

Neuroökonomie (Neuroeconomics)

Neuronale Mechanismen ökonomischer Entscheidungen

Gerd Böhmer

Institut für Physiologie und Pathophysiologie



Johannes Gutenberg-Universität
Duesbergweg 6
55128 Mainz

Zum Schutz der Copyright-Besitzer der Abbildungen und Grafiken, die in diesem Buch verwendet wurden, gelten die im Folgenden in englischer Sprache dargelegten Bestimmungen.

Terms and conditions for use of electronic products:

„Readers may view, browse, and/or download material for temporary copying purposes only, provided these uses are for non-commercial personal purposes. Except as provided by law, this material may not be further reproduced, distributed, transmitted, modified, adapted, performed, displayed, published, or sold in whole or in part, without prior written permission from the publisher.”

Vorwort

Dieses Buch wurde während der größten Finanz- und Wirtschaftskrise seit der großen wirtschaftlichen Depression von 1929 und den frühen 30er Jahren des letzten Jahrhunderts geschrieben. Die Stimmung dieser Finanz- und Wirtschaftskrise hatte vor allem Einfluss auf den Tenor der Kapitel zu Faktoren des Verhaltens und der Persönlichkeit auf die Risikokontrolle bei Entscheidungen nicht nur im Finanzsektor, sondern auch außerhalb dieses Bereichs, denn monetäre Entscheidungen sind möglicherweise lediglich als Spezialfälle der allgemeinen Entscheidungsprozesse aufzufassen. Die Ursachen der Entstehung der aktuellen Krise – soweit vollständig verstanden – lassen an der Annahme der Wirtschaftswissenschaftler zweifeln, der Mensch sei ein „Homo oeconomicus“, handle also vollständig rational. In Analysen und Kommentaren von Wirtschafts- und Finanzexperten, von Fachjournalisten und von Politikern die Finanzkrise betreffend kommt zum Ausdruck, dass dies wohl nicht der Fall ist, und es wird zunehmend deutlicher, dass es vor allem spezifische Persönlichkeitseigenschaften des Menschen sind, die zu begrenzter Rationalität bei Entscheidungen führen. Dabei ist die von den Persönlichkeitsmerkmalen abhängige Risikobereitschaft eines Entscheiders für ökonomisch-monetäre Entscheidungen von besonders hoher Relevanz.

In den folgenden Ausführungen dieses Buchs soll gezeigt werden, welche Regionen unseres Gehirns beteiligt sind, wenn Entscheidungen, vor allem ökonomische oder finanzielle Entscheidungen, gefällt werden. Dabei sollen Ergebnisse aktueller Studien vorgestellt werden, die die Aktivierung der entscheidungsrelevanten Regionen des Gehirns vor allem mit modernen bildgebenden Verfahren darstellen. Zudem sollen Ergebnisse vorgestellt werden, die Informationen über neuronale Mechanismen liefern, mit deren Hilfe unser Gehirn die Risiken unterschiedlicher Optionen einer Entscheidung bewertet und die Entscheidung kognitiv und emotional kontrolliert. Diese Vorgehensweise der neuro-wissenschaftlichen Betrachtung von Mechanismen, die den ökonomischen Entscheidungen zugrunde liegen, hat letzten Endes zu einer neuen Disziplin der Hirnwissenschaften geführt, die heute als „Neuroökonomie“ bezeichnet wird. Die wissenschaftlichen Erkenntnisse der Neuroökonomie könnten es in Zukunft erlauben, die Gültigkeit von Entscheidungstheorien oder sogar von ökonomischen Theorien zu überprüfen.

Die Kapitel der vorliegenden Übersicht sollen das Problem im Wesentlichen aus vier Hauptperspektiven beleuchten. Dabei wird dargestellt, wo im Gehirn ökonomische Parameter wie Gewinn und Verlust abgebildet werden (Gliederungspunkt III), welche Rolle anatomisch definierte Areale des Gehirns bei ökonomischen Entscheidungen spielen (IV und VIII), wie sich transiente oder chronische Störungen der für die Entscheidung relevanten Hirnareale auf die Entscheidungsprozesse und deren Kontrolle auswirken (V) und wie die für die Entscheidung relevanten Hirnareale miteinander vernetzt sind, um durch Interaktion und Modulation die Entscheidungen herbeizuführen (VII). Daneben soll der Einfluss von Persönlichkeitseigenschaften, sowie von physiologischen und genetischen Faktoren auf den Entscheidungsprozess angesprochen werden (VI). Da Entscheidungen nicht nur von intra-personalen Faktoren, sondern auch von sozialen und kulturellen Umfeldbedingungen bestimmt sind, soll dies in einem abgetrennten Kapitel dargelegt werden (IX). Die Diskussion (X) greift diese Aspekte nochmals auf und ergänzt sie durch andere Konzepte der Entscheidungsfindung, wie beispielsweise der Rolle der Intuition bei Entscheidungen und die Funktion der Bildung von Heuristiken bei Entscheidungen, die auf der Basis eingeschränkter Information getroffen werden müssen. Diese Darstellungen sind vor allem auf die Ergebnisse aktueller Studien fokussiert, um soweit wie möglich einen Überblick über moderne Konzepte zur Erklärung von Entscheidungsprozessen beim Menschen zu geben. Dabei wird auch deutlich, dass in vielen aktuellen Studien vor allem neuronale Mechanismen der Entscheidung im ökonomisch/monetären Bereich untersucht werden. Der Übersichtscharakter trifft eingeschränkt auch auf die Kapitel IX und X zu, erhebt aber keinen Anspruch auf Vollständigkeit der Betrachtungen.

Ergänzend sollen in den einleitenden Kapiteln I und II knappe Einführungen in die Entscheidungstheorien der Ökonomie sowie in die Neuroanatomie gegeben werden, um Interessenten aus dem jeweils anderen wissenschaftlichen Feld den Zugang zu dem neuen Arbeitsfeld der Neuroökonomie zu erleichtern. Daraus resultierend, kann Kapitel I von ökonomisch versierten Lesern ignoriert werden, während Kapitel II in analoger Weise von neurophysiologisch versierten Lesern übersprungen werden kann.

Literatur zur Neuroökonomie aktualisiert bis Mai 2010

Gliederung

I. Entscheidungstheorien – ein kurzer Abriss	1
II. Neuroanatomie – ein kurzer Überblick	10
Neuroanatomie entscheidungsrelevanter Hirnstrukturen	13
III. Abbildung ökonomischer Parameter im Gehirn	19
Gewinn und Verlust: Belohnung und „Bestrafung“	19
Wahrscheinlichkeit der Belohnung	22
Erwarteter Wert (expected value) und erwarteter Nutzen (expected utility) eines Gewinns	23
Unmittelbare oder verzögerte Belohnung	26
Entscheidung bei Risiko und Ungewissheit	30
IV. Funktion anatomisch definierter Abschnitte des Gehirns bei ökonomischen Entscheidungen	34
Präfrontaler Cortex	34
Medialer PFC	35
Lateraler PFC	39
Orbito-frontaler Cortex	40
Fronto-polarer Cortex	43
Inselcortex	45
Parietaler Cortex	47
Limbisches System	48
Cingulärer Cortex	48
Hippocampus	50
Amygdala (Mandelkern)	52
Basalganglien	53
Dorsales Striatum	53
Ventrales Striatum (Ncl. accumbens)	55
Mesencephalon/Ventrales tegmentales Areal	58

V.	Entscheidungsprozesse bei transienter oder chronischer Störung des frontalen Gehirns	65
	Änderung von Entscheidungsprozessen bei transcranialer Stimulation an hirngesunden Probanden	65
	Änderung von Entscheidungsprozessen bei Patienten mit Läsionen des Frontalhirns	69
VI.	Einflüsse von Persönlichkeitseigenschaften, von genetischen, hormonellen und geschlechtlichen Faktoren auf Entscheidungsprozesse	77
	Persönlichkeitseigenschaften	77
	Neurotizismus, Extraversion, Introversion	78
	Impulsivität	81
	Risikoattitüde	84
	Genetische Faktoren	86
	Hormonelle und geschlechtliche Faktoren	90
VII.	Neuronale Netzwerke der Entscheidung und der Ergebnis- kontrolle	93
VIII.	Finanzanlage: komplexe, langfristige Entscheidungen	100
IX.	Weitere Parameter riskanter Entscheidungen	105
X.	Ergänzende Aspekte: begrenzte Rationalität	110
XI.	Literatur	120
XII.	Nachweis der Abbildungen	137
XIII.	Verwendete Abkürzungen	141
XIV.	Versuchsparadigmen	144

I. Entscheidungstheorien – ein kurzer Abriss

Im Alltagsleben müssen ständig bewusst oder unbewusst Entscheidungen getroffen werden, die der jeweiligen persönlichen und gesellschaftlichen Situation angepasst sind. Viele dieser Entscheidungen sind eher trivial, aber einige Entscheidungen können von hoher Bedeutung sein, etwa um persönliche Ziele und den gewünschten persönlichen und gesellschaftlichen Erfolg zu erreichen. Alle Entscheidungen der Eltern eines Kindes und später dessen eigene Entscheidungen, die Bildung und die Ausbildung betreffend, sind für die berufliche Laufbahn, den sozialen und den finanziellen Erfolg von höchster Bedeutung. Zu den eher alltäglichen und trivialeren Entscheidungen gehören Antworten auf Fragen wie die folgenden: Wann muss ich am Morgen aufstehen und aus dem Haus gehen, um pünktlich am Arbeitsplatz zu sein? Was sollten wir heute einkaufen, um ein geplantes Abendessen zubereiten zu können? Wo sollen wir unseren diesjährigen Urlaub verbringen? Gilt es eine Entscheidung im Zusammenhang mit größeren Anschaffungen zu treffen, wie beispielsweise dem Kauf eines Hauses, eines PKWs oder auch nur eines PCs, greifen wir gewöhnlich auf sachliche Informationen zurück. Wir beschaffen uns aus unterschiedlichen Medien Informationsmaterial, beispielsweise aus Prospekten, aus fachspezifischen Journalen, aus dem Internet oder auch von Fachberatern. Danach wägen wir die Vor- und Nachteile eines Objekts im Vergleich zu den Eigenschaften eines Vergleichsobjekts ab – wir sind in solchem Kontext also offensichtlich bemüht, unsere Entscheidungen als *rational* denkende Menschen zu treffen.

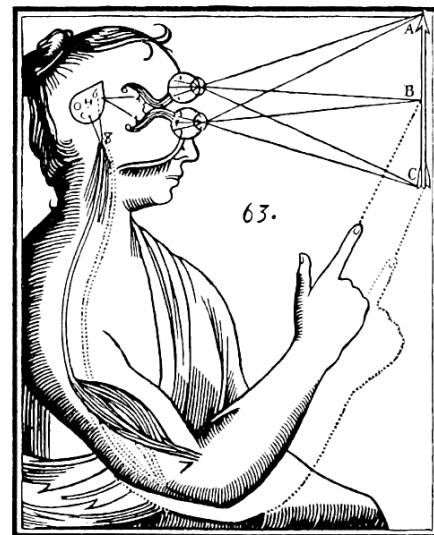
Allerdings müssen wir immer wieder feststellen, dass für die Entscheidungsfindung nicht nur rationale Argumente eine Rolle spielen, sondern auch Neigungen und emotionale Einfärbungen unserer Wahrnehmung. Bei der Betrachtung eines potentiellen Kaufobjekts ist unsere Wahrnehmung häufig emotional beeinflusst, woraus sich spezielle Präferenzen oder Sehnsüchte entwickeln. Im einfachsten Fall gefällt uns das Objekt – etwa ein PKW – in einer bestimmten Farbe besser als in einer anderen Farbe. Komplizierter werden die Entscheidungen, wenn mit einem ins Auge gefassten Objekt auch ein bestimmter Prestigewert verbunden ist oder verbunden zu sein scheint: zum Beispiel besitzt ein PKW der Marke Daimler für die meisten Bürger einen hohen Prestigewert, während das für einen PKW der Marke Opel nicht zutrifft. Interessanterweise lassen sich manche Fahrzeuge jedoch gerade

deswegen gut verkaufen, weil sie von solchen Prestigeeinschätzungen weitgehend unbelastet sind – dies gilt beispielsweise für einen VW der Reihe Golf. Gerade im Zusammenhang mit der Einschätzung des Prestigewerts eines Gegenstands entwickeln wir gelegentlich auch negative Emotionen. So stufen wir möglicherweise in Kenntnis der globalen Klimaänderung den Besitzer eines allradgetriebenen Geländewagens (SUV) als irrationalen Entscheider ein und versuchen unsere emotionale Einstellung zum fraglichen Objekt durch vermeintlich rationale Argumente wie „solche Majoautos haben einen klimaschädlich hohen Treibstoffverbrauch“ zu kontrollieren. Solche Art von Argumentation legt es nahe, anzunehmen, dass wir unsere Entscheidungen häufig auch gemäß der Normen einer gesellschaftlichen Gruppe treffen, der wir angehören (peer group).

Die Vorstellung, der Mensch sei ein rationaler Entscheider, basiert im Ansatz auf der Vorstellung des Philosophen und Naturwissenschaftlers René Descartes (1596-1650) von einer determinierten Welt. Nach dieser Vorstellung ist das Schicksal des Menschen vorbestimmt und daher auch seine Handlungen. Descartes entwickelte als Rationalist ein dualistisches Modell zur Erklärung der Handlungen des Menschen.



René Descartes (Renatus Cartesius, 1596-1650)
(Portrait von Frans Hals 1648)



Dieses Modell beinhaltet zum einen die Auffassung, unsere Handlungen seien vor allem von Sinnesreizen und dem motorischen System des Gehirns abhängig. Heute würde man sagen, diese Kategorie der Handlungen des Menschen basiert auf Reflexen oder Automatismen. Zum anderen forderte Descartes eine Kategorie von

Handlungen des Menschen, die nicht durch Sinnesreize ausgelöst, sondern durch die Seele gesteuert werden (Descartes, 1637). Diese Seele war nach der Vorstellung Descartes nicht Teil unseres Körpers, sondern war Teil einer übergeordneten Instanz. Demgemäß sind in der damaligen aus dem Protestantismus entwickelten deterministischen Weltvorstellung unsere Handlungen weitgehend vorbestimmt.

Die Steuerung der Entscheidungen des Menschen konnten erst nach Entwicklung des Wahrscheinlichkeitsbegriffs durch Blaise Pascal (1623-1662) in angemessener Weise beschrieben werden. Die Entwicklung der Wahrscheinlichkeitsbestimmung wird mit einem Briefwechsel zwischen Blaise Pascal und Pierre de Fermat von 1654 in Verbindung gebracht. In diesen Briefen wird nach Lösungen für die Einschätzung von Gewinnmöglichkeiten bei Glücksspielen gesucht, die von der damaligen gehobenen Gesellschaft Europas geschätzt und deren Lösungsprobleme diskutiert wurden. Pascal legt dabei ein Fundament für einen mathematischen Zugang zu den Gewinn- und Verlusteinschätzungen bei Glücksspielen, aus denen er dann die Grundlagen der Wahrscheinlichkeitsrechnung entwickelte. Diese Ideen wurden posthum in seinem Buch *Pensées* (1670) publiziert, in dem auch Pascals berühmte „Wette auf die Existenz Gottes“ dargelegt wird.



Blaise Pascal (1623-1663)
(Portrait P. de Champaigne)

Antoine Arnauld, ein Diskussionspartner Pascals im Kreis des Klosters von Port Royal, beschreibt 1662 mit seinem Koautor Pierre Nicole, dass Pascal eine Theorie der Entscheidung in einer ungewissen, probabilistischen Welt entwickelt hat. Diese „Theorie des erwarteten Werts“ (Expected Value Theory) besagt, dass die gewählte

Handlung einerseits vom Wert eines durch diese Entscheidung zu erzielenden Zugewinns abhängig ist, andererseits von der Wahrscheinlichkeit, mit der dieser Wertzuwachs eintritt ($Action = p \cdot Value$). Nach dieser Modellvorstellung (Rational Actor Model) wählen wir bei jeder Entscheidung diejenige Handlungsoption aus, die den größten zu „erwarteten Wertzuwachs“ verspricht. Dieses Modell bildet die Basis der Auffassung, der Mensch sei rational entscheidend, ein *Homo oeconomicus*. (Ein streng wissenschaftliches Fundament der Bestimmung der Wahrscheinlichkeit von Ereignissen wurde erst 1812 mit dem Werk *Théorie Analytique des Probabilités* von Pierre-Simon Laplace gelegt.)

Ebenfalls im Zusammenhang mit Glücksspielen fiel dem Mathematiker, Physiker und Physiologen Daniel Bernoulli (1700-1782) bei der Beobachtung von Glücksspielen auf, dass sich reale Spieler nicht im Sinne des „Rational Actor“ Modells rational verhielten, sondern scheinbar irrationale Entscheidungen trafen. Er machte seine ersten diesbezüglichen Beobachtungen bei einem Spiel, das auf dem Wurf einer Münze beruht (Adler oder Zahl). Bei diesem Spiel setzt der Spieler einen Geldbetrag ein (z. B. 1 €) und erhält bei Eintreffen von „Zahl“ eine Verdopplung des eingesetzten Betrags. Zeigt die Münze jedoch „Adler“, so geht der Einsatz verloren. Die Wahrscheinlichkeit, dass Zahl oder Adler eintrifft ist jeweils 50 % ($p = 0,5$).

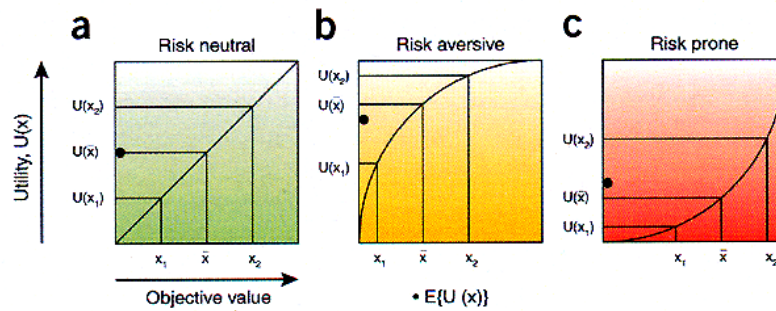


Daniel Bernoulli (1700-1782)

Gewinnt der Spieler das erste Spiel und spielt dann weiter, so wird wiederum beim Eintreffen von „Zahl“ der aus dem vorangegangenen Spiel hervorgegangene Gesamtbetrag verdoppelt. Beim Eintreffen von „Adler“ verliert der Spieler den gesamten Betrag. Unter der Annahme, die Expected Value Theory sei gültig, könnte

ein Spieler das Spiel *ad infinitum* fortsetzen, denn nach dieser Theorie gilt, dass der Erwartete Wert ($p \cdot \text{Wert}$) = $(0,5 \cdot 2) + (0,25 \cdot 4) + (0,125 \cdot 8)$ etc. für jedes Spiel = 1 ist und daher der Erwartete Wert für jedes Spiel gleich ist. Tatsächlich beobachtete Bernoulli aber, dass die Spieler das Spiel nach wenigen Spielwiederholungen beendeten. Da Bernoulli diese Beobachtung während seiner Zeit als Mitglied der Akademie der Wissenschaften und Künste in St. Petersburg (Russland) machte, wird diese Beobachtung als „St. Petersburg Paradox“ bezeichnet. Für die hiesige Betrachtung ist von Bedeutung, dass Bernoulli beschrieb, auf welche Weise sich persönliche Einschätzungen, Neigungen und Gefühle auf unsere Entscheidungen auswirken, d.h. wie nützlich das Resultat einer Handlung für uns ist. Man bezeichnet diesen Nutzen häufig auch als den „subjektiven Wert“ eines Zugewinns. Bernoulli beschreibt in seiner „Theorie des erwarteten Nutzens“ (Expected Utility Theory), dass der Nutzen eines Gewinns in einem logarithmischen Verhältnis zum objektiven Wert des Gewinns (Wert) steht: $\text{Nutzen} = \log(\text{Wert})$. Nach Bernoulli hängt unsere Entscheidung, eine bestimmte Handlung auszuführen, von zwei Faktoren ab – von der Wahrscheinlichkeit mit der ein Ereignis eintritt sowie vom subjektiven Nutzen des angestrebten Werts: $\text{Aktion} = p \cdot [\text{Nutzen}(\text{Wert})]$.

Dabei werden drei Gruppen von Entscheidern unterschieden (Lee, 2005; Abb. nächste Seite). Die erste Gruppe ist dadurch charakterisiert, dass für sie eine lineare Beziehung zwischen Wert und Nutzen besteht (Abb. a). Für die zweite Gruppe von Entscheidern gilt, dass die Zunahme des Nutzens im Bereich kleiner Werte überproportional ist, während sie sich im Bereich großer Werte progressiv abschwächt (konkave Nutzenfunktion; Abb. b). Für eine dritte Gruppe der Entscheider gilt die inverse Funktion: die Zunahme des Nutzens ist im Bereich kleiner Werte gering, nimmt aber im Bereich größerer und größter Werte mit wachsendem Wert überproportional zu (konvexe Nutzenfunktion; Abb. c). Das Verhalten der zweiten Gruppe von Menschen (konkave Nutzenfunktion) wird als risikoavers eingestuft, während das Verhalten der dritten Gruppe von Menschen (konvexe Nutzenfunktion) als risikobereit eingestuft wird. Das Verhalten der ersten Gruppe von Entscheidern (lineare Nutzenfunktion) wird als risikoneutral bezeichnet (diese lineare Nutzenfunktion ist für das praktische Leben von lediglich theoretischer Bedeutung und ist daher für die hier vorgestellten Betrachtungen weitgehend irrelevant).



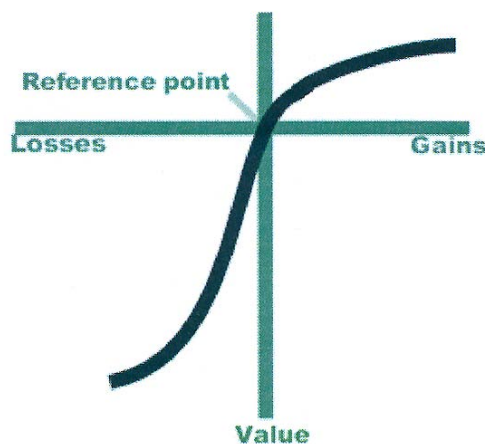
Lee, 2005

Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: Nat. Neurosci. 8, 1129-1130, copyright 2005

Um die Begriffe anschaulicher darzustellen, können Beispiele aus dem Bereich des Alltagslebens dienen. Ein Mensch, der sein Leben mit einem geringen Lohn bestreiten muss, schätzt die Ersparnisse, die er durch einen Einkauf bei einem Discounter erzielen kann, als wertvoll ein. Dagegen sind solche Ersparnisse für einen Menschen mit hohem monatlichem Einkommen von geringem Interesse und können für ihn den Verlust an Lebensqualität, der durch die relativ geringere Qualität der beim Discounter angebotenen Waren verursacht wird, nicht ersetzen. Ein einfaches Beispiel aus dem Bereich der Vermögensanlage veranschaulicht die Verhältnisse noch besser. Der risikoaverse Anleger ist dadurch gekennzeichnet, dass er die relativ niedrige Verzinsung einer festverzinslichen Staatsanleihe wegen der subjektiv höheren Sicherheit dieser Anlageform über die möglichen größeren Erträge einer Anlage in Aktien stellt, weil er die Aktienanlage als zu riskant einstuft. Dagegen schätzt der risikobereite Anleger die Erträge aus festverzinslichen Anleihen als zu gering ein, berücksichtigt zusätzlich die Inflation und die Besteuerung der Zinsen, und bevorzugt schließlich die Chance eines deutlich größeren Ertrags aus Aktien trotz des (scheinbar) größeren Risikos.

Für die Nutzenfunktion, die eine risikoaverse Haltung des Entscheiders anzeigt, gilt für die „Sättigungsphase“, dass eine weitere Zunahme der Menge oder des Werts des erworbenen Guts nicht zu einer weiteren Steigerung des Nutzens führt. Diese Begrenzung der Steigerung des Nutzens des Werts einer weiteren Einheit des Guts wird als Grenznutzen (marginal utility) bezeichnet. Ist der Grenznutzen eines zusätzlichen Gewinns beispielsweise = 0, ist eine weitere Zunahme des Werts des betrachteten Guts für den Erwerber nicht von Nutzen, weshalb er auf den Erwerb dieser weiteren Einheit des Guts vermutlich verzichtet.

Die Auffassung vom Menschen als rationalem Wesen wurde etwa Mitte des 19. Jahrhunderts verlassen und wurde erst durch von Neumann und Morgenstern (1944) „wiederbelebt“ und auf eine mathematische Basis gestellt. Jedoch führten spätere Untersuchungen von Entscheidungsprozessen häufig zur Beobachtung, dass in der Praxis Entscheidungen von der Rationalität abwichen. Daraus wurde die Vorstellung von der Entscheidung gemäß eines „subjektiven erwarteten Nutzens“ entwickelt (Savage, 1954). Diese Irrationalitäten bei der Entscheidung wurden in jüngerer Zeit sehr systematisch untersucht. Vor allem die Analyse durch Kahneman und Tversky (1979), die zur Entwicklung der „Prospect Theory“ geführt hat, ist für die hiesigen Betrachtungen auch deshalb von Bedeutung, weil in diese Entscheidungstheorie die nichtlineare Einschätzung von Gewinn und Verlust einbezogen ist.



aus Wikipedia (engl. web-site; former version): Prospect Theory

Die „Prospect Theory“ berücksichtigt die Beobachtung, dass die subjektive Empfindung eines Menschen bezüglich des Werts seines Vermögens von dessen Veränderung abhängig ist. Tritt aufgrund einer Entscheidung ein Verlust an Wert des Vermögens ein, so wird dieser Verlust subjektiv deutlich stärker gewichtet (etwa 1,8-fach) als ein gleichwertiger Gewinn. Diese Haltung wird von Kahneman und Tversky als „Verlustaversion“ bezeichnet.

Neben den Einflüssen von Wert und Nutzen eines bei der Entscheidung erstrebten Gewinns ist die Frage nach dem Zeitpunkt der Zuteilung der Belohnung von einiger Bedeutung. In Untersuchungen mit Gewinnspielen bevorzugten die meisten Probanden die schnelle Auflösung der Ungewissheit darüber, ob ein Gewinn erzielt

wird oder nicht. Wird dem Probanden die Entscheidung zwischen einem Spiel mit sofort zu erzielendem Gewinn und einem Spiel mit zeitlich verzögerter Belohnung abverlangt, so lässt er sich auf die zeitliche Verzögerung nur dann ein, wenn er eine Risikoprämie erhält. Das heisst, der Nutzen eines verzögert zu erzielenden Gewinns nimmt mit der Dauer der Verzögerung ab (temporal discount; zur Übersicht siehe Ariely & Zakay, 2001). Die Ungewissheit über den Ausgang einer Entscheidung kann mit ängstlicher Erwartung verbunden sein (zur Übersicht s. Wu, 1999). Diese Art von Ängstlichkeit ist im Unterschied zur gewöhnlichen Angst nicht aversiv, sondern sie kann für sich einen Nutzen haben, z.B. wenn sie als zusätzlicher Faktor bei der Entscheidung zwischen verschiedenen Alternativen herangezogen wird.

In modernen Zeiten ist es den Entscheidern vollkommen bewusst, dass neben den rationalen Argumenten für eine bestimmte Sachentscheidung auch irrationale Faktoren wie Neigungen, Empfindungen oder Emotionen zur Entscheidungsfindung herangezogen werden. Nach Damasio (1996) werden aufgrund von Erfahrungen mit dem Ergebnis einer früheren Entscheidung vegetative oder somatische Reaktionen unseres Körpers (z.B. Schweißausbruch oder Muskelanspannung) ausgelöst und engrammiert, die bei ähnlichen Entscheidungen wieder spontan ausgelöst werden. Damasio spricht in diesem Zusammenhang von „somatischen Markern“ und meint damit diese empfindbaren Reaktionen unseres Körpers – beispielsweise im Bereich der Eingeweide – die uns in bestimmten Entscheidungssituationen anzeigen, ob eine Wahlalternative mit einer Gefahr verbunden ist oder ob sie im Gegenteil besonders vorteilhafte Konsequenzen haben könnte. Der somatische Marker wird von uns eher unbewußt genutzt, um eine Selektion von Handlungsoptionen zu bewerkstelligen. Viele Entscheidungen werden sogar getroffen, ohne dass rationale Überlegungen im Vordergrund stehen. In vielen Fällen werden Entscheidungen gemäß Heuristiken getroffen (Tversky & Kahneman, 1974), von denen für die hiesigen Betrachtungen beispielsweise die Bekanntheits-Heuristik (Brandstätter *et al.*, 2006) von höchster Bedeutung ist. Unter einer Heuristik wird die Fähigkeit verstanden, mit begrenzten Informationen und bei begrenzter Zeit zu sinnvollen Entscheidungen zu kommen. Eher populär und trivial spricht man in diesen Zusammenhängen auch von „Bauchentscheidungen“ (Gigerenzer, 2008). Im Bereich der Entscheidung ohne rationale Überlegung werden häufig auch Intuitionen genutzt und somit „intuitive“ Entscheidungen getroffen. Intuitionen werden nach Gärdenfors (2000) als implizites

Wissen aufgefasst. Das implizite Wissen der Intuitionen entsteht auf der Basis von Erfahrungen und von erworbenen unterbewussten Kenntnissen. Daraus folgt, dass die geringschätzig Auffassung von der Intuition als einer rein willkürlichen und emotionalen Grundlage einer Entscheidung ohne Informationen falsch ist.

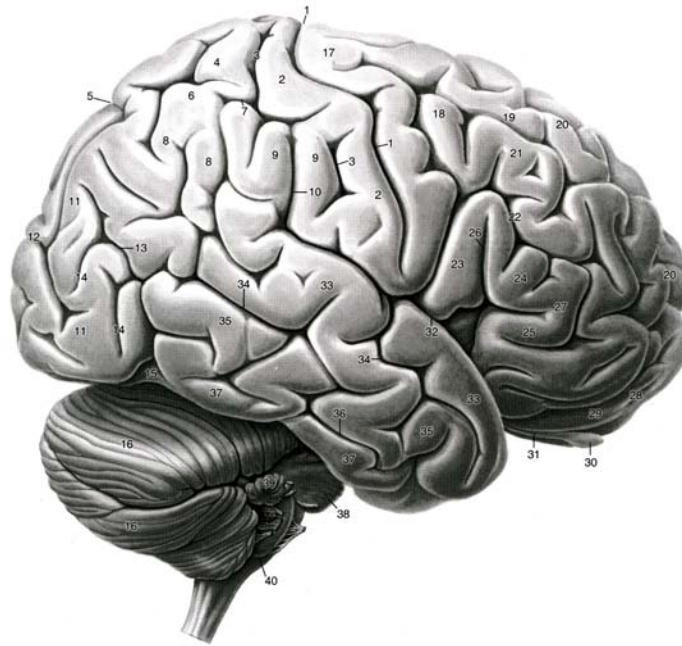
Die persönliche Einstellung zum Risiko (Risikoattitüde) kann intrapersonal heterogen sein (Weber *et al.*, 2002). Diese Aussage bezieht sich auf die Feststellung, dass es sehr unterschiedliche Formen von Risiko gibt. Dabei werden von Weber und Mitarbeitern fünf Risiko-Domänen unterschieden. Diese Risiko-Domänen umfassen die persönliche Einstellung zum Risiko 1. bei Finanzentscheidungen (mit den Unterdomänen Investition und Spiel), 2. im Bereich Gesundheit und Sicherheit, 3. bei Freizeitaktivitäten, 4. in ethischen Fragen und 5. bei sozialen Entscheidungen. Die Relevanz dieser Domänenbildung soll an einem Beispiel verdeutlicht werden. Wenn eine Person sich einerseits an einer Lotterie beteiligt, die aufgrund ihrer sehr niedrigen Gewinn-Wahrscheinlichkeit als hochriskant einzustufen ist, aber andererseits einen Versicherungsvertrag abschließt, was einem hohen Sicherheitsbedürfnis entspringt, also einer Risikoaversion dieser Person entspricht, scheinen diese beiden Entscheidungen auf irrationales Verhalten dieser Person in Finanzentscheidungen hinzuweisen. Diese scheinbare Irrationalität wird aber aufgelöst, wenn man der Auffassung folgt, dass die beiden Entscheidungen gemäß der Einstufung nach Weber und Mitarbeitern (2002) unterschiedlichen Risikodomänen angehören.

II. Neuroanatomie – ein kurzer Überblick

Zum Verständnis der in den folgenden Kapiteln dargestellten Befunde zu neuronalen Prozessen, die für die Steuerung unserer Entscheidungen von Bedeutung sind, soll hier eine kurze neuroanatomische Betrachtung des menschlichen Gehirns folgen. Dabei soll die Betrachtung auf diejenigen Hirnstrukturen begrenzt bleiben, die nach heutigem Untersuchungsstand im Netzwerk der „Entscheidungsträger“ eingebunden sind. Der lateralen Ansicht des Gehirns ist zu entnehmen, dass dessen Größe durch die große Massenzunahme gegenüber dem Rückenmark zu erklären ist. Diese Zunahme der Masse vor allem des Endhirns (Telencephalon) bei beschränktem Raum im Schädel wird durch eine intensive Faltung des Großhirns (Cortex cerebri; kurz Cortex) kompensiert (Abb. 1). Das Endhirn ruht auf dem Hirnstamm, der vom Endhirn weitgehend überwölbt wird. In Abbildung 2 ist durch einen Schnitt in der medialen Symmetrieebene des Gehirns die Ansicht der rechten Hirnhälfte von medial ermöglicht. Daher ist der Hirnstamm mit – von caudal nach rostral – dem verlängerten Rückenmark (Medulla oblongata; Ziffer 15), dem Brückenhirn (Pons; 14) und dem Mittelhirn (Mesencephalon; 22, 23) zu erkennen. In Richtung auf das Großhirn schließt sich das Zwischenhirn (Diencephalon) an, das aus dem Thalamus (18) und dem Hypothalamus (9) besteht. Der Thalamus stellt unter Anderem eine Schaltstation dar, die wechselseitige Kommunikation zwischen Cortex cerebri und anderen Teilen des Gehirns sowie der Peripherie erlaubt und dabei die Interaktion moderiert und moduliert. Über dem Thalamus ist in Abbildung 2 der quergeschnittene Balken (Corpus callosum) zu erkennen, der durch axonale Querverbindungen die Kommunikation zwischen rechter und linker Hemisphäre des Großhirns ermöglicht. Unter dem vorderen Pol des Balkens liegt ein medialer und basaler Teil des präfrontalen Cortex. Letzterer lässt bei basaler Ansicht (Abb. 3) einen gewölbten Anteil erkennen, welcher wegen seiner Lage über der Augenhöhle (Orbita) als orbitofrontaler Cortex bezeichnet wird.

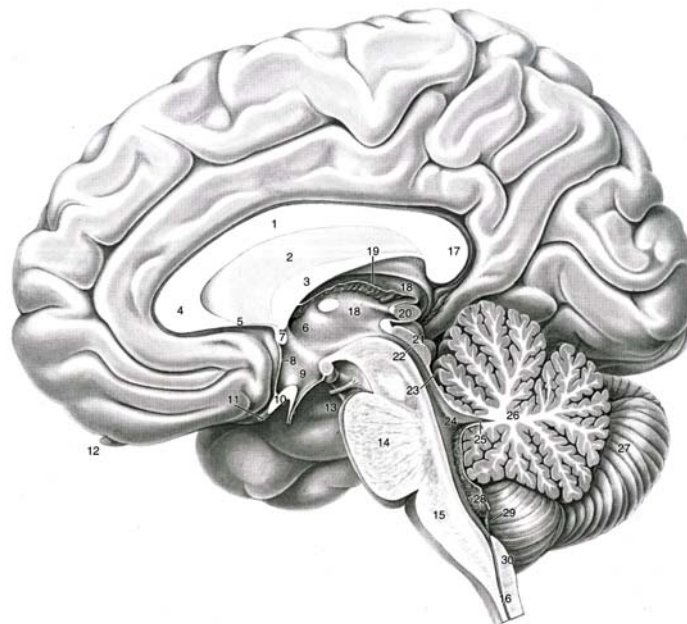
Über dem Hirnstamm liegt im Hinterhaupt das stark gefaltete Kleinhirn (Cerebellum), das in Abbildungen 1-3 zu erkennen ist (in Abb. 1 Ziffer 16). Das bei der hiesigen Betrachtung der Entscheidungsfunktionen des Gehirns allenfalls eine untergeordnete Rolle spielt.

Abb. 1: laterale Ansicht des Gehirns



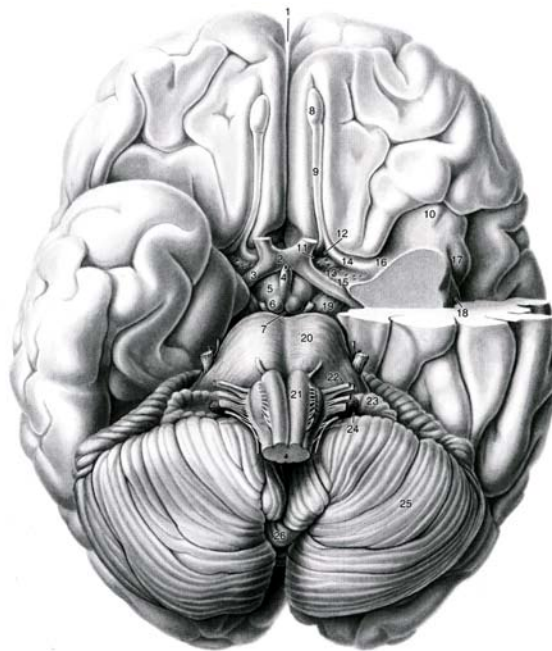
Nieuwenhuys, Voogd, van Huijzen, (2008) *The Human Central Nervous System*, 3rd ed., Springer Berlin, Heidelberg (by permission from Springer)

Abb. 2: mediale Ansicht des Gehirns



Nieuwenhuys, Voogd, van Huijzen, (2008) *The Human Central Nervous System*, 3rd ed., Springer Berlin, Heidelberg (by permission from Springer)

Abb. 3: basale Ansicht des Gehirns



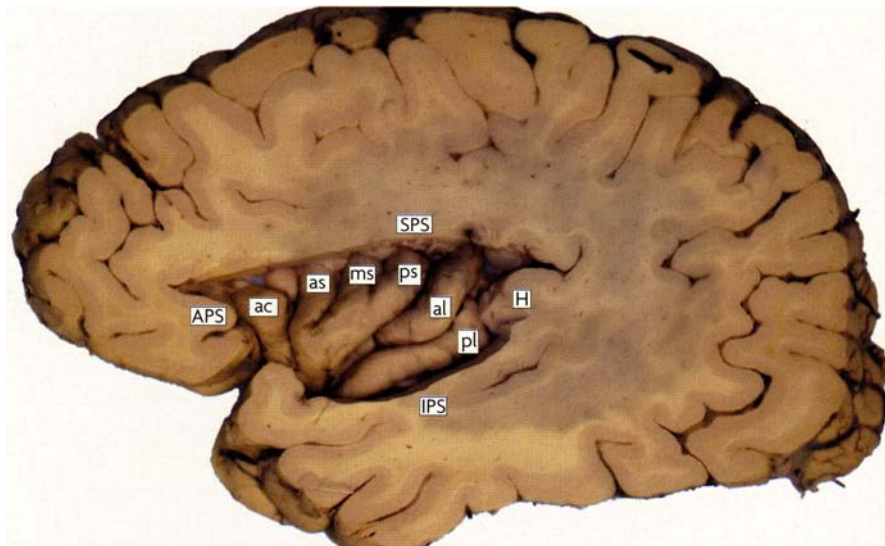
Nieuwenhuys, Voogd, van Huijzen, (2008) *The Human Central Nervous System*, 3rd ed., Springer Berlin, Heidelberg
(by permission from Springer)

Die Abbildungen lassen erkennen, dass die Oberfläche des Cortex cerebri intensiv gefaltet ist. Durch tiefe Furchen (Sulci) wird der Cortex in vier große Lappen (Lobi) unterteilt. Der Lappen hinter der Stirn bis zur Zentralfurche (Sulcus centralis; Ziffer 1 in Abb. 1) wird Stirnlappen (Lobus frontalis) genannt, der Lappen zwischen der Zentralfurche und dem Sulcus occipitalis anterior (Ziffer 13 in Abb. 1) wird als Scheitellappen (Lobus parietalis) bezeichnet, der Lappen hinter dem Sulcus occipitalis anterior wird als Hinterhauptslappen (Lobus occipitalis) bezeichnet und der Lappen unterhalb des Sulcus transversalis (Ziffer 10 in Abb. 1) wird als Schläfenlappen (Lobus temporalis) bezeichnet. Innerhalb jedes Lobus wird eine weitere Gliederung durch flachere Sulci in Wülste (Gyri) erreicht. Die Bezeichnung der Gyri bezieht sich auf deren relative Lage innerhalb eines Lobus (z.B. Gyrus frontalis superior; Ziffer 20 in Abb. 1) oder auf deren Lage relativ zu einem Sulcus (z.B. Gyrus postcentralis; Ziffer 2 in Abb. 1). Der Abbildung 2 ist zu entnehmen, dass diese Gliederung sich – wie hier anhand der rechten Hemisphäre des Cortex cerebri gezeigt – auch nach medial fortsetzt. Die beiden Hemisphären sind zwar durch die Fissura longitudinalis (Ziffer 1 in Abb. 3) voneinander getrennt, aber über den Balken (Corpus callosum; Ziffern 1, 4, 5 und 17 in Abb. 2) leitend miteinander verbunden. Der

Wulst oberhalb des Balkens wird als Gyrus cinguli bezeichnet, der einen corticalen Anteil des limbischen Systems darstellt (siehe S. 16).

Als eine in der lateralen Ansicht nicht erkennbare Struktur der Oberfläche des Cortex cerebri wird nach Anheben der Ränder (Opercula) des Lobus frontalis und des Lobus parietalis bzw. durch Abtragen dieser Strukturen (Abb. 4) der Inselcortex sichtbar, der bei unmanipulierter Ansicht des Gehirns durch die Opercula überdeckt ist (s. auch S. 17, Abb. 7, Ziffern 1-4).

Abb. 4: Inselcortex



Craig, 2009

Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: Nat. Rev. Neurosci. 10, 59-70, copyright 2009

Neuroanatomie entscheidungsrelevanter Hirnstrukturen

Der Inselcortex wird bei einer Vielzahl von Aufgaben und Situationen wie Schmerz, sexueller Erregung, Hören angenehmer Musik und angenehmer Stimmen oder Selbst-Wahrnehmung vor allem rechtslateral aktiviert (Craig, 2009). Die Insel gilt daher als eine Ergänzung des limbischen Systems, die zusammen mit dem anterioren cingulären Cortex sensorische und motorische Informationen einspeist. Die Insel gilt außerdem als eine Region, die die rationalen und emotionalen Komponenten unseres Erlebens integriert, und als ein neuronales Substrat der

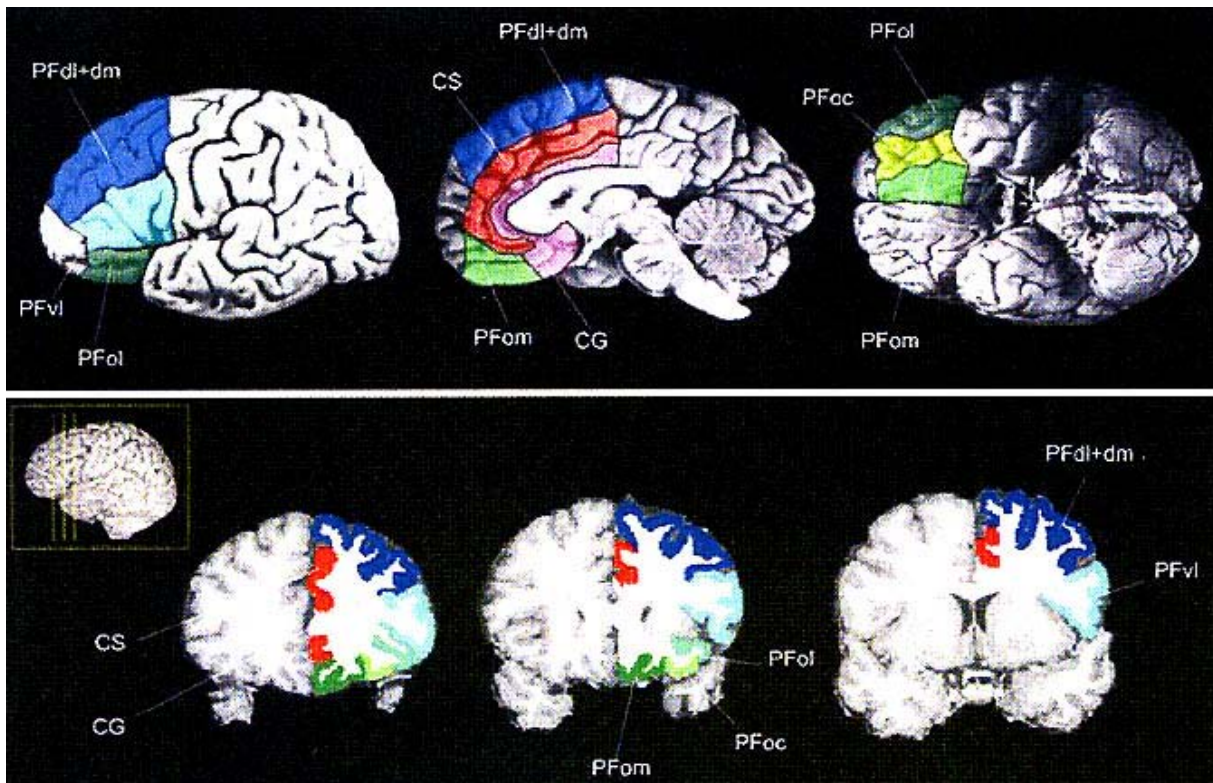
Selbstwahrnehmung dient. Die vordere Insel gilt aber auch als Region der Entscheidungskontrolle.

Für Entscheidungsprozesse ist auch der präfrontale Cortex (PFC) von besonderer Bedeutung. Dieser Abschnitt der Großhirnrinde liegt hinter der Stirn und wird daher häufig auch als „Stirnhirn“ bezeichnet. Der PFC hat sich im Verlauf der Evolution nur langsam entwickelt. Er ist bei Nagern wie Mäusen und Ratten stark unterentwickelt und ist erst bei den Primaten insbesondere beim Menschen stark ausgeprägt. Viele klinische Befunde zeigen, dass der PFC für bewusste und an die Umwelt angepasste Entscheidungen von höchster Bedeutung ist. Der PFC wird häufig als der Teil des Gehirns eingeschätzt, der den Menschen als bewusst und abgestimmt handelndes Lebewesen ausmacht. Wegen der klinischen Symptome nach Verletzung des PFC wurde früher der präfrontale Cortex als „Sitz der Persönlichkeit“ aufgefasst. Diese übersimplifizierende Einschätzung der Funktion des PFC wurde aufgrund genauerer klinischer Studie (vergleiche Kapitel V) verlassen.

Der PFC umfasst diejenigen Abschnitte des Frontallappens, die dem assoziativen Cortex angehören. Als assoziative Cortices werden Cortexabschnitte bezeichnet, die keine direkte axonale Verbindung mit der Peripherie haben, dagegen aber über intracorticale Axone – sogenannte Assoziationsbahnen – mit anderen Regionen der gleichen Hemisphäre kommunizieren können. Nach ihrer Lage innerhalb des Lobus frontalis werden dorsolaterale, ventrolaterale, mediale und orbitale Anteile des PFC unterschieden (Abb. 5). Hinzu kommt der fronto-polare Cortex (FPC), der vorderste Pol des Großhirns unmittelbar hinter der Stirn, der in der Abbildung nicht farbig unterlegt ist. Der fronto-polare Cortex (Koechlin & Hyafil, 2007), ist beim Menschen im Vergleich zu anderen Primaten besonders stark ausgebildet. Er ist vor allem für das bewusste Denken und die bewusste Selbstreflexion von Bedeutung. Daher gilt der FPC zusammen mit den die Sprache steuernden Arealen des präfrontalen Cortex als ein Anteil des Großhirns, der das Gehirn des Menschen von denjenigen aller anderen Spezies inklusive anderer Primaten abhebt. Der fronto-polare Cortex ist damit, neben den Spracharealen, das wohl charakteristischste Areal des menschlichen Großhirns.

Außerdem werden die rostralen Anteile des cingulären Cortex (in Abb. 5 pink) zum PFC gezählt. Letzterer gehört nicht zum entwicklungsgeschichtlich neuesten Anteil des Cortex cerebri (Neocortex), sondern zu einem älteren Teil der Großhirnrinde (Allocortex) und stellt einen Teil des sogenannten limbischen Systems dar („emotionales Gehirn“; siehe unten).

Abb. 5: Der präfrontale Cortex cerebri



**PFdl+dm: dorsolateral + dorsomedial PFC; PFvl: ventrolateral PFC; CG: Cingulate Gyrus
 PFol: lateral orbitofrontal PFC; PFom: medial orbitofrontal PFC; PFoc: central orbitofrontal
 PFC; CS: both banks of cingulate sulcus = RCZ: rostral cingulate zone; CG + CS = mPFC**

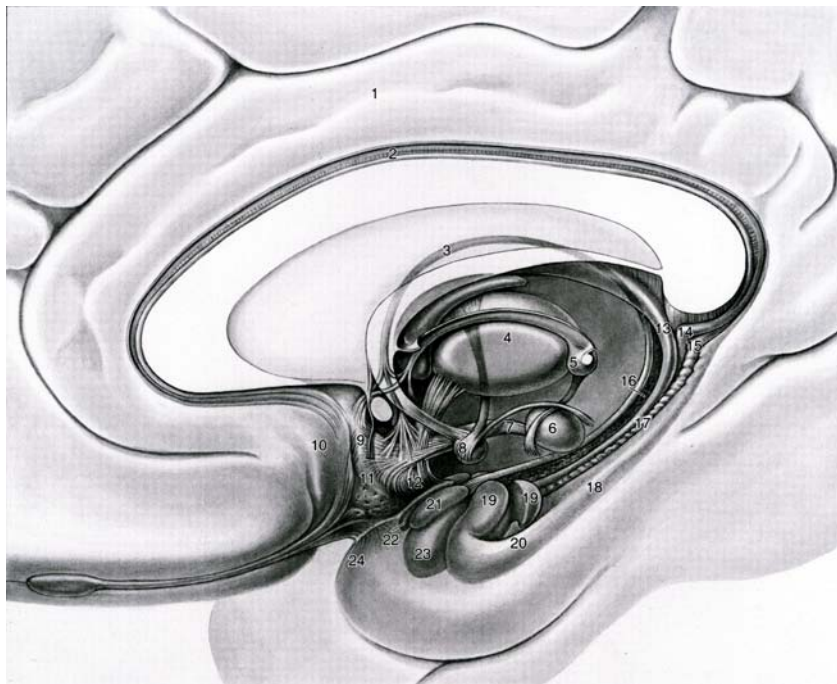
Croxson *et al.*, 2005

Copyright © 2005 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

Neben diesen neuronalen Strukturen des Neocortex sind auch allocorticale d.h. entwicklungsgeschichtlich ältere Abschnitte des Cortex und subcorticale Strukturen für das neuronale Entscheidungsnetzwerk von Bedeutung. Das limbische System besteht aus corticalen und subcorticalen Regionen des Gehirns (Abb. 6). Der Begriff Limbus geht von der anatomischen Vorstellung vom Cortex cerebri als einem um das übrige Gehirn gehüllten Mantel aus. Der Saum des Mantels (Limbus) wird gebildet durch einen lateralen Saum am Lobus temporalis, hier vor allem von der

Hippocampus-Formation (Ziffern 17-19), und einen medialen Saum am Lobus frontalis und parietalis – hier liegt der Gyrus cinguli als Hauptanteil (Ziffer 1). Auf der medialen Seite des Lobus temporalis liegt rostral der Hippocampus-Formation der Mandelkern (Corpus amygdaloideum, kurz Amygdala; Ziffern 21-23). Zum limbischen System gehören Verbindungsbahnen vor allem der Fornix (Ziffer 13), der zu den Corpora mamillaria (Ziffer 8) im Hypothalamus zieht. Von dort gibt es Verbindungen unter anderem über den Thalamus (Ziffer 4) zum Gyrus cinguli (Ziffer 1). Da vom Gyrus cinguli Verbindungen zum Hippocampus bestehen, fasst man das limbische System auch als ein kreisförmig organisiertes Gesamtsystem auf (Papez-Kreis).

