebieden ook actief in de verwachtingsconditie, waar noch foutieve machinale noch foutieve menselijke acties te zien waren. Het is daarom ook onwaarschijnlijk dat de activiteit van deze gebieden in de foutencondities uitgelokt werd door een soort verifiërend ‘terugdenken aan’ de menselijke

handeling die eraan vooraf ging. Het verschijnen van een voorwerp in de verwachtingsconditie kan immers niet op geen enkele manier gelinkt worden aan voorafgaande handelingen. Hierbij dient ook opgemerkt te worden dat de premotorcortex, een gebied waarin volgens onderzoek de motorische representaties van acties zouden opgeslagen zijn (bv. van Overwalle & Baetens, 2009), in geen van de contrasten verhoogde activiteit vertoonde. Het is dus bijzonder onwaarschijnlijk dat de activiteit in de inferieur frontale gyri en de inferieur pariëtale lob bij het zien van de fouten uitgelokt werd door imitatie- of simulatiemechanismen van motorische acties in het brein.

Zoals de conjunctieanalyse van de mensenfout-, machinefout- en de verwachtingsconditie al deed vermoeden, is de activiteit van deze coördinaten (en in hun activatiespreiding) na observatie van fouten allicht eerder gerelateerd aan de verwerking van de geobserveerde fouten en de daarmee gepaard gaande schending van de verwachting. De activiteit in de inferieure pariëtale lob, middelste temporale cortex en inferieur frontale gyri werd immers al eerder expliciet gerelateerd aan de verwerking van geobserveerde fouten door Shane en collega's (2008). Daarbij suggereerden zij dat delen van de inferieur (en superieur) pariëtale cortex die ook actief worden bij het zien van fouten in deze studie, een functie hebben bij het onderscheiden van eigen prestaties en die van anderen. De hemodynamische respons in dit gebied na het zien van een fout bleek immers te correleren met zelfrapportagematen van perspectiefname (Shane et al., 2009). Ook in het fMRI-onderzoek naar de observatie van pc-malfuncties werd immers toegenomen hersenactivatie geregistreerd in de intrapariëtale sulcus en inferieur frontale gyrus bij het zien van deze fouten (wanneer gecontrasteerd met correcte trials) (Ullsperger et al., 2007). Dit lijkt er bijkomend op te duiden dat hier foutenverwerkende processen aan de gang zijn, omdat de participanten ook in dit experiment niet beschikten over adequate motorrepresentatie van de malfuncties. Bovendien wees onderzoek uit dat de inferieur pariëtale lob en de inferieur frontale gyri vaak ook geactiveerd worden in cognitieve controletaken (bv. Dosenbach et al., 2006). De activiteit van deze gebieden in de huidige studie is vanuit dit perspectief zelfs niet verwonderlijk, gezien een incongruente context vaak processen van cognitieve controle aanroept (zie ook Botvinick et al., 2001; Yeung et al., 2004) en ook de fouten en verwachtingsschending mogelijk tot cognitief conflict leiden. Wat de exacte functionele relatie is tussen deze gezamenlijk besproken gebieden, blijft ons echter vooralsnog onduidelijk.

In zowel de verwachtingsconditie als in de twee foutencondities werd ook activiteit geregistreerd in de superieur temporale sulcus. Hoewel sommige auteurs dit gebied als een deel van het spiegelneuronensysteem zien (bv. Van Overwalle & Baetens, 2009), gaan vele auteurs ervan uit dat het een rol heeft bij het begrijpen van biologische bewegingen maar niet bij de eigen

executie van die acties (bv. Rizzolatti et al., 2001; Brass, Schmitt, Spengler & Gergely, 2007). Bijkomend wees recent onderzoek uit dat dit gebied bijdraagt tot het begrijpen van ongewone gebeurtenissen in dagdagelijkse contexten. Zo werd verhoogde activiteit in dit gebied geregistreerd wanneer proefpersonen op een passieve manier contextueel implausibele, irrationele of niet-stereotiepe acties gadesloegen (t.o.v. gewone acties; Brass et al., 2007; Jastroff, Clavagnier, Gergely & Orban, 2011; Liepelt, von Cramon & Brass, 2008). Net zoals in het huidige experiment, werden in deze studies gebeurtenissen weergegeven die niet beantwoordden aan wat men op basis van de gepercipieerde context zou verwachten. Daarom kan gesteld worden dat de ongewone acties in deze studies kenmerken delen met de fouten die onderzocht werden in deze studie (ook aangezien het foutenverwerkingssysteem zelfs gevoeliger bleek voor onverwachte gebeurtenissen dan voor de fouten zelf). In deze tak van het onderzoek veronderstellen bepaalde auteurs bovendien dat het begrip over de ongewone acties tot stand komt door middel van mentale inferenties, eerder dan met de hulp van simulatie en imitatie in het spiegelneuronensysteem (bv. Brass et al., 2007). Ook op basis van ook deze evidentie lijkt de betrokkenheid van het spiegelneuronensysteem bij de verwerking van dagdagelijkse fouten dus implausibel, waarbij mogelijks mentale inferenties wel bijdragen tot het begrijpen van de gebeurtenissen. Deze laatste suggestie is echter nog speculatief.

Máken Mensen en Machines wel Verschillende Fouten?

De Bijdrage van het Visuele Systeem

Uit de voorheen besproken resultaten blijken machinale en menselijke fouten voor een groot deel dezelfde neurologische correlaten in het menselijke brein te delen. Bovendien kon de unieke activatie bij de observatie van machinale fouten (t.o.v. de observatie van menselijke fouten) nagenoeg volledig verklaard worden aan de hand van processen die ook betrokken zijn bij de verwerking van een verwachtingsschending. De mate waarin een fout of gebeurtenis onverwacht is, is echter niet indicatief voor de oorzaak van een impasse in een dagdagelijkse context en duidt al helemaal niet aan of de fout van machinale of menselijke origine is. Eerder dan de vraag die in de titel gesteld werd ('Maken mensen en machines dezelfde fouten?'), kan men zich op dit punt in de discussie dus de vraag stellen of er wel aanwijzingen zijn dat het menselijke brein een fundamenteel onderscheid maakt tussen fouten van een machinale dan wel een menselijke oorsprong.

Hersengebieden die los staan van deze processen rond de schending van verwachting werden geïdentificeerd in het contrast waarin de activiteit bij het zien van een machinale fout gesubstraheerd werd van die bij een menselijke fout. Zoals al eerder aangegeven, vertoonden de

