

Originalartikel

Funktionelle Hemisphärenasymmetrie der Selbstkontrolle?

Daria Knoch

Institut für Empirische Wirtschaftsforschung, Universität Zürich

Zusammenfassung. Durch die Fähigkeit zur Selbstkontrolle gelingt es uns, diejenigen Aktivitäten zu unterdrücken, die einem angestrebten Ziel oder dem aktuellen sozialen Kontext entgegenstehen. Welche neuronalen Prozesse liegen der Selbstkontrolle zugrunde? Ein vertieftes Verständnis der relevanten neuronalen Mechanismen kann insofern von therapeutischer Relevanz sein, als Störungen der Selbstkontrolle ein zentrales Merkmal vieler neurologischer und psychiatrischer Erkrankungen darstellen. Der vorliegende Artikel fasst vorwiegend eigene experimentelle Arbeiten zusammen, deren Resultate die – aufgrund von Beobachtungen an Patienten mit Schädigungen im Frontalhirn formulierte – Annahme einer lateralisierten Organisation der Selbstkontrolle stützen. Basierend auf diesen Berichten formulieren wir die Schlussfolgerung, dass die Fähigkeit zur Selbstkontrolle, die für ein adäquates Entscheidungsverhalten von fundamentaler Bedeutung ist, über rechtsseitige Regelsysteme organisiert ist und durch kortikale Stimulation vorübergehend moduliert werden kann.

Schlüsselwörter: Selbstkontrolle, Präfrontalkortex, Hemisphärenspezialisierung, Transkranielle Magnetstimulation, Transkranielle Gleichstromstimulation

Functional Hemispheric Assymetry of Self-Control

Abstract. The conscious control of thought, action, and emotions may be considered as a distinctive feature of human cognition. Moreover, the ability to override immediate urges is not only relevant for adaptive individual decision-making but also contributes to harmonious social interactions. Which neuronal processes form the bases of self-control? The present article summarizes recent studies stressing the fundamental importance of self-control in the process of individual and social decision-making. Our results confirm the asymmetric role of the prefrontal cortex in self-control processes and show that cortical stimulation can modulate this fundamental human capacity.

Keywords: decision-making, prefrontal cortex, self-control, transcranial magnetic stimulation, transcranial direct current stimulation, hemispheric asymmetry

Stellen Sie sich vor, Sie seien übergewichtig und erspähen plötzlich ihr Lieblingsgebäck im Schaufenster einer Bäckerei. Wie schaffen Sie es, der süßen Versuchung zu widerstehen? Oder, um andere Beispiele zu nennen, wie schaffen Sie es, ihre Geldauslagen in Schranken zu halten oder einer sexuellen Versuchung mit negativen Folgen standzuhalten?

Will ein Ziel erreicht werden, erfordert dies ein gewisses Mass an Selbstkontrolle, d. h. die Fähigkeit, automatisierte, inadäquate Reaktionen und unmittelbare Impulse zu unterdrücken (Baumeister et al., 1993; Freitas et al., 2002; Goschke, 2002; Muraven & Baumeister, 2000; Tangney et al., 2004). Impulsives Verhalten wird begriffen als Verhalten, das nicht genügend reguliert ist und das einem spontanen Impuls entspringt. Impulsives Kaufverhalten, zum Beispiel, umfasst den plötzlichen Drang, ohne vorherige Absicht etwas zu kaufen und diesem Impuls ohne Überlegung nachzugeben.

Die Fähigkeit zur Selbstkontrolle ist dabei nicht nur für ein adäquates *individuelles* Entscheidungsverhalten wichtig, sondern trägt auch zu harmonischer *sozialer* Interaktion bei. So kann das Unterdrücken des Wunsches nach einer heftigen Gefühlsreaktion nötig sein, um die Eskalation eines zwischenmenschlichen Konflikts zu vermeiden. Die Fähigkeit zur Selbstkontrolle spielt auch bei der Anwendung von Vorurteilsprozessen eine wichtige Rolle. Denn im Gegensatz zur unvermeidbaren, automatischen Aktivierung von Stereotypen und Vorurteilen kann deren Anwendung intentional durch Selbstkontrollprozesse verhindert werden (Devine, 1989; Payne, 2005). Die erfolgreiche Selbstkontrolle ist demnach für das Erreichen von Zielen notwendig und eine zwingende Voraussetzung für das Befolgen von moralischen, gesetzlichen und sozialen Normen (Gailliot et al., 2006; Vohs & Heatherton, 2000). Ohne diese Fähigkeit wären wir Sklaven unserer emotio-

nen Impulse, Versuchungen und Wünsche, und wären deshalb nicht in der Lage, uns sozial angemessen zu verhalten bzw. unser Verhalten an sozialen Normen und Regeln auszurichten.