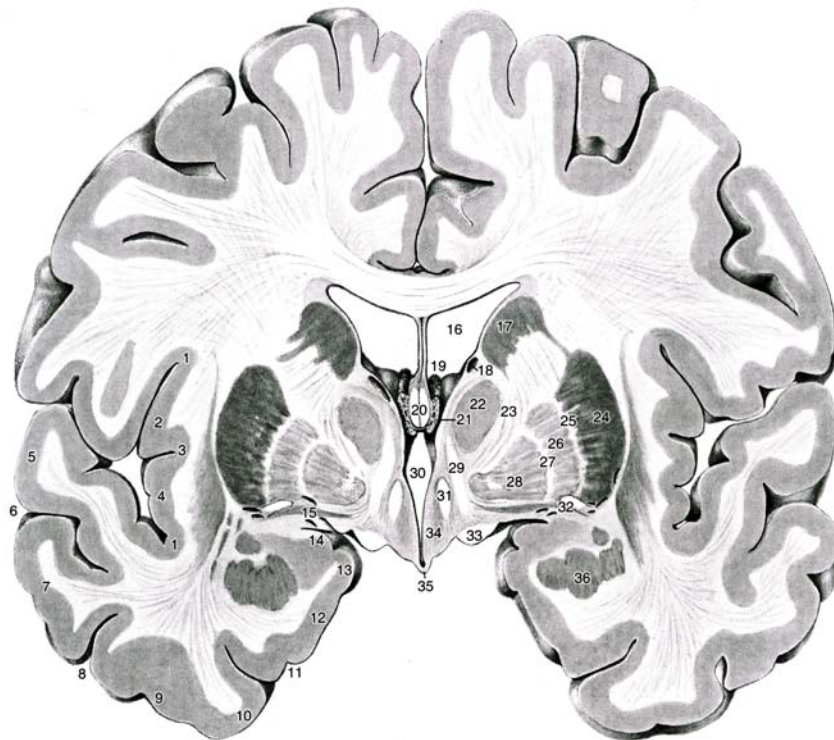
Abb. 6: Das limbische System – unser „emotionales Gehirn“



Nieuwenhuys, Voogd, van Huijzen, (2008) *The Human Central Nervous System*, 3rd ed., Springer Berlin, Heidelberg
(by permission from Springer)

Zu den entscheidungsrelevanten subcorticalen Regionen des Gehirns gehören im Zusammenhang mit der Steuerung von Entscheidungen Anteile der Basalganglien (Abb. 7), die anatomisch korrekt Strukturen des Endhirns (Telencephalon) umfassen, funktionell aber auch Strukturen des Thalamus, den Ncl. subthalamicus und die Substantia nigra als Teil des Mesencephalons einschließen.

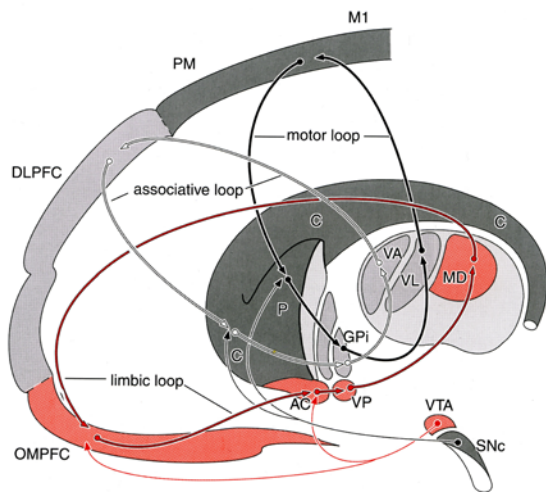
Abb. 7: Basalganglien mit Striatum (Ncl. caudatus =17, Putamen = 24) und Globus pallidus (26, 28)



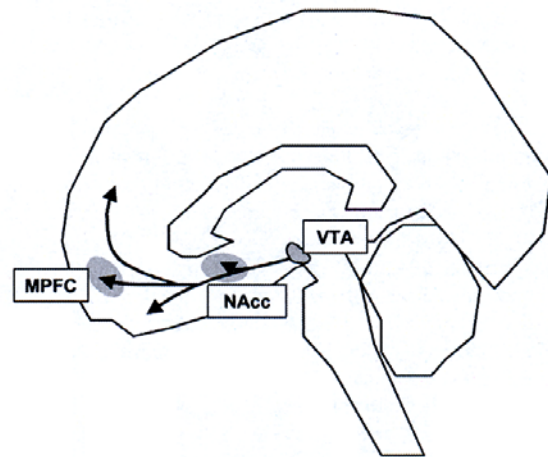
Nieuwenhuys, Voogd, van Huijzen, (2008) *The Human Central Nervous System*, 3rd ed., Springer Berlin, Heidelberg
(by permission from Springer)

Eine wesentliche Funktion des Basalgangliensystems ist die Programmierung und Steuerung der Motorik. Dies wird bei Erkrankungen wie Morbus Parkinson oder Chorea Huntington sehr deutlich. Als Hauptanteile gehören den Basalganglien an: das Striatum und der Globus pallidus (Ziffern 17, 24, 26, 28). Das Striatum lässt sich aus anatomischer und funktioneller Sicht in einen dorsalen und einen ventralen Anteil gliedern. Der dorsale Anteil besteht aus dem Putamen (24) und dem Nucleus caudatus (17), während das ventrale Striatum als Hauptstruktur den Ncl. accumbens enthält. Der Ncl. accumbens wird wegen seiner Verbindungen auch als Anteil des Limbischen Systems aufgefasst. Für die Entscheidungssteuerung sind vor allem der Ncl. accumbens sowie das Putamen und der Ncl. caudatus von Bedeutung.

Das Belohnungssystem des Gehirns (Abb. 8 und Abb. 9 auf der nächsten Seite) nimmt seinen Ursprung von den Mittelhirnregionen Substantia nigra (SN) und ventrales tegmentales Areal (VTA). Diese aufsteigenden Projektionssysteme, schütten in ihren Zielregionen Dopamin als Neurotransmitter aus.



Nieuwenhuys, Voogd, van Huijzen, (2008)
 The Human Central Nervous System, 3rd ed.,
 Springer Berlin, Heidelberg
 (by permission from Springer)



Knutson & Peterson, 2005
 Copyright © 2005 by Elsevier Science & Technology
 Journals

Abb. 8 u. 9: Das aufsteigende dopaminerge System des Mesencephalons mit ventralem tegmentalem Areal (VTA) und Substantia nigra pars compacta (SNc). Zielgebiete sind der Ncl. accumbens (AC), der orbito-mediale präfrontale Cortex (OMPFC) bzw. der mediale präfrontale Cortex (mPFC). Mit eingeschaltet ist der dorso-laterale präfrontale Cortex (DLPFC) sowie der Motorcortex (MI, PM) und subcortical Anteile der Basalganglien (C, P, GPi, VP) und des Thalamus (MD, VL, VA).

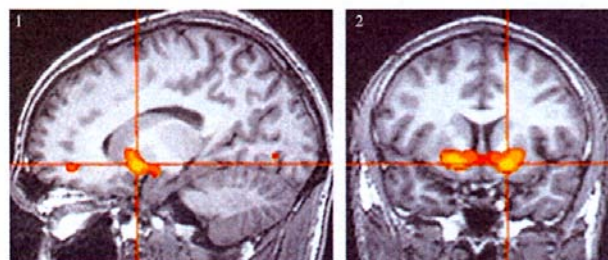
Die dopaminergen Fasern der Substantia nigra projizieren vor allem in das dorsale Striatum (Abb. 8), während die dopaminergen Fasern der VTA vor allem in das ventrale Striatum, d.h. in den Ncl. accumbens (AC/NAcc), projizieren. Darüber hinaus werden von der VTA auch präfrontale Regionen des Neocortex erreicht, vor allem der mediale präfrontale Cortex (MPFC, OMPFC). Die VTA wird ihrerseits vom latero-dorsalen Tegmentum (LDTg) des Mesencephalons und vom pedunculo-pontinen Tegmentum (PPTg) des Pons kontrolliert (in Abb. 8 und Abb. 9 nicht dargestellt). Dabei ist von Bedeutung, dass Neurone des PPTg durch auditive, visuelle und somato-sensorische Stimuli aktiviert werden (vergl. Grace *et al.* 2007; s. Kapitel VII).

III. Abbildung ökonomischer Parameter im Gehirn

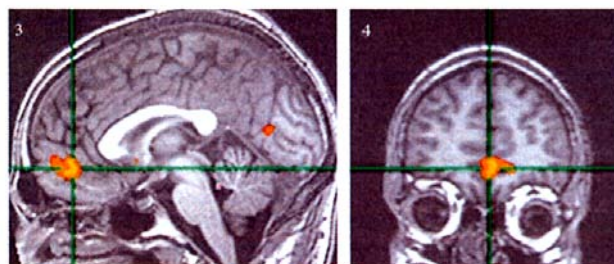
Für die Untersuchung der Beteiligung bestimmter Hirnregionen an den Prozessen der Entscheidung des Menschen, wird häufig das BOLD-Signal (**B**lood **O**xygen **L**evel **D**ependency) im Magnetresonanztomographen untersucht und mit Farben codiert im Computertomogramm (CT) dargestellt. Jedes dieser CTs repräsentiert sozusagen einen Schnitt durch das Gehirn. Dabei geht man davon aus, dass die damit gezeigte regionale Mehrdurchblutung in den dargestellten Hirnarealen mit der Aktivierung der dortigen Neuronenpopulationen während deren funktionellen Einsatzes korreliert. Dieses als funktionelle Magnetresonanz-Bildgebung (fMRI) bezeichnete Verfahren hat eine recht gute räumliche Auflösung, ist aber zeitlich relativ träge.

Gewinn und Verlust: Belohnung und „Bestrafung“

fMRIs von Probanden, bei denen eine abverlangte Handlung belohnt wird, zeigen, dass die Erwartung der Belohnung und die erfolgte Belohnung zur Aktivierung unterschiedlicher Hirnstrukturen führen. In der Erwartungsphase wird vor allem der Ncl. accumbens aktiviert, während sich nach erfolgter Belohnung im fMRI vor allem eine Aktivierung des ventro-medialen PFC (vmPFC) zeigt.



Erwartung einer Belohnung



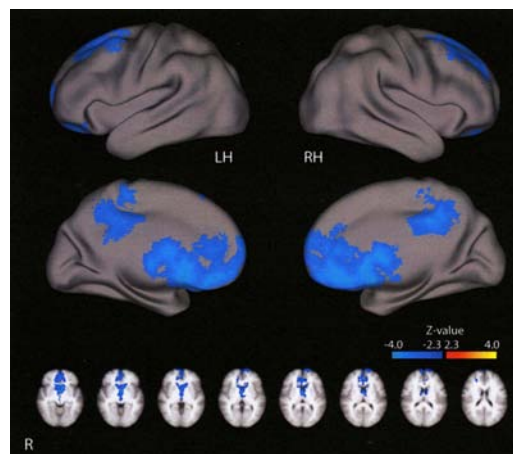
Erhalt der erwarteten Belohnung

Peterson, 2005 (ergänzt)

Copyright © 2005 by Elsevier Science & Technology Journals

Dabei ist zu bemerken, dass der Ncl. accumbens und der vmPFC durch die Erwartung bzw. das Erlangen eines Gewinns aktiviert werden, bei der Erwartung und dem Erlangen eines Verlusts hingegen bleiben diese neuronalen Strukturen im BOLD unverändert, werden also nicht aktiviert (Knutson & Peterson, 2005).

Mit elektrophysiologischen Methoden lässt sich aber zeigen, dass über dem medialen PFC eine Verlust- oder Irrtums-bezogene Ereignis-korrelierte Negativität abgeleitet werden kann (Dunning & Hajcak, 2007), die einen Hinweis auf Verlust-bezogene Verarbeitungsprozesse im medialen PFC gibt. Da neuerdings bei fMRI-Untersuchungen auch Verminderungen des BOLD nachgewiesen werden können, und diese als Verminderung neuronaler Aktivität interpretiert werden, konnte gezeigt werden, dass vor allem im vmPFC, im medialen OFC und im ventralen cingulären Cortex bei Verlusten eine Verminderung des BOLD eintritt (Tom *et al.*, 2007; mittlere Teile der Abbildung). Die gleichen Regionen werden bei Gewinnen aktiviert.



Tom *et al.*, 2007

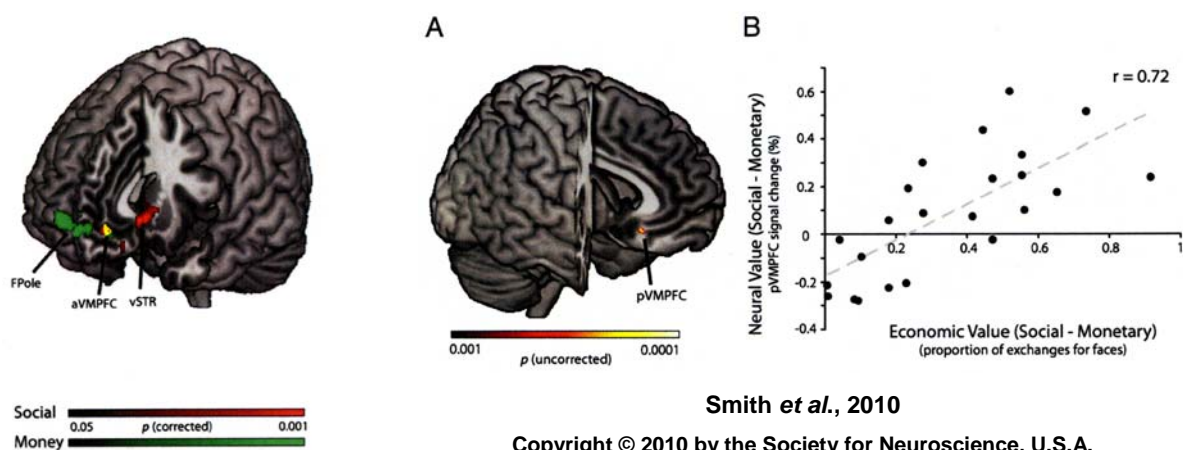
From Tom, S.M., Fox, C.R., Trepel, C., Poldrack, R.A., The neural basis of loss aversion in decision-making under risk, *Science* 315: 515-518, 2007 (fig. S3, suppl. material; see terms and conditions for use of electronic products)

Für diese Hirnstrukturen lässt sich eine Korrelation zwischen der Größe einer Belohnung bzw. einer Bestrafung und der Aktivierung bzw. der Hemmung zeigen; die Strukturen codieren also die Stärke der Belohnung nicht nur im Sinne des Gewinns (Kable & Glimcher, 2007; Xue *et al.*, 2009), sondern auch im Sinne des Verlusts.

Bezüglich der Frage der möglichen Codierung des Werts unterschiedlicher Güter (food/non-food Konsumgüter, monetäre Gewinne) konnte gezeigt werden, dass die Wert-Codierung im vmPFC von der Art des Guts unabhängig ist (Chib *et al.*, 2009).

Diese Ergebnisse werden im Sinne einer Codierung der Werte unterschiedlicher Güter in eine „gemeinsame Währung“ interpretiert.

Eine Region, die den Wert sowohl monetärer als auch sozialer Belohnung, d.h. den Wert unabhängig von der Qualität der Belohnung codiert, konnte im vorderen vmPFC (avmPFC) nachgewiesen werden (Smith *et al.*, 2010). Wenn heterosexuelle junge Männer mit Fotografien der Gesichter junger Frauen aus vier Attraktivitätsklassen oder mit Fotografien von Geldscheinen unterschiedlichen Werts konfrontiert wurden, ergab sich in beiden Kategorien des Werts ein BOLD-Signal im avmPFC (Abb. links; gelbe Überschneidungsregion). Diese Aktivierung sowohl durch den monetären als auch durch den sozialen Wert war ohne eine vom Probanden abverlangte Entscheidung ausgelöst worden, korrelierte also ausschließlich mit dem Wert der „Belohnung“. Wenn dagegen der Proband aus dem im ersten Durchgang erzielten monetären Gewinn einen Betrag einsetzen musste, um in einem zweiten Spieltyp ein attraktives Gesicht präsentiert zu bekommen, und er mit zunehmendem Grad der Attraktivität des weiblichen Gesichts zunehmende Geldbeträge einsetzen musste, so wurde ein BOLD-Signal im hinteren vmPFC (pvmPFC) nachweisbar (Abb. rechts A), dessen Stärke vom eingesetzten Geldbetrag und damit indirekt vom sozialen Wert eines Gesichts abhängig war (Abb. rechts B).



Smith *et al.*, 2010

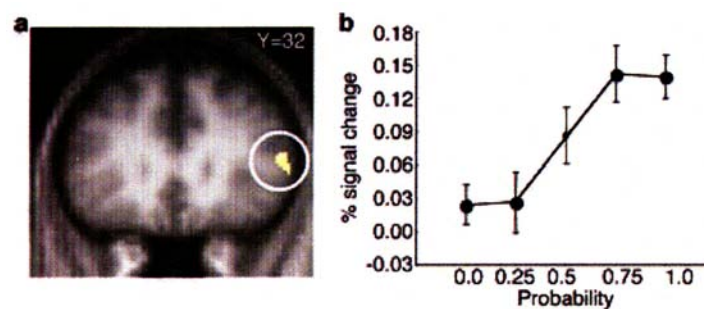
Copyright © 2010 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

Diese Ergebnisse werden im Sinne einer allgemeinen Bewertung von Reizen durch den avmPFC interpretiert. Diese Region könnte daher eine integrative Funktion beim Erleben von Belohnungssignalen aus anderen Hirnregionen, die bei Feststellung eines Irrtums der Belohnungsvorhersage aktiviert werden, haben. Dies gilt beispielsweise für den Ncl. accumbens (vSTR), der in der Studie von Smith und Mitarbeitern (2010)

nur durch die Präsentation der Gesichter, aber nicht der Geldscheine aktiviert wurde. Weiterhin werden die Ergebnisse im Sinne einer Codierung des Entscheidungswerts durch den pmPFC interpretiert. In anderen Studien wurde diese Region aktiviert, wenn bei aktiver Entscheidung eine Bereitschaft bestand einen Geldbetrag zu zahlen (z.B. Hare *et al.*, 2009). Die Aktivierung im pmPFC wird als Ausdruck eines Austauschs von zwei subjektiv eingeschätzten Wertskalen gesehen und damit als Korrelat der bereits genannten „gemeinsamen (also abstrakten) Währung“ bei der Beurteilung des Werts unabhängiger Kategorien von Belohnungen aufgefasst. Damit ergibt sich die faszinierende Vorstellung, dass verschiedene Wertaspekte gleichzeitig in verschiedenen Regionen des vmPFC codiert werden, deren Inbalance zu Störungen der Entscheidung führen könnte (die Autoren nennen Anorexie, Sex-Sucht und Zwangsstörungen).

Wahrscheinlichkeit der Belohnung

Experimente zur Rolle der Wahrscheinlichkeit bei probabilistischen Entscheidungen zeigen, dass die Wahrscheinlichkeit der Belohnung nicht linear verarbeitet wird (Wahrscheinlichkeitsverzerrung). Bei der Ausführung von Wettspielen oder beim Abschluss einer Versicherungspolice werden von den meisten Probanden niedrige Wahrscheinlichkeiten unterbewertet, während hohe Wahrscheinlichkeiten meist überbewertet werden, d.h. es ergibt sich eine S-förmige Beziehung zwischen der tatsächlichen Wahrscheinlichkeit und ihrer subjektiven Wertung. Neuere neurophysiologische Untersuchungen mit der fMRI-Methode zeigen, dass das BOLD-Signal im ventro-lateralen PFC (vlPFC) mit dieser S-förmigen Wichtungsfunktion kovariiert (Tobler *et al.*, 2008).

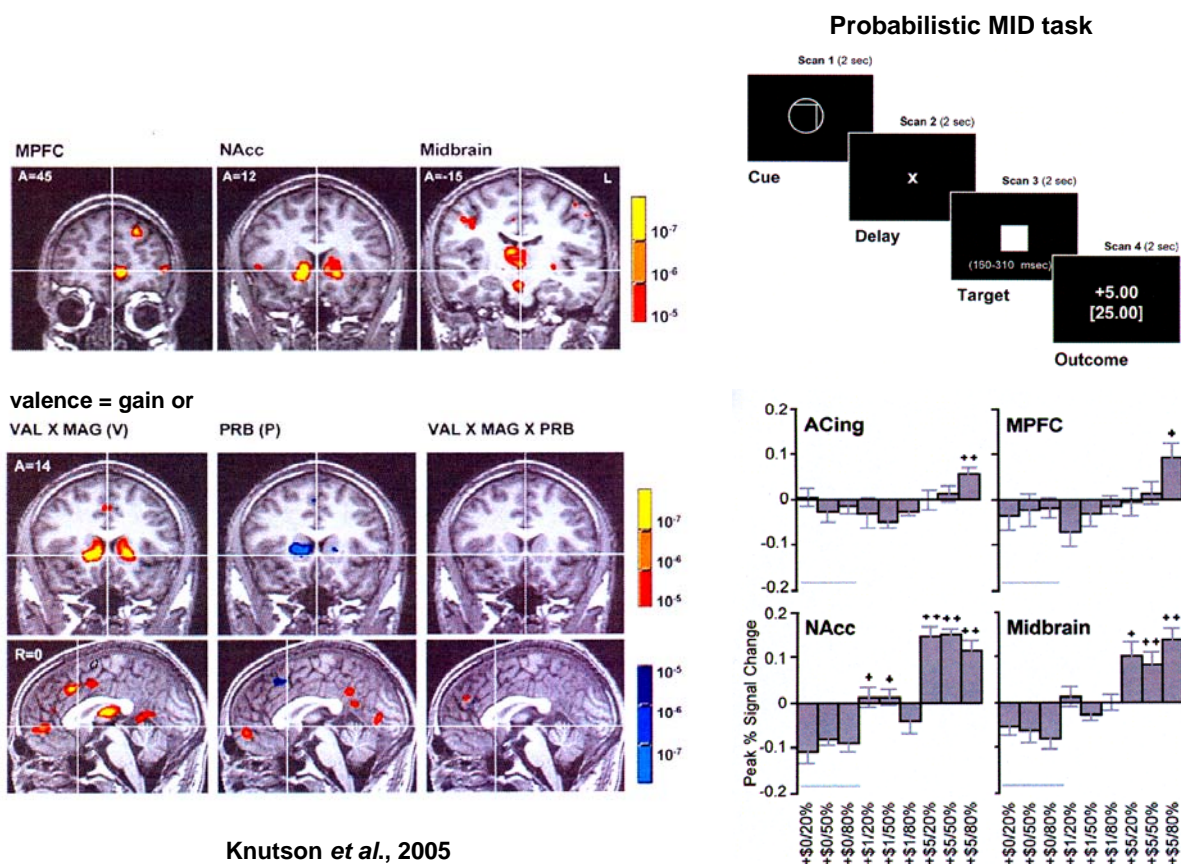


Tobler *et al.* 2008

Copyright © 2008 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

Erwarteter Wert (expected value) und erwarteter Nutzen (expected utility) eines Gewinns

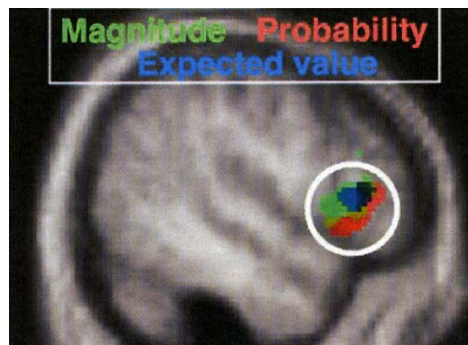
In einer fMRI-Studie von Knutson und Mitarbeitern (2005) wurde untersucht, wo im Gehirn und in welcher Weise der erwartete Gewinn repräsentiert ist. Dabei wurde der Monetary Incentive Delay (MID) Task angewandt (s. Abb. rechts oben; Kapitel XIV). Im MID Task dieser Studie wurde den Probanden mit Hilfe eines codierten Signals (in Abb.: Cue) mit einer Wahrscheinlichkeit von 20 %, 50 % oder 80 % eine Belohnung von 5 \$, 1 \$ oder 0 \$ in Aussicht gestellt. In dieser Studie ist nicht nur die Steigerung des BOLD-Signals (gelb/rot), sondern auch dessen Abschwächung (blau) gezeigt (Steigerung bzw. Abschwächung des BOLD-Signals wird als neuronale Aktivierung bzw. neuronale Desaktivierung interpretiert). Die Ergebnisse zeigen, dass bei Belohnung mit steigendem erwartetem Wert die VTA im Mittelhirn und der Ncl. accumbens im ventralen Striatum aktiviert werden. Der vordere cinguläre Cortex (ACing) und der mediale PFC (mPFC) werden ausschließlich bei Erwartung höherer Werte der Belohnung aktiviert.



Copyright © 2005 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

Die quantitative Auswertung der Ergebnisse zeigt, dass die Aktivierung des Ncl. accumbens mit der Größe des Gewinns korreliert, während die Aktivierung des mPFC mit der Wahrscheinlichkeit des Gewinns korreliert. Die Ergebnisse legen also nahe, dass der erwartete Wert in einer gemeinsamen, vernetzten Aktivierung dieser beiden Regionen kodiert ist.

In einer anderen fMRI-Studie (Tobler *et al.*, 2007), die die Rolle des PFC bei der cerebralen Codierung von Größe, Wahrscheinlichkeit und erwartetem Wert eines Gewinns untersucht, wird gezeigt, dass Regionen des dorso-lateralen PFC (dlPFC) aktiviert werden. Dabei überschneiden sich die Regionen, deren Aktivierung mit dem Wert und der Wahrscheinlichkeit korreliert, nur teilweise. Aus diesem Ergebnis folgt, dass Wert und Wahrscheinlichkeit (Risiko) der Belohnung unabhängig voneinander codiert werden. Darüber hinaus legt das Ergebnis die Annahme der Codierung des erwarteten Werts der Belohnung durch die Überschneidungszone nahe. Die Aktivierung im dlPFC und im Striatum steigt monoton mit der Zunahme der Höhe der Belohnung, des Risikos und des erwarteten Werts an.

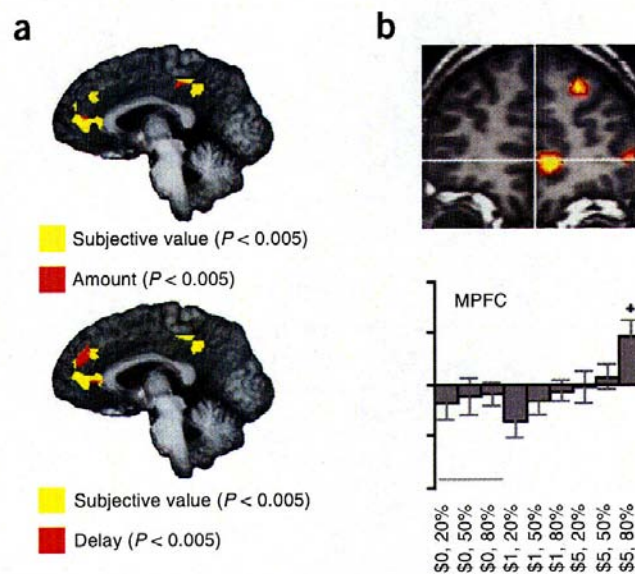


Tobler *et al.*, 2007

Copyright © 2007 by the American Physiological Society, U.S.A.

Im Gegensatz zum objektiv quantifizierbaren erwarteten Wert enthält der erwartete Nutzen (expected utility) eine subjektive Gewichtung des Werts der Belohnung nach einer riskanten oder ungewissen Entscheidung. Der erwartete Nutzen ist also von der Risikoattitüde des Individuums abhängig. In einer neueren Studie zur Untersuchung des risikoabhängigen Belohnungssignals (Tobler *et al.*, 2009) konnte gezeigt werden, dass die Aktivierung des dlPFC und des Striatums von der Risikoattitüde der Probanden unabhängig ist. Dieses Ergebnis legt die Annahme nahe, dass diese beiden Hirnregionen den erwarteten Nutzen **nicht** codieren.

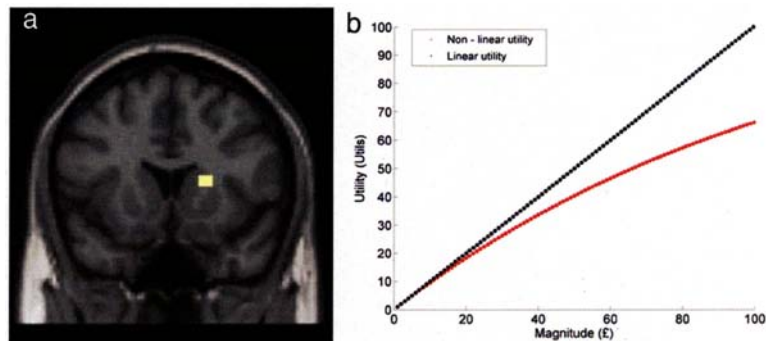
Den subjektive Nutzen des Gewinns betreffend konnte mit dem von Knutson und Mitarbeitern (2005) angewandten Paradigma (MID-task, s. oben) gezeigt werden, dass in dessen Codierung vor allem der mPFC involviert ist (Rushworth & Behrens, 2008). Die in dieser Studie außerdem untersuchten neuronalen Prozesse im Zusammenhang mit einem zwar verkündeten, aber verzögert ausgezahlten Gewinn sollen weiter unten dargestellt werden.



Rushworth & Behrens, 2008

Unter Grenznutzen (marginal utility) wird derjenige Nutzen verstanden, bei dem eine weitere Zunahme des Werts einer Belohnung nicht mehr zu einer signifikanten Steigerung des vom Probanden empfundenen Nutzens dieser Zunahme führt (vergl. Kapitel I; konkave Nutzenfunktion). Der Proband geht das mit der erhöhten Gewinnoption verbundene Risiko nicht ein, verhält sich also risikoavers.

Die Untersuchung der Codierung des Grenznutzens im Gehirn zeigt einen „best fit“ mit der konkaven Nutzenbeziehung für die Aktivierung im Ncl. caudatus des dorsalen Striatums (siehe Abb. nächste Seite; Pine *et al.*, 2009). Die Präferenz der Probanden dieser Studie wird am besten durch ein Modell beschrieben, das einen marginal sich verringernden Nutzen mit einer über die Zeit sich vermindernenden Einschätzung des Werts der Belohnung integriert.

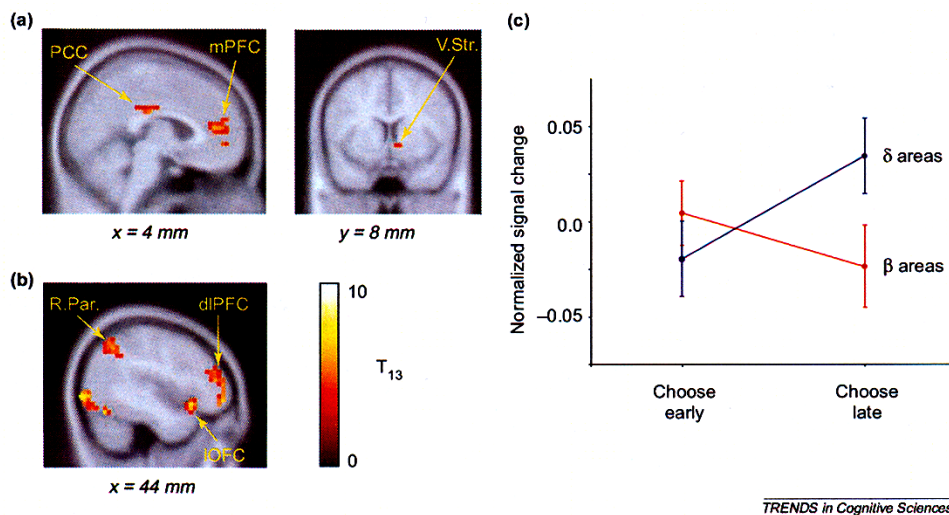


Pine *et al.*, 2009

Copyright © 2009 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

Unmittelbare oder verzögerte Belohnung

Mit den oben dargestellten Ergebnissen der Studie von Rushworth & Behrens (2008) wurde gezeigt, dass die Gewährung eines Gewinns mit gegebenem subjektivem Wert zu einer Aktivierung des mPFC führt. Diese Aktivierung wird verstärkt, wenn der Gewinn verzögert gewährt wird. Die Fähigkeit, zeitliche Verzögerung der Belohnung zu tolerieren, ist bei vielen Entscheidungen des Menschen von großer Bedeutung z.B. bei der Teilnahme an einer Lotterie oder bei der Geldanlage in Wertpapiere oder in eine Versicherungspolice. Nach Wu (1999) ist eine unmittelbare Auflösung der Ungewissheit bezüglich der Belohnung mit der erleichterten Planbarkeit der weiteren Zukunft und mit einer allgemeinen Bereitschaft zur Planung derselben verbunden. Dagegen sei die verzögerte Auflösung der Ungewissheit mit Hoffnung, Erwartung, Ungeduld, Furcht oder Ängstlichkeit verbunden. Im Allgemeinen ist die Tolerierung der verzögerten Auflösung der Ungewissheit über den Ausgang des Engagements mit einem „temporal discount“, d.h. mit einer Zeit-abhängigen Abwertung des erwarteten Gewinns verbunden. Daraus folgt, dass die meisten Probanden eine zeitliche Verzögerung der Belohnung nur mit der Aussicht auf einen höheren Gewinn tolerieren würden. Dieser „temporal discount“ kann individuell sehr unterschiedlich sein. Mit fMRI-Studien lässt sich zeigen, dass das Gehirn unterschiedliche neuronale Systeme involviert, wenn es Entscheidungen für Gewinne im Kurzzeitbereich bzw. im Langzeitbereich trifft.

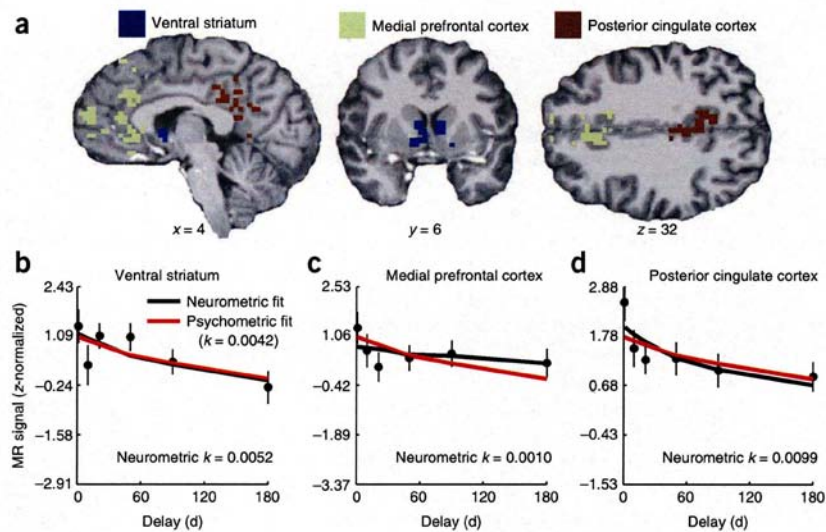


Sanfey *et al.*, 2006

Copyright © 2006 by Elsevier Science & Technology Journals

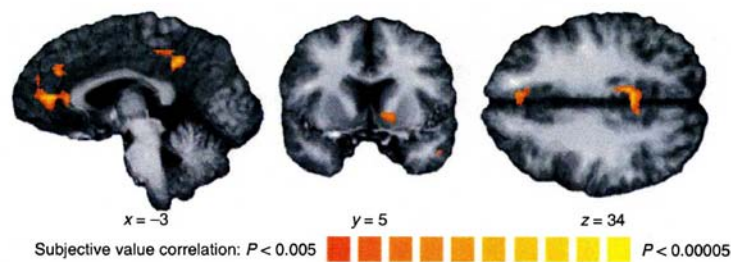
Dabei wird ein beta-System, das kurzfristige Belohnung codiert, von einem delta-System, das verzögerte Belohnung codiert, unterschieden (Sanfey *et al.*, 2006 zum Überblick). Die Präfixe „beta“ bzw. „delta“ beziehen sich dabei auf das quasi-hyperbolische Modell von Phelps und Pollak (1968). Dabei charakterisiert „delta“ den zeitlichen Verlauf des „temporal discount“, während „beta“ einen Wichtungsfaktor des Werts der sofortigen Belohnung darstellt. Die Areale des beta-Systems könnte man, stark vereinfachend, als Anteile des „emotionalen Gehirns“ bezeichnen, während die Areale des delta-Systems eher dem „rationalen Gehirn“ zugeordnet werden könnten. Der „temporal discount“ gilt sowohl für monetäre als auch für primäre (z.B. Saft) Belohnung (McClure *et al.*, 2004, 2007).

Eine neuere Studie zeigt, dass der subjektive Wert einer verzögerten Belohnung im Ncl. accumbens (ventrales Striatum), im mPFC (medialer präfrontaler Cortex) und im PCC (posteriorer cingulärer Cortex) codiert wird (Kable & Glimcher, 2007), dass also Strukturen des medialen Gehirns sehrwohl für die Codierung des „temporal discount“ von Bedeutung sind. In dieser Studie wurden die psychometrischen Ergebnisse (individuelle Discount-Rate; Abb. 1 b-d, s. nächste Seite) mit den neurometrischen Ergebnissen korreliert. Bei dieser quantitativen Auswertung ergibt sich eine Korrelation zwischen der individuellen Funktion der Discount-Rate und der individuellen Stärke der fMRI-Signale in den drei relevanten Hirnregionen (Abb. 1). Diese Hirnregionen sind wie oben angegeben der Ncl. accumbens, der mPFC und der PCC. Im fMRI-Bild der über die Probandengruppe gemittelten Signalstärke (Abb. 2) wird eine noch klarere Fokussierung auf die genannten Hirnstrukturen deutlich.



Kable & Glimcher, 2007; Abb. 1

Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: Nat. Neurosci. 10, 1625-1633, copyright 2007

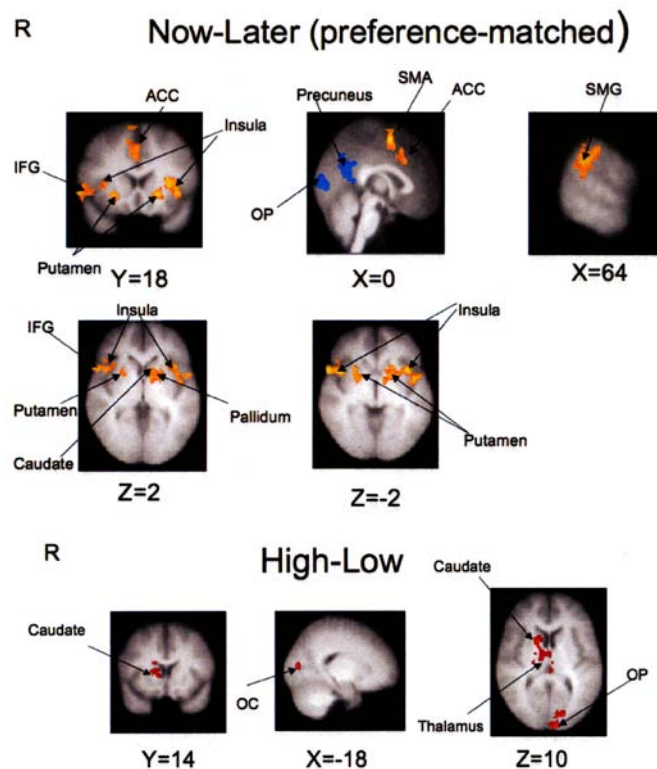


Kable & Glimcher, 2007; Abb. 2

Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: Nat. Neurosci. 10, 1625-1633, copyright 2007

Die Zunahme des „temporal discount“ bei verzögerter Belohnung korreliert mit einer zunehmenden Aktivierung im ventralen Striatum (Ncl. accumbens; Hariri *et al.*, 2006). Daraus folgt, dass die Präferenz für die zeitnahe oder sofortige Belohnung durch eine hohe Aktivierung des Ncl. accumbens gekennzeichnet ist. Weiterhin sind Probanden, die eine sofortige Belohnung bevorzugen, dadurch gekennzeichnet, dass ihre Discount-Funktion steiler verläuft, dass also der Wert einer Belohnung mit zunehmender Verzögerungszeit stärker verfällt als bei Probanden mit höherer Verzögerungstoleranz. Dabei gilt, je höher die Aktivierung im Ncl. accumbens, desto steiler der Abfall der Discount-Funktion. Genetische Studien zeigen, dass die Präferenz für unmittelbare Belohnung, also ein hoher „temporal discount“, von einem Polymorphismus der Catechol-O-Methyl-transferase (COMT) abhängig sein könnte (Boettinger *et al.*, 2007; siehe unter „Genetische Faktoren“).

In einer Studie von Luo und Mitarbeitern (2009) wurde untersucht, welche Hirnareale an der Kontrolle der Präferenz sofortiger monetärer Belohnung gegenüber einer um vier Monate verzögerten Belohnung beteiligt sind. In dieser Studie wurde der „temporal discount“ berücksichtigt, der im Mittel etwa einen Faktor zwei ausmachte. Präferenz der sofortigen Belohnung war von einer stärkeren Aktivierung des Ncl. caudatus, des Putamen, der Insula, des Pallidum, des Gyrus frontalis inferior, des Gyrus supramarginalis, des vorderen cingulären Cortex und des supplementär motorischen Cortex begleitet, während eine verminderte Aktivität im Präcuneus und im occipitalen Pol des Cortex eintrat. Im Bezug auf den Wert der Belohnung trat eine Aktivierung für höhere Werte im Ncl. caudatus, im Thalamus und im occipitalen Pol des Cortex ein. Die bei Bevorzugung sofortiger Belohnung aktivierten Areale stimmen im Wesentlichen mit den Arealen überein, die unter gleichen Versuchsbedingungen als empfindlich für den Wert der Belohnung erkannt wurden. Diese Ergebnisse bei Präferenz verzögerter Belohnung werden im Sinne der Beteiligung von Hirnarealen interpretiert, die der Selbstkontrolle dienen. Ein Proband mit einer Präferenz von verzögerter Belohnung verbunden mit einem höheren Wert weist also demnach eine höhere Fähigkeit der Selbstkontrolle auf als der Proband mit Neigung zu schneller Belohnung.



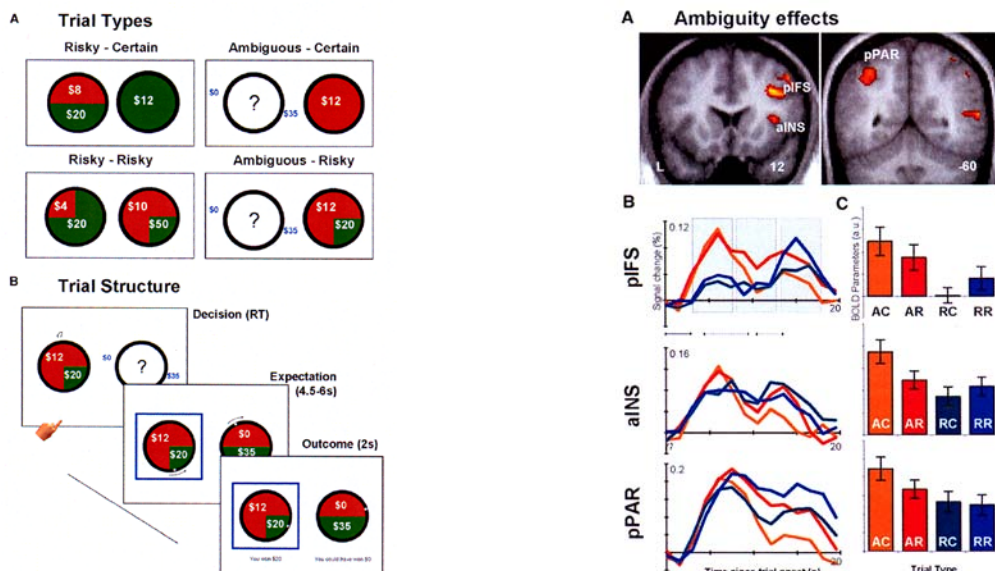
Luo *et al.*, 2009

Copyright © 2009 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

Entscheidung bei Risiko und Ungewissheit

Ist die Wahrscheinlichkeit (p) des Eintreffens eines Gewinns (z.B. eines Geldbetrags) größer 0, aber kleiner 1, so ist die Beteiligung am Spiel mit einem Risiko verbunden. Bei einem $p = 1$ bzw. bei einem $p = 0$ wird der Gewinn sicher erzielt bzw. er wird sicher nicht erzielt. Der Begriff Risiko bedeutet in diesem Kontext also eine Unsicherheit über das Erzielen eines Gewinns. Ist die Wahrscheinlichkeit des Eintreffens einer Belohnung $p > 0$ und $p < 1$, aber bekannt, so wird die fragliche Entscheidung als riskant (risky) eingestuft. Ist die Belohnungswahrscheinlichkeit jedoch unbekannt, so wird die Entscheidung über die Beteiligung am Spiel im Zustand der Ungewissheit (uncertainty, ambiguity) getroffen. Die Möglichkeit eines Verlusts ist in diesem Spektrum mit eingeschlossen, bedürfte aber einer komplexeren Betrachtung.

In einer fMRI-Studie von Huettel und Mitarbeitern (2006) wurde die unterschiedliche Beteiligung entscheidungsrelevanter neuronaler Strukturen für Entscheidungen unter sicheren, riskanten oder ungewissen Bedingungen mit Hilfe eines Spielparadigmas untersucht. In der linken Tafel von Abb. 1 ist die Spielsituation dargestellt:

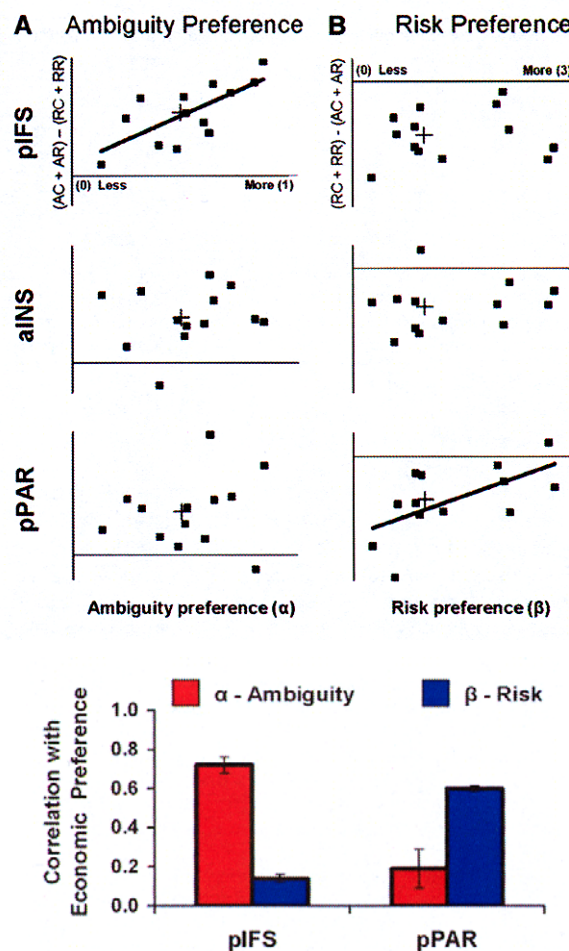


pIFS = posterior-inferiorer Sulcus frontalis; aINS = anteriorer Inselcortex; pPAR = posterior-parietaler Cortex.
 Die Farbkodierungen gelten für die Vergleichssituationen ungewiss vs. sicher (AC; orange), ungewiss vs. Riskant (AR; rot), riskant vs. sicher (RC; dunkelblau), riskant vs. riskant (RR; hellblau).

Huettel et al., 2006; Abb. 1

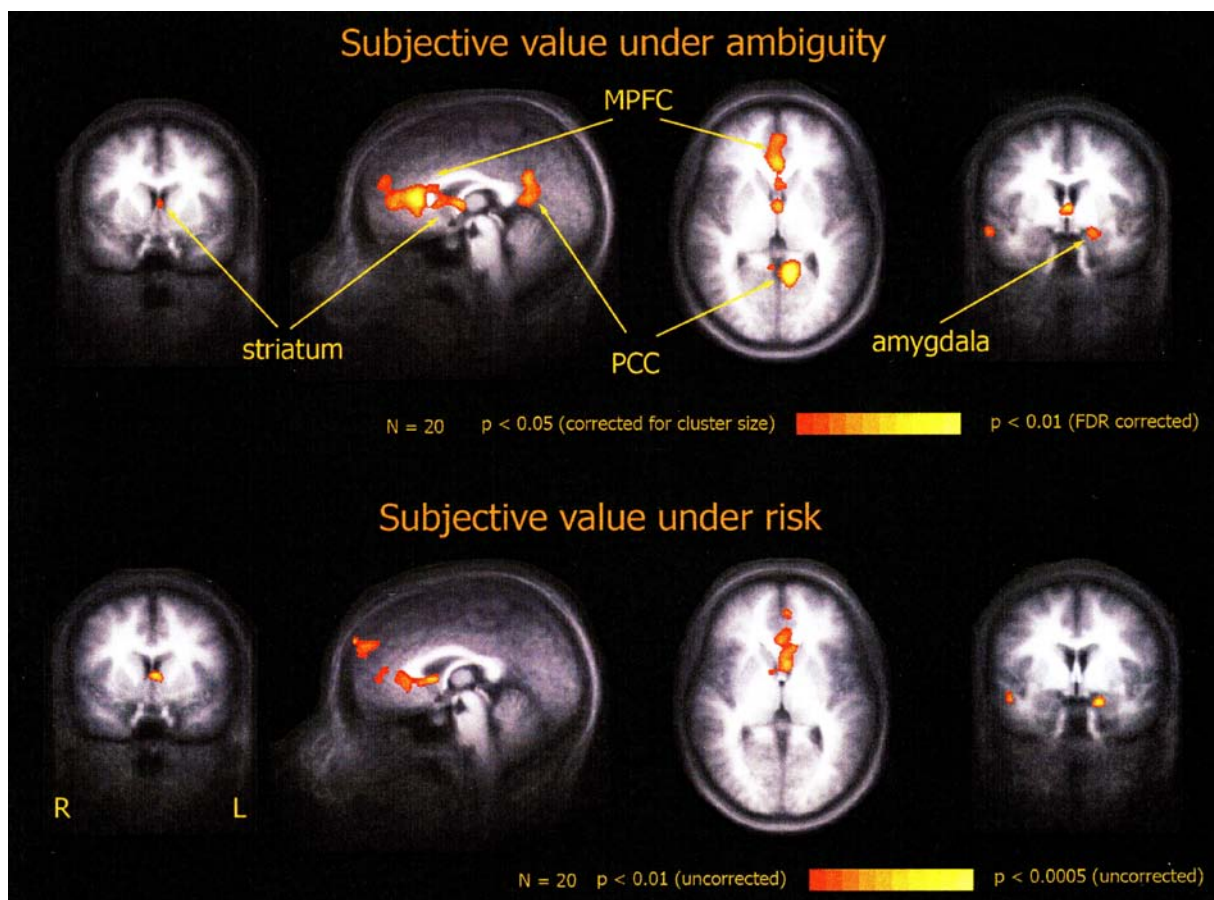
Copyright © 2006 by Elsevier Science & Technology Journals

Die zu gewinnenden \$-Beträge werden im Zentrum der Scheibe angegeben. Die Wahrscheinlichkeit des Gewinns wird durch die Größe der Kreis-Sektoren angegeben. Der Zustand der Ungewissheit wird durch ein Fragezeichen auf weißem Grund signalisiert. Im Erwartungszustand kreist ein Leuchtpunkt – ähnlich wie bei einem Glücksrad – um das kreisförmige Anzeigefeld. Im Ergebniszustand ist der kreisende Leuchtpunkt zum Stillstand gekommen und der gewonnene Betrag wird angezeigt. Die Ergebnisse zeigen eine klare Korrelation der Aktivierung spezifischer neuronaler Strukturen mit der ökonomischen Präferenz des Probanden (Abb. 2), d.h. mit dessen Neigung zu sicheren, riskanten oder ungewissen Entscheidungen. Die Neigung zu riskanten Entscheidungen korreliert mit der Aktivierung des postero-parietalen Cortex (pPAR; vergl. Abb.1 rechte Tafel), während die Neigung zu ungewissen Entscheidungen mit der Aktivierung im lateralen PFC (pIFS; vergl. Abb. 1 rechte Tafel) korreliert.



Huettel et al., 2006, Abb. 2

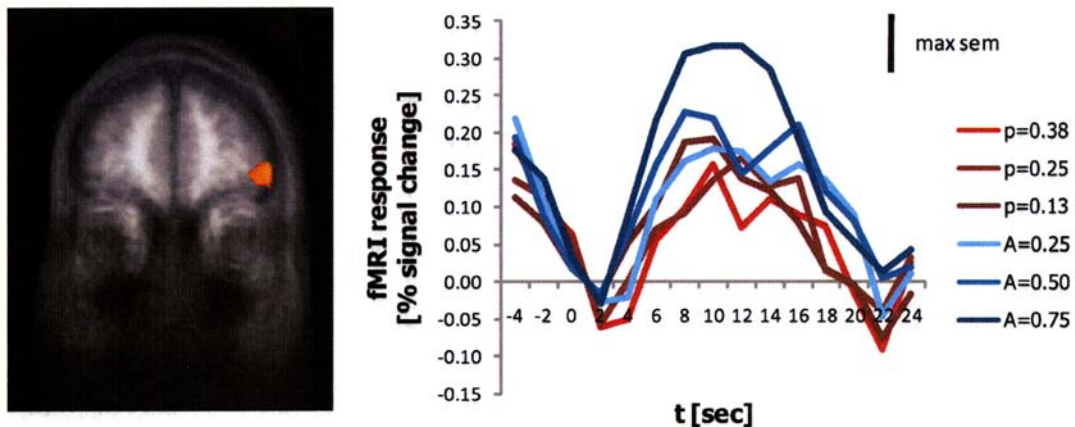
In einer aktuellen Studie (Levy *et al.*, 2010) wurden den Probanden die Maße für Risiko und Ungewissheit sauber quantifiziert präsentiert. Dabei wurde beim riskanten Lotterie-Spiel die Wahrscheinlichkeit des Gewinns, d.h. das Risiko durch Anteile einer Säule angegeben, während das Ausmaß der Ungewissheit durch mehr oder weniger breite Überdeckung der Grenzzone der beiden Teilsäulen variiert werden konnte. Die Ergebnisse dieser Studie zeigen zunächst, dass durch den zu erwartenden subjektiven Wert ein neuronales Netzwerk aktiviert wird, das bisher für die Codierung des absoluten Werts verantwortlich gemacht wurde. Für beide Entscheidungsszenarien ergaben sich signifikante Korrelationen mit dem BOLD-Signal im medialen PFC, im Striatum, im posterioren cingulären Cortex (PCC) und in der Amygdala (Abb. 1). Darüber hinaus zeigte sich, dass trotz des fundamentalen Unterschieds zwischen Risiko und Ungewissheit keine der aktivierten neuronalen Regionen des Netzwerks den subjektiven Wert ausschließlich bei Risiko oder ausschließlich bei Ungewissheit codiert.