hersensbeelden in dit contrast echter ook veel activiteit in de witte stof. Hoewel de hieronder beschreven activatiegebieden niet de indruk gaven uitgelokt te zijn door artefacten, is hun bespreking dus toch onder voorbehoud. Het contrast leverde onder andere activiteit op in de bilaterale hersenregio's van het extrastriate body area (EBA) en de superieur pariëtale cortex. De activatiecluster in de superieur pariëtale cortices grensde direct aan clustergebieden die zowel in de machinefout- als de mensenfoutconditie verhoogde activatie vertoonden en al eerder in deze tekst besproken werden. Shane en collega's (2008) beschreven immers superieur pariëtale gebieden (met gelijkaardige coördinaten) en inferieur pariëtale regio's als gebieden die de eigen prestaties van die van anderen onderscheiden tijdens het bekijken van fouten. Waar de inferieur pariëtale delen bij dit onderscheid dus nog ongevoelig zijn voor de 'levendheid' van de actor, is het mogelijk dat de superieur pariëtale regio's instaan voor het specifieke onderscheid van de eigen prestatie met foutieve prestaties van biologische anderen. Een bevinding van fundamenteel andere aard is echter de unieke activiteit in de occipitotemporale cortex, en meer bepaald in het extrastriate body area. Dit gebied wordt geacht de visuele perceptie van het menselijke lichaam te coderen, onder andere experimenteel aangetoond door zijn selectieve activiteit bij de perceptie van foto's van lichamen en lichaamsdelen (Downing, Jiang, Shuman & Kanwisher, 2001; Grossman & Blake, 2002). De activiteit van dit basale visuele systeem bij perceptie van de menselijke fouten in deze studie is opvallend. Op het moment van het foute resultaat in de mensenfoutconditie zijn immers niet meer lichaamsdelen te zien dan in de machinefoutconditie. Bovendien werden in zowel de mensenfout-, de machinefout als in de verwachtingconditie ook hersenactivatie in een ander visueel systeem gevonden: het lateraal-occipitaal complex (LOC). Onderzoek wijst uit dat dit gebied instaat voor objectherkenning op een laag structureel perceptueel niveau (Grill-Spector et al., 1999; Malach et al., 1995). In de verwachtingsconditie hoeft deze activatie niet te verwonderen, gezien hier ook effectief een voorwerp in het beeld komt dat ontbreekt in de andere condities. In de twee foutencondities is dit echter niet het geval. De verhoogde activiteit in deze visuele systemen na een fout t.o.v. een juist resultaat is begrijpelijk wanneer men ervan uitgaat dat de proefpersonen zich tijdens de confrontatie met de fouten voorwerpen en/of lichaamsdelen visualiseerden. Het lijkt er bovendien op dat de proefpersonen weldegelijk reflecteerden over de precieze oorzaak van deze fouten door ze als het ware mentaal opnieuw aan hun ogen te laten voorbij gaan. In het geval van de menselijke fouten in deze studie immers, lag de oorzaak ervan in het feit dat de geobserveerde actor (een lichaam of lichaamsdelen) interageerde met de machine (een object; zodoende zowel activiteit in het LOC als het EBA). In het geval van de machinale fouten daarentegen, lag de oorzaak enkel in het functioneren van de machine (zodoende enkel de LOC-activiteit). Indien deze interpretatie correct is, zou de activatie in deze hersengebieden dus niet alleen blijik geven van het feit dat er wel

degelijk een onderscheid werd gemaakt tussen machinale fouten en menselijke fouten in het brein van de participanten, maar ook van dat zij deze fouten allicht begrepen op basis van reflectie en inferentieprocessen over de oorzaak ervan (voor een gelijkaardige opmerking, zie ook eerder).

De Insula: het Onbekende Eiland in de Bevindingen

In deze bespreking werd totnogtoe het merendeel van de voornaamste resultaten in nadere beschouwing genomen, met uitzondering van de activiteit die de insula vertoonde in deze studie. Dit gebied vertoonde een eerder merkwaardig patroon van activaties over de verschillende condities, met name in de bilaterale anterieure delen bij zowel de verwachtingsconditie als de machinefoutconditie, en in de rechtsgelateraliseerde middelste insula bij zowel de mensenfout- als de machinefoutconditie. Een sluitende verklaring voor deze differentiële activatie van de insulagebieden in het experiment kan vooralsnog niet geleverd worden. Immers werden in de literatuur anterieure delen van de insula wel al eerder gerelateerd aan processen van foutenverwerking, maar werd gesuggereerd dat deze regio's betrokken zijn bij het bewustzijn over autonome reacties die plaatsvinden na het begaan van een fout (Craig, 2009; Klein et al., 2007) of bij die autonome reactie zelf (bv. arousal; Ramautar, Slagter, Kok & Ridderinkhof, 2006). Gezien de voorwerpen in de verwachtingsconditie en de machinale fouten in de machineconditie in deze studie beiden onmogelijk voorspeld kunnen worden aan de hand van het verloop van de geobserveerde gebeurtenissen, zou het niet implausibel zijn dat zij beiden meer arousal opwekken dan de menselijke fouten. Echter, de activiteit in dit gebied zou dan niet zo zeer uitgelokt worden door een fout, maar wel door de reactie van het autonome zenuwstelsel op een niet-voorspelde gebeurtenis. Deze interpretatie is evenwel zuiver speculatief. Ook werd de activiteit van de anterieure insula gerelateerd aan processen van cognitieve controle in verscheidene taakvormen (bv. Dosenbach et al., 2006). Deze denkpiste biedt echter niet meteen een verklaring voor het feit dat in de mensenfoutconditie geen activiteit werd geregistreerd in dit gebied. De middelste insula in de rechterhemisfeer anderzijds, bevindt zich neuroanatomisch gezien naast de secundaire somatosensorische cortex, en werd specifiek naar voor gebracht door wetenschappers die onderzoek verrichtten naar sensorische ervaringen in en over het eigen lichaam. Zo werd bijvoorbeeld activiteit in dit hersengebied gerapporteerd tijdens de subjectieve ervaring dat een niet-lichaamseigen voorwerp behoort tot het eigen lichaam (Tsakiris, Hesse, Boy, Haggard & Fink, 2007). Ook patiënten met anosognosie voor hemiplegie, een aandoening waarbij men zich niet bewust is over het verlamd zijn van bepaalde lichaamsdelen, vertonen vaak lesies in de het middelste deel van de insula (Karnath, Baier & Nagele, 2005; Spinazzola; Pia, Folegatti & Marchetti, 2008). Een review waarin de verschillende functies van de insula worden

bediscussieerd en zijn rol wordt gerelateerd aan allerlei vormen van bewustzijn, werd recentelijk gepubliceerd door Craig (2009). Hoe deze bevindingen echter gerijmd kunnen worden met de activiteit van dit hersendeel bij de observatie van fouten, is onduidelijk.

Richtingen voor Onderzoek in de Toekomst

In het huidige onderzoek werd geen evidentie gevonden voor de betrokkenheid van het spiegelneuronensysteem bij de verwerking van dagdagelijkse fouten. Eerder dan dit systeem immers, stond een meer algemeen foutenmonitoringssysteem in voor de verwerking van de fouten, allicht naast processen van mentaal reflecteren over de oorzaak van de fouten. In onderzoek naar de verwerking van de eigen fouten merken sommige auteurs echter op dat niet alle fouten door dit frontomediale systeem verwerkt worden (zie o.m. Krigolson & Holroyd, 2006; 2007 en Krigolson et al., 2008). Zo suggereren onderzoekers dat fouten in continue bewegingen waar het actiedoel (nog) niet bereikt is, verwerkt worden door een 'secundair' foutenverwerkingssysteem dat gelegen is in posterieur pariëtale delen van de cortex (merk ook op dat in de EEG-studie van De Bruijn en collega's geen ERN geobserveerd werd bij executiefouten maar wel een P300). Interessant in de huidige context is dat er wel degelijk evidentie bestaat dat het spiegelneuronensysteem van een observator betrokken is bij de verwerking van deze zogenaamde 'low-level' fouten, wanneer zij geobserveerd werden bij een andere persoon (Malfait et al., 2009). In deze ene fMRI-studie immers, ondervonden onderzoekers namelijk dat de activiteit in de premotorcortex en de intraparietale sulcus van de observator werd gemoduleerd door de grootte van de geobserveerde motorische fouten. Bovendien werd in een andere studie evidentie gevonden voor een tijdsspecifieke toename van hersenactiviteit in motorische delen van het brein na het zien van foutieve t.o.v. correcte basketbalshots, echter alleen bij atleten die hierover een grote motorische expertise hadden (Aglioti et al., 2008). Deze foutenvorm staat conceptueel ver van de fouten in de huidige studie, gezien in de foutencondities in de filmpjes eerder taak- dan bewegingsdoelen gemist worden. Het is echter niet onwaarschijnlijk dat bij de verwerking van deze continue motorische fouten een groter beroep wordt gedaan op het spiegelneuronensysteem dan bij die van discrete fouten. De evidentie hiervoor is echter erg versnipperd in de literatuur. In hoeverre dit zogenaamde 'secundaire foutensysteem' ook instaat voor de verwerking van geobserveerde motorische fouten van anderen in experimentele en dagdagelijkse contexten en wat de rol van motorische simulatieprocessen is hierbij, zou beeldvormingsonderzoek kunnen uitwijzen.