Die Rolle des Frontalhirns bei der Ausübung von Selbstkontrolle

Hinweise aus Läsionsstudien

Seit ersten Fallberichten vor mehr als hundert Jahren (Welt, 1888) wird vermutet, dass ein intaktes Frontalhirn, insbesondere der Präfrontalkortex (PFK), für die Selbstkontrolle und die Ausrichtung des Verhaltens an Normen und sozialen Regeln entscheidend ist. Während Patienten mit Schädigungen der präfrontalen Hirnrinde oftmals intakte kognitive Leistungen erbringen, zeigen diese Patienten häufig ein Unvermögen, unmittelbaren Bedürfnissen und Impulsen zu widerstehen (Damasio, 1996; Nyffeler & Regard, 2001; Shallice & Burgess, 1991; Stuss & Benson, 1986). So können sie eine verminderte Verhaltenskontrolle aufweisen und taktlos, aggressiv und reizbar agieren. Häufig ist das Verhalten von Patienten mit Verletzungen des PFK durch sozial unangemessenes Verhalten, inadäquate Bemerkungen und Gesten, Unaufmerksamkeit und Ablenkbarkeit charakterisiert. Solche Zeichen von Enthemmung und Distanzlosigkeit haben fast immer schwerwiegende soziale Konsequenzen (Landis et al., 1990; Starkstein & Robinson, 1997).

Entwicklung der Selbstkontrolle und die Reifung des Frontalhirns

«Learning to control or inhibit behaviors that violate personal or societal norms is one of the centrally defining characteristics of normal child development» (Marsh et al., 2006, p. 849).

Die Fähigkeit, Versuchungen zu widerstehen und spontane Impulse zu unterdrücken lernen Kinder erst mit zunehmendem Alter. In Experimenten zum so genannten Belohnungsaufschub (Mischel et al., 1972; Mischel et al., 1989) sollen Kinder sich entscheiden, ob sie eine kleine Belohnung sofort haben wollen, oder lieber auf eine spätere, dafür aber größere Belohnung warten möchten. Die Fähigkeit zum Belohnungsaufschub, so zeigen diese Studien, wird erst mit zunehmender Selbstkontrolle möglich. Diese Fähigkeit hängt wiederum vom Grad der Reifung des Frontalhirns ab, welches verglichen mit anderen Arealen ontogenetisch am spätesten ausreift. So setzen im PFK um das 16. Lebensjahr herum synaptische Pruning- und Eliminationsprozesse ein, die sich bis in das frühe Erwachsenenalter hinziehen (Gogtay et al., 2004; Sowell et al., 2003). Dies erklärt zum Teil das erhöhte Risikoverhalten von Jugendlichen (Chambers et al., 2003). Die neuronal noch nicht

ausgereifte Verhaltenshemmung von Jugendlichen zeigt sich im sozialen Kontext auch darin, dass Impulse meist ungefiltert zum Ausdruck gebracht werden.

Etlche Befunde legen demnach nahe, dass der PFK an der Selbstkontrolle beteiligt ist. Umstritten ist aber, ob es sich um die eher dorsalen oder orbitofrontalen Areale handelt. Aus der klinischen Literatur zu schließen beeinträchtigen insbesondere orbitofrontale Verletzungen die Selbstkontrolle im sozialen Kontext (Cummings, 1995; Damasio et al., 1990; Stuss & Benson, 1986). Allerdings gibt es einige funktionelle Bildgebungsstudien, die auch dem dorso-lateralen PFK eine wichtige Rolle für kognitive Kontrollprozesse zuschreiben (Ernst et al., 2002; Kerns et al., 2004; Miller & Cohen, 2001).