Levy *et al.*, 2010 ; Abb. 1

Copyright © 2010 by the American Physiological Society, U.S.A.

Allerdings wurde von Levy und Mitarbeitern (2010) sehrwohl eine Region im lateralen OFC beider Hemisphären nachgewiesen, die während der Entscheidung im Kontext der Ungewissheit stärker aktiviert wurde als im Zusammenhang mit riskanten Bedingungen. Die Autoren postulieren, dass diese Aktivierung ein Signal für fehlende Informationen repräsentieren könnte, konnten dies aber nicht belegen. Dagegen fanden sie im linken lateralen OFC eine Region, die das Niveau der Ungewissheit abbildet (Abb. 2) – je höher der Grad der Entscheidungsungewissheit, desto höher war die Aktivierung in dieser Region des OFC.



Levy *et al.*, 2010 ; Abb. 2

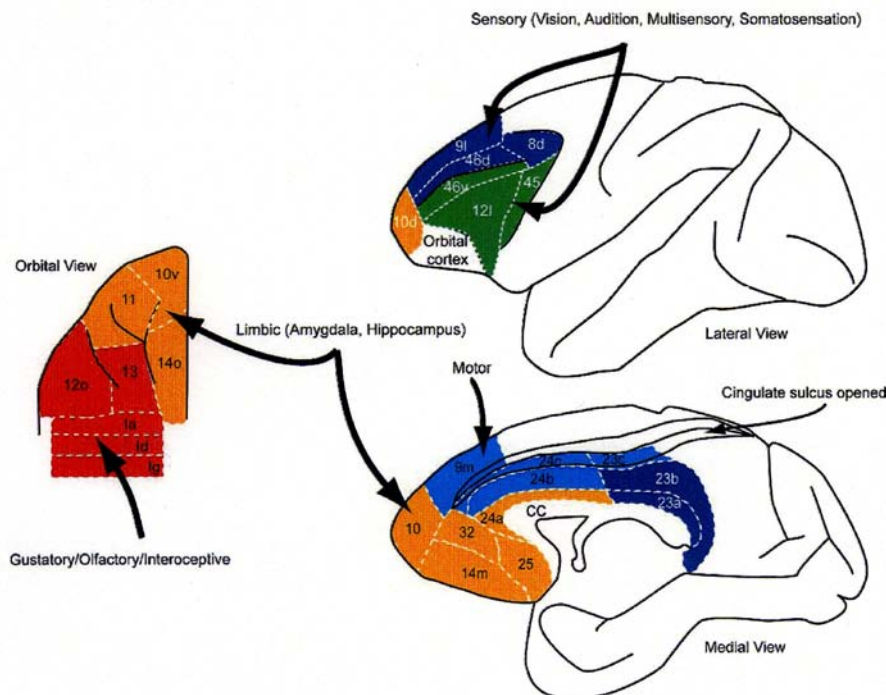
Copyright © 2010 by the American Physiological Society, U.S.A.

In einer aktuellen Publikation einer Meta-Analyse (Mohr *et al.*, 2010), die die Ergebnisse früherer Studien mit verschiedenen Versuchsparadigmen analysiert, wird gezeigt, dass bei riskanten Entscheidungen immer der vordere Inselcortex aktiviert wird, was für eine dominante Beteiligung aversiver Emotionen an riskanten Entscheidungen spricht. Darüber hinaus wird risikobezogene Aktivierung des dlPFC und des parietalen Cortex für Entscheidungssituationen berichtet, die mit einer Wahl aus einem Angebot verschiedener riskanter Optionen verbunden ist, die aber bei einer Entscheidung ohne Wahloptionen nicht auftritt.

IV. Funktion anatomisch definierter Abschnitte des Gehirns bei ökonomischen Entscheidungen

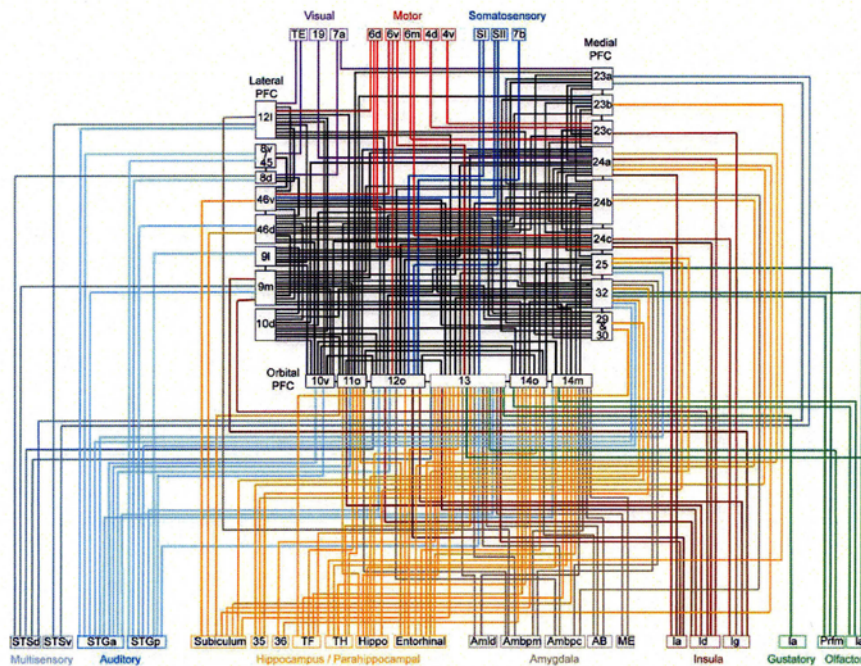
Präfrontaler Cortex

Der präfrontale Cortex (PFC) ist anatomisch definiert als der Teil des Cortex cerebri, der rostral der spezifischen Anteile des Motorcortex liegt. Der Begriff „PFC“ stellt aufgrund der diversifizierten, komplexen Verbindungen innerhalb des Systems selbst, mit anderen Teilen des Gehirns sowie mit allen Sinneskanälen (Averbeck & Seo, 2008; Abb. 1 und 2; Rhesus-Affe) einen Sammelbegriff für eine Gruppe von corticalen Feldern dar (s. oben; Fuster, 2008). In den folgenden Darstellungen sollen für die anatomisch unterscheidbaren Regionen des PFC diejenigen Befunde vorgestellt werden, die einerseits im engeren Sinne mit der Entscheidungsfindung des Menschen in Verbindung gebracht werden können, deren Funktionen aber andererseits nicht bereits in Kapitel III dargestellt wurden.



Averbeck & Seo, 2008; Abb. 1

Open access paper (PLoS Comput. Biol. 4), by permission of the author (Averbeck)



Averbeck & Seo, 2008; Abb. 2

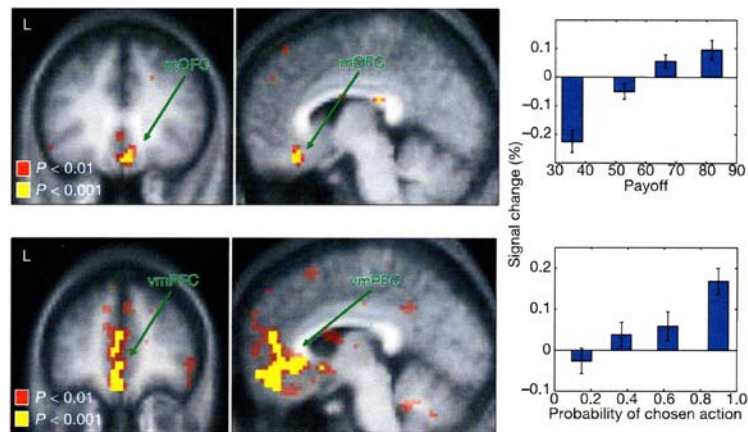
Open access paper (PLoS Comput. Biol. 4), by permission of the author (Averbeck)

Medialer PFC

Mit dem Begriff medialer PFC (mPFC; s. oben) wird der frontale Assoziationscortex gekennzeichnet, der mit dem medio-dorsalen Kern des Thalamus verbunden ist (Fuster, 2008). Da der vordere cinguläre Cortex eigentlich dem limbischen System (Allocortex) angehört, sprechen manche Autoren statt vom mPFC vom medialen frontalen Cortex (MFC). Innerhalb des MFC werden anteriore (arMFC), posteriore (prMFC) und orbitale Anteile (oMFC = vmPFC) unterschieden (Amodio & Frith, 2006). Neben den medialen Anteilen der motorischen Areale und den rostralen Anteilen des cingulären Cortex schließt der MFC auch mediale Anteile des FPC (s. unten) und mediale Anteile des OFC (s. unten) ein.

Funktionell wird dem mPFC/MFC eine wichtige Rolle bei der Handlungsüberwachung und der Selbstwahrnehmung zugeschrieben (cognitive control). Der Begriff „outcome monitoring“ (Amodio & Frith, 2006) charakterisiert den oMFC funktionell als eine Instanz der Überwachung des Resultats einer Entscheidung, also von Gewinn und Verlust. In Kapitel III wurde dargestellt, dass der mPFC dem sogenannten beta-System angehört, einem System, das aktiviert wird, wenn der Proband sich für eine sofortige Zuteilung der Belohnung entscheidet. Weiterhin wurde für den vmPFC gezeigt, dass hier Gewinn- und Verlustsignale nachweisbar sind. Das gleiche gilt für

die Codierung der Wahrscheinlichkeit des Gewinns, des subjektiven Werts und des subjektiven Nutzens eines Gewinns. Die Wahrscheinlichkeit des Gewinns bei Nutzung explorativer Möglichkeiten in einem Spiel mit „einarmigen Banditen“ wird im mPFC codiert, während der Gewinn dieser Spiele im mOFC (s. unten) codiert wird (Daw *et al.*, 2006).

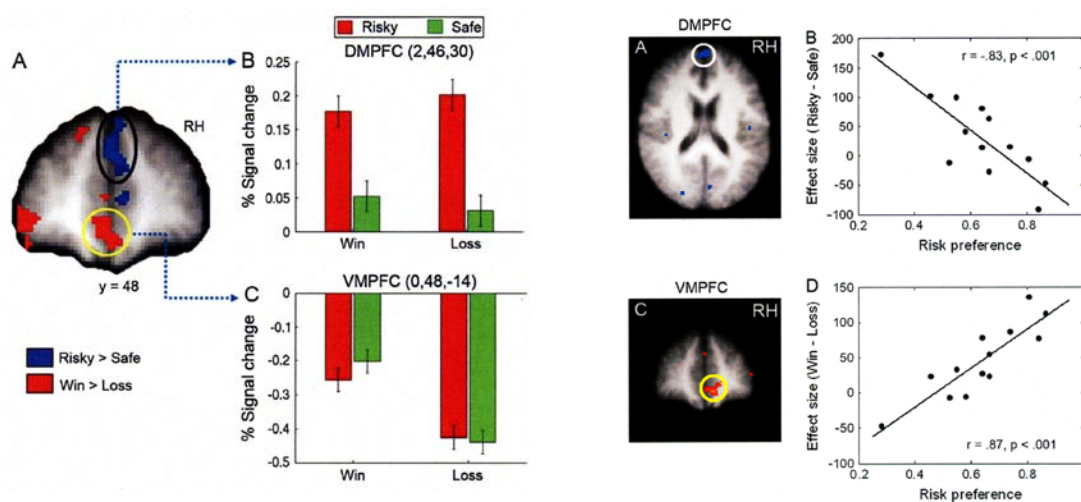


Daw *et al.*, 2006

Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: Nature 441, 876-879, copyright 2006

Ebenfalls die Entscheidungskontrolle betreffend, wurde in fMRI-Studien die Aktivierung des mPFC/MFC bei Handlungsirrtum, bei Entscheidungsunsicherheit, bei Entscheidungskonflikt und bei ungünstigem Ergebnis der Entscheidung beobachtet (Ridderinkhof *et al.*, 2004). In Übereinstimmung mit der Aktivierung im mPFC/MFC bei Handlungsirrtum wurde in einer elektrophysiologischen Studie gezeigt, dass bei einem Entscheidungsspiel, dessen Geldbelohnung mit Unsicherheit verbunden war, über dem PFC eine mit dem Handlungsirrtum korrelierte Negativität (N2) auftrat, die ihre Quelle im vorderen cingulären Cortex hat (Gehring & Willoughby, 2002). Diese Negativität war bei Geldverlusten größer als bei Geldgewinnen, wurde aber nicht vergrößert, wenn die Entscheidungsalternative zu einem größeren Gewinn geführt hätte. Darüber hinaus wurde die Negativität durch Verluste ausgelöst, auch wenn die alternative Entscheidung zu einem noch größeren Geldverlust geführt hätte. Daher wird diese Negativität nicht als Korrelat der Irrtumskontrolle interpretiert, sondern als ein Signal des Verlusts an Besitz, der mit einem Entscheidungsirrtum verbunden ist. In einer aktuellen elektrophysiologischen Studie, die untersucht, ob die frontale N2-Komponente mit der Irrtumswahrscheinlichkeit einer Handlung oder mit dem Konflikt zwischen zwei Handlungsalternativen korreliert, legen die Ergebnisse nahe, dass die N2-Komponente eher als Konfliktsignal des ACC interpretiert werden kann (Yeung & Nieuwenhuis, 2009).

In einer neueren fMRI-Studie, in der die Probanden in einem dem bekannten „Hütchenspiel“ ähnlichen Entscheidungsspiel zwischen sicheren und riskanten (P war bekannt) Alternativen wählen konnten, wurden Spiele mit Gewinnmöglichkeit und mit Verlustmöglichkeit angeboten (Xue *et al.*, 2009). Vor den eigentlichen Messungen wurde die Risikopräferenz (-attitüde) der Probanden bestimmt. Als Maß für Risiko wurde die Varianz der Belohnung definiert. Die Ergebnisse zeigen, dass der dorsale mPFC nur auf das erlebte Risiko antwortet (Abb. links oben) – bei Wahl der riskanten Option erfolgt eine stärkere Aktivierung als bei Wahl der sicheren Option. Der vmPFC antwortet nur auf das erlebte Ergebnis der Entscheidung (Abb. links unten) – bei erzieltm Verlust wurde eine stärkere Antwort beobachtet als bei Gewinn (Hemmung). Die Antworten zeigen eine klare Abhängigkeit von der Risikoattitüde; die Risikoantwort im dorsalen mPFC korreliert negativ mit der Risikoattitüde (Abb. rechts oben), während die Belohnungsantwort im vmPFC mit der Risikoattitüde positiv korreliert (Abb. rechts unten). Die Ergebnisse bezüglich der Aktivierung im dorsalen mPFC legen die Interpretation nahe, dass diese Aktivierung ein Signal der „Furcht“ vor Risiko repräsentiert, das bei Risiko suchenden Probanden klein bleibt. Ein starkes Signal im vmPFC könnte dagegen ein Auslöser zu Risiko suchendem Verhalten sein. Die Autoren vermuten, dass die Entscheidung unter Risiko durch die Balance zwischen dem Aktivierungsgrad im dorsalen mPFC und im vmPFC bestimmt sein könnte.

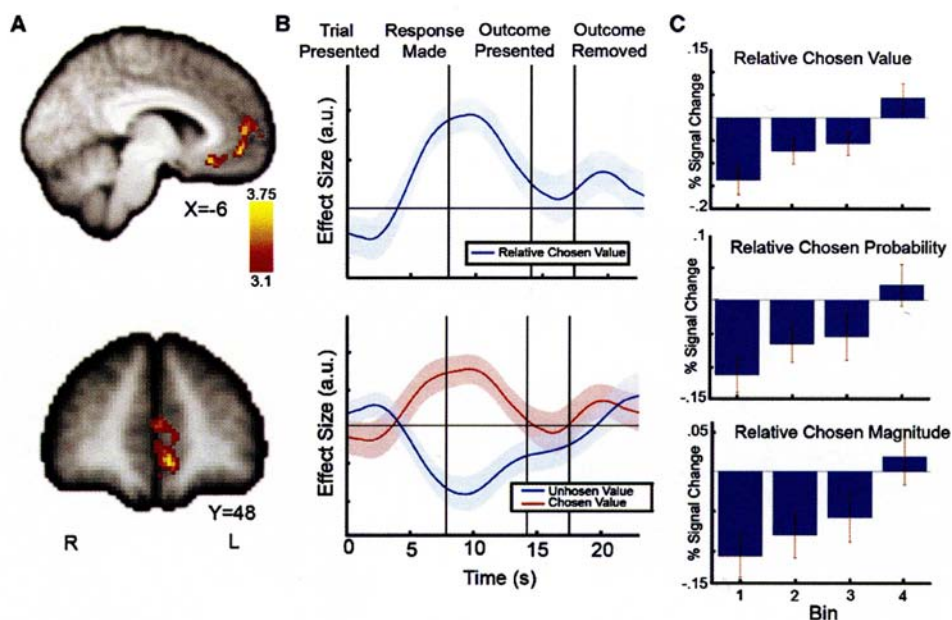


Xue *et al.*, 2009

Xue, G., Lu, Z., Levin, I.P., Weller, J.A., Li, X., Bechara, A., Functional dissociations of risk and reward processing in the medial prefrontal cortex. *Cereb. Cortex* (2009), 19 (5), 1019-1027, by permission of Oxford University Press

Die Ergebnisse sind konsistent mit der Auffassung, dass der hintere Anteil des vmPFC an der Verarbeitung von Handlungsverstärkern basaler Modalitäten wie Geruch, Geschmack und Schmerz beteiligt ist, während die vorderen Anteile des vmPFC eher abstrakte Belohnungen wie Geldgewinne verarbeiten (Kringelbach & Rolls, 2004). Dabei wird, wie schon in anderen Studien gezeigt (z.B. Kable & Glimcher, 2007), deutlich, dass der vmPFC (ebenso wie der Ncl. accumbens; s. unten) mit einer linear zunehmenden Aktivierung auf den zunehmenden Wert der Belohnung antwortet. Dagegen ist der Befund, dass der dorsale mPFC an der Verarbeitung von Risiko beteiligt ist, ein bisher nicht beschriebenes Ergebnis. Das Gleiche gilt naturgemäß für die inverse Beziehung zwischen der Stärke dieses Belohnungssignals und der Risikoattitüde der Probanden.

Anhand der zeitlichen Auflösung der Aktivierung im vmPFC konnte gezeigt werden, dass dort der Wert einer bevorzugten Belohnung codiert wird, und dass dies vor allem während der Entscheidungsphase erfolgt (Boorman *et al.*, 2009). Der Beginn der Aktivierung erfolgt kurz nach der Präsentation der Option, also vor der Wahl der Option (Abb. Tafel B). Danach klingt die Aktivierung wieder ab.



Boorman *et al.*, 2009

Copyright © 2009 by Elsevier Science & Technology Journals

In einer aktuellen Studie wird unter Anwendung eines „visual probabilistic categorization task“ (vergl. Kapitel XIV Versuchsparadigmen) mit fMRI dargestellt, dass der vmPFC als differenzieller Komparator probabilistische visuelle Wertsignale zu verschiedenen Entscheidungsoptionen integriert, die er aus dem ventralen temporalen Cortex erhält (Philiastides *et al.*, 2010).

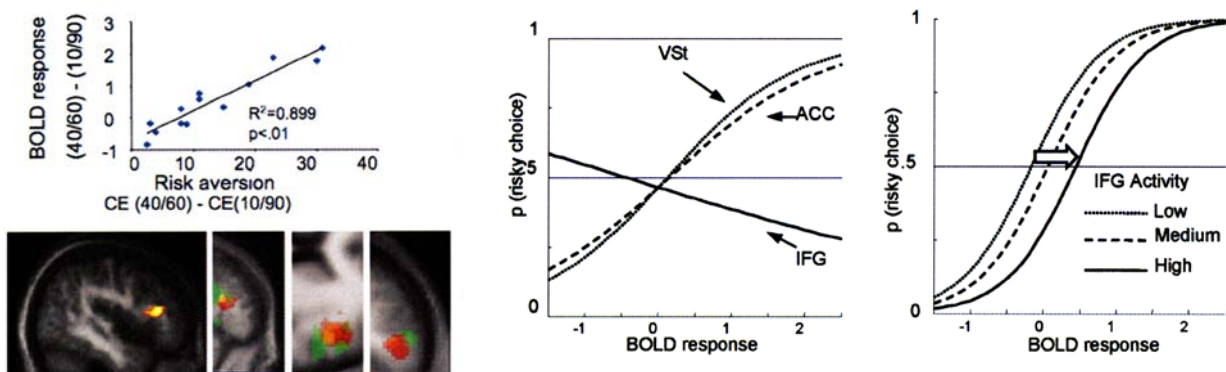
Interessanterweise codiert der vmPFC aber nicht nur den realen Wert einer Belohnung, sondern er wird auch bei der sogenannten Geldillusion aktiviert (Weber *et al.*, 2009). Unter der Geldillusion wird eine irrational positive Einschätzung der Zunahme des Geldwerts (z.B. durch eine Gehaltszulage) verstanden, obwohl der relative Wert des Gesamtbetrags gleich bleibt (z.B. weil der Wertzuwachs von der Inflation wieder zu nichte gemacht wird). Dabei wird mit zunehmendem Zuwachs des Geldbetrags bei gleich bleibendem Kaufwert ein stärkeres BOLD-Signal ausgelöst.

Weitere Aspekte der Funktion des mPFC werden bei der sozialen Interaktion von Menschen deutlich. Bei einem Strategiespiel zwischen zwei Spielpartnern hängt die Aktivierung des mPFC des einen Spielers von der Einschätzung der strategischen Fähigkeiten des anderen Spielers ab, da das Ausmaß strategischen Denkens in solchen Spielen erfolgsbestimmend ist (Coricelli & Nagel, 2009). Hohe Anforderung an die strategische Leistung des Spielers wird von einer Aktivierung sowohl im dorso-medialen PFC (dmPFC) als auch im vmPFC begleitet. Dagegen wird bei einfacherem strategischem Denken der rostrale Anteil des vorderen cingulären Cortex (ACC) aktiviert. Die simultane Aktivierung des dmPFC und des vmPFC korreliert mit einem höheren strategischen IQ des strategisch versierteren Spielers.

Lateraler PFC

In Kapitel III wurde bereits dargestellt, dass der dorso-laterale PFC (dlPFC) an der Codierung von Wert, Wahrscheinlichkeit, erwartetem Wert (Tobler *et al.*, 2008) und verzögerter Belohnung (Sanfey *et al.*, 2006) beteiligt ist. Außerdem wird die Neigung des Entscheiders zu ungewissen Entscheidungsalternativen durch Aktivierung des dlPFC signalisiert (Huettel *et al.*, 2006). Die Wahrscheinlichkeit der Belohnung bei einer probabilistischen Entscheidung wird in nichtlinearer Weise im ventro-lateralen PFC abgebildet (Tobler *et al.*, 2008). Die Bewertung des Werts eines Guts ist

unabhängig von dessen Kategorie (Chib *et al.*, 2009). Ergänzend soll hier noch angeführt werden, dass es bisher durch die Komplexität des Iowa Gambling Task (der Spieler muss seine Strategie fortlaufend anpassen) erschwert war, die während des Spiels ablaufenden Entscheidungsprozesse mit fMRI-Technik zu untersuchen. Durch die Entwicklung eines modifizierten Iowa Gambling Task wurde dies nun möglich (Christakou *et al.*, 2009). Diese Studie zeigt, dass die Aktivierung des rechten dIPFC und des rechten vmPFC mit der Anpassung der Entscheidung an eine veränderte Situation verbunden ist, indem sie auf negative Ergebnisse einer Entscheidung reagieren und damit die Unterscheidung von Entscheidungen mit vorteilhaften und unvorteilhaften Ergebnissen erlauben. Die Autoren postulieren, dass diese beiden Regionen aufgrund ihrer Empfindlichkeit für zunehmend negative Ergebnisse der gewählten Option, die Entscheidung des Probanden hin zu Optionen mit positivem Ergebnis fördern. Darüber hinaus zeigt eine andere Studie, dass die Aktivierung im dIPFC (IFG) bei Entscheidungen unter Risiko mit steigender Risikoaversion des Probanden zunimmt (Christopoulos *et al.*, 2009; Abb. links) – je höher die Aktivierung im IFG, desto niedriger die Wahrscheinlichkeit einer riskanten Entscheidung. Die im cingulären Cortex (ACC) und im ventralen Striatum (VSt) auftretende Aktivierung verhält sich dazu in etwa spiegelbildlich (Abb. Mitte) – je höher deren Aktivierung, desto höher die Wahrscheinlichkeit einer riskanten Entscheidung. Bei Zunahme der Aktivität im IFG (dIPFC) wird eine zunehmend höhere Aktivität in ACC und VSt nötig, um eine Entscheidung mit höherem Risiko wahrscheinlich zu machen – die Schwelle für riskante Entscheidungen ist erhöht (Rechtsverschiebung der Funktion, Abb. rechts).

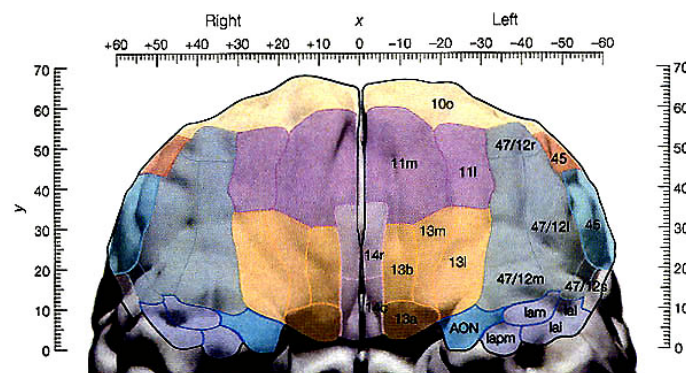


Christopoulos *et al.*, 2009

Copyright © 2009 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

Orbito-frontaler Cortex

Der orbito-frontale Cortex (OFC) ist definiert als der Abschnitt des PFC über den Augenhöhlen, der vom magnozellulären, medialen Teil des Nucleus medio-dorsalis des Thalamus erreicht wird (Fuster, 2008). Histologisch umfasst der OFC die Brodmann-Areale (BA) 11 bis 14 (Kringelbach, 2005, ventraler Aspekt des OFC), wobei BA14 im Wesentlichen den medialen Aspekt des OFC darstellt, dessen Funktionen teilweise bereits in den Ausführungen zum mPFC in Kapitel III diskutiert wurden.

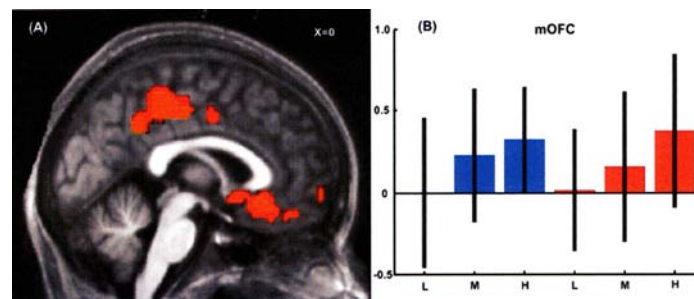


Kringelbach, 2005

Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: Nat. Rev. Neurosci. 6, 691-702, copyright 2005

Da der OFC Informationen aus somato-sensorischen, visuellen und gustatorischen Regionen des Gehirns erhält, die als primäre Verhaltensverstärker wirken, kann er diese Informationen assoziieren und damit Lernvorgänge in Gang setzen, die die Wertschätzung des Objekts betreffen (zur Übersicht Rolls, 2000). Da der OFC auch Informationen über nicht erfolgte Belohnung erhält, kann das Engramm auch wieder gelöscht oder das Verhalten invertiert werden. Für diese Lernvorgänge sind auch emotionale Komponenten des Erlebens von Bedeutung, da Emotionen als Zustände definiert werden können, die durch Verstärkersignale ausgelöst werden. So führt die Berührung einer angenehmen Oberfläche (z.B. Samt) zu einem stärkeren BOLD-Signal als die Berührung einer rauen Oberfläche (Rolls *et al.*, 1997). In neueren fMRI-Studien wurde gezeigt, dass der mOFC den relativen, aber nicht den absoluten Wert monetärer Belohnung codiert (Elliot *et al.*, 2008). Allerdings wird bei einer Entscheidung zwischen Geld und einem Sortiment verschiedener Gegenstände (wie z.B. Schokolade, einem USB-Stick und anderen) nicht nur der Wert des offerierten Gelds, sondern auch der Wert der genannten, eigentlich nicht vergleichbarer Objekte

durch den mOFC eingestuft (FitzGerald *et al.*, 2009; Abb. links). Dies gilt sowohl für Gewinne als auch für Verluste (Abb. rechts). Für die Bewertung der Optionen scheint ein abstrakter Bewertungsmaßstab genutzt zu werden, da die Einstufung des Sachwerts der angebotenen Sortimente im Vergleich zum alternativen Geldangebot individuell sehr unterschiedlich war. Daraus kann geschlossen werden, dass die Aktivierung des mOFC den subjektiven Nutzen der zur Wahl stehenden Optionen codiert. Dies gilt auch für imaginierte Werte (Bray *et al.*, 2010). Der Befund, dass die Reaktionszeiten bei der Bewertung und der Wahl von Verlust- gegenüber Gewinn-Angeboten deutlich erhöht waren, spricht für eine nichtlineare Verarbeitung von erlebten Gewinnen und Verlusten im mOFC. Dies entspricht der durch die Prospect Theory (Kahneman & Tversky, 1979) beschriebenen Aversion gegenüber Verlusten.



(A) BOLD in mOFC und PCC; (B) BOLD-Stärke bei unterschiedlich hohen Gewinnen (blau) und Verlusten (rot);
L = low, M = medium, H = high

FitzGerald *et al.*, 2009

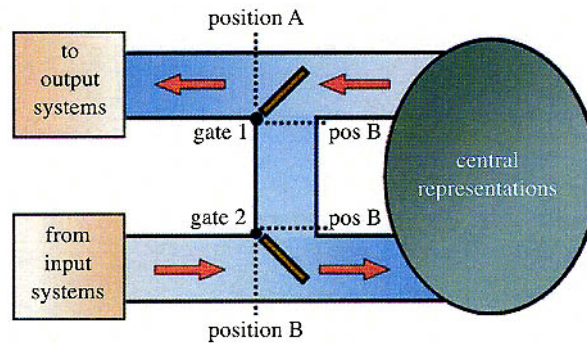
Copyright © 2009 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

In einer fMRI-Studie, die ein neues Paradigma nutzt, mit dessen Hilfe die Verarbeitung des Zielwerts (vorhergesagter Wert aller Entscheidungen), des Entscheidungswerts (Nettowert von Zugewinn minus Aufwand einer Handlung) und des Vorhersageirrtums (Abweichung des Ergebnisses von der Erwartung) selektiv untersucht werden konnten, wurde gezeigt, dass der Zielwert mit einer Aktivierung im mOFC korreliert, der Entscheidungswert mit einer Aktivierung im zentralen OFC (OFC direkt am Dach der Augenhöhle; BA11 und BA13) korreliert, während der Vorhersageirrtum mit der Aktivierung im Striatum, also außerhalb des Cortex cerebri korreliert (Hare *et al.*, 2008). Dieses Ergebnis bestätigt die Ergebnisse zur Kodierung des Werts von Objekten im OFC, erweitert diese Vorstellung aber im Sinne der Verarbeitung unterschiedlicher Komponenten der Werte in unterschiedlichen Teilregionen des OFC.

Fronto-polarer Cortex

Auffälligerweise ist in den bisher dargestellten fMRI-Daten von Studien zum neuronalen Netzwerk ökonomischer Entscheidungen der fronto-polare Cortex (FPC), also der vorderste Pol des Cortex cerebri (Brodmann Areal 10), nicht mitaktiviert worden. Das ist nach neueren Studien zu dessen Funktion nicht verwunderlich, da der FPC vor allem an höheren kognitiven Prozessen beteiligt ist, die annäherungsweise mit den englischen Begriffen „mentalizing“ (imaginative mentale Aktivität; die Fähigkeit den mentalen Zustand der eigenen Person und anderer Personen zu verstehen), „multitasking“ (etwas im Gedächtnis halten während man etwas anderes tut) und „prospective memory“ (Gedächtnis für eigene Ziele in naher und weiterer Zukunft) charakterisiert werden können (Burgess *et al.*, 2008).

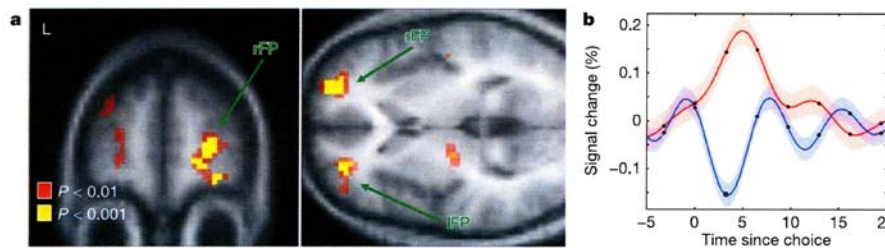
„Prospective memory“ wird als Voraussetzung für „multi-tasking“ gesehen. Für die Planung und Ausführung von Handlungen ist die Steuerung der Aufmerksamkeit nötig. Diese kann stimulus-orientiert (SO) sein, sich also auf die Umwelt richten, oder sie kann stimulus-unabhängig (SI) sein, sich also auf interne Vorgänge oder auf Gedanken beziehen. Außerdem ist der Zugriff auf retrospektive und prospektive Anteile des Gedächtnisses nötig, also auf das episodische und auf das prospektive Gedächtnis. Der FPC steuert nicht nur die SO-Aufmerksamkeit sondern auch die SI-Aufmerksamkeit, d.h. das Verfolgen sowohl externer Vorgänge als auch interner Vorgänge oder Gedanken. Bei SO-Aufmerksamkeit werden laterale Anteile des FPC aktiviert, während bei SI-Aufmerksamkeit mediale Anteile des FPC aktiviert werden. Spezifisch funktionell kann der FPC als ein System beschrieben werden, das entweder von einer Form der Aufmerksamkeit zur anderen Form umschalten kann oder beide Formen der Aufmerksamkeit gleichzeitig zulassen kann. Aus Befunden klinischer Studien und fMRI-Studien entwickelten Burgess und Mitarbeiter (2007) ein Modell der Funktion des FPC – die „Gateway“ Hypothese (Abb. nächste Seite). Diese „Gateway“ Hypothese sieht den FPC als „Schaltstation“, die von SO-(position B) auf SI-Zustände (position A; korrigiert) umschaltet oder aber, wie dargestellt, beide Zustände gleichzeitig zulässt.



Burgess *et al.*, 2007

Reprinted by permission from The Royal Society:
 Figure 2 p. 892; Burgess, Gilbert, Dumontheil, Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 362, 887-899, 2007
 („position B“ am unteren Rand der Abb. sollte lauten „position A“)

Mit diesen Vorstellungen von der Steuerung höherer kognitiver Leistungen durch den FPC ist die Beobachtung kongruent, dass der FPC bei der Erkundung neuer Entscheidungsmöglichkeiten aktiviert wird (Daw *et al.*, 2006; s. auch S. 36).

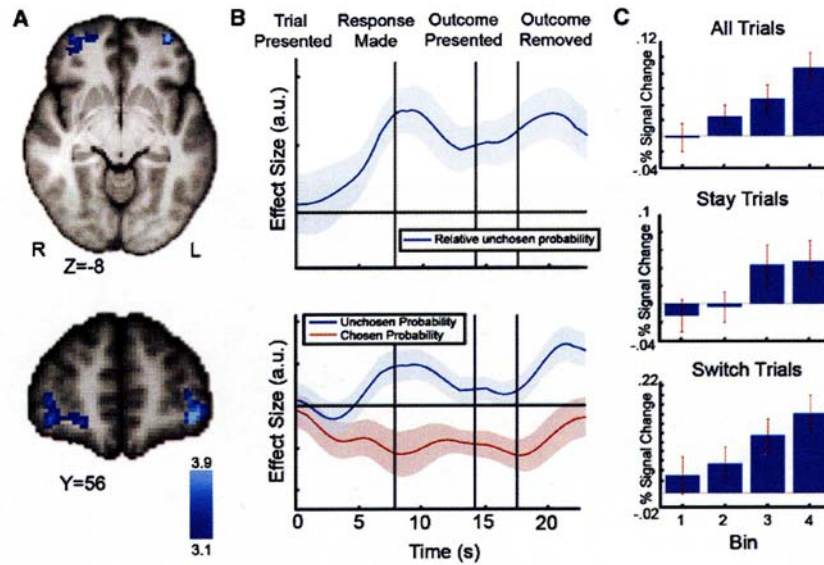


Daw *et al.*, 2006

Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: Nature 441, 876-879, copyright 2006

Eine aktuelle Studie weist nach, dass der FPC auch in ökonomische Entscheidungen involviert ist (Boorman *et al.*, 2009; Abb. nächste Seite). Die Studie zeigt auf der Basis der zeitlichen Änderung des BOLD-Signals (Abb. B), dass der FPC im Rahmen ökonomischer Entscheidungen fortlaufend die Gewinnwahrscheinlichkeit überprüft, d.h. dass er den relativen Vorteil der gewählten Option im Vergleich zu einer alternativen Option bestimmt. Offensichtlich führt er dies aus, indem er zwischen verschiedenen Optionen des Verhaltens hin und herschaltet, um die optimale Option auszusuchen (Koechlin & Hyafil, 2007).

Interessanterweise konnte gezeigt werden, dass diese frontalen Regionen auch in rationale Überlegungen bei strategischen Entscheidungen involviert sind (Coricelli & Nagel, 2009), die als SI-Aufmerksamkeit aufgefasst werden können.



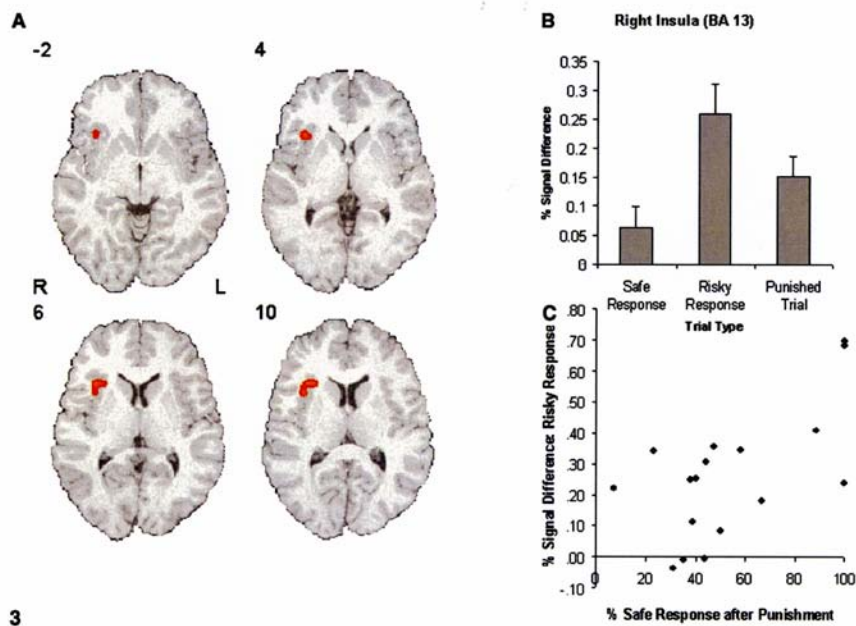
Boorman *et al.*, 2009

Copyright © 2009 by Elsevier Science & Technology Journals

Inselcortex

Der Inselcortex (Insula) ist von den Opercula überdeckt und liegt daher in der Tiefe des Gehirns, gehört aber der Großhirnrinde an (vergl. Kapitel II). Funktionell wird die vordere Insel als ein neocorticales System verstanden, das aufgrund seiner Verbindungen mit dem limbischen System einerseits an der Entstehung affektiven Bewusstseins beteiligt ist und andererseits, wegen seiner Afferenzen aus den Sinneskanälen der Körperoberfläche und des Körperinneren ein neuronales Substrat der Introspektion/Selbstreflexion darstellt (Modinos *et al.*, 2009; zur Übersicht: Craig, 2002; 2009). Dabei ist auffällig, dass die meisten Aktivierungen asymmetrisch sind und vor allem rechtslateral beobachtet werden. Die Aktivierung der rechten vorderen Insel wurde beobachtet bei Ärger, bei subjektiver Coolness, bei Wahrnehmung vertrauensvoller oder schmerzverzerrter Gesichter und bei sexuellem Arousal.

Die entscheidungsrelevanten Mechanismen betreffend, ist für die Kontrolle riskanter Entscheidungen ebenfalls eine Lateralisierung der Aktivierung in der vorderen Insula nach rechts beschrieben (Paulus *et al.*, 2003; Abb. nächste Seite). Die rechte Insel wurde bei riskanter Entscheidung stärker aktiviert als bei sicherer Entscheidung.

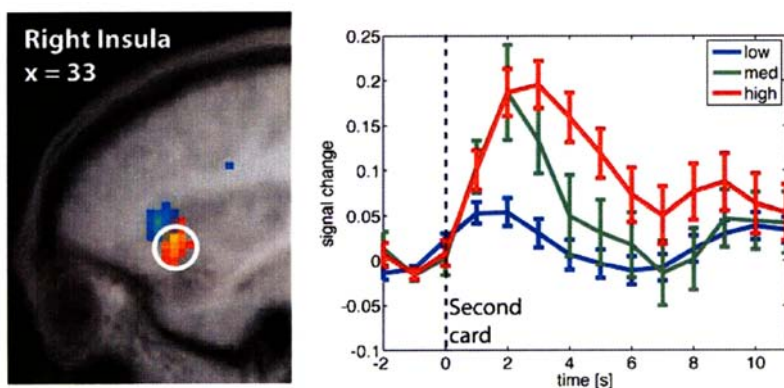


Paulus *et al.*, 2003

Copyright © 2003 by Elsevier Science & Technology Journals

Darüber hinaus wurde gezeigt, dass das Ergebnis einer Entscheidung die später folgenden Entscheidungen beeinflusst: nach einer Entscheidung, die mit einem Verlust (Bestrafung) verbunden war, wurde die vordere Insel bei der nächsten Entscheidung schwächer aktiviert als bei Bestrafung, aber stärker als bei Wahl der sicheren Option. Je höher die Aktivierung bei der riskanten Entscheidung nach „Bestrafung“ ausfiel, desto größer war die Tendenz der Probanden zur Wahl einer sicheren Entscheidungsoption (Abb. oben, rechts). Diese Ergebnisse werden im Sinne einer Engrammierung eines somatischen Markers (vergl. Damasio, 1996) interpretiert.

In einer Versuchsreihe mit Variation des Risikos der Entscheidung in einer einfachen Entscheidungsaufgabe wurde gezeigt, dass eine früh einsetzende Aktivierung in der vorderen Insel mit der Risikovorhersage bzw. mit einem bei der Risikovorhersage aufgetretenen Fehler korreliert (Preuschoff *et al.*, 2008; Abb. nächste Seite). Die mit der Risikovorhersage bzw. mit dem Vorhersageirrtum korrelierten Aktivierungen traten in unterschiedlichen Feldern der vorderen Insel auf (blaue bzw. rote Pixel). Für den Vorhersageirrtum galt: mit größerem Irrtum der Risikovorhersage tritt eine stärkere Aktivierung ein. Der Zeitgang beider Signale legt eine Rolle der vorderen Insel bei der schnellen Anpassung der Risikovorhersage nach einem Irrtum nahe.

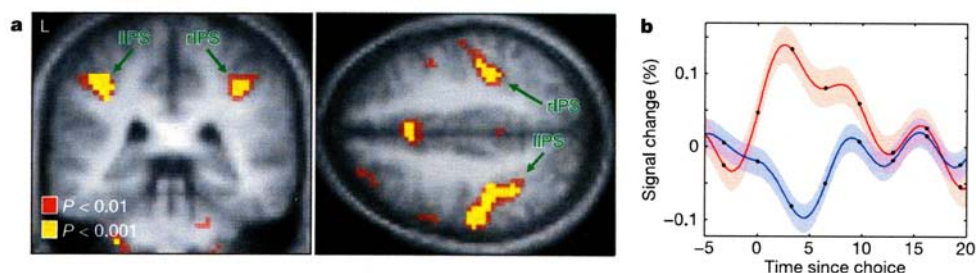


Preuschoff *et al.*, 2008

Copyright © 2008 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

Parietaler Cortex

In Kapitel III wurde erwähnt, dass der parietale Cortex in das sogenannte beta-System eingebunden ist, das bei der Präferenz von zeitlich verzögerter Belohnung aktiviert wird. Auch wurde dort die Beteiligung des postero-parietalen Cortex an der Codierung der Präferenz von Entscheidungen mit riskantem Ausgang gezeigt. In der Studie von Daw und Mitarbeitern (2006; vergl. auch S. 41) wurde den Probanden die Gelegenheit offeriert, in einem Spiel an „einarmigen Banditen“ entweder immer am gleichen Gerät zu spielen, oder neue Möglichkeiten an einem der anderen Geräte zu explorieren. Bei der explorativen Variante des Spiels wird im parietalen Cortex der rechte und der linke Sulcus intraparietalis aktiviert (riPS, liPS, s. Abb.), was bei der Variante des Spiels ohne Exploration nicht beobachtet wurde.



Daw *et al.*, 2006

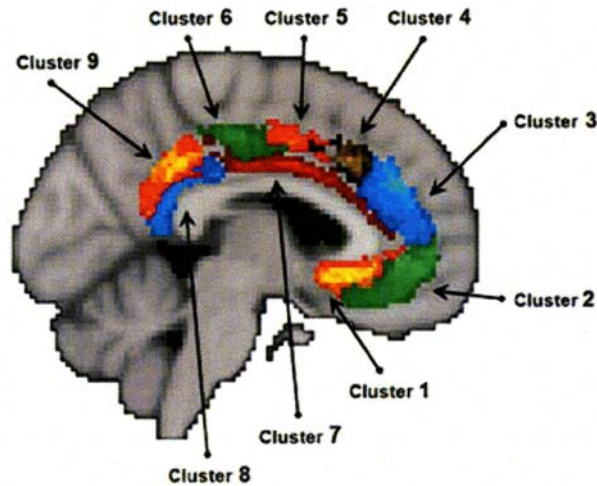
Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: Nature 441, 876-879, copyright 2006

In einer anderen Region des parietalen Cortex, dem unteren Lobus parietalis (IPL), trat bei einem Spiel mit Wiederholungen der gleichen Entscheidungsszene auf dem Monitor (matching-pennies game) eine stärkere Aktivierung im IPL ein, wenn die Entscheidung in Ungewissheit zu treffen war, als wenn sie in Gewissheit zu treffen war (Vickerey & Jiang, 2009). Außerdem wurde die Aktivität im IPL höher, wenn nach jeder Entscheidung eine visuelle oder auditive Information über das Ergebnis gegeben wurde, also die Ungewissheit aufgelöst wurde. Diese Aktivierung im IPL war von der neuronalen Kontrolle der Aufmerksamkeit unabhängig, während ein von der Aufmerksamkeit abhängiges Signal im medialen Gyrus frontalis superior auftrat. Die Ergebnisse dieser Studie werden als ein Beleg für die Beteiligung des IPL an Entscheidungen unter Unsicherheit interpretiert, die von der neuronalen Kontrolle der Aufmerksamkeit unabhängig ist.

Limbisches System

Cingulärer Cortex

Der cinguläre Cortex (CC) repräsentiert den medialen corticalen Anteil des limbischen Systems. Er unterscheidet sich histologisch vom Isocortex vor allem durch eine reduzierte Anzahl von Schichten. Grob werden anteriore (ACC), mediale (MCC) und posteriore Anteile (PCC) unterschieden. Der ACC wird durch den subgenualen Anteil (unter dem Knie des Balken liegend) ergänzt. Aufgrund der axonalen Verbindungen mit anderen Teilen des Gehirns lässt sich der CC in verschiedene Parzellen gliedern (Beckmann *et al.*, 2009; Abb. nächste Seite). Für die hiesigen Betrachtungen sind von Bedeutung die Verbindungen mit dem OFC (Cluster 1 und 2), mit der Amygdala (Cluster 1, 2 und 7), mit dem ventralen Striatum (Cluster 1, 2, 3 und 7), mit dem dorsalen Striatum (Cluster 3-6), mit dem dorsalen PFC (Cluster 3 und 4) und mit dem parietalen Cortex (Cluster 5, 6, 8 und 9).

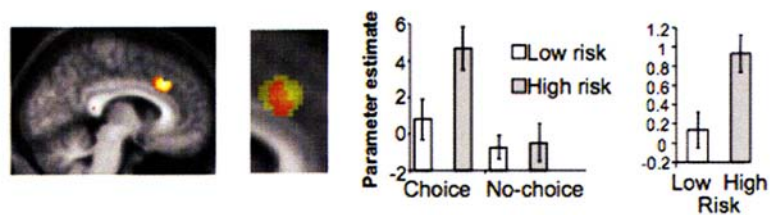


Beckmann *et al.*, 2009

Copyright © 2009 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

Die Funktionen des CC bei Entscheidungen betreffend, ergibt sich die Schwierigkeit, dass in manchen Studien nicht klar zwischen den vorderen Abschnitten des CC, dem mPFC und dem mOFC unterschieden wird. In Kapitel III wurde bereits dargestellt, dass die Aktivierung des ACC bei Erwartung einer Belohnung von hohem subjektivem Wert und Nutzen beobachtet wurde. Dagegen wurde für den PCC die Aktivierung bei Probanden mit Präferenz einer sofortigen Belohnung beschrieben.

In einer neueren Studie konnte gezeigt werden, dass der ACC Signale speichert, die dem Risiko der Entscheidungsoption entsprechen (Christopoulos *et al.*, 2009). Dies gilt für einen dorsalen Anteil des ACC (dACC; s. Abb unten) bei der Wahl zwischen einer sicheren und einer riskanten Option. Diese Aktivierung tritt nur bei tatsächlich vollzogenen riskanten Entscheidungen ein (choice), aber nicht, wenn die Wahloption vorgegeben wurde (no-choice).



Christopoulos *et al.*, 2009

Copyright © 2009 by the Society for Neuroscience, U.S.A.



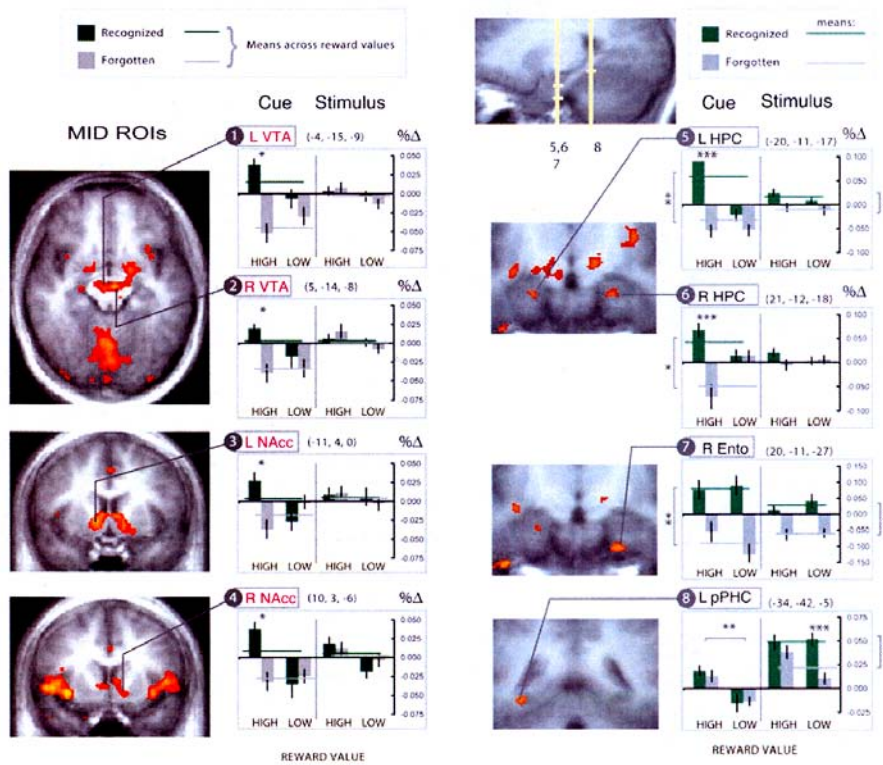
Behrens *et al.*, 2007

Reprinted by permission from
Macmillan Publishers Ltd:
Nat. Neurosci. 10, 1214-1221,
copyright 2007

In einem Experiment, das aus drei Phasen bestand (Entscheidung, Warten und Ergebnisinformation) und das 60-fach wiederholt wurde, zeigte sich beim Vergleich zweier Gruppen, die entweder stabile Ergebnisse erlebten oder volatile Ergebnisse sahen, dass ein Entscheidungsnetzwerk aktiviert wurde, das auch den dACC einschloss (Abb. links, oben). Begrenzung der Parameter auf die Volatilität der Ergebnisse ergab einen klaren BOLD-Fokus im dACC (Abb. links, unten; Behrens *et al.*, 2007). Bei aktuellen Entscheidungen greift der dACC also auf Ergebnisse vergangener Entscheidungen zurück und liefert damit Signale, die durch die Volatilität der Belohnung in der Vergangenheit erlernt wurden (Behrens *et al.*, 2007; Rushworth & Behrens, 2008).