CONCLUSIE

In de huidige studie werd door middel van fMRI onderzoek gedaan naar de hersengebieden die betrokken zijn bij de verwerking van geobserveerde dagdagelijkse machinale en menselijke fouten. Uit de resultaten bleek dat deze beide foutenvormen hersenactiviteit uitlokken in de superieure frontale gyri, met in het geval van de machinale fouten een uitspreiding van de activatiecluster naar de posterieure mediale frontale cortex. Deze bevinding toonde aan dat het menselijke foutenverwerkingssysteem algemeen en niet-sociaal van aard is, gezien zijn responsiviteit bij dagdagelijkse fouten van zowel menselijke als niet- biologische oorzaak. Bovendien nam de activiteit in deze hersenregionen toe naargelang de geobserveerde gebeurtenissen meer onverwacht waren. De analogie tussen het spiegelneuronensysteem en een 'spiegelend' prestatiemonitoringsysteem wordt in de literatuur rond geobserveerde fouten vaak gemaakt, waarbij delen van dit spiegelneuronensysteem wel eens aangevoerd worden als deel uitmakend van het foutenverwerkingssysteem. In de huidige studie vertoonden hersengebieden zoals de inferieur frontale gyri, de superieur temporale sulcus en de inferieur pariëtale sulcus verhoogde activiteit bij het zien van fouten. Dit zijn alle hersenregio's, waarvan neurowetenschappers suggereren dat zij spiegelneuronen herbergen. Gezien echter niet alleen de confrontatie met een menselijke fout maar ook die met een machinale fout en met een verwachtingsschending verhoogde hersenactiviteit in deze gebieden uitlokte, is het onwaarschijnlijk dat een motorische simulatie van de foutieve acties voorkwam in deze studie. Daarentegen werd geargumenteed dat het begrijpen van de fouten in deze studie tot stand kwam door een mentale reflectie over de oorzaak van de fouten, waarbij ook delen van het visuele systeem (zoals de extrastriate body area en het lateraal occipitaal complex) betrokken zouden zijn.

DANKWOORD

Deze thesis had niet tot stand kunnen komen zonder heel wat mensen die hun tijd en hulp enthousiast en belangeloos hebben ingezet. Zo wil ik de gelegenheid aangrijpen om Camiel Hermans uit de grond van mijn hart te bedanken voor zijn enorme en wekenlange hulp bij het monteren en trukeren van de stimulusfilmpjes, wat toch wel het meest cruciale aspect van deze studie was. Arno Thielens en Sam Voeten wil ik bedanken voor de tijd die zij hebben vrijgemaakt voor het beoordelen van eerdere versies van de stimulusfilmpjes. Ook ben ik Wouter De Baene dankbaar, omdat ik meer dan een volledig weekend lang kon genieten van zijn fMRI-expertise tijdens de experimentafnamen en bovendien omdat hij hierbij een erg sympathieke metgezel bleek. Verder verdient Derek Verleye mijn bijzondere dank, omdat hij deze masterproef op eigen initiatief en met een kritisch oog op het taalkundige rooster legde. Ik heb erg veel geluk gehad een thesisbegeleidster als Charlotte Desmet te treffen, met wie de samenwerking zo onwaarschijnlijk vlot verliep dat ik haar hiervoor wil danken. Daarenboven ben ik ook mijn promotor Marcel Brass erg dankbaar, omdat hij door middel van zijn altijd positieve aanpak het beste in mij naar boven weet te brengen. En, last but not least, wil ik hen allemaal bedanken die mij met behulp van veel thee wisten op te vangen als het dan toch even wat minder goed met me ging. Zij weten wel wat ze voor me betekenen.

Zonder al deze mensen was deze studie nooit geworden tot wat hij nu is. Bedankt.

REFERENTIES

- Aglioti, S. M., Cesari, T., Romani, M., Urgesi, C. (2008). Action anticipation and motor resonance in elite basketball players. *Nature Neuroscience*, *11*, 1109-1116.
- Amodio, D. M. & Frith, C. D. (2006). Meeting of minds: the medial frontal cortex and social cognition. *Neuroscience Nature Reviews*, *7*, 268-277.
- Bates, A. T., Patel, T. P. & Liddle, P. F. (2005). External behavior monitoring mirrors internal behavior monitoring: Error-related negativity for observed errors. *Journal of Psychophysiology*, *19* (4), 281-288.
- Bandura, A. (1977). *Social Learning Theory*. New York: General Learning Press.
- Blandin, Y. & Proteau, L. (2000). On the cognitive basis of observational learning: Development of mechanisms for the detection and correction of errors. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *53A* (3), 846-867.
- Bekkering, H., de Bruin, E. R. A., Cuijpers, R. H., Newman-Norlund, R., van Schie, H. T. & Meulenbroek, R. (2009). Joint action: Neurocognitive mechanisms supporting human interaction. *Topics in Cognitive Science*, *1*, 340-352.
- Botvinick, M. M., Braver, T. S., Carter, C. S., Barch, D. M. & Cohen, J. D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. *Psychological Review*, *108*(3), 624-652.
- Brass, M., Bekkering, H., Wohlschlagel, A. & Prinz, W. (2000). Compatibility between observed and executed finger movements: comparing symbolic, spatial, and imitative cues. *Brain & Cognition*, *44*, 124-43.
- Brass, M., Schmitt, R. M., Spengler, S. & Gergely, G. (2007). Investigating action understanding: inferential processes versus action simulation. *Current Biology*, *17*, 1-5.
- Brown, L. E., Wilson, E. T., Obhi, S. S. & Gribble, P. L. (2010). Effect of trial order and error magnitude on motor learning by observing. *Journal of Neurophysiology*, *104* (3), 1409-1416.
- Buccino, G., Lui, F., Canessa, N., Patteri, I., Lagravinese, G., Benuzzi, F., Porro, C. A. & Rizzolatti, G. (2004). Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspecifics: An fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience* *16* (1), 114-126.

- Calvo-Merino, B., Glaser, D. E., Grèzes, J., Passingham R. E. & Haggard, P. (2005). Action observation and acquired motor skills: An fMRI study with expert dancers. *Cerebral Cortex*, *15* (8), 1243-1249.
- Calvo-Merino, B., Grezes, J., Glaser, D. E., Passingham, R. E. & Haggard, P. (2006). Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation. *Current Biology*, *16*, 1905-1910.
- Caspers, S., Zilles, K., Laird, A. R. & Eickhof, S.B. (2010). ALE meta-analysis of action observation and imitation in the human brain. *Neuroimage*, *50*, 1148-1167.
- Carp, J., Halenar, M. J., Quandt, L. C., Sklar, A. & Compton, R. J. (2009). Perceived similarity and neural mirroring: Evidence from vicarious error processing. *Social Neuroscience*, *4* (1), 85-96.
- Chambon, V., Domenech, P., Pacherie, E., Koechlin, E., Baraduc, P. & Farrer, C. (2011). What are they up to? The role of sensory evidence and prior knowledge in action understanding. *PLoS ONE*, *6*(2), e17133.
- Chong, T. T., Cunnington, R., Williams, M. A., Kanwisher, N. & Mattingley, J.B. (2008) fMRI adaptation reveals mirror neurons in human inferior parietal cortex. *Current Biology*, *18*, 1576–1580.
- Clark, V. P., Fannon, S., Lai, S., Benson, R. & Bauer, L. (2000). Responses to rare visual target and distractor stimuli using event-related fMRI. *Journal of Neurophysiology*, *83*, 3133-3139.
- Collins, D. L., Neelin, P., Peters, T. M., Evans, A. C., (1994). Automatic 3D intersubject registration of MR volumetric data in standardized Talairach space. *Journal of Computer Assisted Tomography*, *18*, 192–205.
- Costantini, M., Galati, G., Ferretti, A., Caulo, M., Tartaro, A., Romani, G. L. & Aglioti S. M. (2005). Neural systems underlying observation of humanly impossible movements: An fMRI study. *Cerebral Cortex*, *15*, 1761-1767.
- Craig, A. D. (2009). How do you feel-now? The anterior insula and human awareness. *Nature Reviews Neuroscience*, *10*(1), 59-70.
- Culham, J. C. & Valyear, K. F. (2006). Human parietal cortex in action. *Current Opinion in Neurobiology*, *16*, 205-212.