Funktionale Hemisphärenspezialisierung

Klinische Beobachtungen, die verminderte Selbstregulationskompetenzen nach Läsionen berichten, stützen die Annahme der *lateralisierten* Organisation der Selbstkontrolle. Eine defizitäre Selbstkontrolle bzw. eine Beeinträchtigung der Fähigkeit, Handlungen und Gedanken willentlich zu kontrollieren, ist dabei insbesondere bei Patienten mit *rechtsseitigen* Läsionen zu beobachten (Blair & Cipolotti, 2000; Clark et al., 2003; Regard et al., 2003; Regard et al., 2003b; Regard & Landis, 1997; Shulman, 1997; Starkstein & Robinson, 1997; Tranel et al., 2002). So können Patienten mit rechtsfrontalen Verletzungen beispielsweise eine sekundäre Manie entwickeln, sich distanzlos benehmen oder gesellschaftliche Konventionen missachten (Cummings, 1997; Starkstein et al., 1990). Aber auch bei neurodegenerativen Erkrankungen, wie etwa der frontotemporalen Demenz, die vor allem durch Wesensveränderungen und Störungen des Sozialverhaltens wie Taktlosigkeit, Unzuverlässigkeit bis hin zu kriminellen Handlungen geprägt ist, scheint insbesondere die asymmetrisch rechtsseitige Pathologie für die sozial unerwünschten Verhaltensweisen ursächlich zu sein (Mychack et al., 2001).

Obwohl die Beziehungen zwischen defizitärer Selbstkontrolle und dem Ort der strukturellen Veränderung im Gehirn gut dokumentiert ist, wurde die Annahme einer hemisphärisch lateralisierten Regulierung der Selbstkontrolle mit wenigen Ausnahmen (Clark et al., 2003; Tranel et al., 2002) nicht explizit untersucht. Patientenstudien erlauben beschränkte Aussagen (Rorden & Karnath, 2004), da die Möglichkeiten für experimentelle Manipulationen limitiert sind und Interpretationen durch Variablen wie z. B. unterschiedliche Läsionsgröße und -ätiologie, sowie durch eine beschränkte Anzahl Patienten erschwert werden können. Läsionsstudien können zudem hinsichtlich der Funktion spezifischer Hirnareale keine eindeutige Antwort geben, da Verhaltensänderungen auch Ausdruck der kompensatori-

schen Funktion der ungeschädigten Areale oder Diaschisiseffekte sein können.

Zur Untersuchung von Hemmungsprozessen wurden bisher häufig Aufgaben eingesetzt, die die Unterdrückung automatisierter Reaktionsantworten erfordern, beispielsweise der Stroop- und Go/Nogo-Tests. In Studien, die diese oder ähnliche Paradigmen verwendeten, konnte die Verhaltensinhibition als wichtige Funktion des rechten PFK identifiziert werden (Aron et al., 2003; Aron et al., 2004; Asahi et al., 2004; Chikazoe et al., 2007). Paradigmen, die komplexere Verhaltensinhibitionsprozesse untersuchen, wie etwa das Widerstehen von Versuchungen oder das Ausüben von Selbstkontrolle in einem sozialen Kontext, sind indes bisher selten und erst in jüngerer Zeit untersucht worden. So wurden männlichen Probanden erotische Filme gezeigt, während sie im Scanner lagen (Beauregard et al., 2001). In einer Kondition wurden die Versuchspersonen angehalten, ihre sexuelle Erregung willentlich zu unterdrücken. In der anderen Kondition erhielten die Probanden keine Instruktion. Das Betrachten dieser Filme ohne bestimmte Instruktion ging mit einer erhöhten Aktivierung in limbischen Hirnregionen einher. Die willentliche Unterdrückung der sexuellen Erregung hingegen führte zu einer erhöhten Aktivierung des rechten dorsolateralen PFK und rechten Gyrus cinguli. Auch andere bildgebende Studien, die komplexere Verhaltens- und Emotionsregulation untersuchen, legen nahe, dass die *rechte* präfrontale Hirnrinde für die Selbstkontrolle von wesentlicher Bedeutung ist (Ernst et al., 2002; Fishbein et al., 2005; Levesque et al., 2003). Ebenfalls in die gleiche Richtung weisen schließlich Resultate zur neurobiologischen Grundlage des Lügens – eine immens wichtige Funktion für das Sozialverhalten. Auch für das Lügen werden komplexe Inhibitionsprozesse gebraucht, um die «Wahrheit» zu unterdrücken. Mehrere bildgebende Studien zeigen, dass der rechte laterale PFK eine bedeutende Rolle beim Lügen, bzw. bei der Unterdrückung der Wahrheit spielt (Nunez et al., 2005; Phan et al., 2005; Spence et al., 2001).