Hippocampus

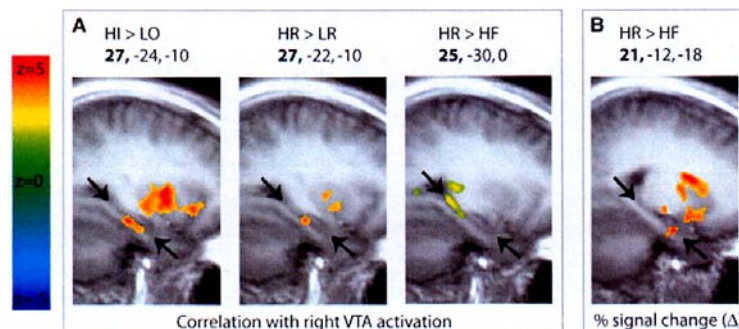
In einer Studie zur Funktion des Hippocampus bei Entscheidungsprozessen (Adcock *et al.*, 2006; Abb. nächste Seite) wurde durch bildgebende Verfahren untersucht, ob sich im Verlauf eines MID-Spiels (siehe Kapitel XIV Versuchsp Paradigmen) ein Lerneffekte in Form von Zeichen neuronaler Anpassung der Aktivität in entscheidungsrelevanten Regionen des Gehirns nachweisen lässt. Dabei wurde am Tag vor der MID-Untersuchung ein Monetary Incentive Encoding (MIE) Durchgang durchgeführt (siehe Kapitel XIV Versuchsp Paradigmen), *i.e.* ein MID-ähnliches Spiel, das unbelohnt blieb. Nach diesem Lernvorgang ohne Belohnung wurde die Belohnung am darauf folgenden Tag nach erfolgreicher Absolvierung des eigentlichen MID-Spiels gewährt, d.h. nach einem MID-Task mit Erinnerung.



Adcock et al., 2006 ; Abb. 1

Copyright © 2006 by Elsevier Science & Technology Journals

Die Ergebnisse zeigen, dass durch hohe angekündigte Werte der Belohnung im MIE Anpassungsphänomene in der dopaminergen VTA (s. unten), im Ncl. accumbens und vor allem sehr stark im Hippocampus ausgelöst wurden (Abb. 1 und 2). Da der Hippocampus für die langfristige Fixierung von Gedächtnisinhalten im deklarativen Gedächtnis von hoher Bedeutung ist, wird dieses Ergebnis als Beleg für Lernen gesehen, das durch die Aussicht auf Belohnung motiviert wird. Diese Form des Lernens wird durch Aktivierung im Hippocampus erklärt (Abb. 2 Pfeile), die mit der Aktivierung in der mesencephalen VTA korreliert und daher als „meso- limbisches Lernen“ bezeichnet wird.



HI, LO: high/low incentive; R: remembered; F: forgotten

Adcock et al., 2006 ; Abb. 2

Copyright © 2006 by Elsevier Science & Technology Journals

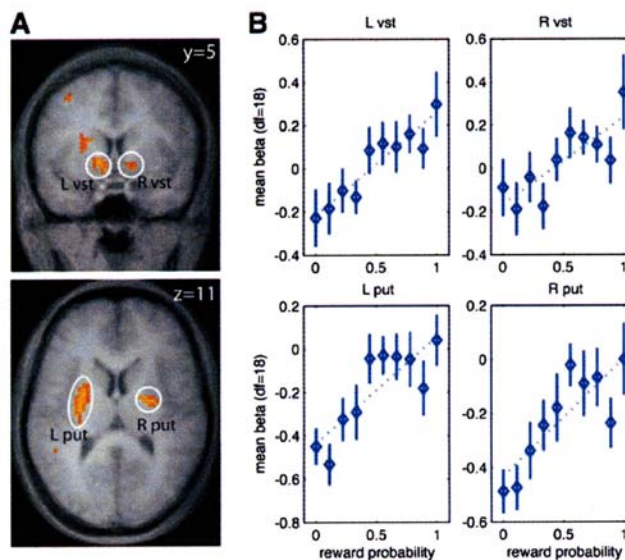
Amygdala (Mandelkern)

Da die Mandelkerne durch ihre axonale Projektion zum Ncl. accumbens direkten Einfluss auf das neuronale Entscheidungsnetzwerk nehmen können (Grace *et al.*, 2007), ist deren Untersuchung im Zusammenhang mit Entscheidungsprozessen von Relevanz. Das gleich gilt wegen der reziproken Verbindung der Amygdala mit dem PFC (LeDoux, 2007). Außerdem hat die Amygdala wichtige Funktionen in der Einstellung der emotionalen Balance im Dienste der Abwehr schädlicher Ergebnisse bei Aktionen im sozialen Umfeld. Beispielsweise wird die Amygdala aktiviert, wenn Probanden Menschen mit negativem Gesichtsausdruck sehen, oder solche mit ängstlicher Expression (Morris *et al.*, 1996). Weiterhin können Anpassungen in der neuronalen Aktivierung der Amygdala eintreten, wenn negative Stimuli erlebt werden. Diese Aktivierungen können dann zu erlernter Furcht führen (zur Übersicht LeDoux, 2007). Je stärker die reziproke Verbindung zwischen Amygdala und vmPFC desto niedriger ist die Neigung zur Angst gegenüber bedrohlichen Situationen (trait anxiety; Kim & Whalen, 2009). Die Beteiligung der Amygdala am Entscheidungsprozess betreffend wurde bei einem Interaktiven Spiel mit der Möglichkeit zu bluffen gezeigt, dass die Mandelkerne verstärkt in der Erwartungsperiode aktiviert werden, wenn bei einem Bluff die Gefahr des Verlusts in Kauf genommen wird (Kahn *et al.*, 2002). Das Signal könnte aber auch die affektive Spannung vor der Reaktion des Spielpartners repräsentieren. Eine klinische Studie, die die Interaktion zwischen vmPFC und Amygdala bei zwei Patienten mit bilateraler Läsion der Mandelkerne im Vergleich zu Normalprobanden untersuchte (Hampton *et al.*, 2007), zeigt, dass bei den Patienten wie bei Normalprobanden ein Netzwerk zwischen vmPFC, anteriorer Insel und ACC aktiviert wurde, diese Aktivierung bei den Amygdalapatienten jedoch signifikant reduziert war. Das Signal ist bei intakter Amygdala linear mit dem erwarteten Wert der Belohnung korreliert, jedoch nicht bei den Amygdalapatienten. Da die Patienten außerdem eine Störung in der Entscheidung zwischen angebotenen Optionen hatten, legen diese Ergebnisse nahe, anzunehmen, dass durch die Interaktion von Amygdala und vmPFC der erwartete Wert der Belohnung bestimmt wird und diese Information dann zur angemessenen Entscheidung genutzt wird. In einer neueren Studie mit diesen Patienten wird gezeigt, dass bilaterale Läsion der Amygdala zum Verlust der Aversion gegenüber finanziellen Verlusten führt (De Martino *et al.* 2010; s. Kapitel V).

Basalganglien

Dorsales Striatum

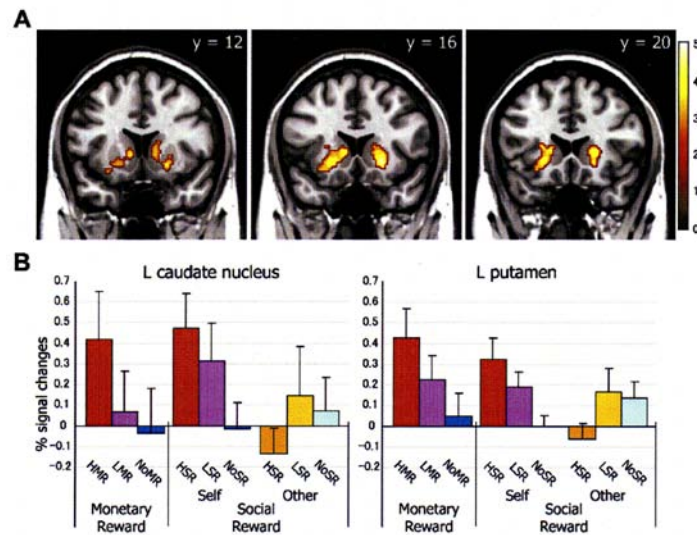
Das dorsale Striatum besteht aus dem Putamen (lateral) und dem Ncl. caudatus (medial). Die Aktivierung des Putamens korreliert mit der erwarteten Belohnung; je höher die Wahrscheinlichkeit des Gewinns, desto stärker ist die Zunahme des BOLD Signals (Preuschoff *et al.*, 2006; unterer Teil der Abb.).



Preuschoff *et al.*, 2006

Copyright © 2006 by Elsevier Science & Technology Journals

Eine Studie, die die Beteiligung des dorsalen Striatums an der Codierung von Belohnung unterschiedlicher Art untersucht (Izuma *et al.*, 2008; Abb. nächste Seite), zeigt, dass das BOLD Signal bei zunehmender Größe der Belohnung zunehmend stärker wird (Abb. unten). Dies gilt sowohl für monetäre, als auch für soziale Belohnung. Soziale Belohnung wurde durch positive Attributierung einer Abbildung der eigenen (self) oder einer fremden (other) Person gewährt.

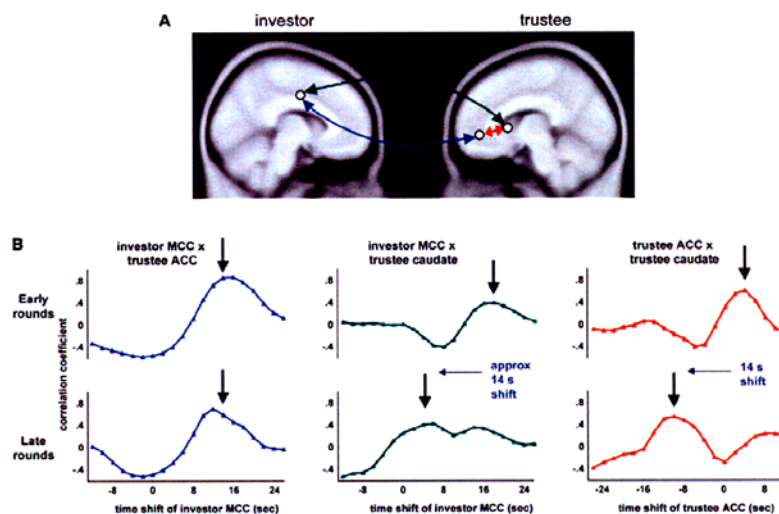


MR = monetary reward, SR = social reward, H = high, L = low, No = no

Izuma *et al.*, 2008

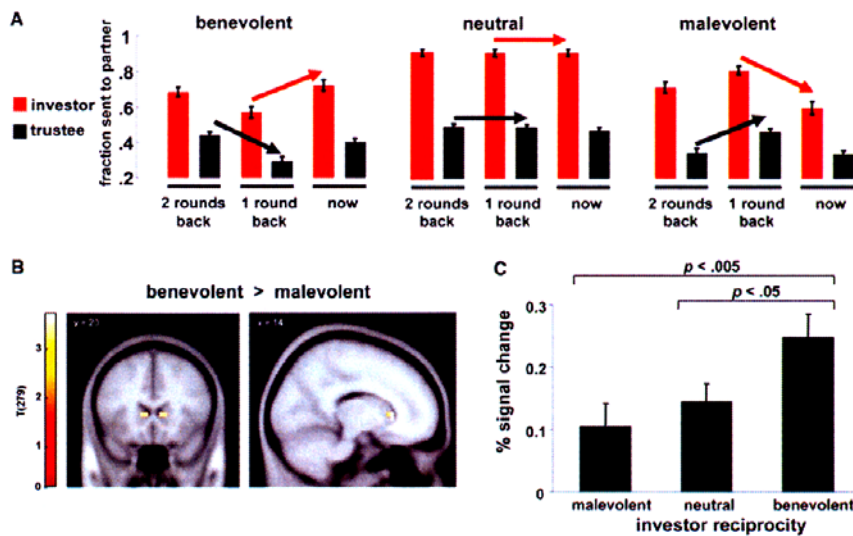
Copyright © 2008 by Elsevier Science & Technology Journals

In einer zwei Personen Situation mit einem Geldinvestor und einem Treuhänder (trustee), deren Gehirne während ihrer Interaktion simultan gescannt wurden, besteht zunächst die Intention des Treuhänders dem Investor zu vertrauen. Dies wird begleitet von einem „Vertrauenssignal“ im dorsalen Striatum des Treuhänders (King-Casas *et al.* 2005; Abb. 1). Wird dieses Vertrauen gerechtfertigt, kommt es zu einer zeitlichen Verschiebung der Übertragung des Vertrauenssignals an den rostralen ACC (Abb. 1, roter Pfeil). Außerdem wird bei gutwilliger d.h fairer Interaktion das Signal im dorsalen Striatum verstärkt (Abb. 2 nächste Seite, roter Pfeil). Dies gilt vor allem, wenn der Investor größeres Vertrauen in den Treuhänder erkennen lässt (benevolent).



King-Casas *et al.*, 2006; Abb. 1

Copyright notice see overleaf

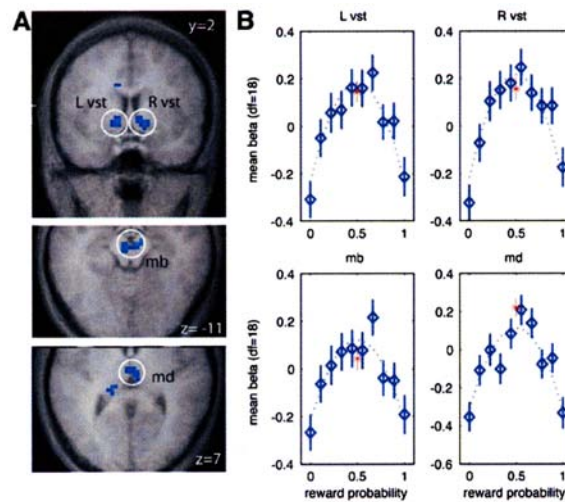


King-Casas *et al.*, 2006; Abb. 2

From King-Casas, B., Tomlin, D., Anen, C., Camerer, C.F., Quartz S.R., Montague, P.R., Getting to know you: reputation and trust in a two-person economic exchange, *Science* 308: 78-83, 2005 (fig. 2, page 79; see terms and conditions for use of electronic products)

Ventrales Striatum/Ncl. accumbens

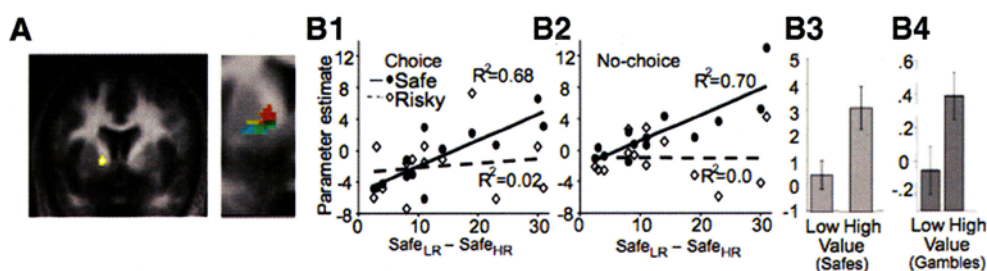
In Kapitel III vorgestellte Daten zeigen die Beteiligung des Ncl. accumbens an der Erwartung einer Belohnung (Gewinn). Dabei nimmt die Aktivierung mit steigendem erwartetem Wert der Belohnung zu (siehe auch unter „Dorsales Striatum“; Preuschoff *et al.*, 2006, Abb. Seite 53). Außerdem codiert das ventrale Striatum das Risiko der Entscheidung: die Stärke des BOLD Signals im Ncl. accumbens (und auch in thalamischen Kernen sowie im Mesencephalon) ist bei einer Wahrscheinlichkeit des Gewinns von $p = 0,5$ maximal und nimmt sowohl zu höheren als auch zu niedrigeren Wahrscheinlichkeiten hin ab. Aus diesen Ergebnissen folgt, dass der Ncl. accumbens sowohl das Risiko beim Erstreben einer Belohnung als auch deren Wert codiert (s. unter „Dorsales Striatum“). Allerdings könnte der Begriff „Risiko“ in diesem Kontext durch den Begriff „Ungewissheit“ ersetzt werden, da $p = 0,5$ das höchste Mass der Ungewissheit über das Eintreffen einer Belohnung beschreibt.



Preuschoff *et al.*, 2006

Copyright © 2006 by Elsevier Science & Technology Journals

Eine Studie, die neben dem erwarteten Wert und dem Risiko einer Entscheidung auch die Risikoattitüde der Probanden berücksichtigt (Christopoulos *et al.*, 2009) wird dagegen gezeigt, dass im ventralen Striatum der Wert, aber nicht das Risiko codiert wird. Das BOLD Signal korreliert sowohl bei sicheren Entscheidungen (safes), als auch bei riskanten Entscheidungen (gambles) mit dem Wert, aber nicht mit dem Nutzen eines Gewinns. In der Diskussion dieser Studie wird kritisch angemerkt, dass die Ergebnisse keine klare Differenzierung zwischen Größe des Gewinns und erwartetem Wert des Gewinns zulassen, da der Einfluss des Parameters „Wahrscheinlichkeit“ in der Studie nicht untersucht wurde.

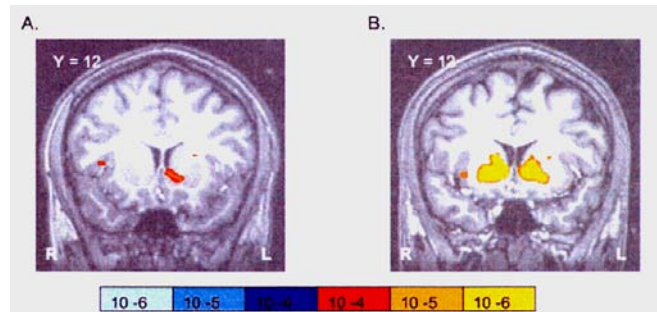


Christopoulos *et al.*, 2009

Copyright © 2009 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

In einer Studie, die den MID-Test bei Erwachsenen und Jugendlichen im Vergleich einsetzte (Bjork *et al.*, 2004), zeigte sich in Erwartung eines Geldgewinns (aber nicht eines Verlusts) bei beiden Altersgruppen eine Aktivierung des ventralen Striatums (und anderer Hirnregionen, z.B. mPFC). Bei den Adoleszenten war im Vergleich mit Erwachsenen das BOLD Signal deutlich reduziert. Dagegen war die Aktivierung des

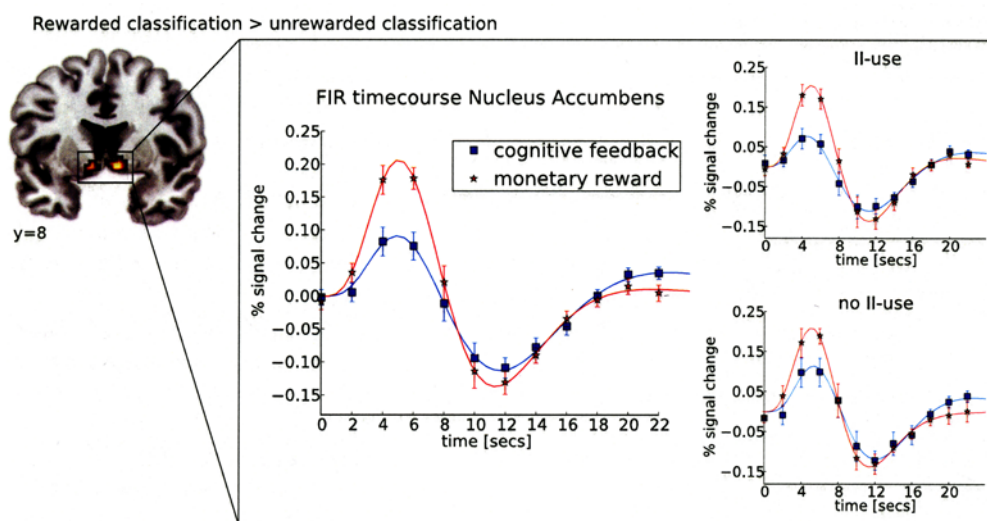
Gehirns bei Bekanntgabe des Gewinns nicht unterschiedlich. Bei Jugendlichen scheint somit die motivierende Komponente des Belohnungssystems vermindert aktiviert zu werden, nicht aber die konsumierende Komponente.



Bjork et al., 2004

Copyright © 2004 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

In einer Studie, die bei Erwachsenen Probanden die Rolle des Ncl. accumbens im Zusammenhang mit belohnungsabhängigem Lernen untersuchte, wurde der Erfolg der Entscheidung entweder nur durch Mitteilung der Richtigkeit der Reaktion (cognitive Feedback) oder mit Geld belohnt (Daniel & Pollmann, 2010). Zunächst wurden die Probanden in einer Trainingsphase mit dem Paradigma vertraut gemacht. Sie mussten lernen, mehrere Kategorien von Reizen zu unterscheiden, indem sie die Reize einer dieser Kategorien zuordneten und für ihre Entscheidung ein Feedback per Ton und Lichtsignal bekamen (Perceptual Categorization Task).



Daniel & Pollmann, 2010

Copyright © 2010 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

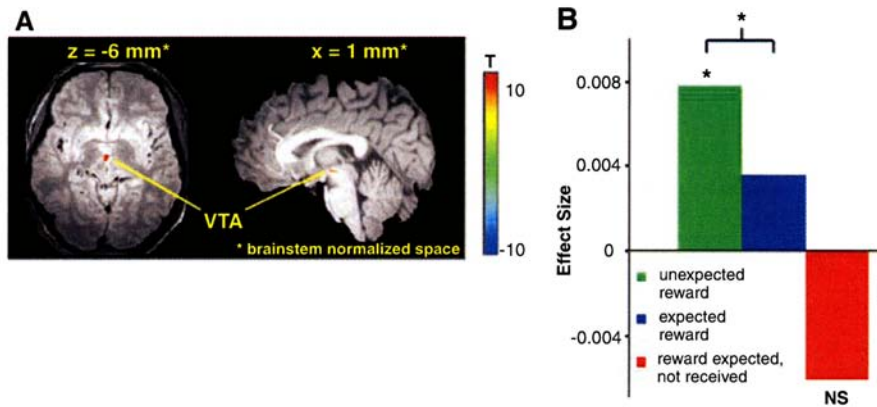
Während des Experiments wurde der Test analog fortgesetzt. Die Ergebnisse dieser Studie zeigen, dass sowohl bei positivem Feedback als auch bei monetärer Belohnung vergleichbare Regionen des Gehirns aktiviert wurden (dazu gehörten der Ncl. accumbens, der Ncl. caudatus, der Gyrus parahippocampalis und der mediale OFC). Von diesen neuronalen Strukturen wurde jedoch nur der Ncl. accumbens bei Erwartung einer monetären Belohnung stärker aktiviert als bei cognitivem Feedback. Dieser Effekt war aber nur signifikant, wenn der Proband die Informations-Integration nutzte. Die Ergebnisse werden in dem Sinne interpretiert, dass nur der Ncl. accumbens die Qualität der Belohnung codiert (eine erwartete monetäre Belohnung), indem er stärker auf die monetäre Belohnung als auf das positive cognitive Feedback antwortet.

Mesencephalon/Ventrales tegmentales Areal

In Kapitel III war in einer Studie zu Entscheidung bei Risiko und Ungewissheit (Knutson *et al.* 2005) zu erkennen, dass nicht nur der vmPFC und der Ncl. accumbens, sondern auch eine Struktur des Mittelhirns aktiviert wurde. Diese Region entspricht dem ventralen tegmentalen Areal (VTA; vergl. Kapitel II). Die Neurone der VTA schütten – ähnlich wie die Neurone der mesencephalen Substantia nigra pars compacta – an ihren Zielzellen Dopamin als Neurotransmitter aus. Neurone der VTA werden beim Auftreten sensorischer Reize (vor allem neuer sensorischer Reize) erregt (Bunzeck & Düzal, 2006).

Die Darstellung der Aktivierung dieser mesencephalen Strukturen ist methodisch durch ihre tiefe Lage im Gehirn erschwert. Dies ist vermutlich einer der Gründe, weshalb fMRI-Studien zur Aktivierung der VTA verhältnismäßig selten sind. In zwei aktuellen Studien wird die Korrelation der Änderung der Aktivität in der VTA mit ökonomischen Entscheidungsparametern in Verbindung gebracht (D'Ardenne *et al.*, 2008; Carter *et al.*, 2009). In der Studie von D'Ardenne und Mitarbeitern (2008) wird gezeigt, dass sich die Aktivität der VTA vor allem ändert, wenn bei der Belohnung Abweichungen von der Erwartung auftreten. Aktivierung der VTA bei unerwarteter Belohnung war signifikant, während Desaktivierung bei Ausbleiben einer erwarteten Belohnung nicht signifikant war (siehe Abb. 1 nächste Seite). Dieses Ergebnis wird

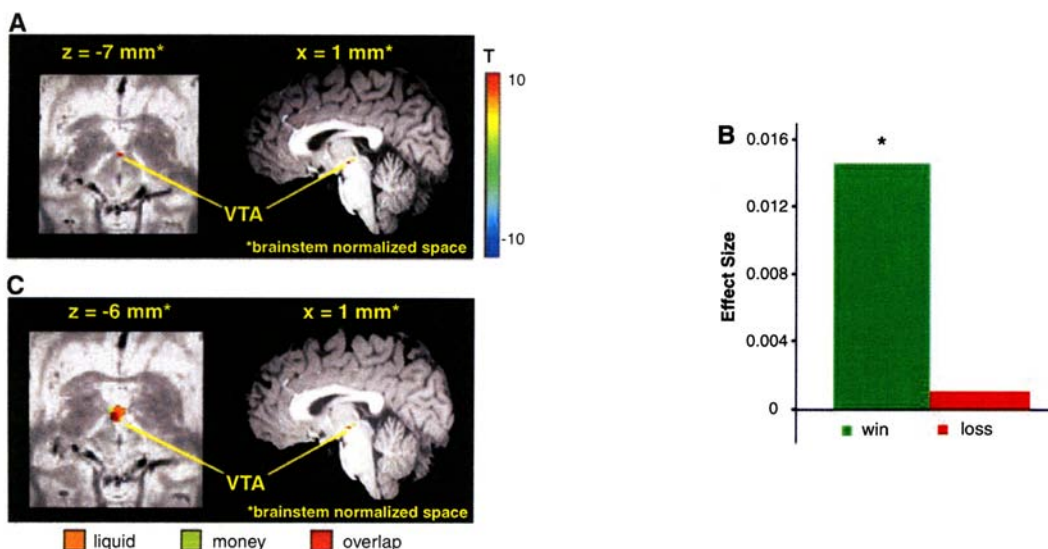
dahingehend interpretiert, dass die VTA einen positiven Irrtum der Vorhersage einer Belohnung codiert. (Die in der gleichen Studie gezeigte signifikante Desaktivierung im ventralen Striatum korrelierte mit einem negativen Vorhersageirrtum, d.h. dem Ausbleiben einer erwarteten Belohnung).



D'Ardenne *et al.*, 2008; Abb. 1

From D'Ardenne, K., McClure, S.M., Nystrom, L.E., Cohen, J.D., BOLD responses reflecting dopaminergic signals in the human ventral tegmental area, *Science* 319: 1264-1267, 2008 (fig. 2, page 1265; see terms and conditions for use of electronic products)

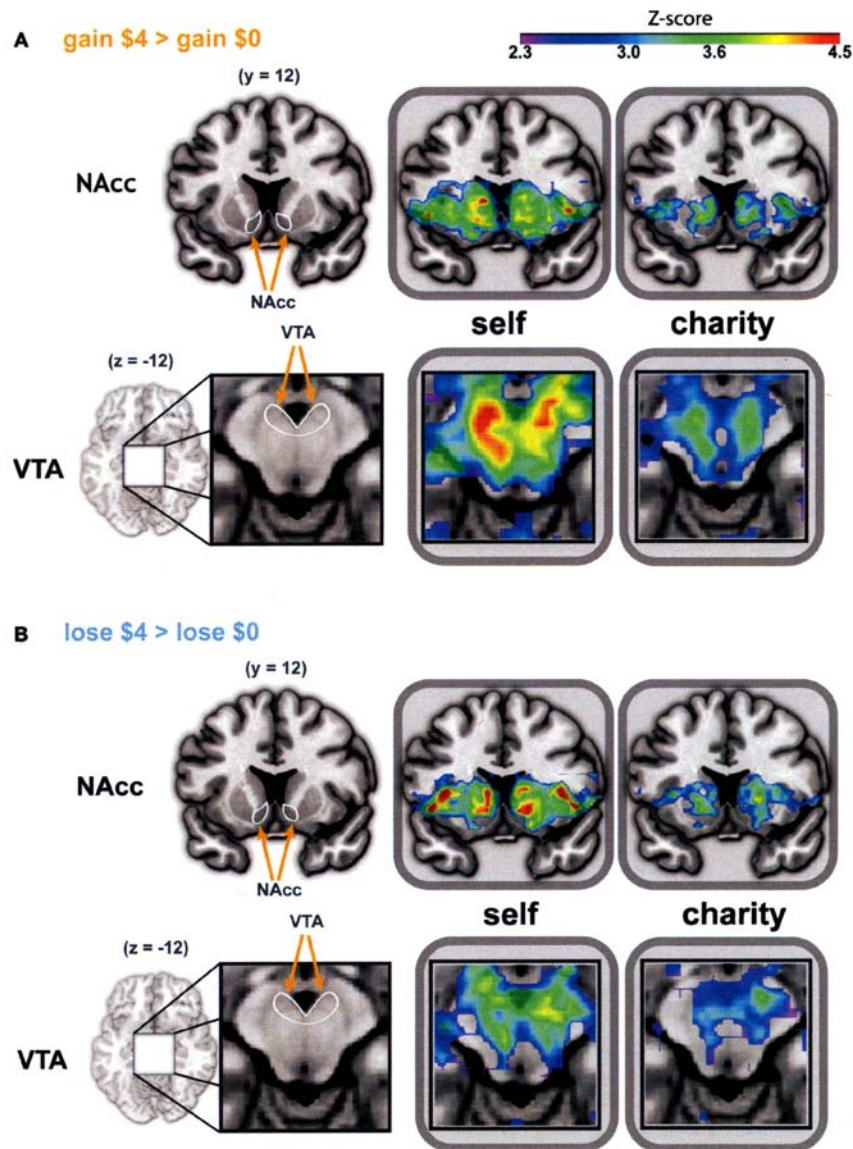
Darüber hinaus zeigt die Studie von D'Ardenne und Mitarbeitern (2008), dass die Aktivierung der VTA durch die Wahrscheinlichkeit von Geld- und anderen Gewinnen moduliert wird, nicht aber durch die Wahrscheinlichkeit eines Geldverlusts (Abb. 2). Dies wird als Bestätigung der Auffassung von der VTA als neuronalem Substrat der Codierung eines positiven Vorhersageirrtums interpretiert. Die VTA codiert demnach positive „Überraschungen“ bei Belohnung.



D'Ardenne *et al.*, 2008; Abb. 2

From D'Ardenne, K., McClure, S.M., Nystrom, L.E., Cohen, J.D., BOLD responses reflecting dopaminergic signals in the human ventral tegmental area, *Science* 319: 1264-1267, 2008 (fig. 4, page 1266; see terms and conditions for use of electronic products)

Allerdings zeigen die Ergebnisse der zweiten aktuellen Studie von Carter und Mitarbeitern (2009), dass die VTA zwar durch Gewinne stärker aktiviert wird als durch Verluste, dass aber nach Verlusten durchaus ein BOLD-Signal in der VTA nachweisbar ist.



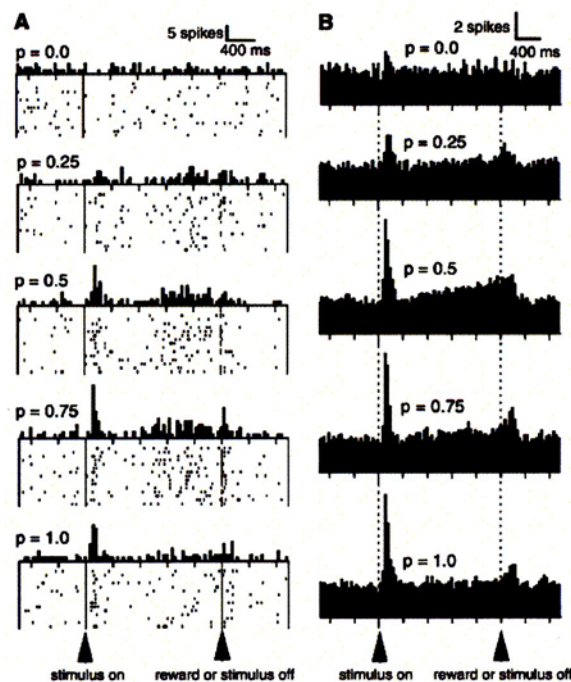
Carter *et al.*, 2009

Open access paper (Front. Behav. Neurosci. 3), by permission of the author (Huettel, Adcock)

Zusätzlich wird in der Studie von Carter und Mitarbeitern (2009) gezeigt, dass die Aktivierung in der VTA deutlich stärker ist, wenn der Gewinn dem Entscheider/Spieler selbst zugute kommt, als wenn der Gewinn einer gemeinnützigen Einrichtung (wie z.B. dem Roten Kreuz) zur Verfügung gestellt werden soll. Dieser Unterschied gilt auch für Verarbeitung von Geldverlusten. Allerdings korreliert die Signalstärke nicht

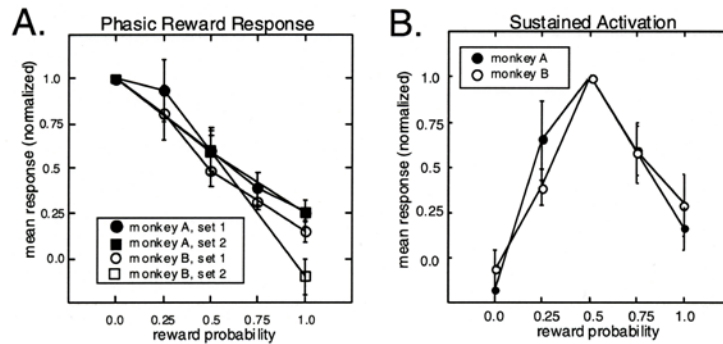
nur signifikant mit dem eigenen Gewinn/Verlust, sondern auch mit dem für eine gemeinnützige Einrichtung erzielten Gewinn/Verlust. Die Ergebnisse bezüglich der Aktivierung des Ncl. accumbens sind im Vergleich zur Aktivierung der VTA insofern abweichend, als im Ncl. accumbens das BOLD-Signal nur beim Spiel für eigene Gewinne mit dem Gewinn bzw. dem Verlust korreliert.

In Abweichung von dem Statement in der Einleitung, dass die Darstellungen von entscheidungsrelevanten neuronalen Prozessen im vorliegenden Buch sich lediglich auf die Ergebnisse von humanen Studien beziehen werden, soll im Folgenden doch ein an anderen Primaten (Rhesus-Affen) gewonnener Befund dargestellt werden. Dies scheint notwendig, weil die Ergebnisse der Einzelzelleableitungen der Aktivität dopaminergener Neurone des ventralen Mesencephalons (VTA, Substantia nigra) von höchster Bedeutung für das Verständnis der Funktion dieser Neurone ist. Diese Untersuchungen zeigen erstmals, dass verschiedene Entscheidungsparameter mit unterschiedlichen Formen der Aktivierung dieser dopaminergen Neurone korrelieren (Fiorillo *et al.*, 2003).



Fiorillo *et al.*, 2003; Abb. 1

From Fiorillo, C.D., Tobler, P.N., Schultz, W., Discrete coding of reward probability and uncertainty by dopamine neurons, *Science* 299: 1898-1902, 2003 (fig. 3, page 1900; see terms and conditions for use of electronic products)



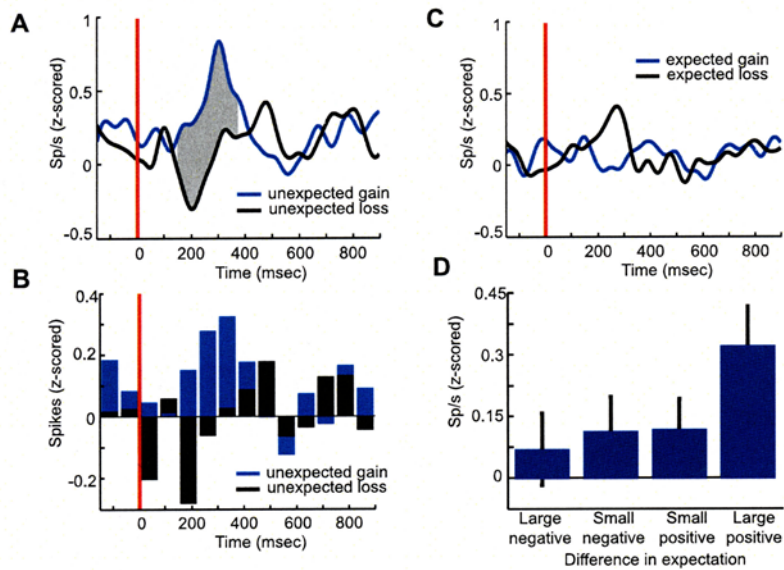
Fiorillo *et al.*, 2003; Abb. 2

From Fiorillo, C.D., Tobler, P.N., Schultz, W., Discrete coding of reward probability and uncertainty by dopamine neurons, *Science* 299: 1898-1902, 2003 (fig. S3 suppl. material; see terms and conditions for use of electronic products)

Ein „Stimulus“ gibt dem Affen die Information über die Wahrscheinlichkeit, mit der seine Handlung belohnt werden wird. Ist die Belohnung gewiss ($P = 1$), werden die Neurone nach dieser Belohnung nicht aktiviert. Eine phasische Erregung nach erfolgter Belohnung tritt erst auf, wenn die Wahrscheinlichkeit der Belohnung abnimmt ($P < 1$). Bei weiter abnehmender Wahrscheinlichkeit der Belohnung nimmt die Amplitude dieser transienten (phasic) Aktivierung weiter zu (Abb. 2 links). Außerdem wird nach dem Stimulus eine langsam zunehmende tonische (sustained) Aktivierung ausgelöst, die nach erfolgter Belohnung wieder erlischt (Abb. 1, vorherige Seite). Diese langsam zunehmende Aktivität ist bei den Wahrscheinlichkeiten von $P = 0$ und $P = 1$ gering, nimmt bei Wahrscheinlichkeiten von $1 > P > 0$ zu und ist bei $P = 0,5$ am größten (Abb. 1 und Abb. 2 rechts). Aus diesen Ergebnissen wird gefolgert, dass das transiente Signal den Irrtum der Vorhersage einer Belohnung codiert, während das darauf folgende langsam ansteigende Signal die Ungewissheit einer Belohnung codiert, da es bei sicherer Belohnung sowie bei sicher nicht erfolgender Belohnung nicht nachweisbar läßt, während es bei vollständiger Unsicherheit sein Maximum erreicht. Diese VTA-Neurone könnten daher im Kontext riskanter bzw. ungewisser Entscheidungen auch eine Bedeutung für aufmerksamkeitsbasierte Lernprozesse haben.

In einer Studie an Parkinson-Patienten, denen zur therapeutischen Anwendung der Tiefenhirnstimulation Elektroden implantiert worden waren, konnte mit Hilfe der implantierten Elektroden die Aktivität dopaminerger Neurone des Mesencephalons (Substantia nigra) abgeleitet werden, während die Patienten an einem Gewinnspiel teilnahmen (Zaghloul *et al.*, 2009; Abb. nächste Seite). Die Neurone zeigten erhöhte Aktivität nachdem die Probanden einen unerwarteten Gewinn erzielten (A), während

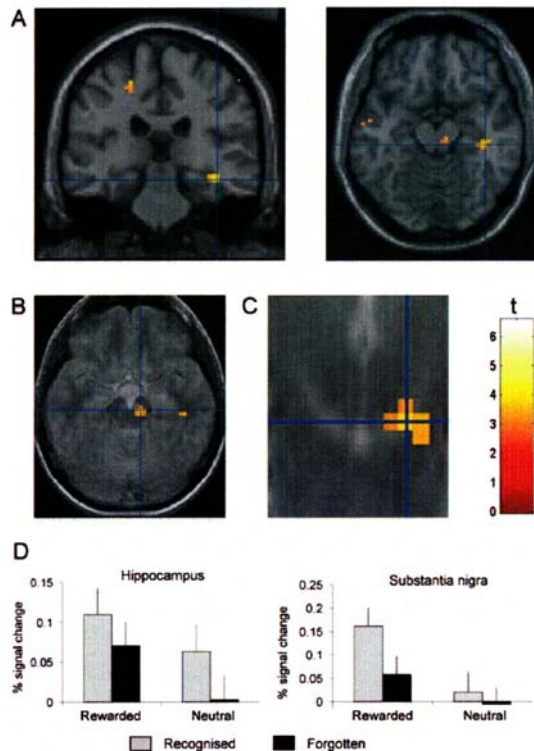
die Aktivität bei einem unerwarteten Verlust vermindert wurde (C). Die Differenz der Entladungen war besonders groß wenn der Vorhersagefehler groß war (D).



Zaghloul *et al.*, 2009

From Zaghloul, K.A., Blanco, J.A., Weidemann, C.T., McGill, K., Jaggi, J.L., Baltuch, G.H., Kahana, M.J., Human substantia nigra neurons encode unexpected financial rewards, *Science* 323: 1496-1499, 2009 (fig. 4, page 1499; see terms and conditions for use of electronic products)

Text s. nächste Seite:



Wittmann *et al.*, 2005

Copyright © 2005 by Elsevier Science & Technology Journals

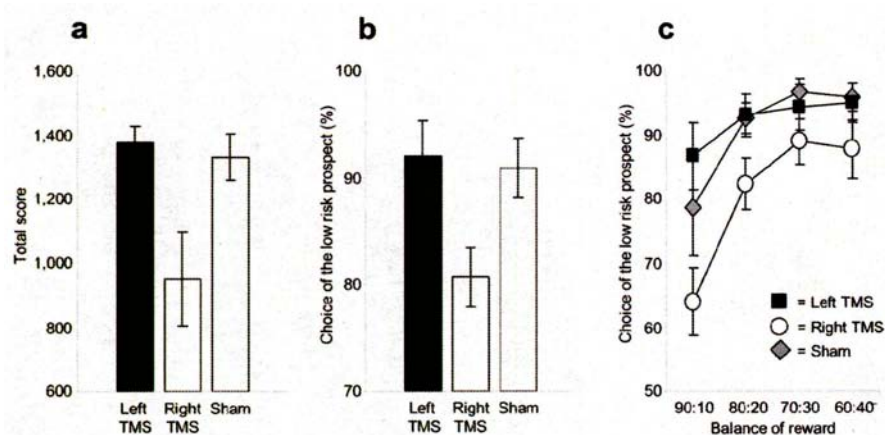
Bei Präsentation von Bildern, die eine monetäre Belohnung vorhersagen, kann simultan mit der Aktivierung dopaminerger Neurone der mesencephalen Substantia nigra eine Aktivierung im Hippocampus nachgewiesen werden. Bei Wiederholung des Versuchs nach drei Wochen führt die Erkennung von Bildern, die Belohnung versprechen, noch zu verstärkter Aktivierung in beiden Hirnregionen, während dies für neutrale Bilder nicht gilt (Wittmann *et al.*, 2005; s. Abb. vorherige Seite). Bilder, die eine Belohnung versprochen haben, wurden durch die Aktivierung also besser im Langzeitgedächtnis gespeichert als neutrale Bilder und führten zu einer verstärkten Aktivierung im Hippocampus, der als essentiell für die Bildung von deklarativem Gedächtnis gilt, und bei der Überführung von kognitiven Informationen in das Langzeitgedächtnis eine wesentliche Funktion hat.

V. Entscheidungsprozesse bei transienter oder chronischer Störung des frontalen Gehirns

Änderung von Entscheidungsprozessen bei transcranieller Stimulation an hirngesunden Probanden

Mit neueren Methoden der Stimulation von neuronalem Gewebe lassen sich lokal begrenzte Regionen des Gehirns nicht-invasiv reizen. Dazu werden derzeit zwei unterschiedliche Methoden der Stimulation angewandt: die transcranielle Magnetstimulation (TMS) und die transcranielle Gleichstrom-Stimulation (direct current stimulation; DCS). Bei der TMS kann durch repetitive Aktivierung einer Magnetspule (häufig in Form einer acht), die über einer Stelle des Schädels platziert wird, unter der die Zielstruktur der Reizung liegt, diese Zielstruktur für einige Minuten funktionell inaktiviert („ausgeschaltet“) werden. Im Unterschied zur TMS werden bei der transcraniellen DCS (tDCS) zwei Elektroden (Anode und Kathode) am Schädel platziert und damit fokussiert Gleichstrom appliziert. Dabei werden unter der Anode und der Kathode unterschiedliche Effekte am neuronalen Gewebe ausgelöst. Daher werden Anode und Kathode an analogen Orten des rechten bzw. des linken Schädels platziert.

Um die Beteiligung des dorso-lateralen PFC (dlPFC) an der Risikokontrolle bei Entscheidungen zu untersuchen, wurde TMS während eines Gewinnspiels appliziert, bei dem die Probanden aus einer Reihe von sechs angebotenen Boxen eine Box auswählen mussten (Knoch *et al.*, 2006a). Mit der Wahl der Box konnte ein Gewinn verbunden sein. Die Wahrscheinlichkeit des Gewinns wurde durch die Farbe der Boxen angegeben und konnte zwischen 5:1, 4:2 oder 3:3 variieren. Der Wert der Belohnung bzw. der Bestrafung einer Entscheidung wurde durch Punktzahlen für die Wahl einer der Farben angegeben. Die höhere Belohnung oder Bestrafung war immer mit der niedrigeren Wahrscheinlichkeit, also dem höheren Risiko verbunden. Die Entscheidung fand also unter ungewissen Verhältnissen statt. Die Untersuchung wurde mit TMS des rechten oder des linken dlPFC bzw. mit einer Schein-(sham)-Stimulation durchgeführt (= Platzierung der Elektrode, aber keine Stimulation).

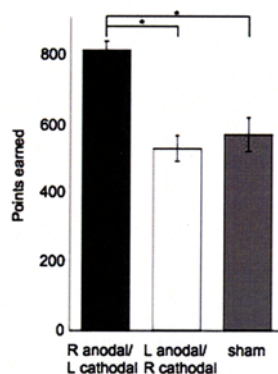


Knoch *et al.*, 2006a

Copyright © 2006 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

Die Ergebnisse (Abb. oben) zeigen, dass die Probanden bei TMS über dem linken dIPFC oder bei sham-Stimulation vergleichbare Werte bezüglich des Gesamtgewinns (a) und der Häufigkeit der Wahl der Option mit geringerem Risiko (b) erreicht haben. Dagegen waren beide Werte bei Stimulation über dem rechten dIPFC signifikant erniedrigt. Diese Reduktion von Gewinn und Sicherheitswahl galt für alle Bereiche des Risikoverhältnisses der Wahlmöglichkeit (c). Für den dIPFC lassen sich diese Ergebnisse funktionell im Sinne einer Risikokontrolle ausgehend vom rechten dIPFC interpretieren. Dies kann als ein Nachweis für eine lateralisierte Funktion des dIPFC bei der Entscheidungskontrolle verstanden werden.

Allerdings weisen Ergebnisse von Studien, die die Funktion des dIPFC mit tDCS beeinflussten, darauf hin, dass bei einseitiger Stimulation mit dieser Technik keine signifikante Veränderung des Risikoverhaltens eintritt (Fecteau *et al.*, 2007a), während bei bilateraler Stimulation mit der Anode über dem rechten dIPFC und der



Fecteau *et al.*, 2007b

Copyright © 2007 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

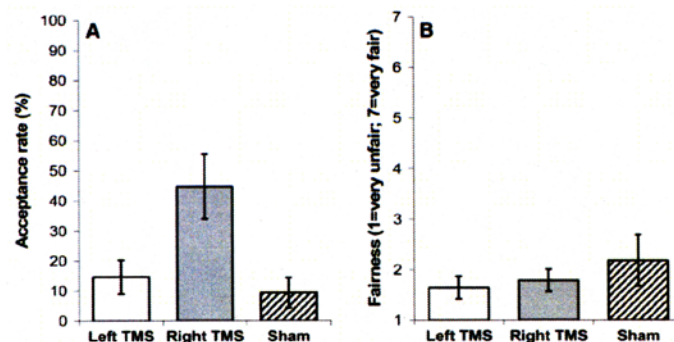
Kathode über dem linken dlPFC die Probanden zur Wahl einer risikoarmen Option neigten, also eine verringerte Risikoneigung zeigten (Fecteau *et al.*, 2007b; Abb. vorige Seite unten). Dabei wird mit dieser Technik das neuronale Gewebe unter der Anode erregt. Sham-Stimulation führte zu keiner Veränderung der Risikoneigung der Probanden.

Die Ergebnisse der Studien mit TMS und DCS weisen insofern auf die Funktion des rechten dlPFC bei der Kontrolle der Risikoneigung im Sinne einer Reduktion hin, als bei Hemmung des Systems (TMS) die Risikoneigung erhöht wird, während sie bei Erregung des Systems (DCS) erniedrigt wird. Allerdings deutet die Beobachtung, dass die Reduktion der Risikoneigung durch DCS nur eintrat, wenn rechts-anodisch/links-kathodisch stimuliert wurde, darauf hin, dass für die Risikokontrolle bei Entscheidungen die Balance der Erregung zwischen rechtem und linkem dlPFC entscheidend sein könnte.

Die Kritik, dass transcranielle Stimulation nicht nur lokale Veränderungen auslöst, sondern neuronale Netzwerke in ihrer Funktion moduliert, ergibt sich auch aus einer TMS-Studie, in der der dlPFC stimuliert wurde und die Freisetzung von Dopamin im ACC und im OFC gemessen wurde (Cho & Strafella, 2009). TMS des linken dlPFC löste eine Reduktion der Bindung eines Rezeptor-Liganden am Dopamin-Rezeptor vom D2-Typ im ipsilateralen vorderen ACC und im ipsilateralen medialen OFC aus, während TMS über dem rechten dlPFC zu keiner Veränderung der Bindungsfähigkeit am D2-Rezeptor führte. Diese Ergebnisse werden im Sinne einer vom linken dlPFC ausgehenden descendierenden Förderung der Dopaminfreisetzung im medialen OFC und im vorderen CC interpretiert, also im Sinne einer top-down Kontrolle der VTA mit gesteigerter Dopamin-Freisetzung im ACC/OFC ausgehend vom linken dlPFC.

Die transiente Unterbrechung der Funktion des rechten dlPFC durch rTMS führte bei einem interaktiven Spiel, dem sogenannten „Ultimatum Game“ zur Veränderung der Einschätzung fairen Verhaltens (Knoch *et al.* 2006b). Die Grundlage des Ultimatum Game ist das Teilen eines Geldbetrags, der zwei Mitspielern von einer dritten Person zur Verfügung gestellt wird. Der Mitspieler, dem das Geld ausgehändigt wird, muss

mit dem zweiten Mitspieler teilen. Wenn das Teilungsangebot des ersten Mitspielers an den zweiten Mitspieler so niedrig ist, dass dieser den angebotenen Geldbetrag ablehnt, geht der Gesamtbetrag für beide Mitspieler verloren. Bei Normalprobanden zeigt sich, dass Angebote, deren Anteil bei weniger als 40 % der Geldsumme liegen, als unfair eingestuft werden und mit zunehmender Unfairness zunehmend häufig abgelehnt werden. Die Ablehnung des unfairen Angebots gilt als irrationale Reaktion, da beide Spieler, also auch der Ablehnende, leer ausgehen. Diese Irrationalität wird als „Bestrafung“ für den unfairen Spieler interpretiert. TMS über dem rechten dIPFC führte zu einer deutlich höheren Akzeptanz unfairen Angebote (Knoch *et al.*, 2006b, Abb. unten), was man als Steigerung der Rationalität auffassen könnte. Allerdings schätzten die Spieler das Angebot unverändert als unfair ein, obwohl sie es akzeptierten. Interessanterweise wurde dieser Effekt der TMS nur bei Interaktion mit einem menschlichen Spieler als Anbieter der unfairen Teilung ausgelöst, nicht aber bei Interaktion mit einem Computer. Wenn das unfaire Teilungsangebot von einem PC auf dessen Bildschirm offeriert wurde, löste TMS über dem linken dIPFC die genannte Verhaltensänderung nicht aus (nicht gezeigt).