- De Bruijn, E. R. A., Schubotz, R. L. & Ullsperger, M. (2007). An event-related potential study on the observation of erroneous everyday actions. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 7 (4), 278-285.
- Desmet, C., Fias, W., Hartstra E. & Brass, M. (2011). Errors and conflict at the task level and the response level. *The Journal of Neuroscience*, 31 (4), 1366-1374.
- Downing, P. E., Jiang, Y., Shuman, M. & Kanwisher, N. (2001). A cortical area selective for visual processing of the human body. *Science*, 293, 2470-2473.
- Downing, P. E., Peelen, M. V., Wiggett, A. J., Tew, B. D. (2006). The role of the extrastriate body area in action perception. *Social Neuroscience*, 1(1), 52-62.
- Duvernoy, H. M. (1999). *The Human brain. Surface, Blood Supply and Three-dimensional Sectional Anatomy*. Second Completely Revised and Enlarged Edition. SpringerWienNewYork.
- Ehlis, A.-C., Herrmann, M.J., Bernhard, A. & Fallgatter, A.J. (2005). Monitoring of internal and external error signals. *Journal of Psychophysiology*, 19(4), 263-269.
- Falkenstein, M., Hohnsbein, J., Hoormann, J. & Blanke, L. (1990). Effects of cross-modal divided attention on late ERP components: II. Error processing in choice reaction tasks. *Electroencephalography & Clinical Neurophysiology*, 78, 447-455.
- Fiehler, K., Ullsperger, M. & von Cramon, D. Y. (2004). Neural correlates of error detection and error correction: is there a common neuroanatomical substrate? *European Journal of Neuroscience*, 19, 3081-3087.
- Fukushima, H. & Hariki, K. (2006). Perceiving an opponent's loss: Gender-related differences in the medial frontal negativity. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 1(2), 149-157.
- Fukushima, H. & Hariki, K. (2009). Whose loss is it? Human electrophysiological correlates of non-self reward processing. *Social Neuroscience*, 4(3), 261-275.
- Gehring, W. J., Coles, M. G. H., Meyer, D. E. & Donchin, E. (1990). The error-related negativity: An event related brain potential accompanying errors. *Psychophysiology*, 27, S34, (Abstract).
- 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(6), 385-390.

- Gentsch, A., Ullsperger, P. & Ullsperger M. (2009). Dissociable medial frontal negativities from a common monitoring system for self- and externally caused failure of goal achievement. *NeuroImage*, 47, 2023-2030.
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Avidan, G., Itzhak, Y. & Malach, R. (1999). Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex. *Neuron*, 24, 187-203.
- Grossman, E. D. & Blake, R. (2002). Brain areas active during visual perception of biological motion. *Neuron*, 35, 1167-1175.
- 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.
- Holroyd, C. B. & Coles, M. G. H. (2002). The neural basis of human error processing: Reinforcement learning, dopamine and the error-related negativity. *Psychological Review*, 109(4), 679-709.
- Holroyd, C. B., Yeung, N., Coles, M. G. H. & Cohen, J. D. (2005). A mechanism for error detection in speeded response time tasks. *Journal of Experimental Psychology: General*, 134 (2), 163-191.
- Holroyd, C. B., Nieuwenhuis, S., Yeung, K., Nystrom, K., Mars, R. B., Coles, M. G. & Cohen, J. D. (2004). Dorsal anterior cingulate cortex shows fMRI response to internal and external error signals. *Nature Neuroscience*, 7, 497-498.
- Horn, H., Syed, N., Lanfermann, H., Maurer, K. & Dierks, T. (2003). Cerebral networks linked to the event-related potential P300. *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience*, 253 (3), 154-159.
- Iacoboni, M., Molnar-Szakacs, I., Gallese, V., Buccino, G., Mazziotta, J. C. & Rizzolatti, G. (2005). Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system. *Plos Biology*, 3 (3), 529-535.
- Itagaki, S. & Katayama, J. (2008). Self-relevant criteria determine the evaluation of outcomes induced by others. *Neuroreport*, 19, 383-387.

- Jastroff, J., Clavagnier, S., Gergely, G. & Orban, G. A. (2011). Neural mechanisms of understanding rational actions: middle temporal activation by contextual violation. *Cerebral Cortex*, *21*, 318-329.
- Joyce, J. (1922). *Ulysses*. Paris: Shakespeare and co.
- Kang, S. K., Hirsh, J. B. & Chasteen, A. L. (2010). Your mistakes are mine: Self-other overlap predicts neural response to observed errors. *Journal of Experimental Social Psychology*, *46*, 229-232.
- Karnath, H. O., Baier, B. & Nagele, T. (2005). Awareness of the functioning of one's own limbs mediated by the insular cortex? *Journal of Neuroscience*, *25*, 7134-7138.
- Keysers, C. & Gazzola, V. (2006). Towards a unifying neural theory of social cognition. *Progress in Brain Research*, *156*, 379-401.
- Kilner, J. M., Neal, A., Weiskopf, N., Friston, K. J. & Frith, C. D. (2009). Evidence of mirror neurons in human inferior frontal gyrus. *The Journal of Neuroscience*, *29* (32), 10153-10159.
- Klein, T. A., Endrass, T., Kathmann, N., Neumann, J., von Cramon, Y. D. & Ullsperger, M. (2007). Neural correlates of error awareness. *Neuroimage*, *34* (4), 1774-1781.
- Koban, L., Pourtois, G., Vocat, R. & Vuilleumier, P. (2010). When your errors make me lose or win: Event-related potentials to observed errors of cooperators and competitors. *Social Neuroscience iFirst*, 1-15.
- Koelewijn, T., van Schie, H. T., Bekkering, H., Oostenveld, R. & Jensen, O. (2008). Motor-cortical beta oscillations are modulated by correctness of observed action. *NeuroImage*, *40*, 767-775.
- Krienen, F. M., Tu, P.-C. & Buckner, R. L. (2010). Clan mentality: Evidence that the medial prefrontal cortex responds to close others. *The Journal of Neuroscience*, *30*(41), 13906-13915.
- Krigolson, O. E. & Holroyd, C. B. (2006). Evidence for hierarchical error processing in the human brain. *Neuroscience*, *137*, 13-17.
- Krigolson, O. E. & Holroyd, C. B. (2007). Hierarchical error processing: Different errors, different systems. *Brain Research*, *1155*, 70-80.

- Krigolson, O. E., Holroyd, C. B., Van Gyn, G. & Heath, M. (2008). Electr(encephalographic) correlates of target and outcome errors. *Experimental Brain Research*, 190 (4), 401-411.
- Leng, Y. & Zhou, X. (2010). Modulation of the brain activity in outcome evaluation by interpersonal relationship: An ERP-study. *Neuropsychologia*, 48, 448-455.
- Liepelt, R. & Brass, M. (2010). Automatic imitation of physically impossible movements. *Social Cognition*, 28(1), 59-73.
- Liepelt, R., Von Cramon, D.Y., Brass, M. (2008). How do we infer others' goals from non-stereotypic actions? The outcome of context-sensitive inferential processing in right inferior parietal and posterior temporal cortex. *NeuroImage*, 42, 784-792.
- Linden, D. E. J. (2005). The P300: where in the brain is it produced and what does it tell us. *The Neuroscientist*, 11, 563-576.
- Magno, E., Foxe, J. J., Molholm, S., Robertson, I. H. & Garavan, H. (2006). The anterior cingulate and error avoidance. *Journal of Neuroscience*, 26, 4769-4773.
- Malach, R., Reppas, J. B., Benson, R. R., Kwong, K. K., Jiang, H., Kennedy, W. A., Ledden, P. J., Brady, T. J., Rosen, B. R. & Tootell, R. B. H. (1995). Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *PNAS*, 92(18), 8135-8139.
- Malfait, N., Valyear, K. F., Culham; J.C., Anton, J.-L., Brown, L.B. & Gribble; P.L. (2009). fMRI activation during observation of others' reach errors. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22 (7), 1493-1503.
- Manthey, S., Ricarda, I., Schubotz, D. von Cramon, Y. (2003). Premotor cortex in observing erroneous action: an fMRI study. *Cognitive Brain Research*, 15, 296-307.
- Miltner, W. H. R., Brauer, J., Hecht, H., Trippe, R. & Coles, M. G. H. (2003). Parallel brain activity for self-generated and observed errors. In *Errors, conflicts and the Brains. Current Opinions on Performance Monitoring* (eds. Ullsperger, M. & Falkenstein M.) 124-129 (MPI of Cognitive Neuroscience, Leipzig, 2004).
- Müller, B. C. N., Brass, M., Kühn, S., Tsai, C.-C., Nieuwboer, W., Dijksterhuis, et al. (2011). When Pinocchio acts like a human, a wooden hand becomes embodied. Action co-representation for non-biological agents. *Neuropsychologia*, 49(5), 1373-1377.