Evidenz für die Rolle des rechten Präfrontalcortex bei der Ausübung der Selbstkontrolle im sozialen Kontext stammt auch aus einer bildgebenden Studie, bei der die Probanden aufgefordert wurden, Schokolade zu essen. Nach einer Weile wurde eine Sättigung erreicht; die Schokolade geriet demnach zu einem aversiven Stimulus. Die Experimentalregeln verlangten allerdings, dass die Probanden weiterhin Schokolade zu sich nahmen. Die Angabe der Probanden, nicht mehr weiter essen zu wollen und die Aufforderung der Versuchsleitung, die Regeln zu befolgen, korrelierte positiv mit der Aktivität im rechten PFK. Der rechte PFK muss also den Impuls unterdrücken, den aversiven Stimulus zurückzuweisen, um sich den Regeln des Experiments entsprechend zu verhalten (Small et al., 2001). Häufig lässt sich auch im klinischen Alltag beobachten, dass sich Patienten mit rechtsseitigen Frontalhirnverletzungen in diagnostischen Situationen teilweise nicht gut an die Testregeln halten können, obwohl sie sich deren bewusst sind.

Zwar haben funktionelle bildgebende Studien einige Hinweise für die lateralisierte Organisation der Selbstkontrolle geliefert. Doch mit dieser Methode kann die mit einer bestimmten Aufgabe einhergehende Hirnaktivität nur passiv gemessen werden, was keine kausalen Schlüsse bezüglich Veränderungen der Hirnaktivität und kognitiver Tätigkeit erlaubt. Eine direkte Untersuchung kausaler Hirn-Verhaltens-Beziehungen verlangt eine kontrollierte Manipulation der Hirnaktivität mit direkter Messung von Verhaltensänderungen. Eine solche Manipulation ermöglicht die Technik der transkraniellen Magnetstimulation (TMS; für eine gute Übersicht siehe Jäncke, 2005 sowie Hallett, 2007). Wird diese Technik niederfrequent über mehrere Minuten hinweg angewendet (repetitive transkranielle Magnetstimulation, rTMS), kann die Funktion eines stimulierten Areals vorübergehend unterbrochen werden (Robertson et al., 2003).

Nachfolgend werden Arbeiten vorgestellt, die diese und ähnliche Techniken angewendet haben, um der Frage nach einer funktionellen Hemisphärenasymmetrie systematisch nachgehen zu können. Dabei wurde versucht, die Selbstkontrolle in gesunden Personen sowohl beim individuellen wie beim sozialen Entscheidungsverhalten durch frontale Stimulation spezifisch zu verändern.

Individuelles Entscheidungsverhalten: Verringerte Selbstkontrolle führt zu gesteigerter Risikofreude

Um die Selbstkontrolle in einer individuellen Entscheidungssituation zu untersuchen (Knoch et al., 2006a), wurde eine Aufgabe gewählt, bei der konkurrierende Handlungstendenzen vorliegen, bzw. die einen Konflikt zwischen impulsiven und reflektiven Komponenten birgt. Es handelt sich hierbei um die so genannte «Cambridge Risk Task», die bereits bei mehreren Studien eingesetzt wurde (z. B. Ersche et al., 2005; Rogers et al., 1999). Die Versuchspersonen konnten binär zwischen Optionen mit hoher Wahrscheinlichkeit und geringer Belohnung und Optionen mit geringer Wahrscheinlichkeit und hoher Belohnung wählen. Mit anderen Worten: sichere Wahlen haben mit hoher Wahrscheinlichkeit eine Belohnung zur Folge, jedoch ist diese Belohnung relativ gering. Im Gegensatz dazu haben riskante Wahlen eine geringe Wahrscheinlichkeit einer Belohnung, erfolgt allerdings eine, so ist diese wesentlich höher. In der «Risk Task» werden die Wahrscheinlichkeiten des Eintreffens einer Belohnung nicht numerisch aufgelistet. Vielmehr werden sie implizit angegeben: Die Versuchsperson sieht eine Reihe von roten und blauen Boxen am Bildschirm, wobei sich die Wahrscheinlichkeiten von einem Durchgang zum anderen zufällig ändern (Abbildung 1). Der Versuchsperson wird gesagt, dass der Computer zufällig in einer der roten oder blauen Schachteln ein «Gewinnsymbol» versteckt hat. Sie muss nun entscheiden, ob sich das Symbol in einer blauen oder roten Box verbirgt,