Knoch *et al.*, 2006b

From Knoch, D., Pascual-Leone, A., Meyerl, K., Treyer, V., Fehr, E., Diminishing reciprocal fairness by disrupting the right prefrontal cortex, *Science* 314: 829-832, 2006 (fig. 1, page 829; see terms and conditions for use of electronic products)

Änderung von Entscheidungsprozessen bei Patienten mit Läsionen des Frontalhirns

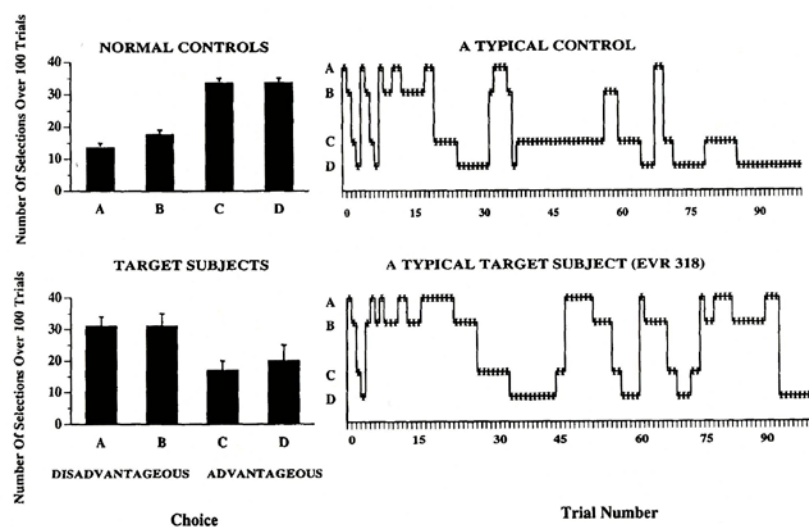
Die ersten systematischen Kenntnisse zur Funktion des PFC („Stirnhirn“) stammen von den Protokollen des Arztes John Harlow aus Vermont (USA), der 1848 einen Patienten nach einem schweren Unfall behandelte und während einiger Jahre betreute. Der Patient Phineas Gage war als Vorarbeiter und Mineur beim Bau einer Eisenbahnlinie beschäftigt und erlitt wegen einer unsachgemäß gestopften

Sprengladung eine schwere Verletzung seines Stirnschädels. Die 6 kg schwere Eisenstange, mit der Phineas Gage das Bohrloch mit Dynamit gestopft hatte, drang unterhalb des Jochbogens in seinen Schädel ein und trat oberhalb der Stirn wieder aus. Erstaunlicherweise überlebte Phineas Gage diesen Unfall, der sein Stirnhirn sehr stark verletzte. Er zeigte zunächst sogar relativ geringe Leistungsausfälle, jedoch veränderte sich seine Persönlichkeit zunehmend, sodass sein Arzt nach zehn Jahren konstatierte: „Phinas Gage ist nicht mehr Phineas Gage“. Dies hat dazu geführt, dass der PFC als „der Sitz der Persönlichkeit“ bezeichnet wurde, eine Auffassung, die die tatsächlichen Verhältnisse stark simplifiziert. Tatsächlich wurden in der Psychiatrie vor der Entwicklung der Neuroleptika aggressive Patienten, die eine Gefahr für ihre Umwelt und für sich selbst darstellten, mit einer Lobotomie behandelt. Bei diesem Eingriff wurde das Stirnhirn (vor allem der OFC) vom übrigen Cortex abgetrennt. Diese Maßnahme führte bei den Patienten häufig nicht nur zur Beruhigung, sondern zu stark gedämpftem Handlungsantrieb.

Die klinischen Symptome einer Stirnhirnverletzung sind aufgrund der vielseitigen und weitreichenden Funktionen des PFC jedoch sehr komplex. Es lassen sich aber einige Gruppen von Störungen zusammenfassen (Fuster, 2008). Bei Störungen des lateralen PFC stehen Aufmerksamkeitsdefizite im Vordergrund. Diese Defizite betreffen sowohl die inneren sensorischen Erlebnisse, als auch die Konzentration auf einen bestimmten Aspekt der äußeren sensorischen Ereignisse. Die Patienten zeigen eine allgemeine Apathie und ein Desinteresse an sich selbst und an ihrer Umwelt. Durch die Aufmerksamkeitsstörung sind auch andere Funktionen des PFC wie Arbeitsgedächtnis und vor allem Handlungsplanung indirekt gestört. Bei Störung des OFC sind ebenfalls Aufmerksamkeitsstörungen auffällig, die aber vor allem durch die eingeschränkte oder fehlende Selektion wichtiger handlungsrelevanter Reize aus dem vielseitigen Reizzufluss gekennzeichnet sind. Daraus resultiert möglicherweise das Symptom der Perseveration, das den Befund beschreibt, dass der Patient mehr oder weniger schnell aufeinander folgenden Reizen nicht mehr folgen kann und auf einer nicht mehr an die neuen Reize angepassten Handlung beharrt. Auch die mangelnde Kontrolle der Motorik und der Verhaltensweise gegenüber der Umwelt ist charakteristisch und kann auf die Störung des emotionalen Erlebens zurückgeführt werden. Außerdem können bei den Patienten depressive Verstimmungen auftreten. Die Symptome der Störung des medialen PFC sind klinisch sehr unscharf definiert

und werden offensichtlich nur bei starken Störungen auffällig. Sie sind zwar den Symptomen bei Störung des OFC ähnlich, sind aber darüber hinaus bei Läsion des vorderen cingulären Cortex durch Kataplexie gekennzeichnet, einen anfallsweise auftretenden generellen Verlust an Muskeltonus, der durch starke emotionale Belastung ausgelöst wird. Auch bei Störungen des medialen PFC ist, vergleichbar mit der Störung des lateralen PFC, eine allgemeine Apathie ein herausragendes Symptom.

Entscheidungsprozesse betreffend, wurde die Rolle des PFC erst in jüngerer Zeit systematisch untersucht. In einer frühen Studie an Patienten mit Läsionen des medialen PFC (Bechara *et al.*, 1994) wurde die Fähigkeit der Patienten ihre Entscheidungen an veränderte Situationen anzupassen mit Hilfe des Wisconsin Card Sorting task (WCS; s. Kapitel XIV) untersucht. Der WCS ist ein Entscheidungsspiel, bei dem aus vier Kartenstapeln Karten gezogen werden können, deren Wahl bezüglich des Gewinns oder des Verlust günstig (Abb., C und D) bzw. ungünstig waren (Abb., A und B). Die Erkenntnis über die Stärke des mit der jeweiligen Wahl verbundenen Risikos musste der Proband im Verlauf des Spiels gewinnen und seine Entscheidung in diesem Gewinnspiel unter Ungewissheit entsprechend anpassen. Die emotionale Beteiligung der Patienten und der Kontroll-Probanden wurde durch Messung der Hautleitfähigkeit bestimmt. Bei gesteigerter emotionaler Beteiligung eines Probanden wird die Schweißsekretion seiner Haut erhöht, was zu einer gesteigerten elektrischen Leitfähigkeit der Hautoberfläche führt.



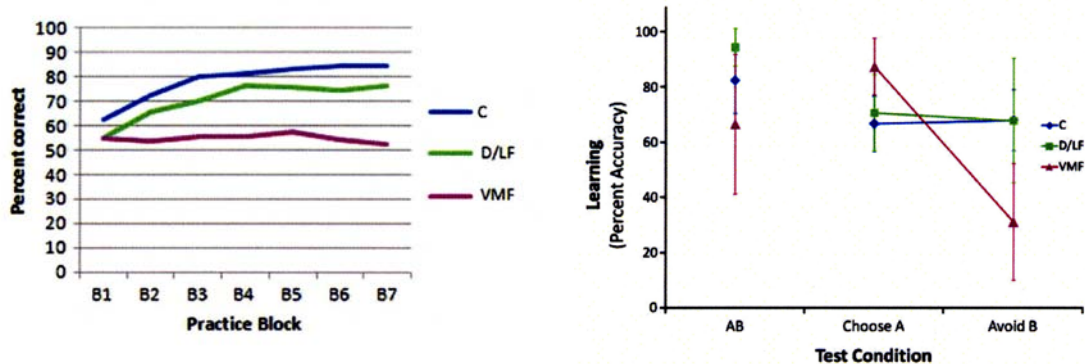
Bechara *et al.*, 1994

Copyright © 1994 by Elsevier Science & Technology Journals

Die Ergebnisse dieser Studie zeigen, dass eine Läsion des ventro-medialen PFC (vmPFC) bei ungestörter kognitiver Leistungsfähigkeit des Patienten – er erlernte die Lage günstiger und ungünstiger Karten ebenso wie die Kontrollprobanden – eine Störung der Wahrnehmung der Konsequenzen seiner Entscheidung zur Folge hat. Der Patient trifft die riskantere Entscheidung weiterhin, obwohl er die Wahl als riskant erkannt hat. Zusammengefasst ist nach 100 Entscheidungen die Bilanz zwischen vorteilhaften und nicht vorteilhaften Entscheidungen bei den Kontrollprobanden positiv, während sie bei den Patienten mit Läsion des vmPFC negativ ist. Außerdem zeigen die Ergebnisse der Messung der Hautleitfähigkeit, dass bei den Patienten mit PFC-Läsion im Unterschied zu den Kontrollgruppen die emotionale Beteiligung am Spiel mit ungewissem Ausgang reduziert ist. In einer neueren Studie wurde deutlich, dass vmPFC-Patienten bei riskanten Entscheidungen Defizite sowohl im Bereich von Gewinnen als auch im Bereich von Verlusten zeigten, während bei Patienten mit einer Läsion in der Amygdala (limbisches System) selektive Störungen der Entscheidung im Bereich der Gewinne aber nicht der Verluste auftraten (Weller *et al.*, 2007). Diese Ergebnisse zeigen, dass die Integration von rationalen und emotionalen Entscheidungskomponenten im intakten vmPFC entscheidend für die Anpassung der Entscheidung ist.

Da in neuerer Zeit die Lokalisation von Läsionen des Gehirns mit Hilfe von modernen bildgebenden Verfahren wie der Magnet-Resonanz-Tomographie sehr präzise vorgenommen werden kann, wurde vor allem von der Arbeitsgruppe um den portugiesisch/amerikanischen Neurophysiologen und Neurochirurgen Damasio, eine Reihe von Studien durchgeführt, die aufgrund der exakten Definition der Ausdehnung der Läsion des PFC des individuellen Patienten genauere Aussagen zur Funktion der Unterregionen des PFC bei riskanten oder ungewissen Entscheidungen erlauben. Dabei zeigt sich, dass die von Bechara und Mitarbeitern (1994) beschriebenen Störungen der Kontrolle risikobehafteten Verhaltens im Spiel mit ungewissem Ausgang (s. Abb. vorherige Seite) auf eine Läsion des OFC, des vmPFC und des FPC zurückzuführen sind (Bechara *et al.*, 2000). Der Befund, dass die untersuchten Stirnhirn-Patienten keinerlei Veränderung der Hautleitfähigkeit zeigen, wird im Sinne der verminderten emotionalen Beteiligung und damit der Bestätigung der „somatic marker“ Hypothese (Damasio, 1996) interpretiert.

In einer Studie an vmPFC-Patienten wurde deren Anpassung an positive und negative Erfahrung aus vorangegangenen Belohnungen bzw. Bestrafungen untersucht (Wheeler & Fellows, 2008). Neben den vmPFC-Patienten wurden als Kontrollprobanden Patienten mit Läsionen in anderen Regionen des Gehirns und hirngesunde Probanden untersucht.



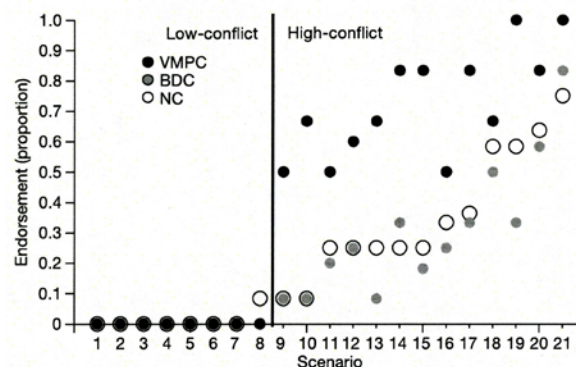
Wheeler & Fellows, 2008

Wheeler, E.Z., Fellows, L.K., The human ventromedial frontal lobe is critical for learning from negative feedback. *Brain* (2008) 131 (5), 1323-1331, by permission of Oxford University Press

Die Ergebnisse der Studie zeigen, dass die Läsion des vmPFC bei den Patienten zum Verlust der Fähigkeit führte, aus vorangegangenen Spieldurchgängen zu lernen (Abb. links), und dass dieser Verlust selektiv für die Anpassung an negative Resultate des vorangegangenen Spieldurchgangs war. Diese Ergebnisse werden im Sinne einer Funktion des vmPFC bei der Anpassung des Entscheidungsverhaltens gesehen, mit dem Resultat, aufgrund negativer Rückkopplung Verluste bei neuen probabilistischen Aufgaben zu vermeiden.

In einer neueren Studie zur Entscheidungskontrolle bei Patienten mit Läsionen des vmPFC wurde die Entscheidungsfindung bei moralischem Konflikt untersucht (Koenigs *et al.*, 2007). Die Patienten waren sowohl in ihrer Intelligenz, als auch in ihrer basalen Stimmung normal, wiesen aber teilweise massive Störungen der sozialen Emotionen auf. Diese Störungen betrafen vor allem Mitgefühl (Empathie), Entrüstung, Schamreaktionen oder Schuldgefühle. Die sechs untersuchten Patienten hatten außerdem gestörte Reaktionen des vegetativen Nervensystems auf emotional belastende Bilddarstellungen gemessen am Beispiel der Hautleitfähigkeit, also der Schweißsekretion. Als ein Beispiel der Lösung eines persönlich moralischen Dilemmas durch einen Patienten mit Läsion des vmPFC wird ein Szenario angeführt,

in dem die Entscheidung getroffen werden muss, einen Menschen von einer Brücke zu stoßen, um fünf andere Menschen davor zu bewahren, von einem entlaufenen Güterwagen überrollt zu werden und sie damit zu retten. In solcher und in ähnlichen Situationen mit emotional belastenden Entscheidungen entschieden sich die vmPFC-Patienten im Vergleich zu Kontrollprobanden utilitaristisch, d.h. sie entschieden sich emotionsarm für strikt rationale Lösungen (im Beispiel: 1 Toter gegenüber 5 Toten), während Kontrollprobanden (normale Kontrolle = NC; gehirnlädierte Kontrolle = BDC) je nach Stärke des moralischen Konflikts nicht oder seltener die persönlich belastende Alternative wählten (Abb. unten). In moralisch nicht oder weniger stark aufgeladenen Szenarien war die Entscheidung der vmPFC-Patienten und der Kontrollprobanden nicht unterschiedlich. Diese Ergebnisse werden im Sinne eines selektiven Defizits der vmPFC-Patienten bei persönlich sozialen Entscheidungen mit hohem moralischem Dilemma interpretiert. Die Ergebnisse zeigen, dass der vmPFC eine kritische neuronale Instanz des intuitiv/affektiven Systems ist.



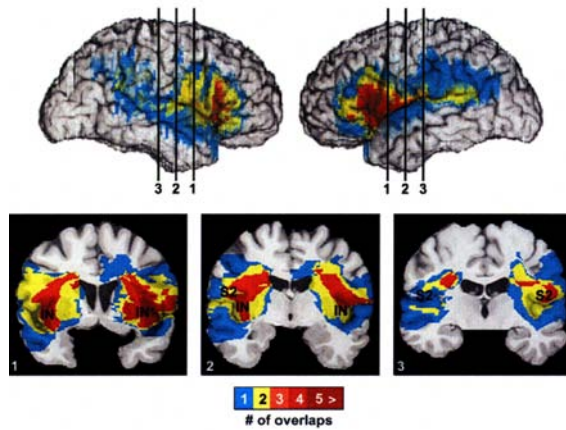
Koenigs *et al.*, 2007

Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: Nature 446, 908-911, copyright 2007

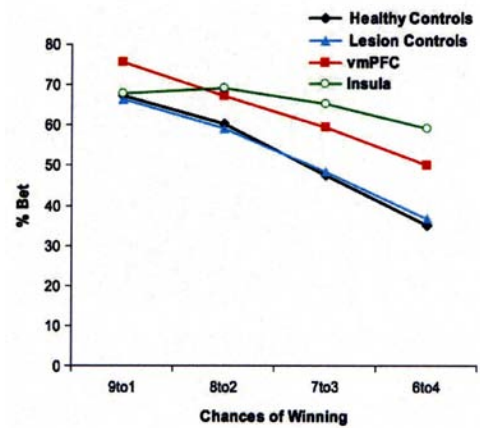
In scheinbarem Widerspruch zu diesen Ergebnissen und zum Befund verminderter sozialer Emotionen bei vmPFC-Patienten zeigen diese beim „Ultimatum Game“ (zur Erklärung vergl. S. 63) durchaus starke emotionale Reaktionen gegenüber einem Mitspieler, wenn dieser sie unfair behandelt (Koenigs & Tranel, 2007). Bei Patienten mit vmPFC-Läsion ist die Akzeptanzrate deutlich geringer, als bei den untersuchten Kontrollgruppen (31 % gegenüber 60 %). Zusätzlich kann die unfaire Behandlung bei den Patienten starke negative Emotionen wie Wut auslösen. Solche emotionalen Reaktionen wurden bei Normalprobanden nur beobachtet, wenn das unfaire Angebot von verbalen Geringschätzungen wie „Friss oder stirb“ begleitet waren (Kravitz & Guntto, 1992).

Diese scheinbar widersprüchlichen Verhaltensweisen von vmPFC-Patienten in den Studien von Koenigs und Mitarbeitern (2007) bzw. von Koenigs und Tranel (2007) beleuchten zwei unterschiedliche Aspekte der emotionalen Störung bei vmPFC-Läsionen. Die Patienten zeigen einerseits allgemein reduzierten Affekt und spezifisch reduzierte soziale Emotionen, entwickeln aber bei Frustration oder Provokation Ungeduld oder Wut. Dies deutet an, dass der vmPFC eine wesentliche Funktion bei der emotionalen Kontrolle des Verhaltens hat oder – medizinisch ausgedrückt – für emotionale Homöostase verantwortlich ist.

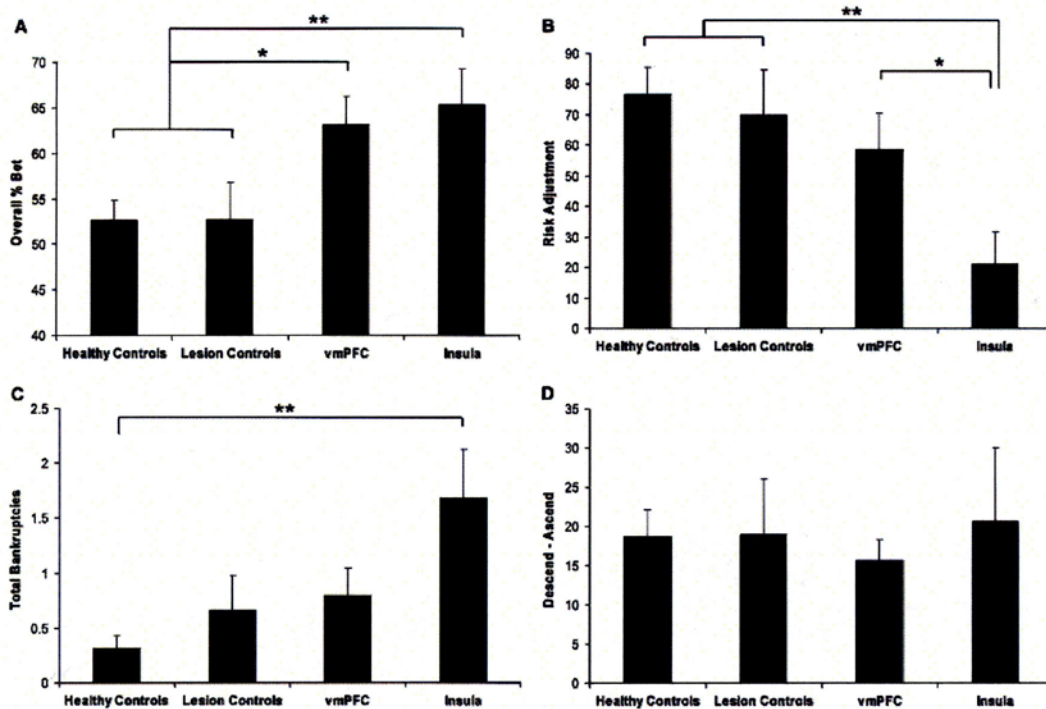
Ähnliches gilt für den Inselcortex (s. oben), der bei einer Vielzahl emotional eingefärbter Zustände und Reaktionen aktiviert wird (Craig, 2009). Dieser Region des Cortex cerebri werden aber nicht nur sensorisch-emotionale Funktionen zugesprochen, sondern in jüngerer Zeit auch höhere kognitive Funktionen wie Bewusstseinssteuerung oder Selbstwahrnehmung (Introspektion). Im Bezug auf die Rolle der Insula bei der Entscheidungsfindung liegen auch klinische Ergebnisse von Patienten nach Läsion der Insel vor (Clark *et al.*, 2008; Abb. 1 nächste Seite). In dieser Studie werden die Leistungen der Insel und des vmPFC bei Entscheidungen in Ungewissheit untersucht (die obigen Studien zum vmPFC beziehen sich auf Leistungen bei Entscheidungen unter Risiko). Für diese Studie wurde der Cambridge Gambling Task (s. Kapitel XIV Versuchsparadigmen) eingesetzt, ein akzeptiertes Instrument zur Untersuchung des Entscheidungsverhaltens unter Risiko. Bei diesem Wettspiel werden dem Probanden die Gewinnwahrscheinlichkeiten angegeben, was zur Folge hat, dass keine zusätzlichen Anforderungen an Lernvermögen und Arbeitsgedächtnis des Probanden vorausgesetzt werden. Die Ergebnisse der Studie zeigen für vmPFC- und Insel-Patienten jeweils selektive und unterscheidbare Störungen des Wettverhaltens. Für die Kontrollgruppen und die Gruppe der vmPFC-Patienten ist eine Tendenz erkennbar, bei zunehmender Gewinn-Wahrscheinlichkeit vermehrt zu wetten (Abb. 2 nächste Seite). Allerdings zeigen die vmPFC-Patienten im Vergleich zu den Kontrollgruppen eine allgemein höhere Tendenz, Wetten einzugehen (Abb. 3 A nächste Seite).



Clark *et al.*, 2008; Abb. 1



Clark *et al.*, 2008; Abb. 2



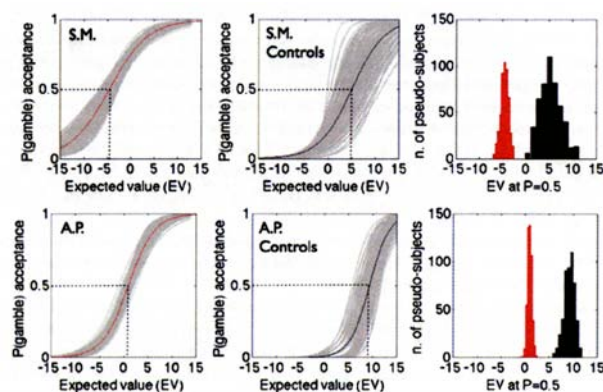
Clark *et al.*, 2008; Abb. 3

Open access paper (Brain 131), by permission of the author (Clark)

Dies gilt zwar auch für Patienten mit umschriebener Läsion der Insel, jedoch ist bei dieser Patientengruppe die hohe Wettbereitschaft unabhängig von der Wahrscheinlichkeit eines Gewinns zu erkennen (Abb. 3 B). Dies lässt sich als Verlust der Anpassung an Risiko durch eine Läsion des Inselcortex interpretieren. Daraus folgend erklären sich auch die gegenüber den übrigen Untersuchungsgruppen stark erhöhten „Bankrotte“ der Insel-Patienten (Abb. 3 C). Zusammengefasst werden die Ergebnisse dieser Studie als Beleg für wesentliche Kontrollfunktionen von vmPFC und Inselcortex bei Entscheidungen unter Risiko aufgefasst. Die Unterschiede

zwischen den beiden Patientengruppen werden im Sinne der Funktion der Insel als neuronale Instanz bei der affektiven, vor allem aversiven Kontrolle der Entscheidung interpretiert, während die Funktion des vmPFC in der Kontrolle von Entscheidungen unter Risiko im Sinne der Zurückhaltung gesehen werden kann.

Ein anderer Aspekt der Beeinträchtigung der Anpassung der Entscheidung und der Handlung an beobachtete Risiken ist bei (seltenen) Patienten mit scharf begrenzter bilateraler Läsion der Amygdala zu beobachten. Neben der in Kapitel IV *Amygdala* beschriebenen geringeren Repräsentation der erwarteten Belohnung in ventralen und dorsalen Anteilen des mPFC, d.h. geringerer Aktivierung im mPFC (Hampton *et al.*, 2007), wurde an den selben Patienten in einer Serie von Geldspielen, bei denen der erwartete Wert und das Risiko variiert wurden, beobachtet, dass die Patienten zwar normale Fähigkeit zeigten, sich an wechselndes Risiko und an Änderungen des erwarteten Werts anzupassen, aber im Vergleich mit Normalprobanden eine dramatische Verminderung der Aversion gegen finanzielle Verluste erlitten hatten. Die Abbildung zeigt für die Patienten (links) im Vergleich mit den Kontrollprobanden (Mitte) eine Verschiebung der Akzeptanzkurve nach links, d.h. zu geringerem erwarteten Wert (EV) des Spiels. Dies wird auch in der summarischen Darstellung der Entscheidungen deutlich (rechts, Patienten rot). Diese Ergebnisse stehen mit der Auffassung in Einklang, die Funktion der Amygdala stehe im Zusammenhang mit Vorsicht, Vigilanz und Furcht vor Unsicherheit.



De Martino *et al.*, 2010

Copyright (2010) National Academy of Sciences, U.S.A.

VI. Einflüsse von Persönlichkeitseigenschaften, von genetischen, hormonellen, kulturellen und sozialen Faktoren auf Entscheidungsprozesse

Persönlichkeitseigenschaften

Wenn riskante oder ungewisse Entscheidungen getroffen werden sollen und der Entscheider die möglichen Konsequenzen seiner Entscheidung vor Augen hat, erscheint die Annahme plausibel, Persönlichkeitseigenschaften des Entscheiders hätten maßgeblichen Einfluss auf seine Entscheidung. In der Psychologie werden für die Beschreibung von Persönlichkeitseigenschaften eines Probanden häufig die sogenannten „Big Five“ (Costa & McCrae, 1992) herangezogen. Die „Big Five“ der Persönlichkeitseigenschaften sind: 1. Neurotizismus, 2. Extraversion, 3. Offenheit für Erfahrungen, 4. Verträglichkeit, 5. Gewissenhaftigkeit. Für die hiesige Betrachtung sind die ersten drei (NEO) von größerer Bedeutung als die beiden anderen. Die in Persönlichkeitsstudien häufiger untersuchte Eigenschaft der „Impulsivität“ beschreibt eher eine Eigenschaft des Temperaments, die in die Subskala „novelty seeking“ (Suche nach Neuigkeit) des revidierten „Temperament and Character Inventory“ (TCI; Cloninger *et al.*, 1993) eingeordnet ist. Impulsivität hat verschiedene Variationen, die von normaler Spontaneität bis zu eingeschränkter Selbstkontrolle reichen (Eviden, 1999). Zum TCI gehören neben „novelty seeking“ drei weitere Hauptdimensionen: „harm avoidance“ (Schadens-/Nachteilsvermeidung), „reward dependence“ (Belohnungsabhängigkeit) und „persistence“ (Beharrlichkeit). Auch die Persönlichkeitsdimension „sensation seeking“ (Zuckerman *et al.*, 1978) stellt eine Sammlung von Eigenschaften der Persönlichkeit dar, die sich weniger auf die NEO-FFI Dimension „Offenheit für Erfahrungen“ beziehen, sondern eher auf Unterschiede im Erregungsniveau der Probanden. Der Bereich „sensation seeking“ (Lust auf Sensationen) umfasst die Eigenschaften „thrill and adventure seeking“ (Suche nach Nervenkitzel und Abenteuer), „experience seeking“ (Suche nach Erlebnissen), „disinhibition“ und „boredom susceptibility“ (Anfälligkeit zur Langeweile; zur Übersicht siehe Roberti, 2004).

Zum Problembereich der Abhängigkeit der gewählten Entscheidungsstrategien von den Persönlichkeitseigenschaften des Entscheiders liegen mittlerweile einige wichtige Ergebnisse vor. In der folgenden Darstellung soll versucht werden, die Ergebnisse der Neuroökonomie – trotz teilweise heterogener und überlappender Skalen der in der Persönlichkeitspsychologie benutzten Persönlichkeitsinventare – auf einige für Entscheidungen relevante Persönlichkeitseigenschaften der Probanden zu beziehen.

Neurotizismus, Extraversion, Introversion

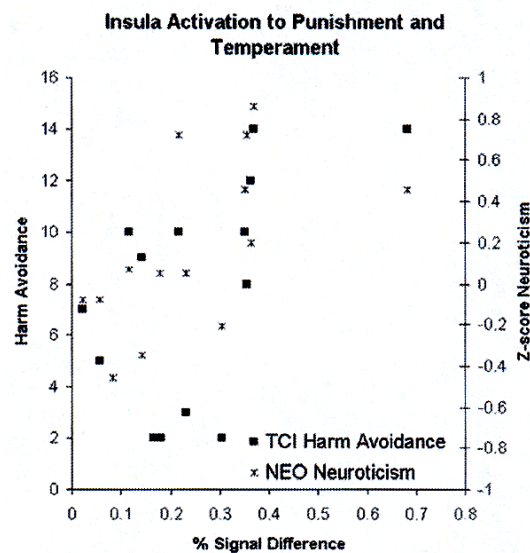
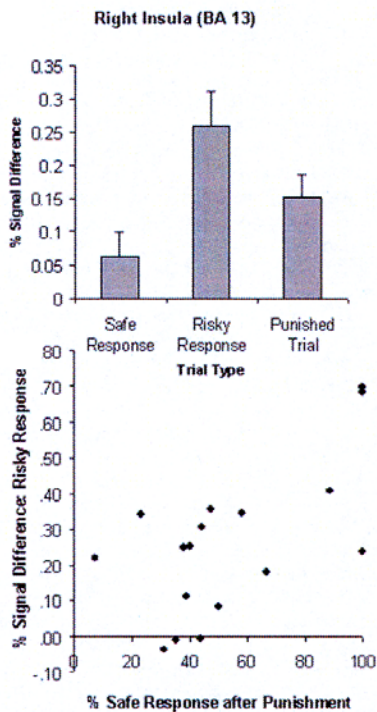
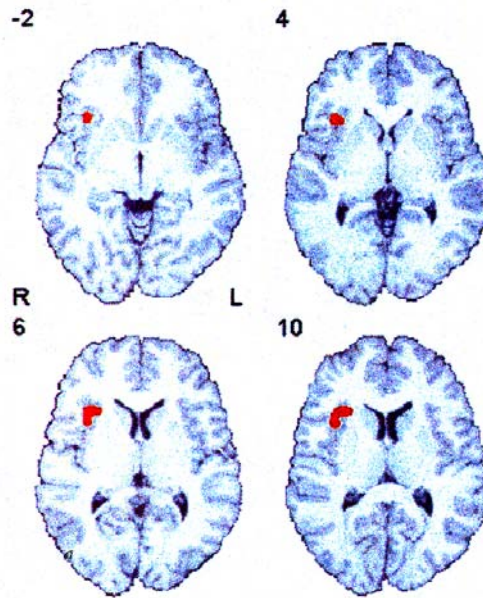
Personen mit hohen Neurotizismus-Werten sind eher leicht aus dem seelischen Gleichgewicht zu bringen. Im Vergleich zu emotional stabilen Menschen erleben sie häufiger negative Gefühlszustände, machen sich häufig Sorgen und geben häufig an, erschüttert, betroffen, beschämt, unsicher, verlegen, nervös, ängstlich oder traurig zu sein. Allerdings zeigen Personen mit höheren Neurotizismuswerten häufig höhere Empathie. Dagegen können Personen mit niedrigen Neurotizismuswerten als emotional stabil eingeschätzt werden. Sie beschreiben sich selbst als ruhig und ausgeglichen. In Stresssituationen bleiben sie eher gelassen.

Ein wesentliches Charakteristikum von Personen mit hohen Extraversions-Werten ist, dass sie gesellig sind. Sie beschreiben sich als selbstsicher, aktiv, gesprächig, energisch, heiter und optimistisch. Dagegen sind Personen mit hohem Introversions-Score eher ausgeglichen, zurückhaltend und konzentriert. Sie sind gerne allein und unabhängig. Introvertierte denken ausgiebig über Dinge nach, bevor sie handeln (beide Definitionen verändert nach Wikipedia zu „Big Five“ – Psychologie; NEO-FFI).

Obwohl die hier zusammengefassten Persönlichkeitseigenschaften unterschiedlichen Konzepten der Klassifikation angehören, werden sie hier gemeinsam erfasst, weil in den wenigen Studien zur Korrelation zwischen Persönlichkeitseigenschaften und Entscheidungsstrategien das Verhalten der Probanden nicht nur für eine sondern für zwei Persönlichkeitseigenschaften vergleichend untersucht wird.

In einer Studie, in der den Probanden riskante und sichere Optionen zur Auswahl angeboten wurden, zeigte sich, dass die Aktivierung des rechten Inselcortex (BA 13) bei einer Entscheidung für die riskante Option deutlich höher war, als bei der Wahl der sicheren Option (Paulus *et al.*, 2003; Abb. nächste Seite, oberer Teil). Darüber hinaus wurde in dieser Studie gezeigt, dass eine riskante Entscheidung, die mit einem Verlust „bestraft“ wurde, mit einer geringeren Aktivierung in der Insel verbunden war. Für Entscheidungen, die einer vorangegangenen mit einer „Bestrafung“ verbundenen Entscheidung folgten, wurde bei den Probanden eine Präferenz für die sichere Option beobachtet. Die Stärke dieser Präferenz war von der Stärke der Aktivierung des rechten Inselcortex während der riskanten Wahl abhängig (Abb. unten links). Außerdem wurde in dieser Studie gezeigt, dass die Stärke der

Insel-Aktivierung von den Persönlichkeitseigenschaften des Probanden abhängig war. Dies wurde für die Persönlichkeitseigenschaften Schadensvermeidung (harm avoidance nach TCI) und Neurotizismus (nach NEO-FFI) untersucht und galt für beide Persönlichkeitseigenschaften (Abb. unten rechts).



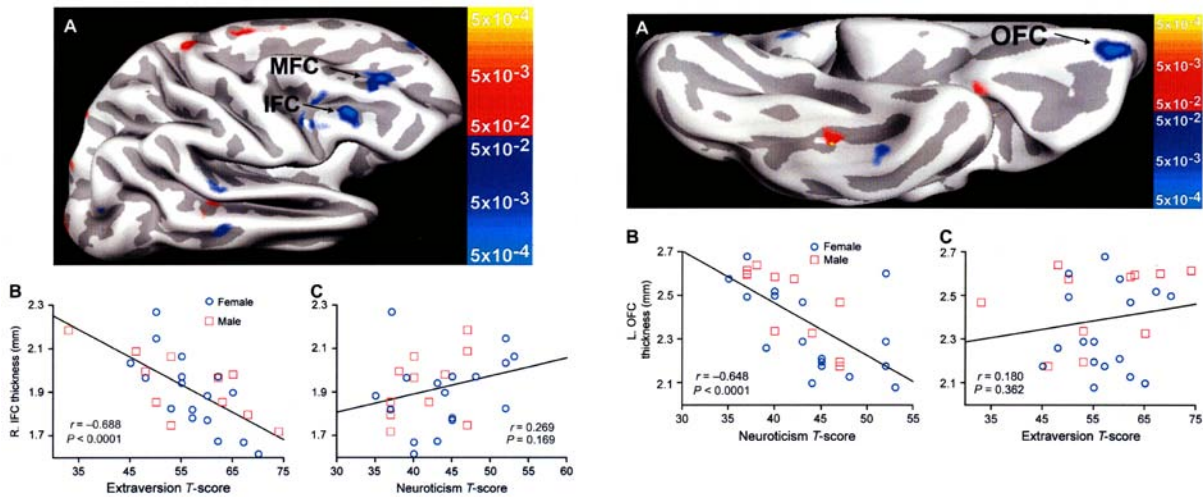
Paulus et al., 2003

Copyright © 2003 by Elsevier Science & Technology Journals

In einer fMRI-Studie, die die Korrelation zwischen den Persönlichkeitseigenschaften Neurotizismus bzw. Introversion und Geldverlust untersuchte, wurde zwischen absoluten und relativen Verlusten unterschieden (Fujiwara *et al.*, 2008). Unter dem Begriff „absoluter Verlust“ ist der tatsächliche Verlust von Geld gemeint, während mit dem Begriff „relativer Verlust“ ein im Vergleich zu einer gewinnreicheren Option der Entscheidung verminderter Gewinn gemeint ist.

Die Ergebnisse dieser fMRI-Studie zeigen, dass bei Probanden mit höheren Neurotizismuswerten zunehmende Aktivierung im linken lateralen OFC mit relativen Verlusten korreliert, während bei Probanden mit höheren Introversionswerten zunehmende Aktivierung im rechten lateralen OFC eher mit absoluten Verlusten verbunden ist. Nach Annahme der Autoren sind absolute Verluste mit Enttäuschung verbunden, während relative Verluste mit Bedauern verbunden sind. Das heißt, diese Ergebnisse legen die Annahme nahe, dass der laterale OFC Verluste und die damit verbundenen Emotionen in Abhängigkeit von der Persönlichkeit des Probanden verarbeitet. Wie von Fujiwara und Mitarbeitern (2008) diskutiert, ist bei introvertierten Probanden die Emotion der Enttäuschung aufgrund eines absoluten Verlusts mit einer vermehrten Aktivierung des rechten lateralen OFC verbunden.

Ergebnisse zur Korrelation der Aktivitätsänderungen in entscheidungsrelevanten Hirnarealen mit der Persönlichkeitseigenschaft Extraversion liegen derzeit nicht vor. Allerdings wurde in einer neuroanatomischen Studie gezeigt, dass bei Probanden, die die Persönlichkeitseigenschaften Extraversion und Neurotizismus aufwiesen, die Dicke der Hirnrinde in verschiedenen Regionen modifiziert ist (Wright *et al.*, 2006; Abbildungen nächste Seite). Die Zunahme des Werts für Extroversion korreliert mit einer verminderten Dicke des lateralen PFC (IFC und in geringerem Maße MFC, Abb. nächste Seite, linker Block). Ähnliches gilt für den OFC und Neurotizismus – die Zunahme des Werts für Neurotizismus korreliert mit einer verminderten Dicke des OFC (Abb. nächste Seite, rechter Block).



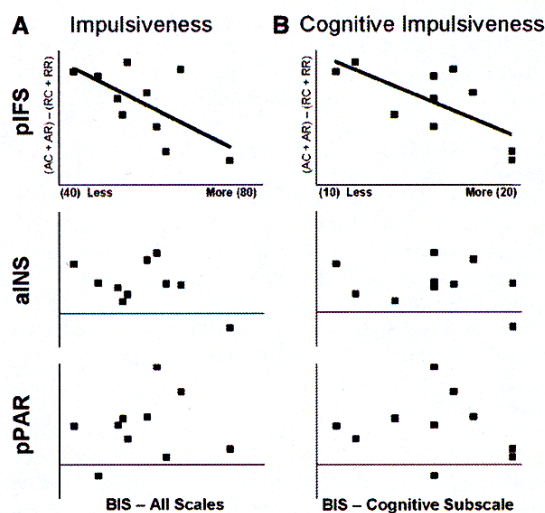
Whright *et al.*, 2006

Whright, C.I., Williams, D., Feczko, E., Barrett, L.F., Dickerson, B.C., Schwartz, C.E., Wedig, M.M., Neuroanatomical correlates of extraversion and neuroticism. *Cereb. Cortex* (2006) 16 (12), 1809-1819, by permission of the Oxford University Press

Impulsivität

Gemäß dem TCI nach Cloninger und Mitarbeitern (1993) ist Impulsivität als eine Eigenschaft der Persönlichkeitsdimension „novelty seeking“ aufzufassen. Daher soll der Zusammenhang zwischen Entscheidungspräferenzen und diesen Eigenschaften der Persönlichkeit im gleichen Kapitel abgehandelt werden.

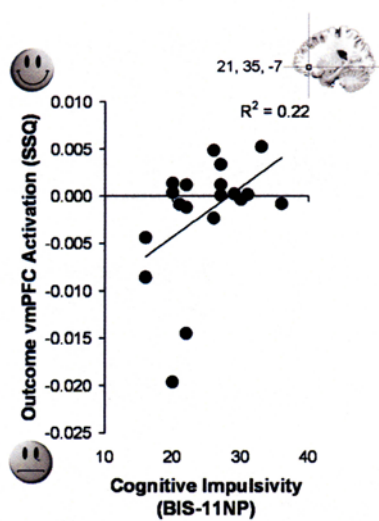
In einer Studie zur Präferenz von riskanten oder ungewissen ökonomischen Entscheidungen wurde gezeigt, dass die Wahl einer Option mit ungewissem Ausgang mit einer Aktivierung im lateralen PFC verbunden war (Huettel *et al.*, 2006). Dieses Signal korrelierte negativ mit der Impulsivität der Probanden (s. Abb. unten).



Huettel *et al.*, 2006

Copyright © 2006 by Elsevier Science & Technology Journals

Diese Ergebnisse werden im Sinne einer Kontrolle der Entscheidung durch den lateral PFC interpretiert, dessen Aktivierung in einer Situation mit ungewissem Ergebnis eine Kontextanalyse durchführt und zur Entscheidung beiträgt, dabei aber gleichzeitig impulsives Verhalten des Entscheiders unterdrückt. Für die vordere Insel und für den posterioren parietalen Cortex gilt dies nicht. Daraus wird weiterreichend geschlossen, dass die letztgenannten corticalen Areale der Kontrolle riskanter Entscheidungen dienen.



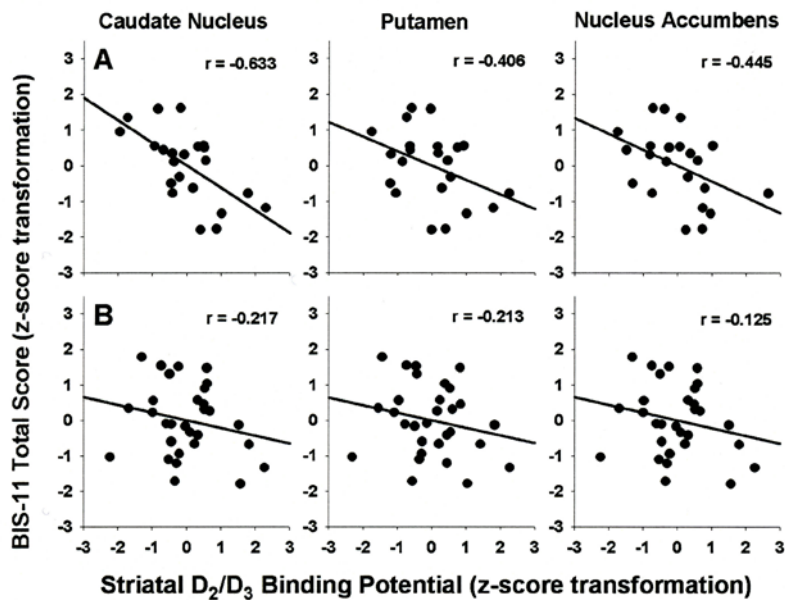
Christakou *et al.*, 2009

Copyright © 2010 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

In einer Studie mit Anwendung des Iowa gambling task (IGT; siehe Kapitel XIV) wurde die Differenz zwischen der Aktivierung des vmPFC bei erzieltm Gewinnen und der Aktivierung bei Verlusten mit der Impulsivität der Probanden korreliert (Christakou *et al.*, 2009; Abb. links). Durch eine Modifikation des IGT wurde die Aktivierung (BOLD) bei Auswertung des Ergebnisses eines Spiels in Abhängigkeit von der Erwartung von Gewinn bzw. von Verlust bestimmt. Auf diese Weise wurde ein Maß für die Fähigkeit der Anpassung bei Entscheidungen in Abhängigkeit von der Impulsivität der Probanden ermittelt.

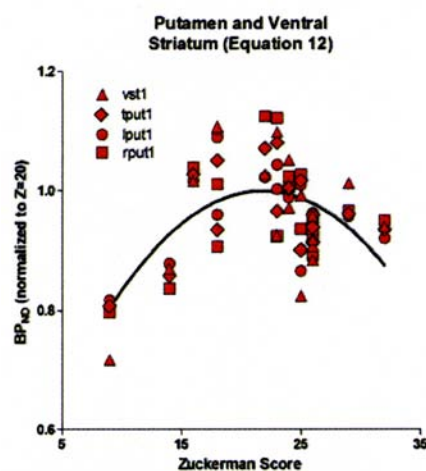
Die Aktivierung des vmPFC war negativ korreliert mit dem Maß für Impulsivität der Probanden in Bezug auf Aktivierung bei Gewinnen verglichen mit Aktivierung bei Verlusten. Dieses Ergebnis wird im Sinne einer Verbindung der individuellen Werte für Impulsivität mit der Reaktion des vmPFC auf Verhaltenverstärker (reinforcement), vor allem bei „Bestrafung“ interpretiert. Eine verminderte Aktivierung im vmPFC (oder eine Läsion dieses Areals) würde demgemäß zu höherer Impulsivität und zu schlechterem Ergebnis im IGT führen. In manchen Studien wird die Präferenz sofortiger Belohnung als ein Ausdruck von Impulsivität verstanden (siehe unter „Unmittelbare und verzögerte Belohnung“), dabei handelt es sich aber um eine nicht näher belegte Annahme.

An Methamphetamin-abhängigen Probanden konnte gezeigt werden, dass die Drogenabhängigkeit mit einer relativen Verringerung der Dichte von Dopamin-Rezeptoren des D2/D3-Typs im Striatum einhergeht, und dass mit dem Verlust an D2/D3-Rezeptoren gesteigerte Impulsivität (bestimmt anhand der BIS-11 Skala) verbunden ist (Lee, London *et al.*, 2009).



Lee, London *et al.*, 2009
 Copyright © 2009 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

Andererseits wird geringe Dichte von D2/D3-Rezeptoren als Marker für Anfälligkeit zu Sucht und zu „novelty seeking“ und der verwandten Persönlichkeitseigenschaft „sensation seeking“ aufgefasst (Gjedde *et al.*, 2010).



Gjedde *et al.*, 2010
 Copyright (2010) National Academy of Sciences, U.S.A.

Das Merkmal „sensation seeking“ nimmt ebenso wie die Dichte der D2/D3-Rezeptoren mit zunehmendem Alter ab. Dagegen ist „novelty seeking“ invers mit der Verfügbarkeit von Dopamin-Rezeptoren verbunden. Eine Studie zur Korrelation zwischen dem Ausmaß an „sensation seeking“ (Zuckerman-Score) und dem Bindungspotential (BP) von Dopamin an D2/D3-Rezeptoren im Striatum zeigt eine invertierte U-förmige Beziehung (Gjedde *et al.*, 2010; Abb. vorherige Seite).

Nach Gjedde und Mitarbeitern zeigen die Ergebnisse ihrer Studie eine komplexe Interaktion zwischen einerseits der linearen Beziehung zwischen dem Zuckerman Score, d.h. „sensation seeking“, und der Rezeptordichte, und andererseits der nicht-linearen Beziehung zwischen Zuckerman Score und der Dopaminkonzentration. Demnach wird die Persönlichkeitseigenschaft „sensation seeking“ mit einer hohen Dichte von D2/D3-Rezeptoren und einer hohen Dopaminverfügbarkeit in Verbindung gebracht (hyper-dopaminergic trait; Gjedde *et al.*, 2010).

Risikoattitüde

Der Begriff der Risikoattitüde beschreibt die Neigung von Entscheidern mehr oder weniger hohe Risiken zu tolerieren. Dabei reicht die Skala der Risikoneigungen von Risikosuche bis Risikoaversion. Allerdings scheint die Einstellung zum Risiko keine feste Größe der Persönlichkeitseigenschaften *per se* zu sein, da ein und dieselbe Person in verschiedenen Lebensbereichen sehr unterschiedliche Risikoneigungen entwickeln kann (Weber *et al.*, 2002). Weber und Mitarbeiter unterscheiden fünf Risikodomänen: im Finanzbereich (getrennt für Geldanlage und Wettspiel), im Bereich Gesundheit/Sicherheit, bei Freizeittätigkeiten, im Bereich der Ethik und im sozialen Verhalten. In ihrer Studie mit amerikanischen Studenten zeigen Weber und Mitarbeiter (2002), dass die Neigung Risiken einzugehen in den unterschiedlichen Domänen offensichtlich von der Wahrnehmung der mit den jeweiligen riskanten Entscheidungsoptionen verbundenen Vorteile abhängt.

Eine Studie mit Probanden unterschiedlicher Risikoneigung zeigt eine positive Korrelation der Aktivierung des lateralen PFC (IPFC) mit dem erwarteten Nutzen (expected utility) eines sicheren Gewinns (Tobler *et al.*, 2009) – je höher der Nutzen, desto stärker die Aktivierung im IPFC (Abb. nächste Seite, linker Block A-B). Wurde

dagegen das Risiko geändert, zeigte sich bei Optionen mit höherem Risiko eine höhere Aktivierung bei risikosuchenden Probanden im Vergleich zu risikoaversen Probanden (C-D). Für risikoaverse Probanden galt bei konstantem erwartetem Nutzen: je höher die Risikoaversion desto niedriger der Aktivierung im IPFC (Abb. rechter Block C-D).

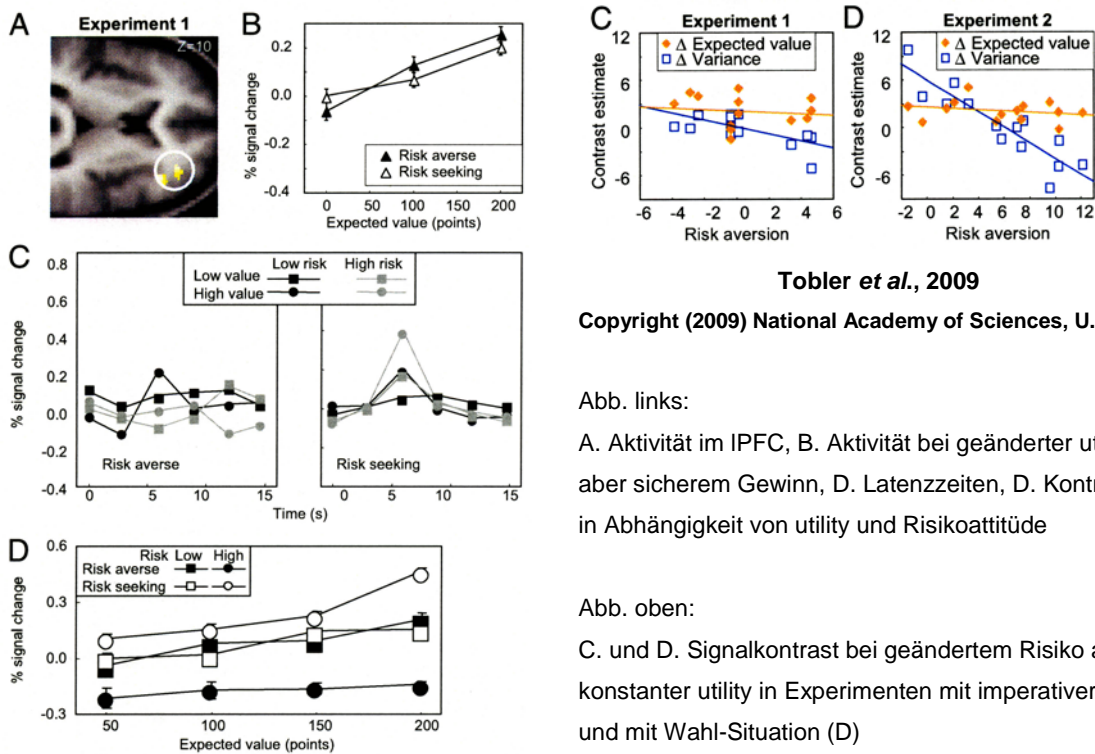
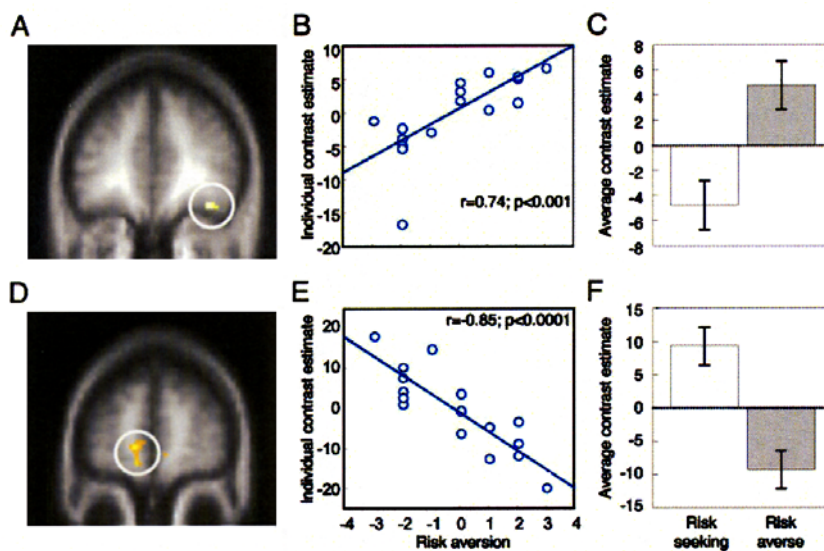


Abb. links:

A. Aktivität im IPFC, B. Aktivität bei geänderter utility, aber sicherem Gewinn, D. Latenzzeiten, D. Kontrast in Abhängigkeit von utility und Risikoattitude

Abb. oben:

C. und D. Signalkontrast bei geändertem Risiko aber konstanter utility in Experimenten mit imperativer (C) und mit Wahl-Situation (D)



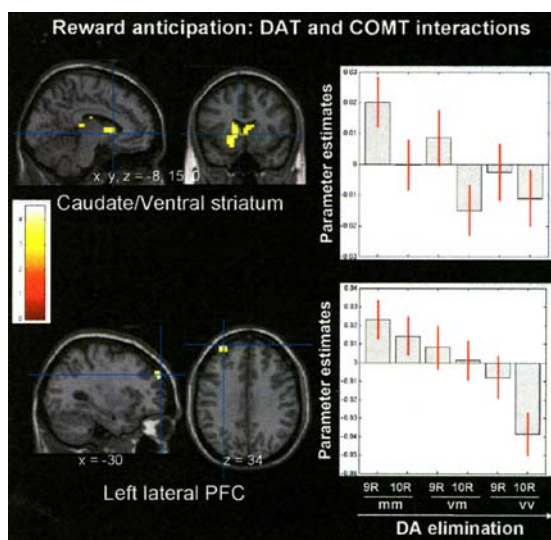
In einer Studie mit Entscheidungsoptionen unterschiedlicher Ungewissheit, ergab sich eine positive Korrelation zwischen der Stärke der Risikoaversion und der Stärke der Aktivierung im lateralen OFC, aber eine negative Korrelation zwischen der Stärke der Risikoaversion und der Stärke der Aktivierung im mPFC (Tobler *et al.*, 2007; Abb. vorherige Seite). Aus diesen Ergebnissen wird geschlossen, dass unterschiedliche Areale des PFC in die Risikoaversion und die Neigung zu Risiko involviert sind.