- Notebaert, W., Houtman, F., Van Opstal, F., Gevers, W., Fias, W., Verguts, T. (2009). Post-error slowing: An orienting account. *Cognition*, *111*, 275-279.
- Oldfield, R.C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, *9*, 97-113.
- Overbeek, T. J. M., Nieuwenhuis, S. & Ridderinkhof, K.R. (2005). Dissociable components of error processing: On the functional significance of the Pe vis-à-vis the ERN/Ne. *Journal of Psychophysiology*, *19*, 298-304.
- Press, C., Bird, G., Flach, R. & Heyes, C. (2005). Robotic movement elicits automatic imitation. *Cognitive Brain Research*, *25*, 632-640.
- Ramautar, J.R., Slagter, H.A., Kok, A. & Ridderinkhof, K.R. Probability effects in the stop-signal paradigm: the insula and the significance of failed inhibition. *Brain Research*, *1105*, 143-154 (2006).
- Ridderinkhof, R. K., Nieuwenhuis, S. & Braver T. S. (2007). Medial frontal cortex function: An introduction and overview. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, *7* (4), 261-265.
- Ridderinkhof, R. K., Ullsperger, M., Crone, E. K. & Nieuwenhuis, S. (2004) The role of the medial frontal cortex in cognitive control. *Science*, *306*, 443-447.
- Rizzolatti, G. & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience* *27*, 169-192.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Fogassi, L. & Gallese, V. (1996). Premotorcortex and the recognitions of motor actions. *Brain Research: Cognitive Brain Research*, *3*, 131-141.
- Rizzolatti, G., Fogassi, L. & Gallese, V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature Reviews Neuroscience*, *2*, 661–670.
- Rushworth, M. F. S., Buckley, M. J., Behrens, T. E. J., Walton, M. E. & Bannerman, D. M. (2007). Functional organization of the medial frontal cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, *17*, 220-227.
- Schuch, S. & Tipper, S. P. (2007). On observing another person's actions: Influences of observed inhibition and errors. *Perception & Psychophysics*, *69* (5), 828-837.

- Shane, M. S., Stevens, M. S., Harenski, C. L. & Kiehl, K. A. (2008). Neural correlates of the processing of another's mistakes: A possible underpinning for social and observational learning. *Neuroimage*, 42 (1), 450-459.
- Shane, M. S., Stevens, M. S., Harenski, C. L. & Kiehl, K. A. (2009). Double dissociation between perspective-taking and empathic-concern as predictors of hemodynamic response to another's mistakes. *Social Cognitive & Affective Neuroscience*, 4, 111-118.
- Somerville, L. H., Heatherton, T. F. & Kelley, W.M. (2006). Anterior cingulate cortex responds differentially to expectancy violation and social rejection. *Nature Neuroscience*, 9 (8), 1007-1008.
- Spinazzola, L., Pia, L., Folegatti, A., Marchetti, C. & Berti, A. (2008). Modular structure of awareness for sensorimotor disorders: evidence from anosognosia for hemiplegia and anosognosia for hemianaesthesia. *Neuropsychologia*, 46, 915-926.
- Strange, B. A., Duggins, A., Penny, W., Dolan, R. & Friston, K J. (2003). Information theory, novelty and hippocampal responses: unpredicted or unpredictable? *Neural Networks*, 18, 225-230.
- Tai, Y. F., Scherfler, C., Brooks, D. J., Sawamoto, N. & Castiello, U. (2004). The human premotor cortex is 'mirror' only for biological actions. *Current Biology*, 14, 117- 120.
- Talairach, J. & Tournoux, P. (1988). *Co-Planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain*. Thieme, Stuttgart.
- Taylor, S. F., Stern, E. R. & Gehring W. J. (2007). Neural systems for error monitoring: recent findings and theoretical perspectives. *The Neuroscientist*, 13, 160-172.
- Thorndike, E. L. (1911). *Animal Intelligence*. Macmillan.
- Tsai, C. - C. & Brass, M. (2007). Does the human motor system simulate Pinocchio's actions? Coacting with a human hand versus a wooden hand in a dyadic interaction. *Psychological Science*, 18 (12), 1058-1062.
- Tsakiris, M., Hesse, M. D., Boy, C., Haggard, P. & Fink, G. R. (2007). Neural signatures of body ownership: a sensory network for bodily self-consciousness. *Cerebral Cortex*, 17, 2235-2244.

- Ullsperger, M., Nittono, H. & von Cramon, Y. (2007). When goals are missed: dealing with self-generated and externally induced failure. *NeuroImage*, 35, 1356-1364.
- Ullsperger, M. & von Cramon, D. Y. (2003). Error monitoring using external feedback: Specific roles of the habenular complex, the reward system, and the cingulated motor area revealed by functional magnetic resonance imaging. *The Journal of Neuroscience*, 23(10), 4308-4314.
- Umiltà, M.A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C. & Rizzolatti, G. (2001). I know what you are doing: a neurophysiological study. *Neuron*, 31, 155-165.
- Van Schie, H. T., Mars, R. B., Coles, M. G. H. & Bekkering, H. (2004). Modulation of activity in medial frontal end motor cortices during error observation. *Nature Neuroscience*, 7 (5), 549-554.
- Van Veen V. & Carter, C. S. (2002). The anterior cingulate as a conflict monitor: fMRI and ERP studies. *Psychology & Behavior*, 77, 477-482.
- Yeung, N., Botvinick, M. M. B. & Cohen, J. D. (2004). The neural basis of error detection: Conflict monitoring and the error-related negativity. *Psychological Review*, 111 (4), 931-959.
- Yu, R. & Zhou, X. (2006). Brain responses to outcomes of one's own and other's performance in a gambling task. *Cognitive Neuroscience and Neuropsychology*, 17 (16), 1747-1751.

BIJLAGEN

Bijlage 1: Beschrijving van de Tien Dagdagelijkse Situaties in de Filmpjes

Situatie		Begin – menselijke actie – machinale actie
Koffiemachine	Correct resultaat	Koffietas wordt in machine gezet - knop voor ‘één tas koffie’ wordt ingedrukt - één tas koffie wordt bereid
	Menselijke fout	Koffietas wordt in machine gezet - knop voor ‘twee tassen koffie’ wordt ingedrukt – koffietas stroomt over
	Machinefout	Koffietas wordt in machine gezet - knop voor ‘één tas koffie’ wordt ingedrukt – koffietas stroomt over
	Verwachtings-schending	Idem correcte conditie + op het moment van het resultaat schip in linksonderste kwadrant van het beeld
Automatische deuren	Correct resultaat	Persoon loopt naar automatische deuren – toegangskaart wordt gescand – deuren openen zich en persoon loopt door
	Menselijke fout	Persoon loopt naar automatische deuren – bankkaart wordt gescand – deuren openen zich niet en persoon blijft staan
	Machinefout	Persoon loopt naar automatische deuren – toegangskaart wordt gescand – deuren openen zich tot in het midden, sluiten meteen weer en persoon blijft staan
	Verwachtings-schending	Idem correcte conditie + op het moment van het resultaat bowlingkegel in rechtsbovenste kwadrant van het beeld
Elektronische garagepoort	Correct resultaat	Persoon loopt naar garagepoort, code wordt afgelezen van papiertje – code wordt correct ingegeven – garagepoort opent zich en persoon loopt binnen
	Menselijke fout	Persoon loopt naar garagepoort, code wordt afgelezen van papiertje – code wordt incorrect ingegeven – garagepoort opent zich niet en persoon blijft staan