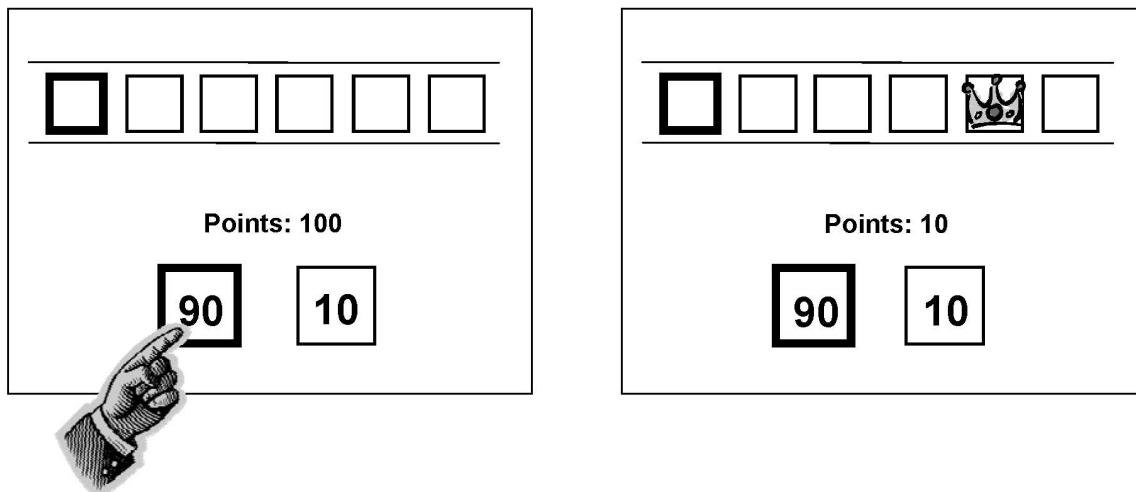
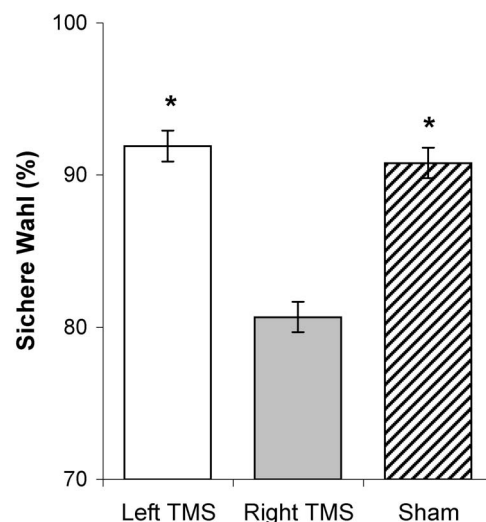


Abbildung 1. Diese Abbildung zeigt einen Versuchsdurchgang, wie es am Computerbildschirm wiedergegeben wird. Den Teilnehmern wurden sechs Boxen in roter oder blauer Farbe gezeigt in dieser Schwarz-weiß-Version der Abbildung sind die roten Boxen durch weiße Boxen mit fettem Rahmen ersetzt, blaue Boxen durch weiße Boxen mit dünnem Rahmen dargestellt). Die Anzahl der roten und blauen Boxen variierte von Versuch zu Versuch entsprechend einer bestimmten, pseudo-zufälligen Sequenz (im Beispiel 5:1). Die Teilnehmer mussten wählen, ob sich das «Gewinnsymbol» unter einer blauen oder roten Box befindet. Sie mussten nicht genau die Box wählen, in welcher das Symbol versteckt war, sondern mussten nur die Farbe der Box wählen (im linken Panel durch eine schematische Hand illustriert, die in diesem Beispiel auf die rote Box zeigt). Die Wahrscheinlichkeit, das Symbol zu finden, war direkt mit dem Verhältnis zwischen blauen und roten Boxen verknüpft. Für einen Durchgang mit 5 blauen Boxen und 1 roten Box besteht eine Wahrscheinlichkeit von 5:6, dass das Gewinnsymbol in einer blauen Box enthalten ist, aber nur eine Chance von 1:6, dass es in der einzelnen roten Box steckt. Die Versuchspersonen wurden belohnt oder bestraft, je nachdem, ob sie die richtige Boxenfarbe wählten oder nicht. Die Größe der Belohnung wurde dabei wie folgt variiert (10:90, 20:80, 30:70 und 40:60). Die größere Belohnung (und Strafe) wird immer mit der Wahl der riskanten Option verbunden (d. h. die Farbe mit der geringsten Anzahl Boxen), während die kleinste Belohnung (und Strafe) mit der Wahl der sicheren Option verbunden ist. Eine richtige Wahl führt zur Addition der Anzahl Punkte, die mit diesem spezifischen Szenario verbunden sind, während eine falsche Wahl zum Abzug derselben Punktezahl führt (das Beispiel im rechten Panel zeigt eine falsche Wahl, die zum Abzug von 90 Punkten führt). Adaptiert von Knoch et al. (2006a), Copyright 2006, Society for Neuroscience.