Genetische Faktoren

In einer Studie, die sich mit möglichen genetischen Ursachen für unterschiedliche Risikoneigungen befasst, wird zunächst festgestellt, dass die Skalen der Messung von Risikoneigung in der Psychologie (novelty seeking vs. harm avoidance) und der Ökonomie (Preferred Gambles Task; s. Kapitel XIV) nicht deckungsgleich sind und daher auch nicht zu vergleichbaren Ergebnissen die genetischen Voraussetzungen betreffend führen (Roe *et al.*, 2009). Die Skalen für „novelty seeking“ und für „harm avoidance“ erfassen Persönlichkeitseigenschaften der Domänen des Temperament and Character Inventory (TCI; s. oben), während der Preferred Gambles Task die Bereitschaft von Probanden bestimmt, bei der Präsentation von sicheren und riskanten monetären Optionen die sichere bzw. die riskante Option zu wählen. Für „novelty seeking“ und „harm avoidance“ liegen Studien vor, die vermuten lassen, dass diese „traits“ mit Polymorphismen in Verbindung gebracht werden können, die die Expression von Dopamin-Rezeptoren (Comings *et al.*, 2000) oder Serotonin-Rezeptoren (Strobel *et al.*, 2003) bzw. -Transportern beeinflussen. Die Studie von Roe und Mitarbeitern (2009) legt die Annahme nahe, dass die Neigung, finanzielle Risiken einzugehen, mit einigen Einzel-Nucleotid-Polymorphismen des *VMAT2*-Gens (VMAT = vesicular monoamine transporter) in Verbindung stehen könnten. Bei der Diskussion dieser Befunde wird eine Verbindung der Verminderung der Funktionalität des VMAT2-Proteins mit verminderter Impulskontrolle dargelegt, die an Cocain- und Alkohol-Abhängigen im Iowa Gambling Task beobachtet wurde.

Die Untersuchung von Polymorphismen des Gens *DAT1*, das ein Transportprotein codiert, welches Dopamin aus dem synaptischen Spalt eliminiert, sowie des Gens *COMT*, welches das Dopamin-abbauende Enzym COMT codiert, legt die Korrelation

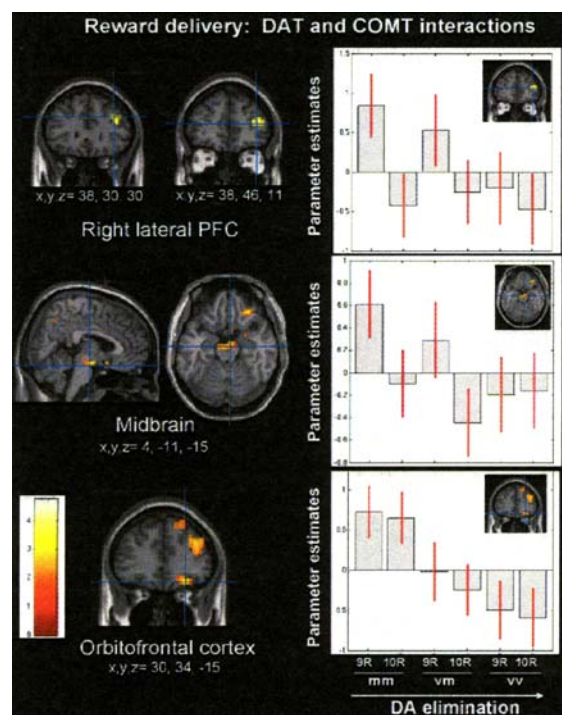
zwischen diesen Gen-Polymorphismen und der Ansprechbarkeit des Belohnungssystems nahe (Dreher *et al.*, 2009). Dabei wurden die Polymorphismen untersucht, bei denen im *COMT1*-Gen die Codierung für Valin im Codon 158 durch die Codierung für Methionin ersetzt wird, bzw. bei denen im *DAT1*-Gen ein Tandem-Repeat variabler Anzahl (hier 9 oder 10) eintritt. Diese Polymorphismen haben im ersten Fall eine Verminderung der COMT-Aktivität (25-75 %) zur Folge, während im zweiten Fall eine mehr oder weniger starke Steigerung der Expression des Dopamin-Transporters DAT zu verminderter DA-Verfügbarkeit führt.



mm = met/met; vm = val/met; vv = val/val

Dreher *et al.*, 2009

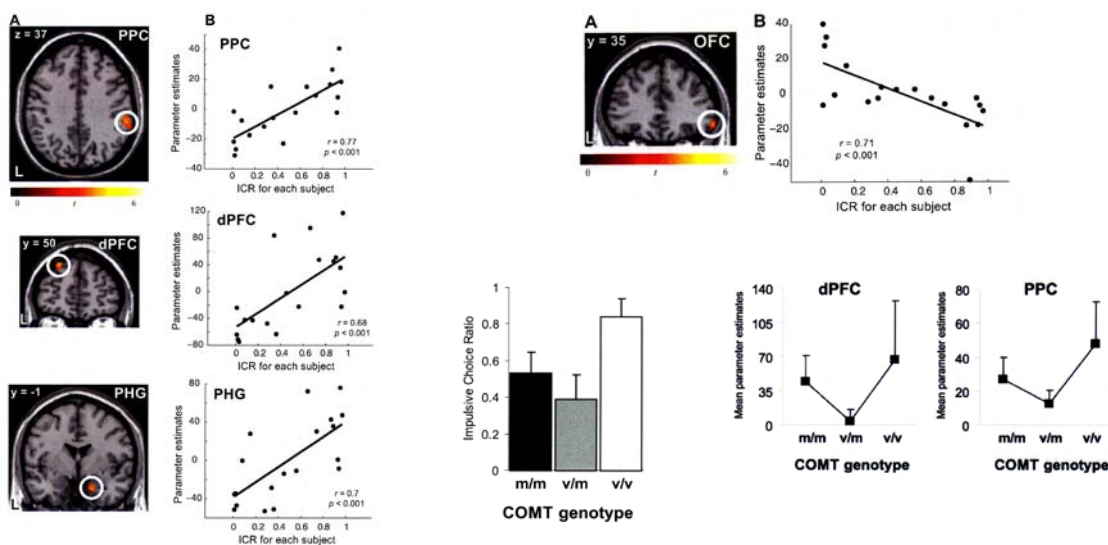
Copyright (2009) National Academy of Sciences, USA



Während der Erwartung einer ungewissen monetären Belohnung (Abb. links) zeigten Probanden mit Polymorphismen sowohl im *DAT1*- als auch im *COMT*-Gen eine Co-Aktivierung im dorsalen und ventralen Striatum und im linken IPFC. Während der Belohnung (Abb. rechts), also nach Auflösung der Belohnungsunsicherheit, ist eine Co-Aktivierung im rechten IPFC, im Mittelhirn (VTA) und im rechten OFC zu erkennen. Die erhöhte Aktivierung bei met/met- und 9-repeat-Probanden in Regionen des Gehirns, die dopaminerge Projektionen erhalten, korrespondiert mit einer erhöhten Verfügbarkeit von Dopamin. Diese Ergebnisse werden im Sinne einer Abhängigkeit der Stärke des BOLD-Signals im präfronto-striatalen System von der Verfügbarkeit von Dopamin im synaptischen Raum interpretiert: je höher die Verfügbarkeit von Dopamin, desto höher ist die Aktivierung im präfronto-striatalen

System. Im Belohnungskontext ist es besonders bemerkenswert (vergl. Fiorillo *et al.*, 2003), dass COMT die tonische Freisetzung von Dopamin reguliert, während DAT die phasische Freisetzung von Dopamin reguliert (Bilder *et al.*, 2004). Darüber hinaus legen diese Ergebnisse nahe anzunehmen, dass die Ansprechbarkeit des Belohnungssystems von der genetischen Variabilität des dopaminergen Systems abhängig ist (Dreher *et al.*, 2009).

Wie schon in Kapitel III zu „Unmittelbarer und verzögerter Belohnung“ erwähnt, korreliert ein val/val-Polymorphismus des COMT-Gens am Val158Met-Locus mit einer Präferenz für unmittelbare Belohnungen und mit einer Aktivierung im dPFC, im

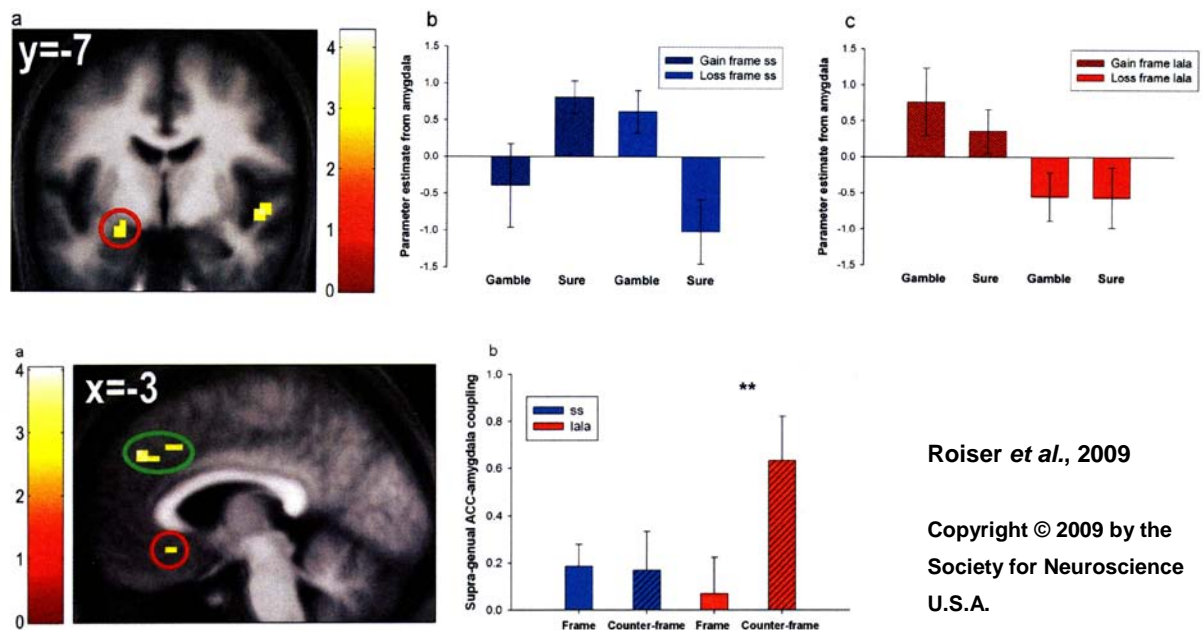


Boettiger *et al.*, 2007

Copyright © 2007 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

postero-parietalen Cortex (PPC), sowie im Gyrus parahippocampalis (PHG; Boettiger *et al.*, 2007). Bei Probanden, die eine Neigung zu verzögerter Belohnung zeigten, wurde in dieser Studie eine negative Korrelation dieser Neigung mit der Aktivierung im rechten lateralen OFC nachgewiesen (Abb. oben rechts). Die Neigung zu unmittelbarer Belohnung wird in dieser Studie als „impulsive Wahl“ bezeichnet. Demgemäß wäre der rechte laterale OFC eine Instanz der Kontrolle impulsiven Verhaltens. Allerdings sollte betont werden, dass der hier verwendete Terminus „Impulsivität“ nicht mit dem entsprechenden Terminus zur Charakterisierung von Persönlichkeitseigenschaften in der Psychologie kongruent ist.

Boettiger und Mitarbeiter (2007) deuten an, dass die im Gyrus parahippocampalis festgestellte Aktivierung auch die Amygdala eingeschlossen haben könnte. Diese Einschätzung ist bemerkenswert, weil die Amygdala eine wichtige Funktion bei der emotionalen Kontrolle von Entscheidungen hat. Zu dieser Auffassung passt, dass ein Polymorphismus des Gens, das ein Serotonin-Transportprotein (5-HTT) codiert, eine veränderte Aktivierung der Amygdala und ein verändertes Verhalten bei ökonomischen Entscheidungen zur Folge hat (Roiser *et al.*, 2009).



Roiser *et al.*, 2009

Copyright © 2009 by the
Society for Neuroscience
U.S.A.

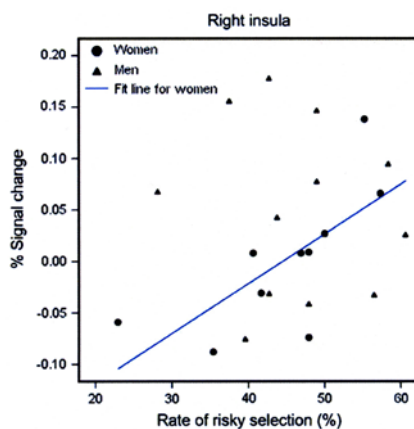
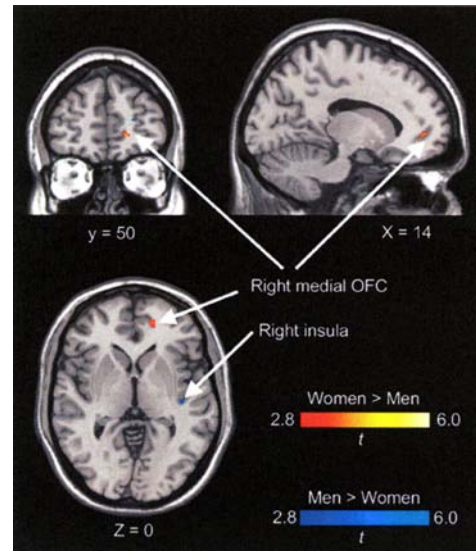
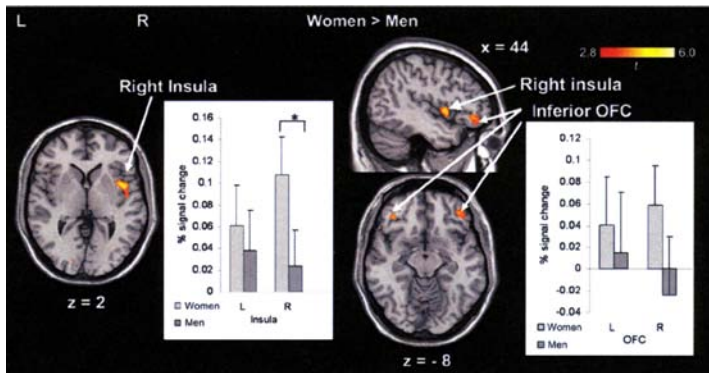
Probanden, die homozygot für das kurze Allel in der Polymorphismus-Region des 5-HTT-Gens sind (s/s) wurden mit Probanden verglichen, die homozygot für das lange Allel sind (la/la). Die Probanden wurden mit einer monetären Entscheidung konfrontiert, die eine sichere und eine ungewisse („Spiel“) Option umfasste. Die Entscheidung konnte in einen Kontext mit einem möglichen Gewinn oder mit einem möglichen Verlust gestellt werden („framing effect“). Der Framing Effekt kann das Entscheidungsverhalten von Probanden stark beeinflussen (Tversky & Kahneman, 1981). Eine signifikante Interaktion zwischen dem Genotyp bezüglich des 5-HTT-Gens und dem Kontext der Entscheidung (Frame, d.h. möglicher Gewinn oder möglicher Verlust) wurde für die linke Amygdala festgestellt (Abb. oben links). Die Probanden mit einem s/s-Allel zeigten eine deutliche Beeinflussung ihrer Entscheidung durch den Frame (Abb. oben Mitte). Die Aktivierung der Amygdala war sowohl bei der Wahl der sicheren Option im Gewinn-Kontext, als auch bei Wahl der ungewissen Option im Verlust-Kontext größer als bei den jeweils inversen Frames.

Bei den Probanden mit einem la/la-Allel war dagegen die Aktivierung der Amygdala im Gewinn-Kontext immer größer als im Verlust-Kontext (Abb. vorherige S. oben rechts). Die genetische Variation beeinflusste auch die Kopplung präfrontaler Regionen bei der Entscheidung (Abb. vorherige S. unten): la/la-Probanden zeigten eine stärkere Kopplung zwischen dorsalen Regionen (grün eingekreist) und subgeniculären Regionen (rot eingekreist) des vorderen cingulären Cortex mit der Amygdala, wenn sie ihre Entscheidung trafen, ohne sich vom Frame beeinflussen zu lassen. Diese Effekte werden im Sinne eines Einflusses basaler emotionaler Reaktionen auf die Entscheidung interpretiert, die von genetischen Variationen bestimmt sein können. Die Neigung zu unmittelbarer Entscheidung könnte damit auf eine Reduktion der Kontrolle der Aktivität der Amygdala durch präfrontale Regionen zurückzuführen sein.

Hormonelle und geschlechtliche Faktoren

Sexualhormone scheinen einen wesentlichen Einfluss auf die Entwicklung und die Leistungen des Gehirns von männlichen und weiblichen Probanden zu haben. Demgemäß wird eine Vielzahl solcher Unterschiede in der Literatur beschrieben (zur Übersicht s. Cosgrove *et al.*, 2007). Diese Unterschiede zwischen „männlichem“ und „weiblichem“ Gehirn werden allerdings kontrovers diskutiert (zur Übersicht s. Kaiser *et al.*, 2009). Für die Risikobereitschaft und für andere relevante Parameter der Entscheidung werden ebenfalls geschlechtsabhängige Unterschiede berichtet. Erste Hinweise auf ein signifikant unterschiedliches Verhalten von Männern und Frauen ergaben sich im Iowa Gambling Task, wobei auch unterschiedliche Hirnaktivierung beobachtet wurde (Bolla *et al.*, 2004).

In einer neueren Studie über Entscheidungen unter Risiko wurde bei Frauen im Vergleich zu Männern eine stärkere Aktivierung im rechten Inselcortex und bilateral im OFC nachgewiesen (Lee, Chan *et al.*, 2009; Abb. nächste Seite, linker Block oben). Dabei korrelierte bei Frauen, aber nicht bei Männern, die Stärke der Aktivierung im Inselcortex mit der Höhe des eingegangenen Risikos (Abb. nächste Seite, linker Block unten).



Lee, Chan *et al.*, 2009

Open access paper (Cereb. Cortex 19)

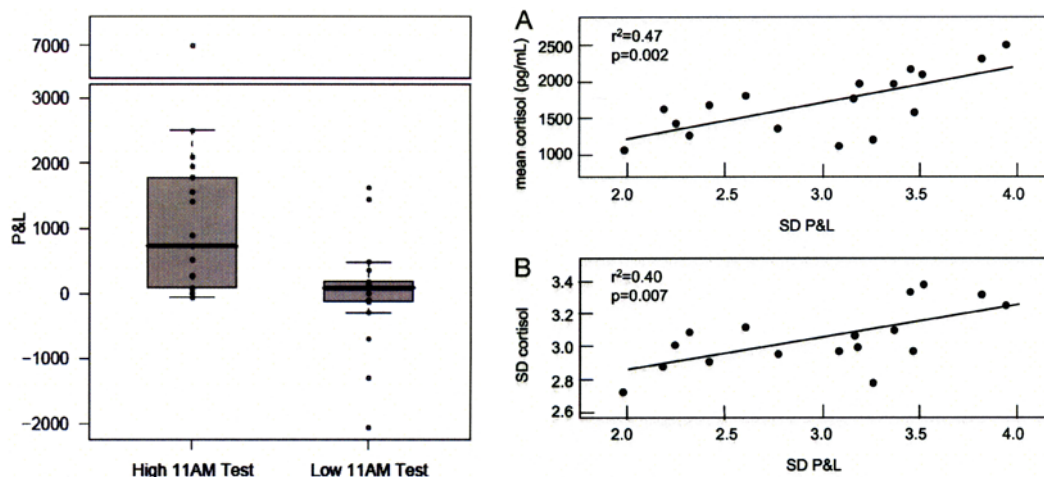
Bei „Bestrafung“ der riskanten Entscheidung, d.h. bei Mitteilung eines Geldverlusts, zeigten weibliche Probanden im Vergleich zu männlichen Probanden eine höhere Aktivierung im rechten mOFC, während bei Männern die Signalstärke im rechten Inselcortex stärker war als bei Frauen (Lee, Chan *et al.*, 2009; Abb. rechter Block).

Die Risikoaversion scheint bei Frauen generell höher zu sein als bei Männern (Byrnes *et al.*, 1999). Untersuchung der Hormonabhängigkeit dieser Unterschiede in der Risikoattitüde zeigen, dass eine höhere Konzentration von Testosteron im Blut mit einer niedrigeren Risikoaversion verbunden war (Sapienza *et al.*, 2009). Darüber hinaus waren diese Unterschiede bei vergleichbar niedrigen Blutkonzentrationen von Testosteron verschwunden.

Im Ultimatum Game wurde bei Männern, die niedrige Teilungsangebote ablehnten, eine höherer Konzentration von Testosteron nachgewiesen, als bei Männern die niedrige Teilungsangebote eher akzeptierten (Burnham, 2007). Bei Probandinnen, die im Ultimatum Game als Teilungsanbieter agierten, führte die Applikation von Testosteron zu einer Erhöhung der Fairness des Angebots (Eisenegger *et al.*, 2010).

Dies galt sowohl bei Probandinnen, die nicht darüber aufgeklärt waren, ob sie Testosteron oder ein Placebo erhalten hatten, als auch bei Probandinnen, die annahmen, dass sie unter Placebo-Wirkung handelten, aber tatsächlich Testosteron injiziert bekommen hatten. Nahmen die Probandinnen dagegen an, sie stünden unter der Einwirkung von Testosteron, war das Teilungsangebot signifikant reduziert, also weniger fair. Die Autoren fassen diese Ergebnisse als Beleg für die Wirkung von Testosteron im Sinne der Konfliktbegrenzung und der Effizienzsteigerung bei sozialer Interaktion auf. Bei letzterem Ergebnis soll nach der Interpretation der Autoren zum Ausdruck kommen, dass das Vorurteil, Testosteron mache aggressiv, bei den Probandinnen, die unter der Annahme handelten, sie hätten Testosteron appliziert bekommen, zu einem „Aggressivitäts-Bias“ geführt hat.

Bei Tradern einer Londoner Investmentfirma war die Höhe des morgendlichen Testosteronspiegels mit der Höhe des von ihnen erzielten mittleren Tagesgewinns (average profit and loss = P&L) positiv korreliert (Coates & Herbert, 2008; Abb. links). Ähnliches galt für die Korrelation zwischen der Varianz der erzielten Gewinne (ein Maß für das Risiko der getätigten Investitionen) und der Konzentration des Stress-Hormons Cortisol (Abb. rechts).



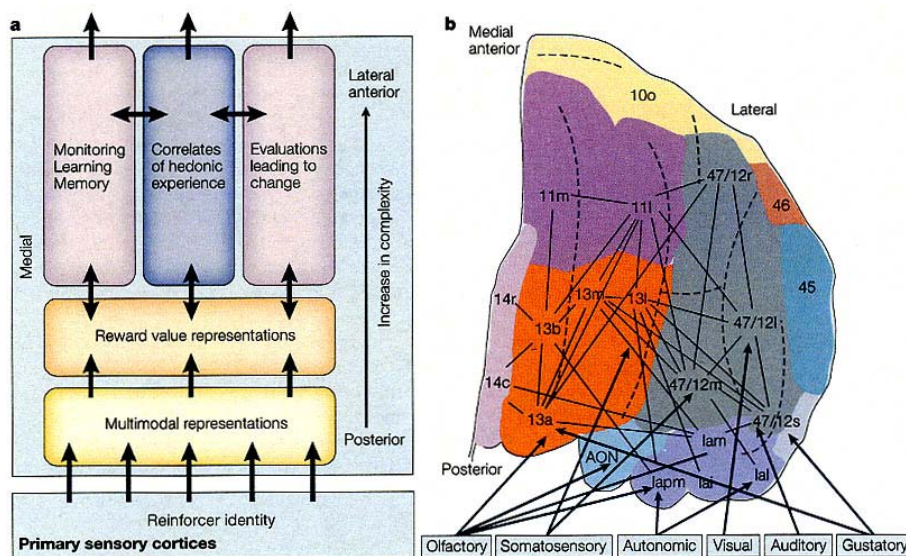
Coates & Herbert, 2008

Copyright (2008) National Academy of Sciences, USA

VII. Neuronale Netzwerke der Entscheidung und der Ergebniskontrolle

Von einer relativ großen Zahl von Publikationen zu Modellen der Entscheidung und der Kontrolle ihrer Konsequenzen sollen im Folgenden einige wenige mit direktem Bezug zur Neurophysiologie/Neuroökonomie dargestellt werden. Dabei soll zwischen Modellen unterschieden werden, die regionale Verarbeitung beschreiben, und solchen, die die Interaktion von verschiedenen Regionen des Gehirns – also eines neuronalen Netzwerks – für eine komplexe Funktion darstellen.

Als die führende Region der kognitiven Kontrolle gilt der PFC. Daher sollen zunächst Modelle dargestellt werden, die die Funktion des PFC und speziell des OFC zeigen. Kringelbach (2005) beschreibt den OFC als eine Region des Gehirns, die vor allem multimodale sensorische Informationen über die Eigenschaften von möglichen Belohnungen (Verstärkern) und über deren Wert speichert, um daraus folgend komplexe Mechanismen zu steuern, die der Anpassung des Verhaltens dienen.



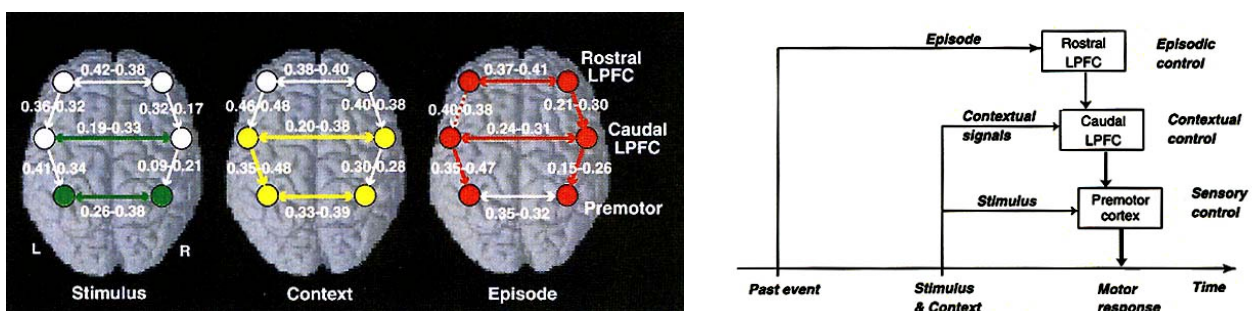
Kringelbach (2005)

Reprinted by permission from Macmillan Publishers Ltd: Nat. Rev. Neurosci. 6, 691-702, copyright 2005

Aus der Darstellung wird deutlich, dass der OFC die hedonistische Komponente der Belohnung prüft, dabei auf das Gedächtnis zurückgreift, mit früheren Erlebnissen vergleicht und möglicherweise zur Anpassung des Gedächtnisses beiträgt (Lernen). Daraus folgt dann gegebenenfalls eine Anpassung des Verhaltens.

Außerdem erhält der OFC – wie schon oben dargestellt – afferente Zuflüsse aus dem motivatorischen System, *i.e.* vom limbischen System und von der VTA. Über diese Verbindungen hinaus ist der OFC mit dem FPC (s. oben) und dem IPFC vernetzt. FPC und IPFC stehen ihrerseits in wechselseitiger synaptischer Verbindung, wobei der IPFC hemmend/kontrollierend auf den FPC einwirkt. Der IPFC erhält Afferenzen aus den assoziativen Regionen des parietalen Cortex und leitet dann Erregung an caudale Regionen des PFC weiter (Koechlin & Hyafil, 2007). Schwache lateral-inhibitorische Verbindungen innerhalb des OFC lösen Belohnungserwartung für eine Vielzahl von Aufgaben aus, die dann durch Interaktion zwischen OFC und IPFC selektiert werden. Resultierend aus starken lateral-inhibitorischen Verbindungen innerhalb des FPC und des IPFC wird die aufgabenspezifische Selektion ermöglicht.

Das funktionelle Modell von Koechlin und Mitarbeitern (2003; s. Abb. unten rechts) zur Funktion des IPFC erweitert diese Vorstellung insofern, als mit dieser fMRI-Studie die zeitliche Sequenz der Verhaltensselektion (Abb. unten links) dargestellt wird. Dabei wird eine Kaskade von Prozessen bei der kognitiven Kontrolle von motorischen Reaktionen deutlich, die mit der Erinnerung an früher erlebte Ereignisse (episodisches Gedächtnis) beginnt, diese in einen Kontext mit den aktuellen sensorischen Informationen stellt und daraus die Planung der motorischen Reaktion beeinflusst.

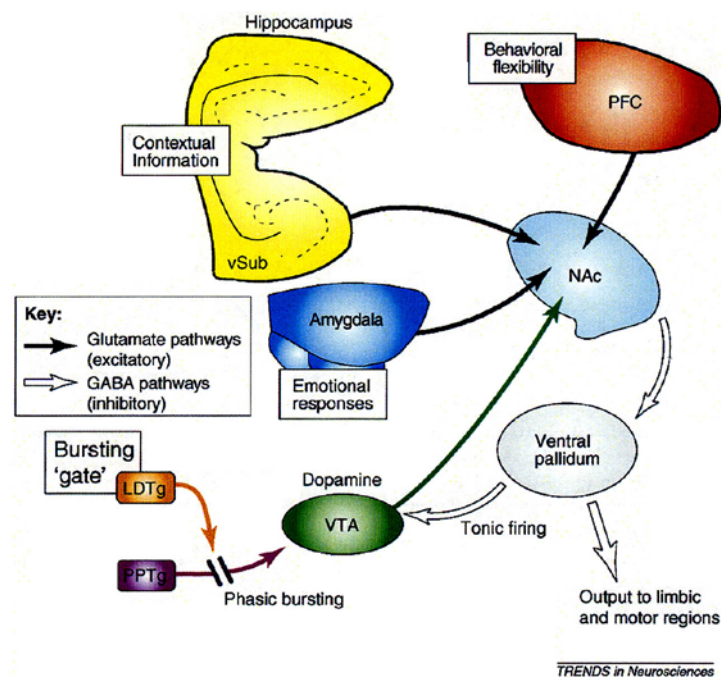


Koechlin *et al.*, 2003

From Koechlin, E., Ody, C., Kouneiher, F., The architecture of cognitive control in the human prefrontal cortex, *Science* 302: 1181-1185, 2003 (figs. 1 and 5, pages 1181 and 1183; see terms and conditions for use of electronic products)

Die kognitive Kontrolle durch den PFC im weitesten Sinne bezieht sich auch auf die dopaminergen (DA) Antriebssysteme (Grace *et al.*, 2007). Das von Grace und Mitarbeitern vorgeschlagene Netzwerk zur Kontrolle zielgerichteten Verhaltens (Abb.

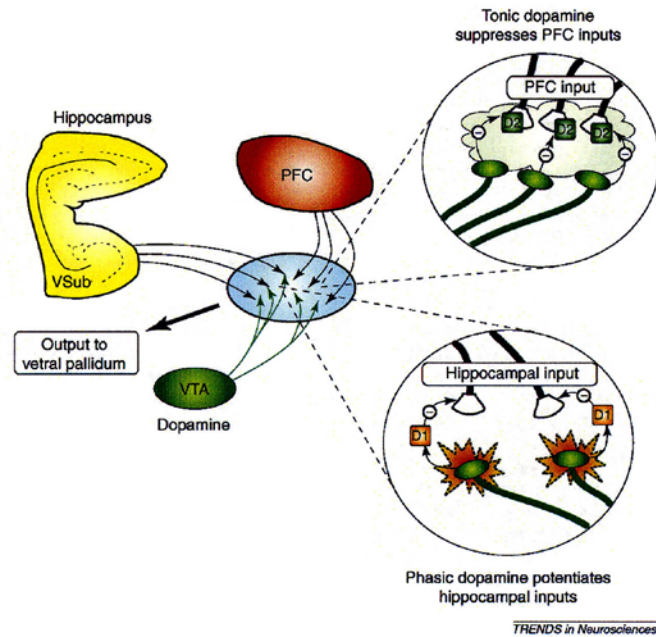
1) ist durch eine Vielzahl von experimentellen Befunden untermauert. Bei dieser Kontrolle spielt das dopaminerge System der VTA im Mesencephalon eine Schlüsselrolle. In Ruhe sind die DA-Neurone unter inhibitorischer Kontrolle des ventralen Pallidums (Basalganglien), das außerdem Kontrolle über den Ablauf motorischer und limbischer Funktionen hat. Inhibition der Pallidum-Neurone führt zu tonischer Aktivierung der VTA-Neurone, die dann in ihren Zielstrukturen (z.B. dem Ncl. accumbens) Dopamin ausschütten.



Grace *et al.*, 2007; Abb. 1

Copyright © 2007 by Elsevier Science & Technology Journals

Diese Hemmung der Pallidum-Neurone wird durch die vom Subiculum des Hippocampus ausgehende Aktivierung inhibitorischer Neurone des Ncl. accumbens herbeigeführt. Bei der Präsentation belohnungsbezogener Reize geht die tonische Aktivität der DA-Neurone in eine phasische Aktivität (burst activity) über. Dieser Übergang wird durch Afferenzen der VTA aus dem pedunculo-pontinen Tegmentum (PPTg) ausgelöst. Dieser Übergang ist aber nur durch Interaktion des PPTg (burst-Auslösung) mit Neuronen des latero-dorsalen Tegmentums (LDTg; burst-Beendigung) möglich. Die tonische bzw. phasische Aktivität ist von funktioneller Bedeutung, da in Abhängigkeit von der Aktivitätsform unterschiedliche integrative Reaktionen an den Neuronen des Ncl. accumbens ausgelöst werden (Abb. 2 nächste Seite; vergleiche auch Fiorillo *et al.*, 2003).



Grace *et al.*, 2007; Abb. 2

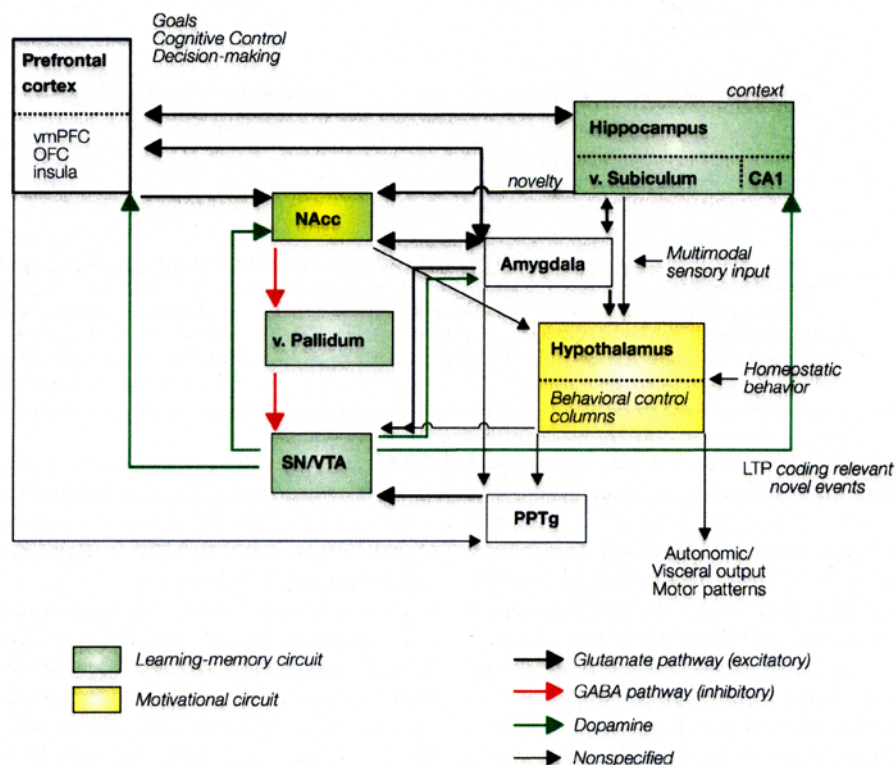
Copyright © 2007 by Elsevier Science & Technology Journals

Bei tonischer Aktivität der DA-Neurone wird über D2-Rezeptoren der erregende Eingang des Ncl. accumbens aus dem PFC gedämpft, während bei phasischer Erregung der erregende Eingang aus dem Hippocampus über D1-Rezeptoren gedämpft wird. Diese DA-abhängige Balance zwischen frontalen (rationalen) und limbischen (emotionalen) Komponenten der Verhaltenskontrolle ist essentiell für physiologische Reaktionstypen des zielgerichteten Verhaltens. Die Stabilität dieser Balance ist durch die dopaminerge Kontrolle bestimmt. Eine Störung dieses Systems könnte die patho-physiologische Basis für Störungen von Motivation und Affekt sein.

Dieses dopaminerge Kontrollsystem kann durch die ergänzende Einbindung eines noradrenergen Systems des Locus coeruleus (LC) im Pons ergänzt werden. In einem Gewinnspiel mit einem eingebauten Ablenkungs-bias wird gezeigt, dass die Erwartung von Geldgewinnen offensichtlich zu größerer kognitiver Stabilität führt, wenn die Probanden ein erhöhtes Bestreben angeben, den Gewinn zu erzielen (Müller *et al.*, 2007). Dagegen führt eine positive, entspannte Attitüde der Probanden zu erhöhter Flexibilität. Diese Ergebnisse werden im Sinne einer Kontrolle der kognitiven Balance durch Wirkung dopaminerge (VTA) und noradrenerger (LC) Systeme auf die entscheidungsrelevanten Regionen des frontalen Cortex (PFC, OFC, ACC) interpretiert. Dabei wird die dopaminerge Wirkung der VTA im Sinne eines bottom-up Mechanismus der Adaptation des stimulusabhängigen Gating und

der Modulation des assoziativen Lernens gesehen. Dagegen führt in diesem Modell der top-down Einfluss von ACC und OFC zur Modulation der Anpassungsstärke (Schwelle) durch den noradrenergen LC.

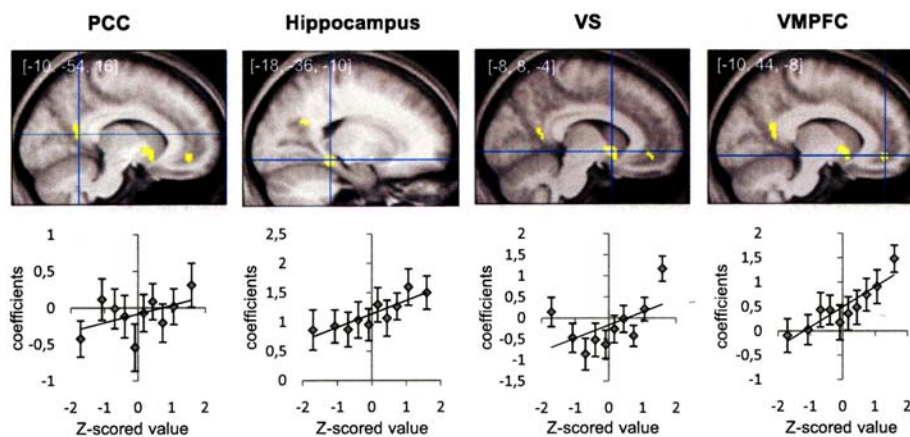
In einem neueren Übersichtsartikel (Camara et al., 2009) wird das Konzept des Belohnungsnetzwerks um die Komponente des motivierten Lernens erweitert (s. Abb.), wobei als zusätzliche neuronale Instanz der Motivation der Hypothalamus, der sowohl neuronal als auch humoral modulierend wirken kann, berücksichtigt wird. Dieser kann nicht nur situationsangepasste motorische und viszerale Reaktionen auslösen, sondern er erhält seinerseits motivatorische Zuflüsse aus dem Ncl. accumbens. Die Zuflüsse aus dem Lern-Netzwerk (in der Abb. grün) wären unter anderem geeignet, die Engrammierung von „somatischen Markern“ (nach Damasio) zu bewirken. Andererseits kann über dieses Lern-Netzwerk der Neuigkeitswert eines Reizes via Ncl. accumbens und ventrales Pallidum (vergl. Grace et al., 2007; oben) auf die dopaminergen Regionen (SN/VTA) übertragen werden, woraufhin deren Neurone in einen phasischen Entladungszustand übergehen. Daraufhin kann im Hippocampus ein Lernprozess ausgelöst werden (LTP), der für die Fixierung der Bewertung der Relevanz des Reizes im Gedächtnis notwendig ist.



Camara et al., 2009

Open access paper (Front. Behav. Neurosci. 3), by permission of the author (Münste)

In einer Studie, die die Bewertung von Reizen untersucht (Lebreton *et al.*, 2009), wurden die Probanden gebeten, den Angenehmheitsgrad (explizite Aufgabe) oder das Alter (Distraktor) von Personen, Häusern oder Gemälden zu bewerten, die ihnen in Bildform im Scanner präsentiert wurden. Nach der fMRI-Untersuchung wurden dieselben Bilder paarweise präsentiert, worauf die Probanden diejenige Person oder denjenigen Gegenstand benennen sollten, welche/n sie bevorzugten. Die Zuordnung zu Hirnregionen, die bei entsprechend bevorzugten Bildern aktiviert wurden (Abb. unten) legt die Nutzung eines universellen (unabhängig vom Gegenstand) und automatischen (auch bei Ablenkung genutzt) Bewertungssystems nahe, das bei dieser Art von Entscheidung aktiviert wird.

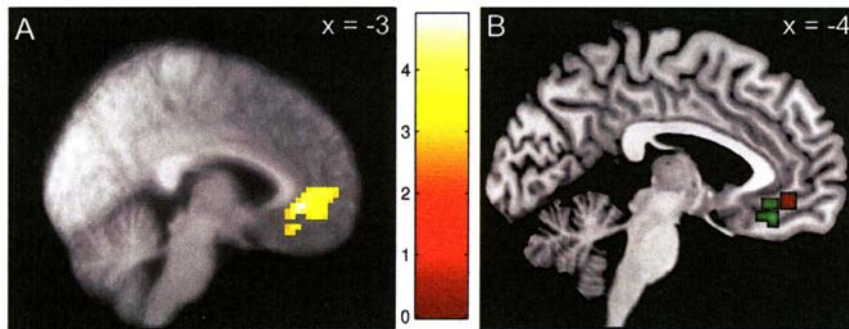


Lebreton *et al.*, 2009

Copyright © 2009 by Elsevier Science & Technology Journals

Dieses System umfasst den posterioren cingulären Cortex (PCC), den Hippocampus, das ventrale Striatum (VS = Ncl. accumbens) und den ventromedialen PFC. Die Autoren vermuten, dass dieses Netzwerk ein System des Gehirns darstellt, das automatisch die verschiedensten Komponenten unserer Umgebung bewertet und somit unsere zukünftigen Entscheidungen beeinflusst.

In einer aktuellen Studie wurde für den ventromedialen PFC dessen Bedeutung als Anteil eines allgemeinen Bewertungssystems bestätigt, aber nicht für den Ncl. accumbens (Hare *et al.*, 2010; Abb. nächste Seite).



Hare *et al.*, 2010

Copyright © 2010 by the Society for Neuroscience, U.S.A.

Die Abbildung zeigt im Teil A die Aktivierung des vmPFC bei der Entscheidung, eine Geldspende für wohltätige Zwecke zu tätigen. Die Stärke der Aktivierung war von der Höhe der Spende abhängig: je höher die Spende, desto stärker die Aktivierung im vmPFC. In Teil B der Abbildung ist die Überlappungzone der vmPFC-Aktivierung mit der in zwei anderen Studien gemessenen Aktivierung bei Belohnung der Probanden mit schmackhaftem Essen gezeigt. Diese Ergebnisse werden im Sinne der Funktion des vmPFC als ein allgemeines Bewertungssystem bei Entscheidungen interpretiert. Die Analyse funktioneller Verbindungen des vmPFC zeigte, dass die während der Entscheidung aktivierten Regionen des vorderen Inselcortex und des hinteren Gyrus temporalis superior (pSTC) mit dem vmPFC über den unteren Gyrus frontalis (IFG) verknüpft waren. Für den IFG konnte bereits in einer anderen Studie (Hare *et al.*, 2009) gezeigt werden, dass er corticale Regionen mit dem vmPFC verbindet, während die Funktion des pSTC im Zusammenhang mit altruistischem Verhalten gesehen wird (Tankersley *et al.*, 2007).

VIII. Finanzanlage: komplexe, langfristige Entscheidungen

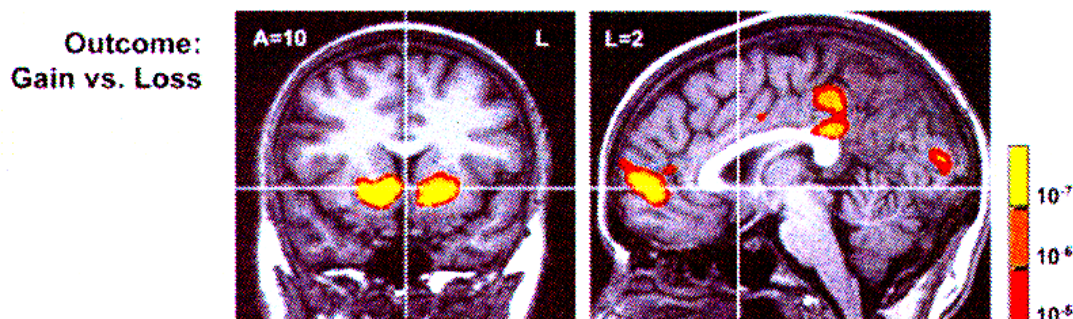
Im Unterschied zu den Entscheidungen mit verzögerter Belohnung (wenig jetzt oder viel später; s. oben), bei denen entweder das beta-System oder das delta-System des Gehirns beteiligt sind, können bei Entscheidungen im Finanzbereich je nach Risikoneigung alternativ Entscheidungen mit langfristig gewissem Ausgang (z.B. festverzinsliche Anlagen = Bonds) oder mit langfristig ungewissem Ausgang (z.B. aktienbezogene Anlagen = Aktien oder Aktienfonds) getroffen werden. In letzterem Fall kann die Belohnung („Gewinnmitnahme“) *ad infinitum* hinausgezögert werden. Diese Verzögerung der Belohnung ist in der Regel willentlich gesteuert und bedarf daher einer ständigen Kontrolle, d.h. einer Überwachung der Kursentwicklung mit entsprechenden Werkzeugen (z.B. Kurs-Charts). Damit verbunden müssen Strategien entwickelt werden, die es erlauben, das Risiko der Anlage einzuschätzen und angepasste Reaktionen auf Kursentwicklungen auszulösen. Zu Beginn des Investitionsprozesses müssen Werkzeuge genutzt werden, die es erlauben diejenigen Anlageformen zu finden, die für die individuellen Fähigkeiten im Umgang mit den gewünschten Anlageformen, für die individuelle, meist unbekannte Risikotoleranz und für die individuelle Persönlichkeitsstruktur geeignet sind. Dazu gehört eine Strategie der kontinuierlichen Suche breit gestreuter Informationen aus der Finanz-Presse, aus internet-basierten Diensten, aus Informationsbroschüren oder von Anlageberatern. Dazu gehört außerdem eine Form von Mustererkennung, die auf der Erfahrung basiert, dass diese Informationsquellen selten oder nie unabhängig oder neutral sind: im krassen Fall sind die Informationsquellen parteiisch (Anlageberater der Banken), im einfacheren Falle gehören die Informationsgeber einer Gruppe von Marktakteuren an, die auf steigende Kurse („Bullen“) oder auf fallende Kurse („Bären“) setzen. Da die Informationen dementsprechend widersprüchlich sein können, oder entweder die optimistischen oder die pessimistischen Informationen überwiegen, muß der potentielle Anlager aufgrund von Lernprozessen das möglicherweise richtige Muster erkennen. Die Einschätzung der eigenen Risikotoleranz ist als langwieriger Prozess anzusehen, denn ohne rationale Kenntnis dessen was als „Risiko“ im Anlagebereich einzuschätzen ist,

werden sich die meisten Menschen wohl als risikoavers einstufen. Im Bereich der Anlageformen wird häufig die „Volatilität“, d.h. die relativen Schwankungen des Kurses einer Anlage um den Mittelwert, beobachtet innerhalb eines bestimmten Zeitraums, angesehen. Alternativ kann zur Risikoeinschätzung einer Anlageform die Sharpe-Ratio (Reward-to-variability-ratio) herangezogen werden, d.h. die Überrendite einer Anlage im Vergleich zu einer risikoarmen Referenzanlage (risikofreie Zinsanlage). Aus dem Auftreten von Kursvariabilitäten ergibt sich das Problem, dass Kursschwankungen im Sinne einer Wertabnahme entweder Volatilität sein können oder – bei fortgesetztem Kursverfall – Verluste repräsentieren können. Um dieses Dilemma zu lösen, muß der Anleger lernen, eine rationale, d.h. emotionslose Kontrolle einzuführen. Von den Fachleuten wird für diese Form der Risikokontrolle vorgeschlagen, eine Schwelle der Verlusttoleranz einzuführen. Diese „stopp-loss“ Strategie kann individualisiert werden, d.h. sie kann bei risikoaversen Anlegern niedrig sein (10 % Reduktion des Einstiegskurses) bzw. bei risikotoleranten Anlegern entsprechend höher angesetzt werden (20 % Reduktion des Einstiegskurses). Die stopp-loss Schwelle sollte bei steigenden Kursen regelmäßig nachgeführt werden. Daraus ergibt sich die emotional belastende Feststellung, dass im Fall des Überschreitens der Stopp-loss Schwelle Verluste realisiert werden – dieses ist jedoch gemäß der Prospect-Theory eine sehr unangenehme Erfahrung (vergl. Einleitung). Die Betrachtung der Entwicklung einer Anlageform innerhalb einer längeren Periode vor der Entscheidung („Blick in den Rückspiegel“) erlaubt Aussagen zur „historischen“ Performance des Papiers z.B. zur Volatilität, gibt aber keinerlei Hinweise auf die zukünftige Entwicklung des Werts der Anlageform.

Aus den genannten Elementen der Anlagestrategie ergibt sich, dass eine Anlageentscheidung vermutlich von komplexeren neuronalen Prozessen gesteuert wird, als eine Entscheidung bei einem Münzspiel (vergl. utility theory nach Bernoulli). Über die oben dargestellten neuronalen Prozesse im Rahmen riskanter oder ungewisser Entscheidungen mit kurzfristiger oder langfristiger Belohnungsaussicht, müssen Prozesse berücksichtigt werden, die mit den Begriffen „Intuition“ und „Heuristik“ gekennzeichnet werden können. Außerdem ist unabhängig von der Risikoattitüde des Anlegers (zumindest in unruhigen Phasen der Finanzmärkte) die Vorgänge der Anlage in Anlageformen mit ungewisser Entwicklung und der Überwachung der Wertentwicklung des Depots von mentaler Anspannung oder von

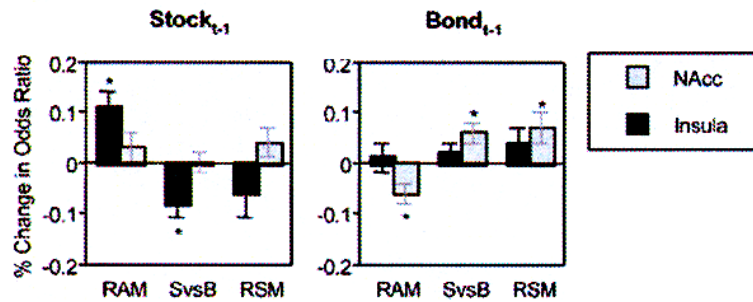
Befürchtungen bezüglich möglicher Verluste begleitet. Die Angst vor Verlusten im Fall der verzögerten Auflösung der Unsicherheit einer Belohnung, wird in dem Modell der „utility of anxiety“ berücksichtigt (Wu, 1999). In diesem Modell wird „Angst“ (anxiety) als die emotionale Überbewertung der Wahrscheinlichkeit des Auftretens eines Verlusts aufgefasst.