	Machinefout	Persoon loopt naar garagepoort, code wordt afgelezen van papiertje – code wordt correct ingegeven – garagepoort opent zich half, sluit dan meteen weer en persoon blijft staan
	Verwachtings-schending	Idem correcte conditie + op het moment van het resultaat zwarte veterschoen in rechtsonderste kwadrant van het beeld
Kopieerapparaat	Correct resultaat	Persoon loopt naar kopieerapparaat – legt papier met afbeelding van een kat correct in het scangedeelte, drukt op ‘kopieren’ – correcte kopie komt uit het apparaat
	Menselijke fout	Persoon loopt naar kopieerapparaat – legt papier met afbeelding van een kat maar half in het scangedeelte, drukt op ‘kopieren’ – kopie met halve kat komt uit het apparaat
	Machinefout	Persoon loopt naar kopieerapparaat – legt papier met afbeelding van een kat correct in het scangedeelte, drukt op ‘kopieren’ – kopie met inverse kleuren komt uit het apparaat
	Verwachtings-schending	Idem correcte conditie + op het moment van het resultaat witte staanlamp in rechtsonderste kwadrant van het beeld
Digitaal fototoestel	Correct resultaat	Persoon zet fototoestel op statief aan – neemt foto van plant op een vensterbank – correcte foto van plant komt in beeld
	Menselijke fout	Persoon zet fototoestel op statief aan – neemt foto van plant op een vensterbank met zijn vinger voor de lens – foto van de plant met een vinger erop komt in beeld
	Machinefout	Persoon zet fototoestel op statief aan – neemt foto van plant op een vensterbank – foto van plant met technische fouten erin komt in beeld
	Verwachtings-schending	Idem correcte conditie + op het moment van het resultaat blauwe auto in rechtsbovenste kwadrant van het beeld
Drankautomaat	Correct resultaat	Persoon stapt naar drankautomaat, leest ‘Anne: 1 cola’ van papiertje, stopt geld in de machine – drukt op toets voor een cola – blikje cola komt uit de machine

	Menselijke fout	Persoon stapt naar drankautomaat, leest ‘Anne: 1 cola’ van papiertje, stopt geld in de machine – drukt op toets voor een Fanta – blikje Fanta komt uit de machine
	Machinefout	Persoon stapt naar drankautomaat, leest ‘Anne: 1 cola’ van papiertje, stopt geld in de machine – drukt op toets voor een cola – blikje Fanta komt uit de machine
	Verwachtings-schending	Idem correcte conditie + op het moment van het resultaat huis in linksbovenste kwadrant van het beeld
Lift	Correct resultaat	Persoon wacht met trolleykoffertje op lift – persoon stapt in de lift, trekt het koffertje volledig binnen en drukt op (onbekende) toets – liftdeuren sluiten zich
	Menselijke fout	Persoon wacht met (trolley)koffertje op lift – persoon stapt in de lift en trekt het koffertje niet volledig mee binnen, drukt op (onbekende) toets– koffertje blijft tussen de liftdeuren zitten, liftdeuren openen zich weer
	Machinefout	Persoon wacht met trolleykoffertje op lift – persoon stapt in de lift, trekt het koffertje volledig binnen en drukt op (onbekende) toets – liftdeuren sluiten zich maar gaan meteen weer open
	Verwachtings-schending	Idem correcte conditie + op het moment van het resultaat groene emmer in rechtsbovenste kwadrant van het beeld
Digitale klok	Correct resultaat	Persoon kijkt op digitaal horloge (06:00) – stelt digitale klok in op ‘06:00’ – klok geeft ‘06:00’ weer
	Menselijke fout	Persoon kijkt op digitaal horloge (06:00) – stelt digitale klok in op ‘03:00’ – klok geeft ‘03:00’ weer
	Machinefout	Persoon kijkt op digitaal horloge (06:00) – stelt digitale klok in op ‘06:00’ – klok geeft eerst ‘06:00’ maar verspringt dan naar ‘03:01’

	Verwachtings-schending	Idem correcte conditie + op het moment van het resultaat houten stoel in linksonderste kwadrant van het beeld
Broodrooster *	Correct resultaat	Persoon steekt snede brood in de broodrooster – broodrooster wordt ingesteld op middelmatig niveau – brood komt goudbruin uit de broodrooster
	Menselijke fout	Persoon steekt snede brood in de broodrooster – broodrooster wordt ingesteld op hoogste niveau – brood komt zwart en smeulend uit de broodrooster
	Machinefout	Persoon steekt snede brood in de broodrooster – broodrooster wordt ingesteld op middelmatig niveau – brood komt zwart en smeulend uit de broodrooster
Elektrisch kookvuur *	Correct resultaat	Persoon zet pot met water op onderste van twee kookplaten – zet onderste kookplaat aan – na een tijd kookt het water in de pan
	Menselijke fout	Persoon zet pot met water op onderste van twee kookplaten – zet bovenste kookplaat aan – na een tijd kookt water in de pan nog altijd niet
	Machinefout	Persoon zet pot met water op onderste van twee kookplaten – zet onderste kookplaat aan – na een tijd kookt water in de pan nog altijd niet

* Deze situaties werden het minst goed begrepen in de ratingstudie en werden bijgevolg in het fMRI-experiment niet gebruikt.

Bijlage 2: Instructie en Vragen Gebruikt per Filmpje in de Ratingstudie

In het volgende uur zal je een aantal filmpjes te zien krijgen. Bekijk ze aandachtig en let goed op alle details. Beantwoord na afloop van elk filmpje de vragen. Je krijgt hier telkens ongeveer één minuut voor. Verander je antwoorden niet meer na het zien van andere filmpjes.

Begin alvast met aandachtig de vragen voor het eerste filmpje te lezen.

Filmpje ...

Hoe realistisch vind je de globale context/situatie?

Heel	eerder wel	neutraal	eerder niet	helemaal niet
5	4	3	2	1

Hoe waarschijnlijk vind je hetgeen gebeurt in het filmpje?

Heel	eerder wel	neutraal	eerder niet	helemaal niet
5	4	3	2	1

Wat is het doel van de persoon in het filmpje?

.....

Bereikte de persoon zijn doel?

ja/nee

Zo nee,

a) waarom niet?

.....

b) kon de persoon op het moment van de actie het probleem vermijden?

ja/nee

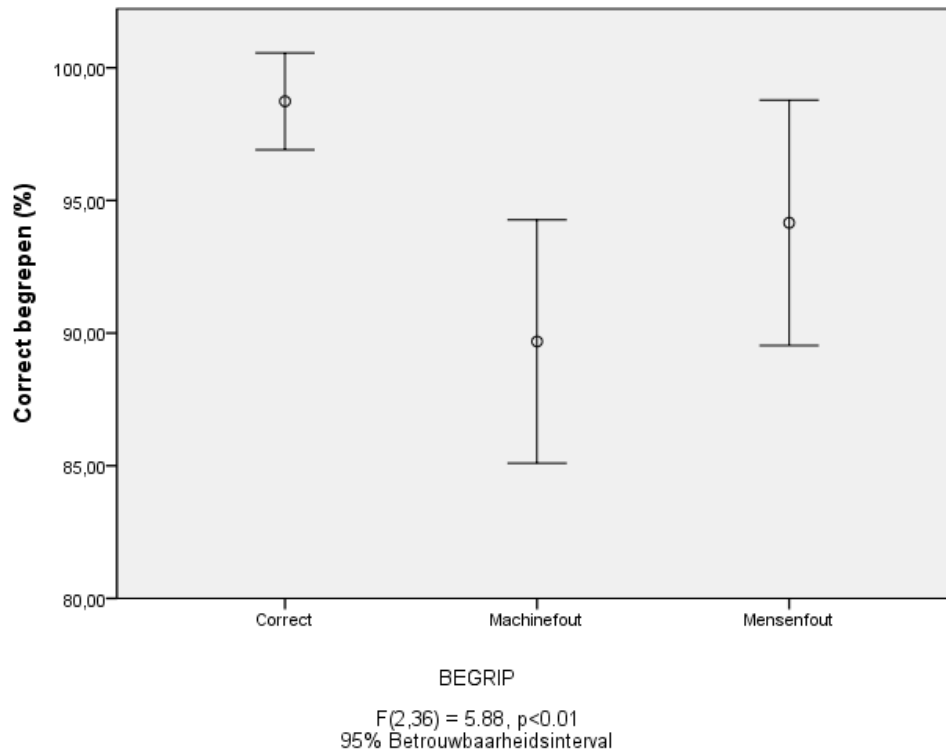
Zo ja, hoe?