Die Anzahl neuroökonomischer Untersuchungen zum Verhalten von Probanden bei Investitionen in Bonds oder Aktien ist gering. Die erste Studie dieser Art (Kuhnen & Knutson, 2005) untersuchte, welche entscheidungsrelevanten Gehirnareale bei einer Entscheidung für eine Investition in risikoarme Bonds (festverzinsliche Anleihen) oder in risikoreichere Aktien aktiviert werden. Für die Bevorzugung einer Investition in Aktien war charakteristisch, dass mediale Regionen des Gehirns aktiviert wurden (Fig. 1): Dies waren der Ncl. accumbens, der mPFC und der hintere cinguläre Cortex. Bei dieser Studie stand außerdem die dem Entscheidungsprozess und dem Eintreten von Investitionsfehlern vorangehende Aktivierung im Fokus des Interesses. Die Investitionsfehler betreffend wurde der bei einer Investition in einen Bond eintreffende geringere Erfolg als „risk aversion mistake“ (RAM) eingestuft, während der geringere Erfolg einer Investition in eine Aktie als „risk seeking mistake“ (RSM) bezeichnet wurde. Der Investition in einen Bond oder dem Eintreffen eines RAM ging die Aktivierung des vorderen Inselcortex (Insula) voraus, während einer Investition in Aktien (stocks) oder dem Eintreffen eines RSM eine Aktivierung des Ncl. accumbens (NAcc) vorausging (Fig. 2; nächste Seite). Als Bezugsprobanden dienten in dieser Studie „rational und risikoneutral handelnde Personen“.



Kuhnen & Knutson, 2005; Abb. 1

Copyright © 2005 by Elsevier Science & Technology Journals



Legende: RAM = risk aversion mistake; SvsB = stock vs. bond; RSM = risk seeking mistake

Kuhnen & Knutson, 2005; Abb. 2

Copyright © 2005 by Elsevier Science & Technology Journals

Die Ergebnisse zeigen also, dass Antriebs- und Kontrollsysteme des Gehirns aktiviert wurden, die auch in den investitionsunabhängigen Studien als entscheidungsrelevant eingestuft wurden. Die Autoren der Studie verstehen die Ergebnisse im Sinne einer Beteiligung unterschiedlicher neuronaler Netzwerke, die mit verschiedenen Prozessen emotionaler Einfärbung von Erwartungen in Verbindung gebracht werden. Nach Auffassung von Kuhnen und Knutson (2005) führt eine Übererregung dieser neuronalen Netzwerke zu Investitionsfehlern, also zu irrationalem Verhalten. Zur Einschätzung der Relevanz der Ergebnisse dieser Studie für den Bereich der neuronalen Steuerung von Investitionen müssen einige Eigenschaften des Studiendesigns beleuchtet werden: 1. bei den Probanden der Studie handelte es sich um fortgeschrittene Studenten der Wirtschaftswissenschaften; 2. die investierbaren Geldbeträge waren im niedrigen Dollar-Bereich angesiedelt und wurden den Probanden vom Studienleiter zur Verfügung gestellt; 3. der jeweilige Erfolg oder Misserfolg der Investitionen wurde den Probanden kurz nach ihrer Entscheidung mitgeteilt.

Aus diesen methodischen Details lässt sich schließen, dass entscheidende Randbedingungen der Vorgehensweise bei einer längerfristigen Investition in dieser Studie nicht eingehalten wurden. Sowohl der Vorbereitungsprozess als auch der Prozess der Verfolgung und Einschätzung der Wertentwicklung einer realen Investition sind mit den Methoden der Studie nicht berücksichtigt. Solche realitätsnahen Anforderungen können allerdings mit dem gegenwärtigen Stand der Untersuchungstechniken nur schwer oder überhaupt nicht erfüllt werden. Vor allem die strikte Bewegungslosigkeit des Kopfs bei der Untersuchung der Hirndurchblutung im Scanner limitiert die Freiheit des Studiendesigns.

In neuerer Zeit steht eine Untersuchungsmethode zur Verfügung, die verspricht, mit Hilfe eines Spektroskopieverfahrens im nah-infrarot Bereich die Durchblutung des Gehirns mit erheblich größerer Freiheit bezüglich der Bewegung bei verbesserter zeitlicher Auflösung zu messen (Hoshi, 2003). Mit diesem Verfahren wurde die Aktivierung des präfrontalen Cortex während der realen Investition in Aktien bei Probanden untersucht (Shimokawa *et al.*, 2009). Dabei konnten die Probanden in einer sequentiellen Investitionsaufgabe (sequential investment task, SIT) bis zu 1 Million Yen in eine reale Aktie bei sequentieller Information über den aktuellen Kurs der Aktie investieren. Die Ergebnisse dieser Studie zeigen, dass die Steigerung der Durchblutung im mPFC positiv mit der gewählten Investitionsrate korreliert, während die Mehrdurchblutung im OFC negativ mit der gewählten Investitionsrate korreliert. Diese Ergebnisse werden im Sinne einer Beteiligung des mPFC bei der Einschätzung des zu erwartenden Gewinns und einer Beteiligung des OFC bei der Vorhersage des Anlagerisikos interpretiert. Allerdings ist hier anzumerken, dass die Ergebnisse aufgrund methodischer Einschränkungen von beschränkter Aussagekraft sind: die Methode kann nur zur Untersuchung oberflächlicher Hirnstrukturen eingesetzt werden und die räumliche Auflösung ist im Vergleich zur fMRI-Technik, auf der die überwiegende Anzahl der in den vorangegangenen Kapiteln erwähnten Ergebnisse beruht, deutlich geringer.

IX. Weitere Parameter riskanter Entscheidungen

Im Folgenden sollen vor allem Daten von Studien zu entscheidungsrelevanten Parametern dargestellt werden, die nicht mit Hilfe von neurophysiologischen Methoden gewonnen wurden. Wenn man die Verhaltensweisen von Menschen bei Entscheidungen im monetären Bereich beurteilen möchte, liefern die in den obigen Kapiteln dargestellten Daten – auch die Daten zur Finanzanlage (Kapitel VIII) – nur unzureichende Erkenntnisse, da sie sich in aller Regel auf *ad hoc*- oder auf Kurzzeitentscheidungen beziehen. Anlageentscheidungen beziehen sich jedoch mit wenigen Ausnahmen (day trader) auf die langsame Entwicklung von Investments und auf die Revision der Entscheidung (Korrektur). In diesen Fällen langfristiger Anlagen sind die psychologischen Aspekte und andere Faktoren von höherer Bedeutung. Zunächst kann festgestellt werden, dass offensichtlich kulturelle Faktoren für die Risikoneigung des Menschen von eminenter Bedeutung sind. In einer breit angelegten Studie wurde für IBM unter anderem das Risikoverhalten von Managern in vielen Ländern der Erde untersucht (Hofstede, 2001). Eines der für die hiesige Betrachtung wichtigsten Ergebnisse dieser Studie belegt, dass Manager auf vergleichbaren Rängen der Firmenhierarchie sehr unterschiedliche Risikoattitüden aufweisen können. Hofstede bestimmte den Ungewissheits-Vermeidungs-Index (uncertainty avoidance index = UAI) für IBM-Manager in 53 Ländern und fand ein erstaunlich breites Spektrum, mit sehr niedrigen Werten beispielweise in Südost-Asien und Skandinavien und sehr hohen Werten z.B. in Griechenland und in Mittelamerika (s. Tabelle nächste Seite). Die UAI scheint in systematischer Weise mit dem „power distance index“ (PDI) zu korrelieren. Der Begriff der „power distance“ beschreibt die in einer Hierarchie mit einem Chef (C) und einem Untergebenen (U) den von U empfundenen Unterschied zwischen C und U bezüglich der Kompetenz bei Entscheidungen. Die Betrachtung der Korrelation zwischen UAI und PDI (Hofstede, 2001) weist für europäische Staaten eine Tendenz zu charakteristischen Unterschieden zwischen Managern germanisch-nordischen und lateinisch-mediterranen Ursprungs nach. In den lateinisch-mediterranen Staaten überwiegt nach Hofstede (2001) die Tendenz Unsicherheit zu meiden, bei gleichzeitig bestehender hoher Neigung zu Machtdistanz, während bei Staaten germanisch-nordischen Ursprungs beides nicht zuzutreffen scheint.

Rang	Land	UAI
1	Griechenland	112
7	Japan	92
10	Spanien	89
21	Brasilien	76
29	Deutschland	65
43	USA	46
47	Grossbritannien	35
49	Hongkong	29
51	Dänemark	23
53	Singapur	8

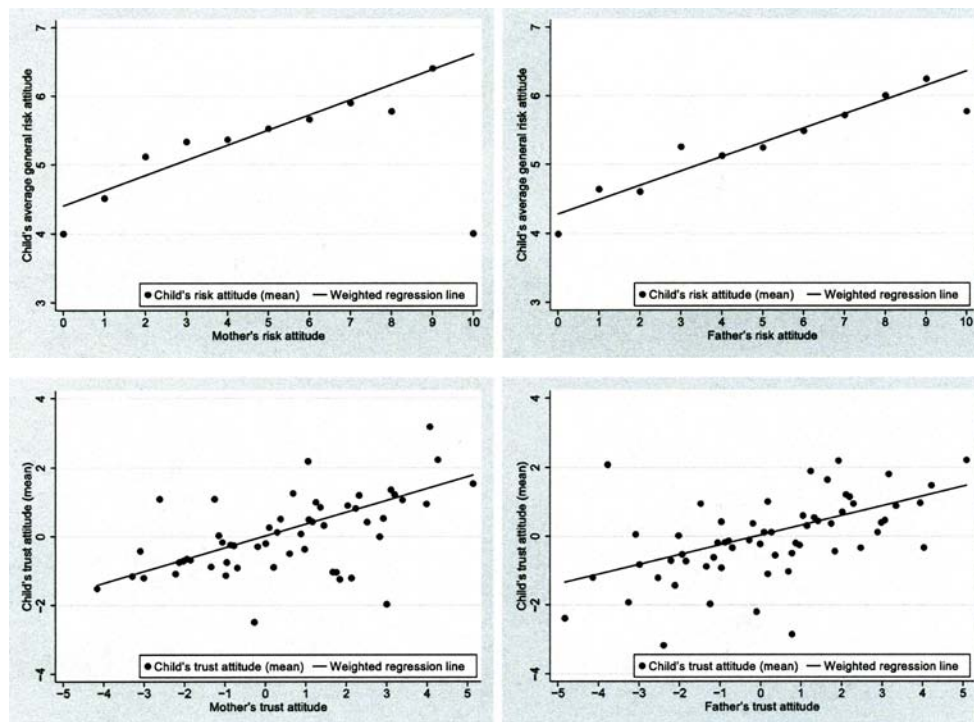
nach Hofstede, 2001

Neben diesen kulturellen Unterschieden in der Riskoneigung werden von Hofstede (2001) auch kulturelle Unterschiede beschrieben, die das Verhältnis zwischen einem Individuum und der Gesellschaft betrifft, in der es lebt. Dabei unterscheidet Hofstede zwischen „Individualismus“ und „Kollektivismus“, womit Lebensformen charakterisiert werden sollen, die zwischen einem solitären und einem geselligen Lebensstil liegen können. Für diese Studie wurde ein „Individualismus Index“ (IDV) bestimmt. Dabei zeigt sich, dass das Geldvermögen einer Gesellschaft hoch mit dem IDV-Wert der Individuen dieser Gesellschaft korreliert.

Darüber hinaus lassen sich offensichtlich Unterschiede in der Risikoattitüde zwischen den Geschlechtern nachweisen. In Bezug auf die Risikobereitschaft neigen Frauen generell zu Entscheidungen mit niedrigerem Risiko als Männer (Dohmen *et al.*, 2005). Dies gilt im Wesentlichen auch für die Anlage von Geld in risikobehaftete Anlageformen. Der diesbezügliche Vergleich von Männern und Frauen beruht auf Daten des SOEP (Socio-Economic-Panel) und spezifisch auf einer Befragung zum Investmentverhalten. Diese Analyse geht von einer Entscheidung in einem Szenario aus, bei dem die Probanden mit einem fiktiven Lottogewinn von € 100.000, Anteile in Stufen von € 20.000 investieren können, mit der Chance, innerhalb von zwei Jahren den investierten Betrag zu verdoppeln. Es zeigt sich, dass mit zunehmender Risikobereitschaft zunehmende Summen investiert würden, dass aber Frauen bei zunehmender Risikobereitschaft weniger investieren würden, als Männer vergleichbarer Riskoneigung (Dohmen *et al.*, 2005). Neuere Studien können allerdings einen signifikanten Unterschied zwischen Frauen und Männern bezüglich

des Anlageverhaltens nicht nachweisen (Badunenko *et al.*, 2009). In Bezug auf Entscheidungen der Asset Allocation investieren beide Geschlechter gleich stark in riskante finanzielle Assets.

Nach Studien von Dohmen und Mitarbeitern (2006), wiederum basierend auf den SOEP-Daten, scheint die Neigung, Risiken einzugehen, aber auch die Neigung anderen Menschen zu vertrauen, von Eltern auf ihre Kinder übertragen zu werden (s. Abb. unten).



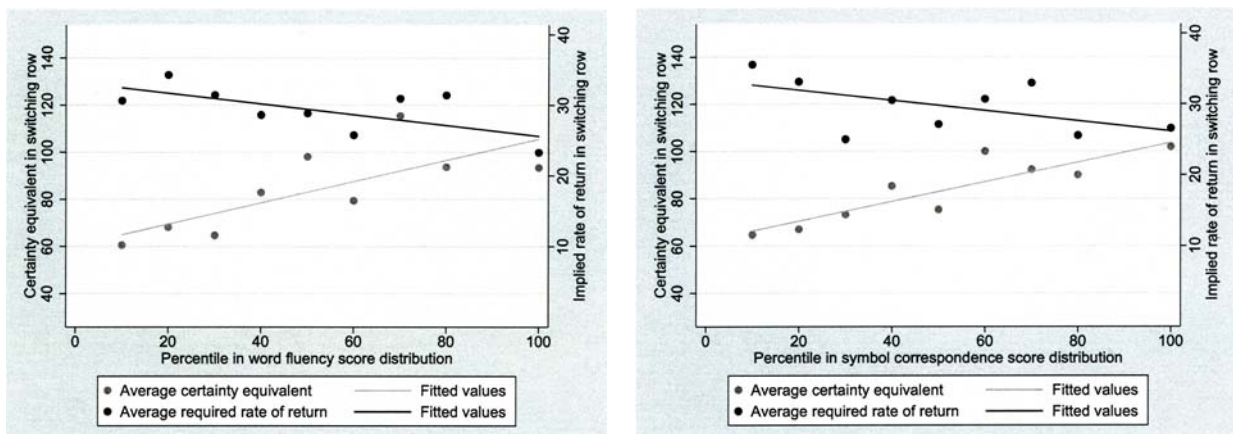
Dohmen *et al.*, 2006

Discussion paper (IZA), by permission of the author (Falk)

Dieser intergenerationale Transfer ist robust und ist korrigiert für Alter und Größe sowohl der Eltern, als auch der Kinder. Außerdem wurden auch exogene Faktoren kontrolliert. Die signifikante Korrelation zwischen der Risikoneigung der Eltern und der Risikoneigung der Kinder gilt für alle Risikodomänen, d.h. für eine allgemeine Risikobereitschaft, für Autofahren, für Sportaktivitäten, für Karrierebestrebungen, für Gesundheitsverhalten und, im hiesigen Kontext von hoher Bedeutung, für finanzielle Engagements. Die Daten werden im Sinne einer möglichen Übertragung der Neigung zu Risiko auf genetischem Wege oder durch Sozialisation interpretiert. Letzteres könnte durch Vorbild der Eltern und Imitation durch die Kinder erfolgen oder

alternativ durch bedachte Erziehung der Kinder zu einer von den Eltern gewünschten Risikoneigung ihrer Kinder. Diese Fragen bleiben zunächst ungelöst.

Ein weiterer Aspekt, der sich aus Studien auf Basis der SOEP-Daten ergibt, ist die Rolle der kognitiven Fähigkeiten für die Einstellung der Probanden zum Risiko (Dohmen *et al.*, 2007). Für Entscheidungen zu langfristigen Optionen ist neben den kognitiven Fähigkeiten des Entscheiders auch dessen Geduld, eine Entwicklung beispielsweise im monetären Bereich längerfristig zu beobachten, für den Erfolg von hoher Bedeutung. Die in den Abbildungen (unten) dargestellten Daten zeigen das Sicherheitsäquivalent (schwarze Zeichen) und den Jahresertrag (graue Zeichen) in Abhängigkeit von einem Maß der sprachlichen Gewandtheit (word fluency; links) oder von der Geduld bzw. Ungeduld gemessen als Toleranz einer um 12 Monate verzögerten Auszahlung (temporal discount; rechts). Der Begriff „switching row“ bezeichnet die Reihe eines 20-reihigen Entscheidungsspiels, in der der Proband von einer Lotterioption auf eine sichere Spieloption gewechselt hat. Die Intelligenz wurde mit einem weithin akzeptierten Messverfahren bestimmt. Die Untersuchung ergab, dass niedrigere kognitive Fähigkeit der Probanden mit signifikant größerer Risikoaversion und mit signifikant größerer Ungeduld verbunden war.

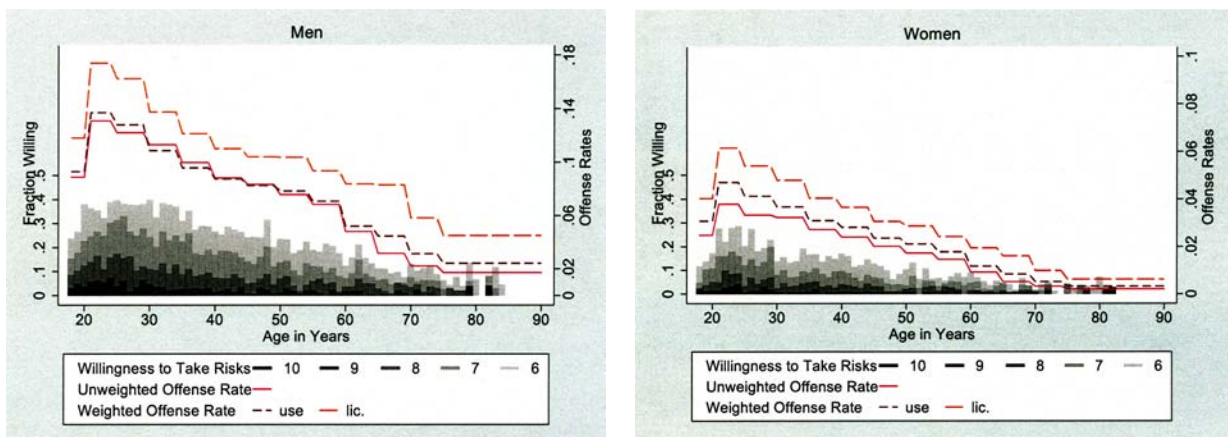


Dohmen *et al.*, 2007

Discussion paper (IZA), by permission of the author (Falk)

Die Ergebnisse bezüglich des monetären Erfolgs der Probanden zeigen eine klare positive Korrelation zwischen kognitiver Leistungsfähigkeit und Gewinn, sowie zwischen Geduld und Gewinn. Diese Beziehungen waren signifikant und robust für die Kontrollparameter Persönlichkeitseigenschaften (NEO-FFI), Ausbildungsniveau, Einkommen und Kreditwürdigkeit.

Auch das Alter scheint für die Risikobereitschaft von Bedeutung zu sein. Dies wird unter anderem in einer ebenfalls auf SOEP-Daten basierenden Studie gezeigt (Dohmen *et al.*, 2005). Diese Daten beziehen sich allerdings auf die Risikobereitschaft beim Fahren eines PKWs. Dabei nimmt bei beiden Geschlechtern, wenn auch bei unterschiedlicher Ausgangslage (bezüglich der Risikobereitschaft), die Bereitschaft, Risiken einzugehen, mit steigendem Alter ab.



Dohmen *et al.*, 2005

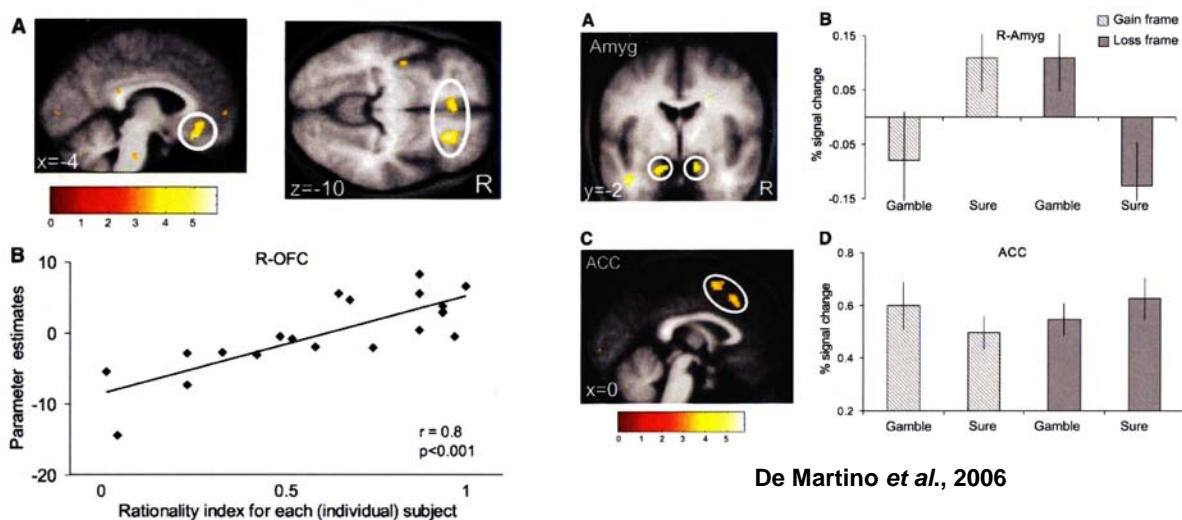
Discussion paper (IZA), by permission of the author (Falk)

Auf den Erfolg finanzieller Investments bezogen ist die Frage des Alters offensichtlich anders zu beantworten. In einer Studie für einen amerikanischen Pensionsfond wurde die kognitive Leistungsfähigkeit in Abhängigkeit vom Alter der Anleger und von deren Bildungsgrad untersucht und mit dem finanziellen Anlageerfolg der Personen in Verbindung gebracht (Lillard & Willis, 2001). Dabei wurde die Einschätzung der subjektiven Wahrscheinlichkeit von Ereignissen, d.h. das probabilistische Denken der Probanden als Maß der kognitiven Leistungsfähigkeit aufgefasst. Die Studie zeigt, dass die Aversion gegenüber Unsicherheit eine Konsequenz der Risikoaversion der gleichen Person ist. Weiterhin zeigt diese Studie, dass Probanden mit präzisiertem probabilistischem Denken bereit waren, beim Asset Allocation ihres Anlageportfolios mehr Risiken einzugehen, mit der Folge, durch einen höheren Wohlstandszuwachs belohnt worden zu sein. Diese Befunde sprechen also bezüglich des Anlageerfolgs eher für eine Konsequenz einer höheren kognitiven Leistungsfähigkeit, als für die Folge des höheren Alters.

X. Ergänzende Aspekte: Begrenzte Rationalität

Das Konzept des Homo oeconomicus spielt in der Entscheidungswelt der Ökonomen und bei Entscheidungen im Alltagsleben eine dominante Rolle. Die Annahme, dass der Mensch sich bei seinen Entscheidungen rational verhält, gerät aber ins Wanken, wenn man den Untersuchungen von Tversky & Kahneman (1981) entnimmt, dass Entscheidungen durch den „framing effect“ in bedeutendem Ausmaß beeinflusst werden. [Unter Framing wird in der Psychologie der Einfluß unterschiedlicher Kontexte bei der Präsentation von Entscheidungsoptionen auf die Wahl der Option verstanden. So neigen Probanden zu inkonsistenten Entscheidungen in Abhängigkeit von der Formulierung der Entscheidungsoptionen im Kontext einer Gewinnmöglichkeit oder einer Verlustmöglichkeit]. In aller Regel sind sich die Entscheider des Einflusses des Kontexts – also des framing effect – nicht bewusst. Framing hat auch Auswirkungen auf die Wahrnehmung des Ergebnisses von Entscheidungen. So werden gelegentliche Geldverluste bei Investitionen emotional weniger stark gewichtet, wenn sie nicht absolut wahrgenommen werden, sondern als ein Element der regelmäßigen Schwankungen des Gesamtbesitzes.

Der „framing effect“ ist von der Aktivierung der Amygdala abhängig (De Martino *et al.*, 2006; Abb. unten rechts; vergl. Roiser *et al.*, 2009 unter „Genetische Faktoren“). Ein intersubjektiver Vergleich zeigt, dass Probanden mit niedriger Anfälligkeit gegenüber dem framing effect eine erhöhte Aktivierung des medialen PFC und des rechten OFC



From De Martino, B., Kumaran, D., Seymour, B., Dolan, R.J., Frames, biases, and rational decision-making in the human brain, *Science* 313: 684-687, 2006 (figs. 3 and 4, page 686; see terms and conditions for use of electronic products)

zeigen. Mit zunehmender Rationalität der Entscheidung, *i.e.* mit geringem framing, nimmt die Aktivierung des rechten OFC linear zu. Basierend auf diesen Ergebnissen geht ein neueres Konzept davon aus, dass für Entscheidungen zwei Formen der Rationalität und deren Interaktion von Bedeutung sind, das System 1, welches oberflächliche Kriterien (d.h. frames) vernachlässigt, und das System 2, welches eher unbewußt arbeitet und auf frames eingeht (Kahneman & Frederick, 2006). Aus einer Bemerkung von Kahneman und Frederick ist abzuleiten, dass es Individuen geben könnte, die mit hoher mathematischer Fähigkeit ausgestattet sind und daher korrekte Intuitionen haben, aber nicht auf frames ansprechen.

Für rein rationale ökonomische Entscheidungen müssten dem Entscheider möglichst vollständige, unbegrenzte Information und unbegrenzte Zeit zur Verfügung stehen. Da dies im realen Leben nicht der Fall ist, muss der Mensch in begrenzter Zeit mit unvollständigen Informationen Entscheidungen treffen. Man spricht in diesem Zusammenhang von „begrenzter Rationalität“. Unter diesen Umständen entscheidet der Entscheider mit Hilfe „schneller und einfacher“ Heuristiken (Gigerenzer, 2004). Heuristiken sind für die Entscheidung ebenso unverzichtbar wie analytisches Denken. Sie können für Problemlösungen angewandt werden, die nicht durch die Wahrscheinlichkeitsrechnung gelöst werden können. Heuristiken müssen nach Gigerenzer (2004) drei Kriterien erfüllen, um nicht nur als einfache Regel zur Handlung zu gelten: 1. eine Heuristik nutzt entwickelte Regeln, 2. eine Heuristik nutzt Strukturen der Umgebung, 3. eine Heuristik unterscheidet sich von „als-ob“ Modellen, d.h. eine Heuristik ist eine Regel, deren Aufgabe es ist, den effektiven Prozess der Problemlösung abzubilden. Nach Gigerenzer werden Heuristiken verschiedener Formen beschrieben:

1. Erkennungsheuristik: Wenn eins von zwei Objekten erkannt wird, das andere aber nicht, kann angenommen werden, dass das bekanntere Objekt „wertvoller“ ist (Städtevergleich San Diego vs. San Antonio: welche Stadt ist die größere? Dabei schneiden deutsche Probanden besser ab, als amerikanische Probanden. San Diego ist Deutschen meist bekannt, während San Antonio Deutschen weniger bekannt ist, aber US-Amerikanern sehr wohl. Daraus ergibt sich für US-Amerikaner eine Unsicherheit bei der Größeneinschätzung).

2. begründungsbasierte Heuristik: Im Fall hoher aber begrenzter Kenntnis über die Optionen der Entscheidung können Argumente für und gegen die Optionen gesammelt werden. Dann werden die Argumente bezüglich ihrer subjektiven Bedeutung gewertet. Wenn für eine der Optionen eine Entscheidungsschwelle erreicht ist (durch Addition), wird die Entscheidung gefällt.

2 a. „Nimm das Beste“ Heuristik: Zunächst werden Entscheidungskriterien gesucht und gewichtet. Dann werden zwei Objekte miteinander verglichen: wenn dabei ein Objekt das Kriterium erfüllt, das andere aber nicht, ist die Entscheidung möglich (one-reason decision making).

2 b. Strichlisten-Heuristik: Vorgehensweise analog zu 2 a., aber Berücksichtigung vieler Kriterien ohne Gewichtung. Das Objekt, das die höchste Anzahl von Kriterien erfüllt ist dasjenige mit dem höheren „Wert“. Dabei gilt gegen alle soziale Weisheit („Mehr Informationen sind immer besser, mehr Auswahl ebenfalls“), dass begrenzte Information und weniger Auswahl, sowie geringere Entscheidungszeit zu guten oder sogar besseren Ergebnissen führen („less can be more“).

3. soziale Heuristik oder „Tue was die Mehrheit tut“ Heuristik: Die meisten Männer heiraten zwischen ihrem 25. und 35. Lebensjahr. Diese soziale Gegebenheit kann einen Mann dazu anregen, ebenfalls in diesem Alter zu heiraten. (Weiteres Beispiel: Wenn im aktuellen Zeitraum keine Aktien gekauft werden, kaufe auch keine; entwickelt sich dagegen eine Hausse, nimm an dieser teil).

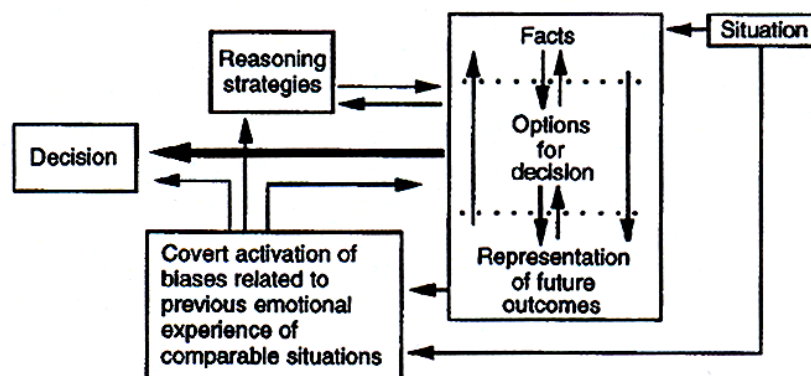
4. Bekanntheitsheuristik: Einschätzung des Werts einer Entscheidungsoption auf der Basis des Bekanntheitsgrads der einzelnen Objekte. Wenn man den Anlageerfolg unterschiedlich gut informierter Gruppen von Menschen vergleichen möchte und dabei einer Gruppe von willkürlich ausgesuchten Passanten eine Liste mit Namen von Aktiengesellschaften (AG) zur Auswahl anbietet, werden diese Probanden ihre Investitionen auf der Basis des Bekanntheitsgrads der AGs aussuchen. Bei dieser Untersuchung war der Anlageerfolg in einer Phase der Hausse bei den „naiven“ Anlegern zumindest ebenso gut wie bei den „Profis“ (Borges *et al.*, 1999).

Die Nutzung von Heuristiken bei Entscheidungen wird gelegentliche mit dem Begriff „Bauchentscheidungen“ belegt (Gigerenzer, 2008). Die hohe Bedeutung der Heuristiken für Entscheidungen wird in der Praxis häufig unterschätzt, etwa mit Beschreibungen wie: „Der Mensch entscheidet aus dem Bauch heraus, und der Verstand wird benutzt, um die Entscheidung zu rechtfertigen“ (Volker Looman, FAZ

21.02.2009). Diese Betrachtungsweise ist jedoch zur Einschätzung von Heuristiken in keiner Weise angemessen, weil es sich bei Heuristiken nicht um *ad hoc* Entscheidungen handelt, sondern um Entscheidungen, die auf Erfahrungen und Informationen basieren.

Ähnliches gilt für die Verwendung des Begriffs „Intuition“ in der Alltagssprache. Die Bedeutung von Intuitionen für Entscheidungsprozesse wird dabei vollkommen falsch eingeschätzt. Bei wissenschaftlicher Betrachtung des Begriffs „Intuition“ wird deutlich, dass diese wertvolle Regeln der Entscheidung beinhalten. Intuitionen basieren typischer Weise auf impliziten Kenntnissen, speziell impliziten Kenntnissen die nur unter großer Schwierigkeit explizit gemacht werden können (Gärdenfors, 2000). Gärdenfors erklärt den Unterschied zwischen impliziter und expliziter Kenntnis durch den Vergleich mit dem Unterschied zwischen räumlichem (visuellem) und verbalem Denken. Das Bewusstsein sei räumlich strukturiert und es bedürfe weiterer kognitiver Prozesse, um die unmittelbare Erfahrung in eine verbalisierte Form zu überführen oder wie er zitiert „the obvious goes without saying“. Mit anderen Worten und mit Bezug auf Entscheidungen kann festgestellt werden, dass intuitive Entscheidungen auf langfristig gesammelten, unterbewußten Erfahrungen beruhen, die bei intensiver Beschäftigung mit dem Métier zu hinreichend guter Wahl einer Entscheidungsoption führen können.

Eine Entscheidung wird in der Realität als Folge des Zusammenspiels oder der Sequenz von bewussten und unbewußten Prozessen getroffen. Das Flussdiagramm von Bechara und Mitarbeitern (1997) beschreibt die Bedeutung von zwei parallel ver-



Bechara *et al.*, 1997

From Bechara, A., Damasio, H., Tranel, D., Damasio, A.R., Deciding advantageously before knowing the advantageous strategy, *Science* 275: 1293-1295, 1997 (fig. 2, page 1294; see terms and conditions for use of electronic products)

laufenden, aber unabhängigen Ketten neuronaler Prozesse während einer Entscheidung. Beim ersten Prozess werden durch die sensorische Repräsentation der aktuellen Situation oder durch die Fakten, die diese herbeigeführt haben, neuronale Systeme aktiviert, die nicht-deklarative Kenntnis von emotionalen Erlebnissen der Vergangenheit gespeichert haben (die Autoren vermuten den vmPFC als neuronales Substrat). Diese Systeme aktivieren dann ihrerseits autonome und dopaminerge Kerne wie die VTA. Diese nicht bewussten Signale wirken als bias auf die Netzwerke, die für kognitive Evaluation und logisches Denken verantwortlich sind. Beim zweiten Prozess führt die zentrale Repräsentation der Situation zur bewussten Erinnerung von sachbezogenen Fakten und zur Anwendung von Denkstrategien in Bezug auf die aktuellen Fakten und Optionen. Die Überprüfung des Modells zeigte, dass die unbewußten Vorgänge dem bewussten rationalen Denken vorangehen. Die Autoren formulieren die Vorstellung, dass die unterbewußten biases die Entscheidung nicht direkt herbeiführen, sondern eher die effiziente Verarbeitung der für die bewusste Entscheidung notwendigen Kenntnisse und Logiken fördern. Autonome Reaktionen, wie z. B. Schwitzen oder ähnliche, sollen demnach erkennbare Zeichen für ein nichtbewußtes Verarbeiten von früheren Erlebnissen sein (somatic marker nach Damasio), die mit Belohnung oder Bestrafung und mit den begleitenden emotionalen Zuständen verbunden waren.

Intuitionen und Heuristiken können damit neben den rationalen Prozessen der Entscheidung weitere wichtige Werkzeuge der Entscheidung sein und dies gilt auch für ökonomische/finanzielle Entscheidungen. Im Fall der finanziellen Entscheidung, die in aller Regel im Zustand unvollständiger Informationen getroffen werden, ist die Entwicklung von „individuellen“ Heuristiken auf der Basis möglichst vielseitiger Informationen für den Entscheidungserfolg von höchster Wichtigkeit. Dies soll am Beispiel der Anlage von Geld verdeutlicht werden. Der Erwerb möglichst vielfältiger Informationen aus Finanz- und Wirtschaftspublikationen ist dabei von größter Bedeutung. Eine Analyse des Anlageverhaltens niederländischer Haushalte zeigt eindeutig einen Zusammenhang zwischen der Beteiligung am Finanzmarkt (speziell am Aktienmarkt) und der Bildung in Finanzangelegenheiten auf (van Rooij *et al.*, 2007). Der Einfluß der Finanzbildung ist demnach noch vor und unabhängig von der Risikoattitüde der Probanden die entscheidende Größe für das Ausmaß der

Beteiligung am Finanzmarkt. In einer Studie des Anlageverhaltens schwedischer Haushalte wird der Zusammenhang zwischen dem Ausmaß der Erfahrung in Finanzproblemen und dem Anteil von Aktien am Gesamtvermögen als wichtigster Faktor dargestellt (Calvet *et al.*, 2009). Eine vergleichbare Korrelation ergibt sich für schwedische Haushalte zwischen der Höhe des Wohlstands und dem Grad der Beteiligung am Finanzmarkt. Solche Kenntnisse werden offensichtlich genutzt, um individuelle Heuristiken zu entwickeln und um bei Beobachtung weiterer, langfristiger Entwicklungen der Kurse an der Börse rhythmisch wiederkehrende Muster zu erkennen. Auf der Basis der Heuristiken und der Mustererkennung werden die Asset-Entscheidungen getroffen und gegebenenfalls aufgrund eigener, direkter Erfahrung modifiziert.

Anleger lassen sich bezüglich ihres Anlageverhaltens in Typen unterscheiden. In einem Kontinuum von Verhaltenstypen bezüglich der bevorzugten Anlagestrategie lassen sich zwei Hauptklassen des Anlageverhaltens erkennen: der Sparertyp und der Anlegertyp. Diese beiden Verhaltenstypen sind unter anderem durch ihre Grundeinstellung zur Entwicklung des Vermögens charakterisiert. Der „Sparer“ geht von dem Grundkonzept der kontinuierlichen Aufwärtsbewegung des Geldvermögens wegen fester Verzinsung der Anlage aus. Dagegen erwartet der „Anleger“ einen im Mittel stärkeren Anstieg seines Vermögens, muß dafür aber eine erhöhte Volatilität seines Geldvermögens tolerieren. Ebenfalls im Unterschied zum Sparer-Verhalten bedarf das Anleger-Verhalten einer weitgehenden Flexibilität der Asset Allocation und einer Anpassung des Portfolios bei Veränderung der Marktlage. Dabei werden neben Sachinformationen individuell entwickelte Heuristiken und Intuitionen zu Hilfe genommen, weil der Kleinanleger in aller Regel seine Informationen aus Medien, Fachzeitschriften oder von Bankberatern erhält. Diese Informationen sind aber meist als gefärbt oder gefiltert und daher nicht als objektiv einzuschätzen, da die Informanten in aller Regel selbst am Markt agieren oder selbst nur über unvollständige Informationen verfügen.

Die genannte notwendige Anpassungsfähigkeit des Anlegertyps entwickelt sich in Abhängigkeit von Persönlichkeitseigenschaften, von möglichst reichhaltigen und aktuellen Informationen aus dem Wirtschaftsleben und von der Erfahrung im Umgang mit der Zusammensetzung des Anlage-Portfolios (Asset Allocation). Diese Faktoren

führen längerfristig zur Entwicklung von Heuristiken zur Anpassung der Assets bei entsprechenden Entwicklungen der Märkte. Dabei werden möglicherweise „intuitive“ Reaktionstypen entwickelt, so dass es erscheint, als kämen die Entscheidungen zur Anpassung des Portfolios aufgrund eines Bauchgefühls (im falsch verstandenen Sinn) zustande. Die Nutzung von Heuristiken ist jedoch bei der Finanzverwaltung ein viel wichtigerer Mechanismus als die Nutzung harter Entscheidungskriterien wie z.B. der Utility einer Anlage.

Allerdings können sich bei der unbewußten Entwicklung von Heuristiken auch Fehler (biases) einschleichen (Tversky & Kahneman, 1974). So sind beispielsweise emotionale biases von hoher Bedeutung (Slovic, 2002). Biases können auch durch die Zugehörigkeit zu einem gesellschaftlichen Wertesystem verursacht sein: „Ein Wertesystem ist ein Satz konsistenter Werte und Maße. [...] Werte werden als subjektiv eingeschätzt und variieren über Menschengruppen und Kulturen. Gruppen von Werten umfassen ethisch-moralische Werte, doktrinär-ideologische (religiös und politisch) Werte, soziale Werte und ästhetische Werte (nach Wikipedia; übersetzt aus dem Englischen).

Die Wirkung solcher biases auf die Entscheidungsfindung soll an Hand von zwei Beispielen ausgeführt werden. Max Weber (1934) beschreibt in seinem Werk „Die protestantische Ethik und der Geist des Kapitalismus“ im Wesentlichen die Wirkung des asketischen Protestantismus – auch des Calvinismus – auf die Ökonomie der westlichen Kulturkreise und sieht Zusammenhänge des modernen Wirtschaftsethos mit der rationalen Ethik des asketischen Protestantismus. Die protestantische Ethik entwickelte sich nach Weber aus der Reformation Luthers und wurde unter dem Einfluss Calvins durch die Haltung einer innerweltlichen Askese ergänzt. Weber sieht zwar keinen ursächlichen Zusammenhang zwischen der lutherischen Reformation und dem Kapitalismus, aber „bestimmte Wahlverwandtschaften zwischen gewissen Formen des religiösen Glaubens und der Berufsethik“. Diese Wahlverwandtschaft ist für Weber im Calvinismus zu erkennen, in dessen Auffassung von der Prädestination des Menschen. Die Erwählung des Menschen durch Gott ist für den Erwählten zwar nicht erkennbar, es gibt aber in der protestantischen Ethik mitunter die Auffassung, dass der durch den im Calvinismus vorgeschriebenen unbändigen Fleiß erworbene Wohlstand ein Zeichen der Erwählung sein könnte. Aber auch im lutherischen

Protestantismus hat die Berufspflicht nach Weber einen hohen Rang „eine Verpflichtung, die der Einzelne empfinden soll und empfindet gegenüber dem Inhalt seiner beruflichen Tätigkeit, gleichviel worin sie besteht, gleichviel insbesondere, ob sie dem unbefangenen Empfinden als reine Verwertung seiner Arbeitskraft oder gar nur seines Sachgüterbesitzes („als Kapital“) erscheinen muß.“ Aber „nicht Arbeit an sich, sondern rationale Berufsarbeit ist eben das von Gott verlangte.“ Allerdings ist Arbeit im Ethos des asketischen Protestantismus/Calvinismus frei von jeglichen hedonistischen Gesichtspunkten. Im Calvinismus gelten Zeitverschwendung und Luxus gar als schwere Sünden. An dieser Stelle muss aber auch angemerkt werden, dass die Thesen des Weberschen Werks durchaus in der Kritik stehen. Dies betrifft weniger die protestantische Ethik der Arbeit als vielmehr die ursächliche Verbindung von protestantischer Sozialethik und modernem Kapitalismus. Weiterhin ist auffällig, dass bei Weber der von Rudolf Hilferding 1910 geprägte Begriff „Finanzkapitalismus“ nicht zur Sprache kommt. Die Entscheidungen betreffend wird an den Ausführungen Webers klar, dass die Ethik des asketischen Protestantismus, die bei gegebener Prädestination den irdischen Reichtum des Menschen als Ausdruck der Erwählung durch Gott beinhaltet, einen massiven Einfluß auf die Entscheidungsfindung haben muß.

Als zweites Beispiel für einen gesellschaftlichen Entscheidungsbias soll auf den Zusammenhang zwischen antisemitischen Vorbehalten und den Entscheidungen am Finanzmarkt eingegangen werden. Dieser Punkt ist naturgemäß von höchster Sensibilität, aber für Entscheidungen auch von weitreichender Bedeutung. Die Frage, ob Finanzentscheidungen unbewußt von antisemitischen Vorbehalten bestimmt werden, kann wissenschaftlich nicht eindeutig beantwortet werden. Es ist jedoch festzuhalten, dass im Österreich des 19. Jahrhunderts ein Börsencrash, der 1873 als „Gründerkrach“ durch das Platzen einer Immobilienblase ausgelöst wurde, eine Welle von antisemitischen Ausschreitungen zur Folge hatte (Vocelka, 2004).

Darüber hinaus gibt es weitere, fundiertere Hinweise auf eine Verbindung zwischen antisemitischen Vorbehalten und der Abneigung gegenüber dem Finanzkapitalismus. So stellte Rainer Hank, Wirtschaftsredakteur der FAZ (Sonntagzeitung) in seiner Dankesrede zur Verleihung des Ludwig-Ehrhard-Preises für Wirtschaftspublizistik fest: „Im Hass auf den Finanzkapitalismus steckt latenter Antisemitismus.“ Auch ein

weiteres Zitat aus dieser Rede weist auf diesen Zusammenhang hin: „Shylock, ein jüdischer Geldverleiher [in Shakespeares „Kaufmann von Venedig], soll das Geld beibringen. Der Weg zu Shylock fällt Antonio besonders schwer, gibt es doch zwischen Christen und Juden einen jahrhundertealten Konflikt darüber, ob es erlaubt ist, Zinsen zu nehmen für das Verleihen von Geld. Den Christen ist das Zinsnehmen verboten, den Juden nicht. [...] Die Begründung dieses Verbots steht im Buch Deuteronomium, wo es heißt (Dt. 23, 19f): ‚Du sollst von Deinen Brüdern keinen Zins nehmen, weder Zins für Geld noch Zins für Speise, noch Zins für irgendetwas, das man leihen kann.‘ Während die Juden dieses Verbot wörtlich nahmen, was bedeutet, dass das Zinsverbot zwar gegenüber Brüdern galt, gegenüber Nichtjuden aber nicht, interpretierten die Christen es universal, da Christen ja auch alle Welt zu Brüdern haben sollten.“

Ein wissenschaftlich begründeter Hinweis auf den Zusammenhang zwischen Antisemitismus und der Ablehnung von Kapitalgeschäften ist der Dissertation von Rensmann (2004) zu entnehmen: „[...] Hierzu zählt der an sich bahnbrechende Entwurf von Moishe Postone (1988). Postone sieht vor dem Hintergrund einer kritischen marxistischen Erkenntnistheorie, die sich nach Marx auf den Fetischcharakter der Ware im gesellschaftlichen Bewusstsein im Kapitalismus beruft, den Aspekt der verdinglichten Personifikation des Abstrakten in der modernen bürgerlichen Gesellschaft, insbesondere die Identifikation der Juden mit Geld, als zentrales Moment des Antisemitismus und darin den Schlüssel zu seiner Erklärung. Juden gelten dem modernen Antisemitismus, so Postone, nicht als Repräsentanten, sondern vielmehr als Personifikationen der modernen, unfassbaren, unendlich mächtigen, internationalen Herrschaft des Kapitals.“ Allerdings merkt Rensmann einschränkend an: „Diesen Ansätzen ist dann durchaus ein gewisser Hang zur Monokausalität und zur reduktionistischen, systematischen kausalen Ableitung des Phänomens zu unterstellen“ (beide Zitate S. 107).

[Postone, M., Nationalsozialismus und Antisemitismus: Ein theoretischer Versuch, in: D. Diner (Ed.), Zivilisationsbruch: Denken nach Auschwitz, S. 242-254, Fischer-Verlag, Frankfurt am Main 1988; Postone, M., Die Logik des Antisemitismus, Merkur Vol. 36,1, S. 13-25, 1982]

Der Autor ist sich der besonderen Bedeutung und Sensibilität der vorangegangenen Ausführungen bewusst. Diese Darstellungen bezüglich der Rolle offener oder latenter antisemitischer Vorbehalte für monetäre Entscheidungen und deren

Einschätzung als „Entscheidungsbias“ sollen keinesfalls als eine Verharmlosung des historischen oder des aktuellen Antisemitismus mit seinen Folgen für Leib und Leben von Menschen jüdischen Glaubens sein. Es bleibt aber festzustellen, dass auch noch aktuell antisemitische Vorbehalte bestehen (Rensmann, 2004), diese auch unterbewußt tradiert worden sein könnten und damit einen unterbewußten Einfluß auf die Entscheidungen auch der jüngeren Generation haben könnten.

Dies alles ist jedoch in keiner Weise eine Erklärung der Vorbehalte der Deutschen gegen Kapitalanlagen. Es sollte sicher noch bedacht werden, dass Deutschland im 20. Jahrhundert zweimal eine fast totale Entwertung des Geldes erlebt hat – zum einen als Folge der Weltwirtschaftskrise nach dem Zusammenbruch der Kapitalmärkte infolge des Börsencrashes von 1929, zum zweiten mit der Währungsreform im Zusammenhang mit der Einführung der Deutschen Mark 1948. Diese Fakten bieten sicherlich für sich gesehen ebenfalls eine Basis für einen Entscheidungsbias, zum Beispiel im Sinne der Vorsicht oder der Ängstlichkeit des Entscheiders.

Aus diesen Betrachtungen ergänzender Aspekte der Entscheidung bei begrenzter Rationalität ergibt sich die Feststellung, dass Entscheidungsbiases und die mit ihnen verbundene Aversion gegen Risiko und Unsicherheit hochkomplexe, vor allem emotionale Abweichungen von der Rationalität darstellen, und dass vermutlich ihr Ursprung multikausal ist. Der Einfluß der genannten biases auf die Mechanismen der Entscheidung dürfte bedeutend sein, entzieht sich aber wohl weitgehend der wissenschaftlichen Untersuchung mit den Methoden der „Neuroökonomie“, da eine Entwicklung von Untersuchungsparadigmen unter Berücksichtigung dieser biases nur schwer zu verwirklichen sein dürfte.

XI. Literatur

Adcock, R.A., Thangavel, A., Whitefield-Gabrieli, S., Knutson, B., Gabrieli, J.D.E., Reward-motivated learning: mesolimbic activation precedes memory formation. *Neuron* 50: 507-517 (2006)

Amodio, D.M., Frith, C.D., Meeting of minds: the medial frontal cortex and social cognition. *Nat. Rev. Neurosci.* 7: 268-277 (2006)

Ariely, D., Zakay, D., A timely account of the role of duration in decision making. *Acta Psychol.* 108: 187-207 (2001)

Arnaud, A., Nicole, P., *Logic of the Art of Thinking*. Ed.: Buroker, J.V., Cambridge University Press, Cambridge (USA) (1662) 1996.

Averbeck, B.B., Seo, M., The statistical neuroanatomy of frontal networks in the macaque. *PLoS Comput. Biol.* 4: e1000050. doi:10.1371/journal.pcbi.1000050 (2008)

Bedunenko, O., Barasinska, N., Schäfer, D., Risk attitudes and investment decisions across European countries: Are women more *conservative* investors than men? *SOEPpapers* 224: 1- 43 (2009)

Bechara, A., Damasio, A.R., Damasio, H., Anderson, S.W., Insensitivity to future consequences following damage to human frontal cortex. *Cognition* 50: 7-15 (1994)

Bechara, A., Damasio, H., Tranel, D., Damasio, A.R., Deciding advantageously before knowing the advantageous strategy. *Science* 275: 1293-1295 (1997)

Bechara, A., Damasio, H., Damasio, A.R., Emotion, decision making and the orbitofrontal cortex. *Cereb. Cortex* 10: 295-307 (2000)

Beckmann, M., Johansen-Berg, H., Rushworth, M.F.S., Connectivity-based parcellation of human cingulate cortex and its relation to functional specialization. *J. Neurosci.* 29: 1175-1190 (2009)

Behrens, T.E.J., Woolrich, M.W., Walton, M.E., Rushworth, M.F.S., Learning the value of information in an uncertain world. *Nat. Neurosci.* 10: 1214-1221 (2007)

Bernoulli, D., Exposition of a new theory on the measurement of risk. *Econometrica* 22: 23-36 (1738; 1954)

Bilder, R.M., Volavka, J., Lachman, H.M., Grace, A.A., The catechol-O-methyltransferase polymorphism: relations to the tonic-phasic dopamine hypothesis and neuropsychiatric phenotypes. *Neuropsychopharmacology* 29: 1943-1961 (2004)

Bjork, J.M., Knutson, B., Fong, G.W., Caggiano, D.M., Bennett, S.M., Hommer, D.W., Incentive-elicited brain activation in adolescents: similarities and differences from young adults. *J. Neurosci.* 24: 1793-1802 (2004)

Boettiger, C.A., Mitchell, J.M., Tavares, V.C., Robertson, M., Joslyn, G., D'Esposito, M., Fields, H.L., Immediate reward bias in humans: fronto-parietal networks and a role for the catechol-O-methyltransferase 158^{Val/Val} genotype. *J. Neurosci.* 27: 14383-14391 (2007)

Bolla, K.I., Eldreth, D.A., Matochik, J.A., Cadet, J.L., Sex-related differences in a gambling task and its neurological correlates. *Cereb. Cortex* 14: 1226-1232 (2004)

Boorman, E.D., Behrens, T.E.J., Woolrich, M.W., Rushworth, M.F.S., How green is the grass on the other side? Frontopolar cortex and the evidence in favour of alternative courses of action. *Neuron* 62: 733-743 (2009)

Borges, B., Goldstein, D.G., Ortmann, A., Gigerenzer, G., Can ignorance beat the stock market? In: Simple heuristics that make us smart. Eds.: Gigerenzer, G., Todd, P.M. and the ABC Research Group, pp. 59-72, Oxford University Press, New York 1999.

Brandstätter, E., Gigerenzer, G., Hertwig, R., The priority heuristic: Making choices without trade-offs. *Psychol. Rev.* 113: 409-432 (2006)

Bray, S., Shimojo, S., O'Doherty, J.P., Human medial orbitofrontal cortex is recruited during experience of imagined real rewards. *J. Neurophysiol.* 103: 2506-2512 (2010)

Bunzeck, N., Düzel, E., Absolute coding of stimulus novelty in the human substantia nigra/VTA. *Neuron* 51: 369-379 (2006)

Burgess, P.W., Gilbert, S.J., Dumontheil, I., Function and localization within rostral prefrontal cortex (area 10). *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 362: 887-899 (2007)

Burgess, P.W., Dumontheil, I., Gilbert, S.J., Okuda, J., Schölvinck, M.L., Simons, J.S., On the role of rostral prefrontal cortex (area 10) in prospective memory. Chapter 11 in: Kliegel, M., McDaniel, M.A., Einstein, G.O. (Eds.), *Prospective memory: Cognitive, neuroscience, developmental, and applied perspectives*, pp. 235-260, Mahwah, Erlbaum 2008.

Burnham, T.C., High-testosterone men reject low ultimatum game offers. *Proc. R. Soc. B* 274: 2327-2330 (2007)

Byrnes, J.P., Miller, D.C., Schafer, W.D., Gender differences in risk taking. *Psych. Bull.* 125: 367-383 (1999)

Calvet, L.E., Campbell, J.Y., Sodini, P., Measuring the financial sophistication of households. *Amer. Econ. Rev. Proc.* 99: 393-398 (2009)

Camara, E., Rodriguez-Fornells, A., Ye, Z., Münte, T.F., Reward networks in the brain as captured by connectivity measures. *Front. Neurosci.* 3: 350-362 (2009)

Carter, R.M., MacInnes, J.J., Huettel, S.A., Adcock, R.A., Activation in the VTA and nucleus accumbens increases in anticipation of both gains and losses. *Front. Behav. Neurosci.* 3: 1-15 (2009)

Chib, V.S., Rangel, A., Shimojo, S., O'Doherty, J.P., Evidence for a common representation of decision values for dissimilar goods in human ventromedial prefrontal cortex. *J. Neurosci.* 29: 12315-12320 (2009)

Cho, S.S., Strafella, A.P., rTMS of the left dorsolateral prefrontal cortex modulates dopamine release in the ipsilateral anterior cingulate cortex and orbitofrontal cortex. *PLoS ONE* 4(8): e6725. doi:10.1371/journal.pone.0006725

Christakou, A., Brammer, M., Giampietro, V., Rubia, K., Right ventromedial and dorsolateral prefrontal cortices mediate adaptive decisions under ambiguity by integrating choice utility and outcome evaluation. *J. Neurosci.* 29: 11020-11028 (2009)

Christopoulos, G.I., Tobler, P.N., Bossaerts, P., Dolan, R.J., Schultz, W., Neural correlates of value, risk, and risk aversion contributing to decision making under risk. *J. Neurosci.* 29: 12574-12583 (2009)

Clark, L., Bechara, A., Damasio, H., Aitken, M.R.F., Sahakian, B.J., Robbins, T.W., Differential effects of insular and ventromedial prefrontal cortex lesions on risky decision-making. *Brain* 131: 1311-1322 (2008)

Cloninger, C.R., Svrakic, D.M., Przybeck, T.R., A psychobiological model of temperament and character. *Arch. Gen. Psychiatry* 50: 975-990 (1993)

Coates, J.M., Herbert, J., Endogenous steroids and financial risk taking on a London trading floor. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105: 6167-6172 (2008)

Comings, D.E., Gade-Andavolu, R., Gonzalez, N., Wu, S., Muhleman, D., Blake, H., Mann, M.B., Dietz, G., Saucier, G., MacMurrey, J.P., A multivariate analysis of 59 candidate genes in personality traits: the temperament and character inventory. *Clin. Genet.* 58: 375-385 (2000)

Coricelli, G., Nagel, R., Neural correlates of depth of strategic reasoning in medial prefrontal cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 9163-9168 (2009)

Cosgrove, K.P., Mazure, C.M., Staley, J.K., Evolving knowledge of sex differences in brain structure, function, and chemistry. *Biol. Psychiatry* 62: 847-855 (2007)

Costa, P.T., McCrea, P.R., NEO PI-R. Professional manual. Psychological Assessment Resources Inc., Odessa (FL, USA) 1992.

Craig, A.D., How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Nat. Rev. Neurosci.* 3: 655-666 (2002)

Craig, A.D., How do you feel – now? The anterior insula and human awareness. *Nat. Rev. Neurosci.* 10: 59-70 (2009)

Croxson, P.L., Johansen-Berg, H., Behrens, D.E., Robson, M.D., Pinsk, M.A., Gross, C.G., Richter, W., Richter, M.C., Kastner, S., Rushworth, M.F., Quantitative investigation of connections in the prefrontal cortex of the human and macaque using probabilistic diffusion tractography. *J. Neurosci.* 25: 8854-8866 (2005)

Damasio, A., The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351 : 1413-1420 (1996)

Daniel, R., Pollmann, S., Comparing the neural basis of monetary reward and cognitive feedback during information-integration category learning. *J. Neurosci.* 30: 47-55 (2010)

D'Ardenne, K., McClure, S.M., Nystrom, L.E., Cohen, J.D., BOLD responses reflecting dopaminergic signals in the human ventral tegmental area. *Science* 319: 1264-1267 (2008)

Daw, N.D., O'Doherty, J.P., Dayan, P., Seymour, B., Dolan, R.J., Cortical substrates for exploratory decisions in humans. *Nature* 441: 876-879 (2006)

De Martino, B., Kumaran, D., Seymour, B., Dolan, R.J., Frames, biases, and rational decision-making in the human brain. *Science* 313: 684-687 (2006)

De Martino, B., Camerer, C.F., Adolphs, R., Amygdala damage eliminates monetary loss aversion. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107 : 3788-3792 (2010)

Descartes, R., *Discours de la méthode pour conduire sa raison et chercher la vérité dans les sciences*. Leiden 1637.

Dohmen, T., Falk, A., Huffman, D., Sunde, U., Schupp, J., Wagner, G.G., Individual risk attitudes: new evidence from a large, representative, experimentally-validated survey. *IZA Discussion Paper No. 1730*: 1-56 (2005)

Dohmen, T., Falk, A., Huffman, D., Sunde, U., The intergenerational transmission of risk and trust attitudes. *IZA Discussion Paper No. 2380*: 1-40 (2006)

Dohmen, T., Falk, A., Huffman, D., Sunde, U., Are risk aversion and impatience related to cognitive ability? *IZA Discussion Paper No. 2735*: 1-52 (2007)

Dohmen, T., Falk, A., Huffman, D., Sunde, U., The intergenerational transmission of attitudes. *CESifo DICE Report 1*: 8-12 (2009)

Dreher, J.-C., Kohn, P., Kolachana, B., Weinberger, D.R., Berman, K.F., Variation in dopamine genes influences responsivity of the human reward system. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 617-622 (2009)

Dunning, J.P., Hajcak, G., Error-related negativities elicited by monetary loss and cues that predict loss. *NeuroReport* 18: 1875-1878 (2007)

Eisenegger, C., Naef, M., Snozzi, R., Heinrichs, M., Fehr, E., Prejudice and truth about the effect of testosterone on human bargaining behaviour. *Nature* 463: 356-359 (2010)

Elliott, R., Agnew, Z., Deakin, J.F.W., Medial orbitofrontal cortex codes relative rather than absolute value of financial rewards in humans. *Eur. J. Neurosci.* 27: 2213-2218 (2008)

Evenden, J.L., Varieties of impulsivity. *Psychopharmacology* 146: 348-361 (1999)

Fecteau, S., Pascual-Leone, A., Zald, D.H., Liguori, P., Théoret, H., Boggio, P.S., Fregni, F., Activation of prefrontal cortex by transcranial direct current stimulation reduces appetite for risk during ambiguous decision making. *J. Neurosci.* 27: 6212-6218 (2007a)

Fecteau, S., Knoch, D., Fregni, F., Sultani, N., Boggio, P., Pascual-Leone, A., Diminishing risk-taking behavior by modulating activity in the prefrontal cortex: a direct current stimulation study. *J. Neurosci.* 27: 12500-12505 (2007b)

Fiorillo, C.D., Tobler, P.N., Schultz, W., Discrete coding of reward probability and uncertainty by dopamine neurons. *Science* 299: 1898-1902 (2003)

FitzGerald, T.H.B., Seymour, B., Dolan, R.J., The role of human orbitofrontal cortex in value comparison for incommensurable objects. *J. Neurosci.* 29: 8388-8395 (2009)

Fujiwara, J., Tobler, P.N., Taira, M., Iijima, T., Tsutsui, K.-I., Personality-dependent dissociation of absolute and relative loss processing in orbitofrontal cortex. *Eur. J. Neurosci.* 27: 1547-1552 (2008)

Fuster, J.M., *The Prefrontal Cortex*. Fourth Edition, pp. 1-410, Academic Press, San Diego 2008.

Gärdenfors, P., Intuition as implicit knowledge. In: *Intuitive Formation of Meaning*, pp. 135-140, Sandström, S. (Ed.), Kungl. Vitterhets Historie och Antikvitets Akademien, Stockholm 2000.

Gehring, W.J., Willoughby, A.R., The medial frontal cortex and the rapid processing of monetary gains and losses. *Science* 295: 2279-2282 (2002)

Gigerenzer, G., Fast and frugal heuristics: the tools of bounded rationality, pp. 62-88, In: Blackwell Handbook of Judgement and Decision Making, D. Koehler, N. Harvey (Eds.), Blackwell, Oxford (UK) 2004.

Gigerenzer, G., Bauchentscheidungen – Die Intelligenz des Unbewussten und der Macht, 3. Auflage, pp. 11-284, Goldman Verlag, München 2008.

Gjedde, A., Kumakura, Y., Cumming, P., Linnert, J., Møller, A., Inverted-U-shaped correlation between dopamine receptor availability in striatum and sensation seeking. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 107: 3870-3875 (2010)

Grace, A.A., Floresco, S.B., Goto, Y., Lodge, D.J., Regulation of firing of dopaminergic neurons and control of goal-directed behaviors. Trends Neurosci. 30: 220-227 (2007)

Hampton, A.N., Adolphs, R., Tyszka, M.J., O'Doherty, J.P., Contributions of the amygdale to reward expectancy and choice signals in human prefrontal cortex. Neuron 55: 545-555 (2007)

Hare, T.A., O'Doherty, J., Camerer, C.F., Schultz, W., Rangel, A., Dissociating the role of the orbitofrontal cortex and the striatum in the computation of goal values and prediction errors. J. Neurosci. 28: 5623-5630 (2008)

Hare, T.A., Camerer, C.F., Rangel, A., Self-control in decision-making involves modulation of the vmPFC valuation system. Science 324: 646-648 (2009)

Hare, T.A., Camerer, C.F., Knoepfle, D.T., Rangel, A., Value computations in ventral prefrontal cortex during charitable decision making incorporate input from regions involved in social cognition. J. Neurosci. 30: 583-590 (2010)

Hariri, A.R., Brown, S.M., Williamson, D.E., Flory, J.D., de Wit, H., Manuck, S.B., Preference for immediate over delayed rewards is associated with magnitude of ventral striatal activity. J. Neurosci. 26: 13213-13217 (2006)

Hester, R., Barre, N., Murphy, K., Silk, T.J., Mattingley, J.B., Human medial frontal cortex activity predicts learning from errors. *Cereb. Cortex* 18: 1933-1940 (2008)

Hofstede, G., *Cultures consequences: comparing values, behaviors, institutions and organizations across nations*, 2nd Edition, pp. 1-596, Sage Publications, Thousand Oaks (CA, USA) 2001.

Hoshi, Y., Functional near-infrared optical imaging: utility and limitations in human brain mapping. *Psychophysiology* 40: 511-520 (2003)

Huettel, S.A., Stowe, C.J., Gordon, E.M., Warner, B.T., Platt, M.L., Neural signatures of economic preferences for risk and ambiguity. *Neuron* 49: 765-775 (2006)

Ikemoto, S., Dopamine reward circuitry: two projection systems from the ventral midbrain to the nucleus accumbens-olfactory tubercle complex. *Brain Res. Rev.* 56: 27-78 (2007)

Izuma, K., Saito, D.N., Sadato, N., Processing of social and monetary rewards in the human striatum. *Neuron* 58: 284-294 (2008)

Kable, J.W., Glimcher, P.W., The neural correlates of subjective value during intertemporal choice. *Nat. Neurosci.* 10: 1625-1633 (2007)

Kahn, I., Yeshurun, Y., Rotshtein, P., Fried, I., Ben-Bashat, D., Hendler, T., The role of the amygdale in signalling prospective outcome of choice. *Neuron* 33: 983-994 (2002)

Kahneman, D., Frederick, S., Frames and brains: elicitation and control of response tendencies. *Trends Cogn. Sci.* 11: 45-46 (2006)

Kahneman, D., Tversky, A., Prospect theory: An analysis of decision under risk. *Econometrica* 47: 263-291 (1979)

Kaiser, A., Haller, S., Schmitz, S., Nitsch, C., On sex/gender related similarities and differences in fMRI language research. *Brain Res. Rev.* 61: 49-59 (2009)

Kim, M.J., Whalen, P.J., The structural integrity of an amygdale-prefrontal pathway predicts trait anxiety. *J. Neurosci.* 29: 11614-11618 (2009)

King-Casas, B., Tomlin, D., Anen, C., Camerer, C.F., Quartz, S.R., Montague, P.R., Getting to know you: reputation and trust in a two-person economic exchange. *Science* 308: 78-83 (2005)

Knoch, D., Gianotti, L.R.R., Pascual-Leone, A., Treyer, V., Regard, M., Hohmann, M., Disruption of right prefrontal cortex by low-frequency repetitive transcranial magnetic stimulation induces risk-taking behavior. *J. Neurosci.* 26: 6469-6472 (2006a)

Knoch, D., Pascual-Leone, A., Meyer, K., Treyer, V., Fehr, E., Diminishing reciprocal fairness by disrupting the right prefrontal cortex. *Science* 314: 829-832 (2006b)

Knutson, B., Bjork, J.M., Fong, G.W., Hommer, D., Mattay, V.S., Weinberger, D.R., Amphetamine modulates human incentive processing. *Neuron* 43: 261-269 (2004)

Knutson, B., Peterson, R., Neurally reconstructing expected utility. *Games Econ. Behav.* 52: 305-315 (2005)

Knutson, B., Taylor, J., Kaufman, M. Peterson, R., Glover, G., Distributed neural representation of expected value. *J. Neurosci.* 25: 4806-4812 (2005)

Koechlin, E., Ody, C., Kouneiher, F., The architecture of cognitive control in the human prefrontal cortex. *Science* 302: 1181-1185 (2003)

Koechlin, E., Hyafil, A., Anterior prefrontal function and the limits of human decision-making. *Science* 318: 594-598 (2007)

Koenigs, M., Young, L., Adolphs, R., Tranel, D., Cushman, F., Hauser, M., Damasio, A., Damage to the prefrontal cortex increases utilitarian moral judgements. *Nature* 446: 908-911 (2007)

Kravitz, D., Gneezy, S., Decisions and recipients in ultimatum bargaining games. *J. Soc. Econ.* 21: 65-84 (1992)

Kringelbach, M.L., The human orbitofrontal cortex: linking reward to hedonic experience. *Nat. Rev. Neurosci.* 6: 691-702 (2005)

Kringelbach, M.L., Rolls, E.T., The functional neuroanatomy of the human orbitofrontal cortex: evidence from neuroimaging and neuropsychology. *Prog. Neurobiol.* 72: 341-372 (2004)

Kuhnen, C.M., Knutson, B., The neural basis of financial risk taking. *Neuron* 47: 763-770 (2005)

Lebreton, M., Jorge, S., Michel, V., Thirion, B., Pessiglione, M., An automatic valuation system in the human brain: evidence from functional neuroimaging. *Neuron* 64: 431-439 (2009)

LeDoux, J., The amygdale. *Curr. Biol.* 17: R868-R874 (2007)

Lee, D., Neuroeconomics: making risky choices in the brain. *Nat. Neurosci.* 8: 1129-1130 (2005)

Lee, B., London, E.D., Poldrack, R.A., Farahi, J., Nacca, A., Monterosso, J.R., Mumford, J.A., Bokarius, A.V., Dahlbom, M., Mukherjee, J., Bilder, R.M., Brody, A.L., Mandelkern, M.A., Striatal Dopamine D₂/D₃ receptor availability is reduced in methamphetamine dependence and is linked to impulsivity. *J. Neurosci.* 29: 14734-14740 (2009)

Lee, T.M.C., Chan, C.C.H., Leung, A.W.S., Fox, P.T., Gao, J.-H., Sex-related differences in neural activity during risk taking: an fMRI study. *Cereb. Cortex* 19: 1303-1312 (2009)

Levy, I., Snell, J., Nelson, A.J. Rustichini, A., Glimcher, P.W., Neural representation of subjective value under risk and ambiguity. *J. Neurophysiol.* 103: 1036-1047 (2010)

Lillard, L., Willis, R., Cognition and wealth: the importance of probabilistic thinking. Michigan Retirement Research Center, Working Paper 7: 1-52 (2001)

Luo, S., Ainslie, G., Giragosian, L., Monterosso, J.R., Behavioral and neural evidence of incentive bias for immediate rewards relative to preference-matched delayed rewards. *J. Neurosci.* 29: 14820-14827 (2009)

McClure, S.M., Laibson, D.I., Loewenstein, G., Cohen, J.D., Separate neural systems value immediate and delayed monetary rewards. *Science* 306: 503-507 (2004)

McClure, S.M., Ericson, K.M., Laibson, D.I., Loewenstein, G., Cohen, J.D., Time discounting for primary rewards. *J. Neurosci.* 27: 5796-5804 (2007)

Modinos, G., Ormel, J., Aleman, A., Activation of anterior insula during self-reflection. *PLoS ONE* 4: e4618. doi:101371/journal.pone.0004618

Mohr, P.N.C., Biele, G., Heekeren, H.R., Neural processing of risk. *J. Neurosci.* 30: 6613-6619 (2010)

Morris, J.S., Frith, C.D., Perrett, D.I., Rowland, D., Young, A.W., Calder, A.J., Dolan, R.J., A differential neural response in the human amygdale to fearful and happy facial expressions. *Nature* 383: 812-815 (1996)

Müller, J., Dreisbach, G., Goschke, T., Hensch, T., Lesch, K.-P., Brocke, B., Dopamine and cognitive control: the prospect of monetary gains influences the balance between flexibility and stability in a set-shifting paradigm. *Eur. J. Neurosci.* 26: 3661-3668 (2007)

Neumann, J. von, Morgenstern, O., *Theory of Games and Economics*. University Press, Princeton (NJ, USA) 1944.

Nieuwenhuys, R., Voogd, J., van Huijzen, C., *The Human Central Nervous System*, 4th edition, pp 1-967, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 2008.

Pascal, B., *Pensées*. Translation: Krailsheimer, A.J., Penguin Books, New York (1670) 1966.

Paulus, M.P., Rogalsky, C., Simmons, A., Feinstein, J.S., Stein, M.B., Increased activation in the right insula during risk-taking decision making is related to harm avoidance and neuroticism. *Neuroimage* 19: 1439-1448 (2003)

Peterson, R.L., The neuroscience of investing: fMRI of the reward system. *Brain Res. Bull.* 67: 391-397 (2005)

Phelps, E.S., Pollak, R.A., On second-best national saving and game-equilibrium growth. *Rev. Econ. Stud.* 35: 185 (1968)

Philiastides, M.G., Biele, G., Heekeren, H.R., A mechanistic account of value computation in the human brain. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 9430-9435 (2010)

Pine, A., Seymour, B., Roiser, J.P., Bossaerts, P., Friston, K.J., Curran, H.V., Dolan, R.J., Encoding of marginal utility across time in the human brain. *J. Neurosci.* 29: 9575-9581 (2009)

Preuschoff, K., Bossaerts, P., Quartz, S.R., Neural differentiation of expected reward and risk in human subcortical structures. *Neuron* 51: 381-390 (2006)

Preuschoff, K., Quartz, S.R., Bossaerts, P., Human insula activation reflects risk prediction errors as well as risk. *J. Neurosci.* 28: 2745-2752 (2008)

Rensmann, L., Demokratie und Judenbild – Antisemitismus in der politischen Kultur der Bundesrepublik Deutschland, pp. 11-540, Verlag für Sozialwissenschaften, Wiesbaden 2004.

Ridderinkhof, K.R., Ullsperger, M., Crone, E.A., Nieuwenhuis, S., The role of the medial frontal cortex in cognitive control. *Science* 306: 443-447 (2004)

Roberti, J.W., A review of behavioral and biological correlates of sensation seeking. *J. Res. Personal.* 38: 256-279 (2004)

Roe, B.E., Tilley, M.R., Gu, H.H., Beversdorf, D.Q., Sadee, W., Haab, T.C., Papp, A.C., Financial and psychological risk attitudes associated with two single nucleotide polymorphisms in the nicotine receptor (*CHRNA4*) gene. *PLoS ONE* 4: e6704.doi:10.1371/journal.pone.0006704

Roiser, J.P., de Martino, B., Tan, G.C.Y., Kumaran, D., Seymour, B., Wood, N.W., Dolan, R.J., A genetically mediated bias in decisions making driven by failure of amygdala control. *J. Neurosci.* 29: 5985-5991 (2009)

Rolls, E.T., The orbitofrontal cortex and reward. *Cereb. Cortex* 10: 284-294 (2000)

Rolls, E.T., Francis, S., Bowtell, R., Browning, D., Clare, S., Smith, E., McGlone, F., Pleasant touch activates the orbitofrontal cortex. *Neuroimage* 5: S17 (1997)

Rushworth, M.F., Behrens, T.E., Choice, uncertainty and value in prefrontal and cingulate cortex. *Nat. Neurosci.* 11: 389-397 (2008)

Sapienza, P., Zingales, L., Maestripietri, D., Gender differences in financial risk aversion and career choices are affected by testosterone. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 15268-15273 (2009)

Sanfey, A.G., Loewenstein, G., McClure, S.M., Cohen, J.D., Neuroeconomics: cross-currents in research on decision-making. *Trends Cogn. Sci.* 10: 108-116 (2006)

Savage, L.J., *The Foundations of Statistics*. Wiley, New York 1954.

Shimokawa, T., Suzuki, K., Misawa, T., Miyagama, K., Predictability of investment behavior from brain information measured by functional near-infrared spectroscopy: a Bayesian neural network model. *Neuroscience* 161: 347-358 (2009)

Slovic, P., Rational actors or rational fools: implications of the affect heuristic for behavioural economics, pp. 3-41, in: *Intuitive Judgement: Heuristics and Biases*, T. Gilovich, D. Griffin, D. Kahneman (Eds.), Cambridge University Press, Boston 2002.

Smith, D.V., Hayden, B.Y., Truong, T., Song, A.W., Platt, M.L., Distinct value signals in anterior and posterior ventromedial prefrontal cortex. *J. Neurosci.* 30: 2490-2495 (2010).

Strobel, A., Gutknecht, L., Rothe, C., Reif, A., Mössner, R., Zeng, Y., Brocke, B., Lesch, K.-P., Allelic variation in 5-HT_{1A} receptor expression is associated with anxiety- and depression-related personality traits. *J. Neural. Transm.* 110: 1445-1453 (2003)

Tankersley, D., Stowe, C.J., Huettel, S.A., Altruism is associated with an increased neural response to agency. *Nat. Neurosci.* 10: 150-151 (2007)

Tobler, P.N., O'Doherty, J.P., Dolan, R.J., Schultz, W., Reward value coding distinct from risk attitude-related uncertainty coding in human reward systems. *J. Neurophysiol.* 97: 1621-1632 (2007)

Tobler, P.N., Christopoulos, G.I., O'Doherty, J.P., Dolan, R.J., Schultz, W., Neuronal distortions of reward probability without choice. *J. Neurosci.* 28: 11703-11711 (2008)

Tobler, P.N., Christopoulos, G.I., O'Doherty, J.P., Dolan, R.J., Schultz, W., Risk-dependent reward value signal in human prefrontal cortex. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 106: 7185-7190 (2009)

Tom, S.M., Fox, C.R., Trepel, C., Poldrack, R.A., The neural basis of loss aversion in decision-making under risk. *Science* 315: 515-518 (2007)

Tversky, A., Kahneman, D., Judgement under uncertainty: Heuristics and biases. *Science* 185: 1124-1131 (1974)

Tversky, A., Kahneman, D., The framing of decisions and the psychology of choice. *Science* 211: 453-458 (1981)

Van Rooij, M., Lusardi, A., Alessie, R., Financial literacy and stock market participation. *Nat. Bureau Econ. Res. Working Paper* 13565: 1-46 (2007)

Vickerey, T.J., Jiang, Y.V., Inferior parietal lobule supports decision making under uncertainty in humans. *Cereb. Cortex* 19: 916-925 (2009)

Vocelka, K., *Geschichte Österreichs: Kultur – Gesellschaft – Politik*, pp. 1-408, 3. Auflage, Wilhelm Heyne Verlag, München 2004.

Weber, M., *Die protestantische Ethik und der Geist des Kapitalismus*. J.C.B. Mohr, Tübingen 1934.

Weber, B., Rangel, A., Wibral, M., Falk, A., The medial prefrontal cortex exhibits money illusion. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 5025-5028 (2009)

Weber, E.U., Blais, A.-R., Betz, N.E., A domain-specific risk-attitude scale: Measuring risk perceptions and risk behaviours. *J. Behav. Dec. Making* 15: 263-290 (2002)

Weller, J.A., Levin, I.P., Shiv, B., Bechara, A., Neural correlates for adaptive decision making for risky gains and losses. *Psychol. Sci.* 18: 958-964 (2007)

Wheeler, E.Z., Fellows, L.K., The human ventromedial frontal lobe is critical for learning from negative feedback. *Brain* 131: 1323-1331 (2008)

Whright, C.I., Williams, D., Feczko, E., Barrett, L.F., Dickerson, B.C., Schwartz, C.E., Wedig, M.M., Neuroanatomical correlates of extraversion and neuroticism. *Cereb. Cortex* 16: 1809-1819 (2006)

Wittmann, B.C., Schott, B.H., Guderian, S., Frey, J.U., Heinze, H.-J., Düzel, E., Reward-related fMRI activation of dopaminergic midbrain is associated with enhanced hippocampus-dependent long-term memory formation. *Neuron* 45: 459-467 (2005)

Wu, G., Anxiety and decision making with delayed resolution of uncertainty. *Theory Decis.* 46: 159-198 (1999)

Xue, G., Lu, Z., Levin, I.P., Weller, J.A., Li, X., Bechara, A., Functional dissociations of risk and reward processing in the medial prefrontal cortex. *Cereb. Cortex* 19: 1019-1027 (2009)

Yeung, N., Nieuwenhuis, S., Dissociating response conflict and error likelihood in anterior cingulate cortex. *J. Neurosci.* 29: 14506-14510 (2009)

Zaghloul, K.A., Blanco, J.A., Weidemann, C.T., McGill, K., Jaggi, J.L., Baltuch, G.H., Kahana, M.J., Human substantia nigra neurons encode unexpected financial rewards. *Science* 323: 1496-1499 (2009)

Zuckerman, M., Eysenck, S., Eysenck, H.J., Sensation seeking in England and America: cross-cultural, age, and sex comparisons. *J. Consult. Clin. Psychol.* 46: 139-149 (1978)

XII. Nachweis der Abbildungen

..... represents the Copyright Clearance Center/Rightslink (CCC/RL) licence ID

* Diese Bild- oder Mediendatei ist **gemeinfrei**, weil ihre urheberrechtliche Schutzfrist abgelaufen ist.

Dies gilt für die Europäische Union, die Vereinigten Staaten, Australien und alle weiteren Staaten mit einer gesetzlichen Schutzfrist von 70 Jahren nach dem Tod des Urhebers.

Seite 2	René Descartes (Portrait) Das Gehirn nach Descartes	Frans Hals 1648; siehe diese Seite, Kopfzeilen * aus: http://www.art-prints-on-demand.com , aus: http://commons.wikimedia.org
Seite 3	Blaise Pascal (Portrait)	P. de Champagne; siehe diese Seite, Kopfzeilen * aus: http://www.art-prints-on-demand.com
Seite 4	Daniel Bernoulli (Portrait)	Künstler unbekannt; siehe diese Seite, Kopfzeilen * aus: http://commons.wikimedia.org
Seite 6	Lee, 2005	Figur 1, Seite 1129; # 2421310471301 (RL)
Seite 7	Graphik: Prospect Theory	aus: http://commons.wikimedia.org (2006)
Seite 11	Nieuwenhuys et al., 2008 Nieuwenhuys et al., 2008	Figur 3.2., Seite 74; by permission from Springer Figur 3.7., Seite 79; by permission from Springer Licence # 2377198 000010
Seite 12	Nieuwenhuys et al., 2008	Figur 3.4., Seite 76; by permission from Springer Licence # 2377198 000010
Seite 13	Craig, 2009	Figur 1, Seite 60; # 2421311078344 (RL)
Seite 15	Croxon et al., 2005	Figur 4, Seite 8858; # 39904393 (CCC)
Seite 16	Nieuwenhuys et al., 2008	Figur 23.3., Seite 920; by permission from Springer Licence # 2377198 000010
Seite 17	Nieuwenhuys et al., 2008	Figur 5.6., Seite 144; by permission from Springer Licence # 2377198 000010
Seite 18	Nieuwenhuys et al., 2008 Knutson & Peterson, 2005	Figur 14.17., Seite 470; by permission from Springer Licence # 2377198 000010 Figur 2, Seite 307; # 40476391 (CCC)
Seite 19	Peterson, 2005	Figur 3, Seite 394; # 40475900 (CCC)
Seite 20	Tom et al., 2007	Figur S3, supporting online material; # 2381260902396 (RL)
Seite 21	Smith et al., 2010	Figuren 2 und 3, Seiten 2492-2493; # 40475891 (CCC)
Seite 22	Tobler et al., 2008	Figur 3, Seite 11707; # 39904399 (CCC)
Seite 23	Knutson et al., 2005	Figuren 1-4, Seiten 4807-4810; # 39904396 (CCC)

Seite 24	Tobler et al., 2007	Figur 5, Seite 1627; # 40475914 (CCC)
Seite 25	Rushworth & Behrens, 2008	Figur 6, Seite 394; # 2421301324665 (RL)
Seite 26	Pine et al., 2009	Figur 3, Seite 9578; # 39904408 (CCC)
Seite 27	Sanfey et al., 2006	Figur 3, Seite 114; # 40475899 (CCC)
Seite 28	Kable & Glimcher, 2007	Figuren 3 und 7, Seiten 1627 und 1630; # 2421310098616 (RL)
Seite 29	Luo et al., 2009	Figuren 2 und 3, Seite 14824; # 39904397 (CCC)
Seite 30	Huettel et al., 2006	Figuren 1 und 2, Seiten 766 und 768; # 40475912 (CCC)
Seite 31	Huettel et al., 2006	Figuren 3 und 4, Seiten 768 und 769; # 40475912 (CCC)
Seite 32	Levy et al., 2010	Figur 4, Seite 1042; # 40475901 (CCC)
Seite 33	Levy et al., 2010	Figur 7, Seite 1044; # 40475901 (CCC)
Seite 34	Averbeck & Seo, 2008	Figur 7, Seite 7; open access paper (PLoS Comput. Biol. 4); by permission from the author (B. Averbeck)
Seite 35	Averbeck & Seo, 2008	Figur 1, Seite 3; open access paper (PLoS Comput. Biol. 4); by permission from the author (B. Averbeck)
Seite 36	Daw et al., 2006	Figur 2, Seite 877; # 2421300536451 (RL)
Seite 37	Xue et al., 2009	Figuren 4 und 5, Seiten 1022-1023; # 2366411507985 (RL)
Seite 38	Boorman et al., 2009	Figur 5, Seite 739; # 40475897 (CCC)
Seite 40	Christopoulos et al., 2009	Figuren 3 und 4, Seiten 12579-12580; # 39904404 (CCC)
Seite 41	Kringelbach, 2005	Figur 2, Seite 693; # 2421310774471 (RL)
Seite 42	FitzGerald et al., 2009	Figur 3, Seite 8392; # 39904410 (CCC)
Seite 44	Burgess et al, 2007 Daw et al., 2006	Figur 2, Seite 892; by permission from The Royal Society and the author (P.W. Burgess) Figur 3, Seite 878; # 2421300536451 (RL)
Seite 45	Boorman et al., 2009	Figur 2, Seite 736; # 40475897 (CCC)
Seite 46	Paulus et al., 2003	Figur 3, Seite 1441; # 40475903 (CCC)
Seite 47	Preuschoff et al., 2008 Daw et al., 2006	Figur 5, Seite 2749; # 39904398 (CCC) Figur 4, Seite 878; # 2421300536451 (RL)
Seite 49	Beckmann et al., 2009 Christopoulos et al., 2009	Figur 3, Seite 1180; # 39904394 (CCC) Figur 2, Seite 12578; # 39904404 (CCC)

Seite 50	Behrens et al., 2007	Figur 3, Seite 1216 ; # 2421301021823 (RL)
Seite 51	Adcock et al., 2006 Adcock et al., 2006	Figuren 2 und 3, Seite 510; # 40475911 (CCC) Figur 4, Seite 511; # 40475911 (CCC)
Seite 53	Preuschoff et al., 2006	Figur 2, Seite 384; # 40475894 (CCC)
Seite 54	Izuma et al., 2008 King-Casas et al., 2006	Figur 5, Seite 289; # 40475913 (CCC) Figur 3, Seite 80; # 2360251371645 (RL)
Seite 55	King-Casas et al., 2006	Figur 2, Seite 79; # 2360251371645 (RL)
Seite 56	Preuschoff et al., 2006 Christopoulos et al., 2009	Figur 3, Seite 384; # 40475894 (CCC) Figur 2, Seite 12578; # 39904403 (CCC)
Seite 57	Bjork et al., 2004 Daniel & Pollmann, 2010	Figur 1, Seite 1796; # 39904401 (CCC) Figur 4, Seite 51; # 39904405 (CCC)
Seite 59	D'Ardenne et al., 2009	Figuren 2 und 4, Seiten 1265-1266; # 2360250325681 (RL)
Seite 60	Carter et al., 2009	Figur 3, Seite 7; open access paper (Front. Behav. Neurosci. 3), by permission from the author (R.M. Carter)
Seite 61	Fiorillo et al., 2003	Figur 3, Seite 1900; # 2360251017277 (RL)
Seite 62	Fiorillo et al., 2003	Figur S3, supporting online material; # 2360251017277 (RL)
Seite 63	Zaghloul et al., 2009 Wittmann et al., 2005	Figur 4, Seite 1499; # 2360270423793 (RL) Figur 4, Seite 463; # 40475892 (CCC)
Seite 66	Knoch et al., 2006a	Figur 2, Seite 6471; # 39904402 (CCC)
Seite 67	Fecteau et al., 2007b	Figur 3, Seite 12503; # 39904400 (CCC)
Seite 68	Knoch et al., 2006b	Figur 1, Seite 829; # 2381261318566 (RL)
Seite 71	Bechara et al., 1994	Figur 2, Seite 11; # 40475905 (CCC)
Seite 72	Wheeler & Fellows, 2008	Figuren 3 und 4, Seite 1328; # 2360231308455 (RL)
Seite 73	Koenigs et al., 2007	Figur 3, Seite 910; # 2421300078861 (RL)
Seite 75	Clark et al., 2008	Figuren 2, 4 und 5, Seiten 1314 und 1316; open access paper (Brain 131), by permission from the author (L. Clark)
Seite 76	De Martino et al., 2010	Figur 4, Seite 3790; open access paper (PNAS 107/8), by permission from the author (B. De Martino)
Seite 79	Paulus et al., 2003	Figuren 3 und 5, Seiten 1441 und 1445; # 40475903 (CCC)
Seite 81	Wright et al., 2006 Huettel et al., 2006	Figuren 1 und 3, Seiten 1812 und 1814; # 2366411075050 (RL) Figur 5, Seite 769; # 40475912 (CCC)

Seite 82	Christakou et al., 2009	Figur 4, Seite 11025; # 39904403 (CCC)
Seite 83	Lee, London et al., 2009 Gjedde et al., 2010	Figur 2, Seite 14737; # 39904395 (CCC) Figur 4, Seite 3873; open access paper (PNAS 107/8), by permission from the author (A. Gjedde)
Seite 85	Tobler et al., 2009 Tobler et al., 2007	Figuren 2 und 3, Seite 7187; PNAS paper (106/17) by permission of the author (P.N. Tobler) Figur 7, Seite 1628; # 40475914 (CCC)
Seite 87	Dreher et al., 2009	Figuren 3 und 6, Seiten 619 und 621; PNAS paper (106/2), by permission from the author (J.-C. Dreher)
Seite 88	Boettinger et al., 2007	Figuren 3-6, Seiten 14386-14388; # 39904407 (CCC)
Seite 89	Roiser et al., 2009	Figuren 2 und 3, Seiten 5988-5989; # 39904409 (CCC)
Seite 91	Lee, Chan et al., 2009 (3 Bilder)	Figuren 2, 3 und 5, Seiten 1305-1307; open access paper (Cereb. Cortex 19) by permission from the author (T.M.C. Lee)
Seite 92	Coates & Herbert, 2008	Figuren 2 und 3, Seiten 6168-6169; PNAS paper (105/16), by permission from the author (J.M. Coates)
Seite 93	Kringelbach, 2005	Figur 6, Seite 700; # 2421310774471
Seite 94	Koechlin et al., 2003	Figuren 1 und 5, Seiten 1181 und 1183; # 2360261242869 (RL)
Seite 95	Grace et al., 2007	Figur 1, Seite 221; # 40475898 (CCC)
Seite 96	Grace et al., 2007	Figur 4, Seite 225; # 40475898 (CCC)
Seite 97	Camara et al., 2009	Figur 1, Seite 352; open access paper; by permission from the author (T.F. Münte)
Seite 98	Lebreton et al., 2009	Figur 5, Seite 435; # 40475902 (CCC)
Seite 99	Hare et al., 2010	Figur 2, Seite 585; # 39904406 (CCC)
Seite 102	Kuhnen & Knutson, 2005	Figur 2, Seite 765; # 40475893 (CCC)
Seite 103	Kuhnen & Knutson, 2005	Figur 3, Seite 767; # 40475893 (CCC)
Seite 107	Dohmen et al., 2006	Figur 2, Seite 32; IZA discussion paper; by permission from the author (A. Falk)
Seite 108	Dohmen et al., 2007	Figur 4, Seite 45; IZA discussion paper; by permission from the author (A. Falk)
Seite 109	Dohmen et al., 2005	Figur 9, Seite 53; IZA discussion paper; by permission from the author (A. Falk)
Seite 110	De Martino et al., 2006	Figuren 3 und 4, Seite 686; # 2360250669628 (RL)
Seite 113	Bechara et al., 1997	Figur 2, Seite 1294; # 2360241390846 (RL)

XIII. Verwendete Abkürzungen

ACC/ACing	anteriöer cingulärer Cortex	limbisches System
dACC	dorsaler ACC	limbisches System
CC	cingulärer Cortex	limbisches System
MCC	medialer cingulärer Cortex	limbisches System
PCC	posteriöer cingulärer Cortex	limbisches System
PHG	parahippocampaler Gyrus	limbisches System
MFC	medialer frontaler Cortex	Sammelbegriff für mediale Anteile des frontalen Cortex: ACC, mOFC, mFPC, vm PFC
PFC	prä-frontaler Cortex	Großhirnrinde
mPFC	medialer PFC	Großhirnrinde
vmPFC	ventro-medialer PFC	Großhirnrinde
dmPFC	dorso-medialer PFC	Großhirnrinde
IPFC	lateraler PFC	Großhirnrinde
dIPFC	dorso-lateraler PFC	Großhirnrinde
vlPFC	ventro-lateraler PFC	Großhirnrinde
FPC	fronto-polarer Cortex	Großhirnrinde
OFC	orbito-frontaler Cortex	Großhirnrinde
mOFC	medialer OFC	Großhirnrinde
pIFS	postero-lateraler frontaler Sulcus	Großhirnrinde

PPC/pPAR	postero-parietaler Cortex	Großhirnrinde
iPS	intra-parietaler Sulcus	Großhirnrinde
IPL	lateraler parietaler Lobus	Großhirnrinde
GPI	Globus pallidus lateralis	Basalganglien
GPm	Globus pallidus medialis	Basalganglien
Pu	Putamen (dorsales Striatum)	Basalganglien
Cd	Ncl. caudatus (dorsales Striatum)	Basalganglien
NAcc/VSt	Ncl. accumbens (ventrales Striatum)	Basalganglien
SN	Substantia nigra	Mittelhirn
VTA	ventrales tegmentales Areal	Mittelhirn
LDTg	latero-dorsales Tegmentum	Mittelhirn
PPTg	pedunculo-pontines Tegmentum	Brückenhirn
LC	Locus coeruleus	Brückenhirn
DAT	Dopamintransporter (präsynaptisch)	Transportprotein
VMAT	vesiculärer Monoamintransporter	Transportprotein
5-HTT	5-HT(Serotonin)-Transporter	Transportprotein
COMT	Catechol-O-Methyltransferase	Enzym

LTP	Long-Term-Potentiation	Steigerung der synaptischen Effizienz neurophysiologisches Korrelat der Engrammierung
BOLD	Blood Oxygen Level Dependency	indirekte Messmethode neuronaler Aktivitätsänderung
fMRI	funktionelles Magnet-Resonanz- Imaging	klinisches Messverfahren zur Bestimmung funktionsbezogener Aktivierung von Hirnregionen
TMS	transcranielle Magnet-Stimulation	Methode zur Stimulation oder Inaktivierung von Regionen des Gehirns
rTMS	repetitive TMS	Methode zur Stimulation oder Inaktivierung von Regionen des Gehirns
tDCS	transcranielle Gleichstrom(DC)- Stimulation	Methode zur Stimulation oder Inaktivierung von Regionen des Gehirns
MID task	monetary incentive delay task	Aufgabe mit verzögerter Geld-Belohnung
MIE	monetary incentive encoding	Erlernen des MID-Paradigmas mit Belohnung am nächsten Tag
IGT	Iowa gambling task	Kartenspiel mit Erlernen günstiger und ungünstiger Spieloptionen
NEO-FFI	Neurotizismus-Extraversion- Offenheit-5-Faktoren-Inventar	psychologische Persönlichkeits- bewertungsskala
TCI	Temperament und Charakter Inventar	psychologische Persönlichkeits- bewertungsskala
SOEP	Sozio-Oekonomisches-Panel	Datenbank des DWI Berlin

XIV. Versuchsparadigmen

MID task: Der „probabilistic MID (Monetary Incentive Delay) task“ beinhaltet ein Spiel, bei dem der Proband am Monitor für 2 s ein Zeichen sehen kann, das sowohl eine Information über den möglichen Geldgewinn des Einzelspiels präsentiert, als auch eine Information über die Wahrscheinlichkeit, mit der dieser Gewinn eintrifft. Nichteintreffen der Annahme des Spielers wird mit einem entsprechenden Abzug des angekündigten Geldbetrags „bestraft“. Nach einer Wartezeit von 2 s, in der der Proband ein Kreuzzeichen fixiert, wird auf einem blanken Bildschirm innerhalb einer weiteren Periode von 2 s für die Dauer von 160 bis 320 ms ein Symbol präsentiert, das der Spieler anklicken kann, um sich an diesem Spieldurchgang zu beteiligen. Danach werden auf dem Bildschirm wiederum für 2 s das Ergebnis des aktuellen Einzelspiels und die im Gesamtspiel bisher erzielte Geldsumme präsentiert. Zu jeder Spielperiode wird im fMRI-Scanner ein Scan durchgeführt.

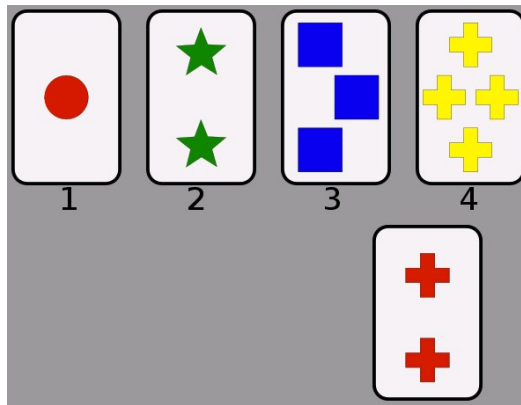
MIE task: In dieser Variante des MID task werden Bilder mit Gewinnversprechen verknüpft, ohne dass die Gewinne ausgezahlt werden. Dabei wird die Assoziation zwischen Bild und Gewinnerwartung engrammiert (das E im Akronym MIE steht für Engramm). Der mit diesem Lernvorgang verbundene Gedächtnisinhalt wird am folgenden Tag genutzt, um in einem MID task mit Präsentation der im MIE gezeigten Bilder Entscheidungen der Probanden zu untersuchen.

Ultimatum Game: Beim Ultimatum Game offeriert ein „Spielleiter“ einem Spieler einen Geldbetrag, den dieser mit einem zweiten Spieler teilen soll. Das Angebot des offerierenden Spielers kann in Abhängigkeit von der Höhe des Angebots von dem empfangenden Spieler akzeptiert oder abgelehnt werden. Lehnt der empfangende Spieler den offerierten Anteil ab – z.B. wegen unfair geringer Höhe – verlieren beide Spieler den Gesamtbetrag. Bei Normalprobanden zeigt sich, dass Angebote, deren Anteil bei weniger als 40 % der Geldsumme liegen, zunehmend als unfair eingestuft werden und mit zunehmender Unfairness zunehmend häufig abgelehnt werden. Die Ablehnung des unfairen Angebots gilt als irrationale Reaktion, da beide Spieler, also auch der Ablehnende, leer ausgehen. Daher wird das Ausschlagen des Angebots, und damit der Verzicht auf jeglichen Geldbetrag, als ein Akt der „Bestrafung“ des unfairen Spielers interpretiert.

Iowa Gambling Task (IGT): Der IGT präsentiert dem Probanden (Spieler) vier Kartenstapel (A bis D). Die Spieler werden instruiert, dass sie bei jedem Zug einer Karte einen Geldbetrag gewinnen können. Allerdings können die Karten ebenso einen Verlust einbringen. Zwei der vier Kartenstapel (A und B) gelten als „schlechte Stapel“, weil bei diesen die Wahrscheinlichkeit zu verlieren größer ist als bei den beiden „guten Stapeln“ (C und D). Obwohl A und B höhere Einzelgewinne als C und D enthalten führen Sie bei längerer Spieldauer zu Verlusten, weil die verlustreichen Spielzüge überwiegen. Die Stapel unterscheiden sich in der Anzahl der Spielzüge und damit der Dauer der Intervalle nach denen ein Verlust eintritt. Dieses Intervall ist bei den „schlechten Stapeln“ kürzer als bei den „guten Stapeln“. Das Ziel des Spiels ist es, einen möglichst hohen Gewinn zu erzielen. Die Wahl eines „guten Stapels“ führt im längeren Spielverlauf zu einem Gesamtgewinn, während die Wahl eines „schlechten Stapels“ längerfristig zu einem Verlust führt.

Modifizierter IGT: Der modifizierte IGT ist an die Untersuchung von Probanden mit Hilfe des fMRI angepasst. Die erste Modifikation besteht in der Anpassung des Tasks an die fixierte Haltung des Probanden: die Kartenstapel werden auf dem Bildschirm eines PC angeboten und der Proband kann durch Knopfdruck einen der vier Stapel wählen. Die zweite Modifikation besteht darin, dass die Wahrscheinlichkeit zu Gewinnen oder zu Verlieren jeweils 50 % ist. Die Stapel A und B werden zu „schlechten“ Stapeln, weil sie hohe Einzelgewinne, aber noch höhere Einzelverluste erbringen, und damit deren Präferenz zu einem Gesamtverlust führt. Die beiden anderen Kartenstapel (C und D) werden zu „guten“ Stapeln, weil sie zwar niedrige Einzelgewinne, aber noch niedrigere Einzelverluste erbringen, und damit deren Präferenz zu einem Gesamtgewinn führt. Dadurch, dass ein zeitlicher Abstand zwischen der Wahl des Stapels durch den Probanden und der Demonstration des Ergebnisses besteht, kann neuronal zwischen dem Entscheidungsprozess und der Ergebnisauswertung unterschieden werden.

Wisconsin Card Sorting Task (WCST): Dem Probanden werden Karten mit geometrischen Figuren von bestimmter Form, Anzahl und Farbe präsentiert (im Bildbeispiel eine Karte mit zwei roten Kreuzen). Weiterhin werden dem Probanden vier Referenzkarten (im Bildbeispiel 1 bis 4) präsentiert, die ebenfalls geometrische Figuren von unterschiedlicher Form, Anzahl und Farbe zeigen (s. nächste Seite).



aus Wikipedia (engl. web-site)

Der Proband hat die Aufgabe systematische Ähnlichkeiten der Spielkarte mit den Referenzkarten zu erkennen (im Beispiel Farbähnlichkeit mit Karte 1, gleiche Anzahl wie Karte 2, gleiche Form wie Karte 4). Im Spiel erhält der Proband einen Stapel mit Karten, die er aufgrund dieser Ähnlichkeiten einer der Referenzkarten zuordnen soll. Mit jeder Entscheidung erhält der Proband eine Rückkopplung vom Spielleiter (falsch oder richtig), sodass der Spieler nach einigen Karten das vorgegebene Prinzip der Zuordnung erkennen kann. Nach einiger Zeit wird das Zuordnungsprinzip geändert, sodass der Proband dieses Prinzip wieder neu erkennen muss.

Cambridge Gamble Task (CGT): Dem Probanden wird auf dem Bildschirm eines PC eine Reihe von 10 Quadraten präsentiert, die entweder rot oder blau gefärbt sind. Die Quadrate können mit einem rot:blau-Verhältnis zwischen 9:1 und 1:9 auftreten. Im unteren Teil des Touchscreen kann der Proband rot oder blau wählen. Zum Start des Spiels erhält der Proband ein Punktekonto, das gefüllt ist. Er wird darüber informiert, dass unter einem der roten oder blauen Quadrate ein Guthaben versteckt ist, auf dessen Existenz er wetten kann. Der Proband kann durch Berühren einer Wetttaste den dort vorgegebenen Betrag setzen. Wettbeträge können aufsteigend oder absteigend zwischen 5, 25, 50, 75 oder 95 % des Punktestands auf dem Konto des Probanden ausmachen. Da diese Anteile in 5 s Inkrementen gezeigt werden, hängt der Wetteinsatz von der Risikobereitschaft, von der Impulsivität (Reaktionszeit) bzw. von der zögerlichen Haltung des Probanden ab.

Preferred Gambles Task (Risk Attitude Task): Dieser Task wird in der Literatur der Wirtschaftswissenschaften häufig eingesetzt, um bei ökonomischen Studien die Risikoeinstellung der Probanden zu untersuchen. Dabei wurde beobachtet, dass die

Neigung der Probanden, riskante Wetten einzugehen, über lange Zeit stabil ist (17 Monate), weshalb der Task als geeignet gilt, u.a. pathologisches Spielverhalten zu untersuchen. Das Spiel hat eine „sichere“ Option (1:10 Chance \$ 29 zu gewinnen; 9:10 Chance \$ 12 zu gewinnen) und eine „riskante“ Option (1:10 Chance \$ 29 zu gewinnen; 9:10 Chance \$ 0,75 zu gewinnen). Im ersten Block wird dieses Spiel – wie dargestellt – im Gewinn-Kontext gespielt. Im zweiten Block wird das Spiel im Verlust-Kontext gespielt (framing). Ausgehend von einem Startkapital von \$ 30 besteht eine 1:10 Chance \$ 15 zu verlieren und eine 9:10 Chance \$ 18 zu verlieren, bzw. eine 1:10 Chance \$ 1 zu verlieren und eine 9:10 Chance \$ 29,25 zu verlieren. Zwei weitere Blöcke spiegeln die ersten beiden Blöcke mit um \$ 50 oder \$ 40 erhöhten Beträgen eines Gewinns oder Verlusts (Startkapital im Verlustkontext: \$ 100). Jeder der vier Blöcke wird mit 9 Spielen gespielt, also insgesamt 36 Spiele pro Task. Bestimmt wird für jeden Probanden: der relative Anteil der Präferenz von sicheren Spielen in Block 1 und 3 (gain frame), sowie der relative Anteil der Präferenz von sicheren Spielen bei hohen Spieleinsätzen (Block 3 und 4).

Perceptual Categorization Task: Dieser Task besteht in der Kategorisierung von Symbolen (Ring mit Öffnung oder zwei kurze parallele Linien) deren Strichdicke und deren Orientierung im zweidimensionalen perzeptualen Raum (Winkeleinstellung der Öffnung) variiert. Die Probanden führen zwei Tasks aus: im ersten Task wird einer der Symboltypen mit positivem oder negativem Winkel der Öffnung präsentiert, während im zweiten Task das jeweils andere Symbol mit anderer Kategorie der Eigenschaften präsentiert wird. Die Neigungswinkel variieren um 12 Grad. Die Entscheidung für einen der Stimulustypen – falls korrekt – wird mit € 0,20 belohnt. Die Probanden sollen die einzelnen Symbole relativ zum vorgegebenen Symbol kategorisieren (korrekte Form, korrekter Winkel). Eine richtige Entscheidung wird durch ein Lichtsignal oder durch einen Ton angezeigt (kognitives feedback task), bzw. durch die Präsentation der Abbildung einer 20 Cent-Münze (monetary reward task). In der Trainingsphase der Untersuchung werden dem Probanden die beiden Task alternierend in einem Block von je 50 Durchgängen mit gleicher basaler Häufigkeit präsentiert (Lernphase des Categorization Tasks). Die Untersuchung mit fMRI-Messung wird am nächsten Tag durchgeführt. Dabei werden die Probanden bei richtigen Entscheidungen tatsächlich mit 20 Cent belohnt.