.....

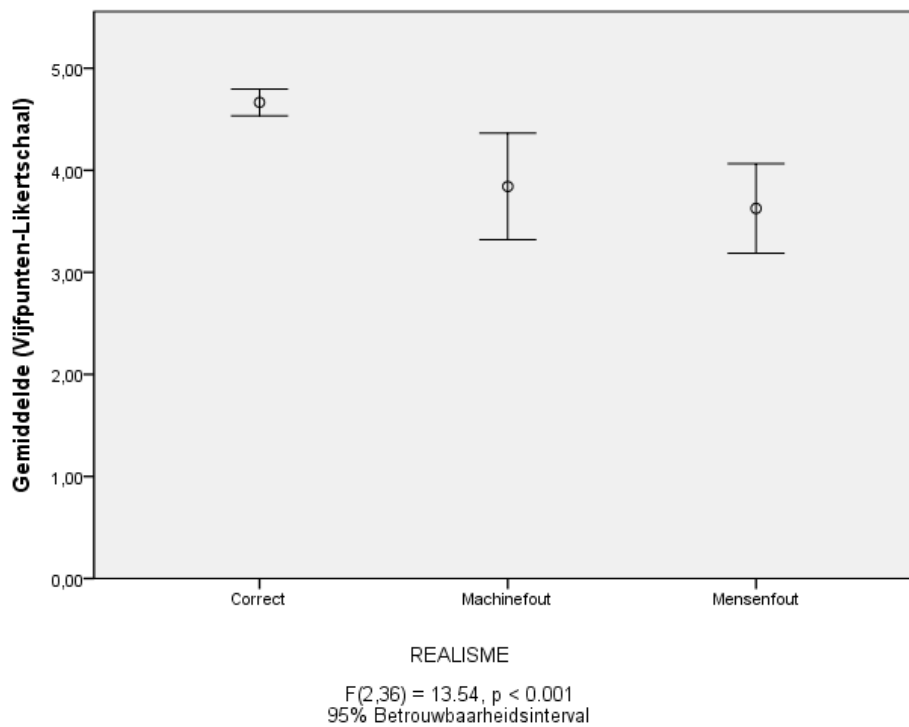
In welke mate viel het uiteindelijke resultaat te verwachten, gezien de handeling van de persoon?

Heel	eerder wel	neutraal	eerder niet	helemaal niet
5	4	3	2	1

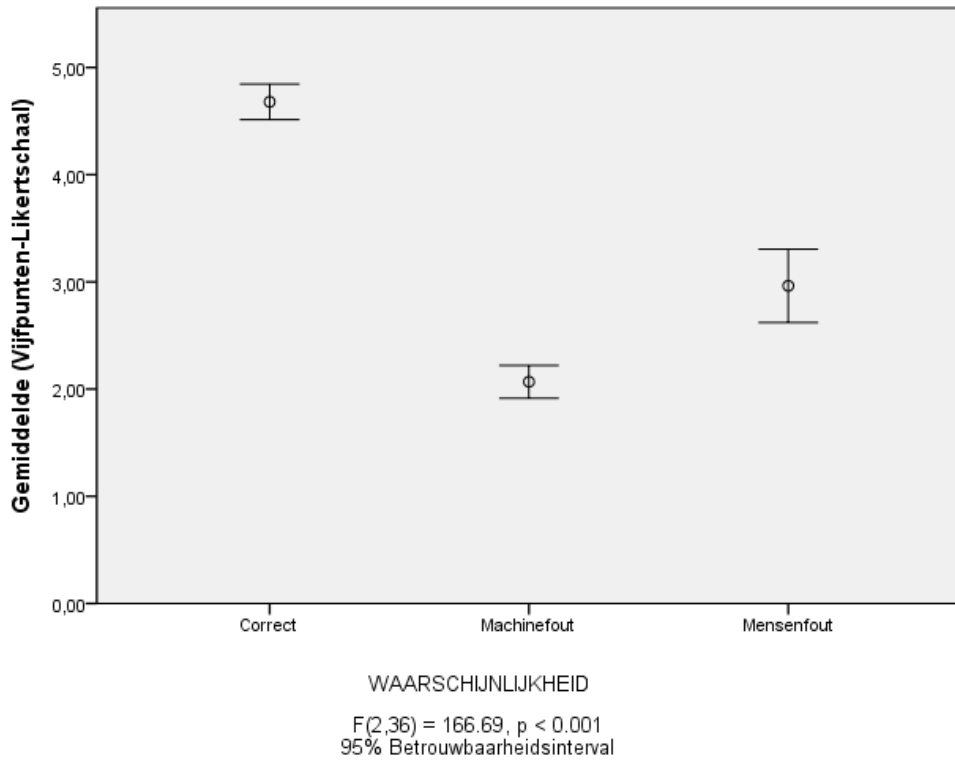
Bijlage 3: Grafische Weergave van de Resultaten van de Ratingstudie.



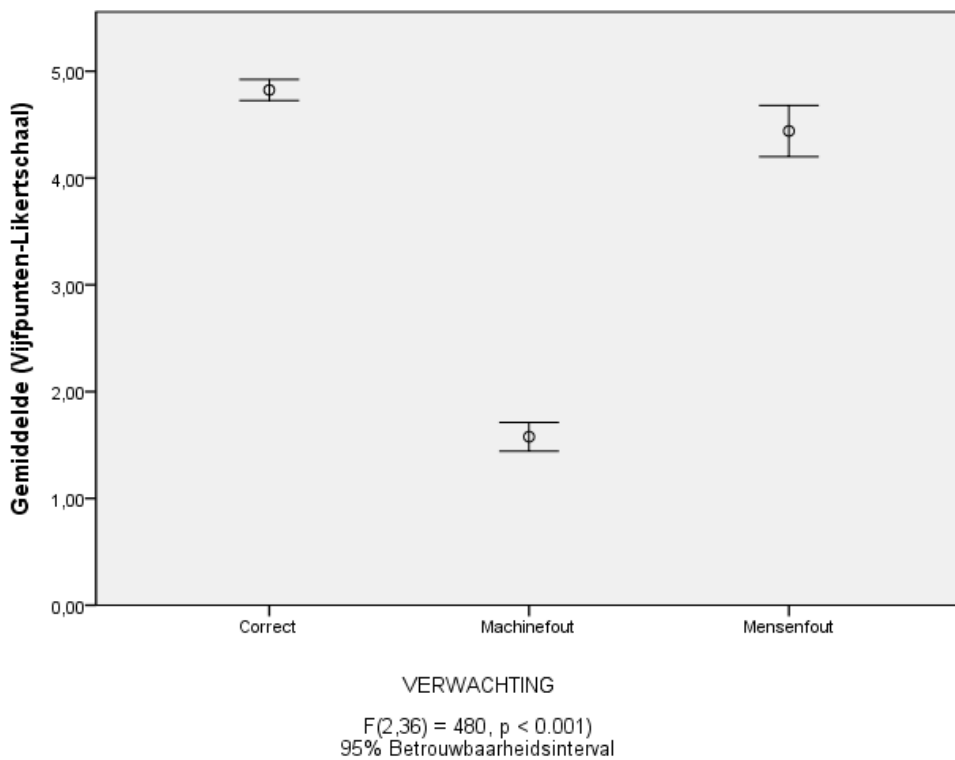
Figuur 1: Grafiek die het percentage correct begrepen filmpjes per conditie afbeeldt (zie tekst).



Figuur 2: Grafiek die het gemiddelde realisme van de filmpjes per conditie afbeeldt.



Figuur 3: Grafiek die de gemiddelde waarschijnlijkheid van de gebeurtenissen in de filmpjes afbeeldt per conditie.



Figuur 4: Grafiek die de gemiddelde verwachting van het eindresultaat (op basis van de menselijke handeling) in de filmpjes afbeeldt per conditie.

Bijlage 4: Vragen Gesteld aan Elke Proefpersoon in de Experimentele Studie (Catch-Trials)

Situatie ‘digitale fotocamera’:

Wat stond er op de foto?

1. Een exacte weergave van de bloempot
2. Een technisch incorrecte weergave van de bloempot
3. Een weergave van de bloempot met een vinger erop
4. De vensterbank

Situatie ‘automatische deuren’:

Wat gebeurde er in het filmpje?

1. Een bankkaart werd gescand, de deuren gingen niet (helemaal) open.
2. Een bankkaart werd gescand, de deuren gingen helemaal open.
3. Een toegangskaart werd gescand, de deuren gingen niet (helemaal) open.
4. Een toegangskaart werd gescand, de deuren gingen helemaal open.

Situatie ‘drankautomaat’:

Wat gebeurde er in het filmpje?

1. De knop ‘cola’ werd ingedrukt, er kwam een colablik uit de automaat.
2. De knop ‘cola’ werd ingedrukt, er kwam een fantablik uit de automaat.
3. De knop ‘fanta’ werd ingedrukt, er kwam een colablik uit de automaat.
4. De knop ‘fanta’ werd ingedrukt, er kwam een fantablik uit de automaat.

Situatie ‘elektrische garagepoort’:

Wat gebeurde er in het filmpje?

1. De code ‘4455’ werd ingedrukt, de poort ging helemaal open.
2. De code ‘4455’ werd ingedrukt, de poort ging niet (helemaal) open.
3. De code ‘5566’ werd ingedrukt, de poort ging helemaal open.
4. De code ‘5566’ werd ingedrukt, de poort ging niet (helemaal) open.

Situatie ‘klok’:

Wat gebeurde er in het filmpje?

1. De klok werd ingesteld op 03:00, de klok verspringt naar 06:01.
2. De klok werd ingesteld op 03:00, de klok blijft staan op 03:00.
3. De klok werd ingesteld op 06:00, de klok verspringt naar 03:01.
4. De klok werd ingesteld op 06:00, de klok blijft staan op 06:00.

Situatie ‘koffiemachine (Senseo)’:

Wat gebeurde er in het filmpje?

1. De knop voor ‘1 tas koffie’ werd ingedrukt, de koffietas liep over.
2. De knop voor ‘1 tas koffie’ werd ingedrukt, de koffietas liep niet over.
3. De knop voor ‘2 tassen koffie’ werd ingedrukt, de koffietas liep over.
4. De knop voor ‘2 tassen koffie’ werd ingedrukt, de koffietas liep niet over.

Situatie ‘kopieerapparaat’

Wat stond er op de kopie?

1. Een hond.
2. Een exacte kopie van de foto.
3. Een halve kat.
4. Een kopie van de foto met inverse kleuren.

Situatie ‘lift’:

Wat gebeurde er in het filmpje?

1. De koffer bleef tussen de liftdeuren zitten, de deuren gingen uiteindelijk toe.
2. De koffer bleef tussen de liftdeuren zitten, de deuren gingen uiteindelijk niet toe.
3. De koffer bleef niet tussen de liftdeuren zitten, de deuren gingen uiteindelijk toe.
4. De koffer bleef niet tussen de liftdeuren zitten, de deuren gingen uiteindelijk niet toe.

Bijlage 5: Tabel met de Hersenactivaties in het Contrast [mensenfout – correct]

Hersengebied	Cluster-grootte	z-score	L/R	x	y	z	Brodmann gebied
Superieur frontale gyrus, pre-supplementary motor area (pre-SMA)	101	4.89	R	6	30	57	6/8
Superieur precentrale sulcus	45	4.13	R	30	-12	60	6
Middelste deel van de insula (lange insulaire gyri)	397	7.89	R	39	-3	-9	n.v.t.
Inferieur frontale lob, pars triangularis	334	5.60	R	54	33	0	45
Laterale occipitotemporale cortex, extrastriate body area (EBA)	2152	5.42	L	-54	-72	3	37
Laterale occipitotemporale cortex, extrastriate body area (EBA)	1907	6.66	R	54	-69	6	37
Superieur temporale sulcus (STS), anterior segment	52	4.02	L	-60	-39	-3	21

Alle coördinaten komen overeen met de piekwaarden in een cluster en werden gerapporteerd in de MNI ruimte. Enkel clusters met een grootte van minimum 22 voxels werden gerapporteerd (zie methodesectie). (n.v.t. = niet van toepassing)

Bijlage 6: Tabel met de Hersenactivaties in het Contrast [machinefout – correct]

Hersengebied	Cluster-grootte	z-score	L/R	x	y	z	Brodmann gebied
Superieur frontale gyrus, pre-supplementary motor area (pre-SMA)	621	7.16	R	6	24	60	6
Ventrale posterieur cingulate cortex	44	4.92	L	-3	0	36	23/24
Inferieur frontale gyrus, pars opercularis	1466	5.89	R	51	18	15	9/44
Inferieur frontale gyrus, pars opercularis	1361	6.83	L	-54	21	15	9/44
Superieur temporale sulcus (STS)	1466	5.89	R	51	-21	-6	22
Intrapariëtale sulcus	110	3.86	R	36	-60	51	7
Lateraal-occipitale cortex	858	6.66	L	-57	-57	6	37
Thalamus (pulvinar)	205	5.08	R	9	-27	-3	n.v.t.
Caudate nucleus (basale ganglia)	39	4.17	L	-12	6	9	n.v.t.

Alle coördinaten komen overeen met de piekwaarden in een cluster en werden gerapporteerd in de MNI ruimte. Enkel clusters met een grootte van minimum 22 voxels werden gerapporteerd (zie methodesectie). (n.v.t. = niet van toepassing)

Bijlage 7: Tabel met de Hersenactivaties in het Contrast [verwachting – correct]

Hersengebied	Cluster-grootte	z-score	L/R	x	y	z	Brodmann gebied
Superieur frontale gyrus, pre-supplementary motor area (pre-SMA)	1416	7.74	L	-3	15	57	6
Inferieur frontale sulcus	42	3.78	R	42	9	30	6
Superieur precentrale sulcus	172	4.20	R	36	-3	54	6
Dorsolaterale prefrontale cortex	2148	7.31	L	-45	18	27	9
Superieur frontale sulcus	408	4.73	R	30	51	27	9
Anterieur deel van de insula (circular insulaire sulcus)	843	5.46	R	39	18	6	n.v.t.
Superieur temporale sulcus (STS), posterieur deel	438	4.13	R	60	-42	0	22
Collaterale sulcus	3625	6.00	R	33	-51	-12	37
Collaterale sulcus	99	4.64	L	-21	-66	-6	19
Caudate nucleus (basale ganglia)	99	4.64	L	-12	9	9	n.v.t.
Thalamus (pulvinar)	39	3.88	L	-24	-30	0	n.v.t.

Alle coördinaten komen overeen met de piekwaarden in een cluster en werden gerapporteerd in de MNI ruimte. De resultaten hebben een threshold van $p < 0.001$, ongecorrigeerd voor meerdere vergelijkingen, minimum clustergrootte 22.

Maken mensen en machines dezelfde fouten? Een fMRI-onderzoek.