indem sie einen Knopf in der entsprechenden Farbe drückt. In dieser Aufgabe werden die Versuchspersonen anfänglich von den Optionen mit hoher Belohnung des höheren Gewinns wegen angezogen, eine Tendenz, die normalerweise durch Kontrollmechanismen unterdrückt wird, weil auf lange Sicht die sichere Alternative eindeutig höhere Gewinne einbringt. Die Entscheidungsaufgabe wurde nun unmittelbar nach einer 15 Minuten dauernden 1 Hz-rTMS Stimulation ausgeführt. Dabei gab es drei verschiedene Stimulationsgruppen: Stimulation über dem rechten PFK ($N = 9$); Stimulation über dem linken PFK ($N = 9$); Pseudostimulation ($N = 9$). Aufgrund der oben beschriebenen Befunde aus Läsionsstudien wurde die Hypothese formuliert, dass Versuchspersonen, deren Funktion des rechten PFK vorübergehend unterbrochen wurde, eine verminderte Selbstkontrolle haben, was zu einem erhöhten Risikoverhalten führt.

Die über dem rechten PFK stimulierten Teilnehmer wählten in höherem Masse die riskante Option als die über dem linken PFK stimulierten Teilnehmer oder jene Versuchspersonen, deren Stimulation nur vorgetäuscht war (Abbildung 2). Wir konnten somit nachweisen, dass Personen wesentlich risikofreudigere Entscheide treffen und



* = $p < 0.05$

Abbildung 2. Prozentsatz der Wahl der sicheren Option (Mean \pm SEM) für alle drei Gruppen. Adaptiert von Knoch et al. (2006a), Copyright 2006, Society for Neuroscience.

selbst auf die Gefahr einer größeren Bestrafung hin die höhere potenzielle Belohnung wählen, nachdem die Funktion ihres rechten, nicht aber linken dorsolateralen Präfrontalkortex unterbrochen worden war.

Diese Resultate verleiten zur Spekulation, dass die im Alltag beobachteten interindividuellen Unterschiede im Risikoverhalten unterschiedlichen Aktivitätsniveaus des rechten PFK entsprechen könnten. Je höher dieses Niveau ist, desto geringer ist die Risikofreudigkeit der Person.

In einer Folgestudie (Fecteau et al., im Druck) wurde der Frage nachgegangen, ob ein erhöhtes Aktivitätsniveau im rechten PFK die Selbstkontrolle verstärkt und damit die Risikofreudigkeit senkt. Wenn ja, hätte dies eventuell weiterführende klinische Anwendungsmöglichkeiten bei Personen mit Selbstkontrollstörungen. Um die spontane Aktivität im PFK zu erhöhen, wurde die transkranielle Gleichstromstimulation (tDCS) gewählt. Die tDCS induziert einen intrazerebralen Stromfluss. Hierdurch lässt sich die Ruhemembranspannung kortikaler Neurone verschieben und deren Erregbarkeit modulieren. Neurone entladen bei einer Depolarisationsspannung von -50 mV, bei einer Hyperpolarisation nimmt die Wahrscheinlichkeit der Auslösung eines Aktionspotenzials ab, bei Depolarisation zu (Liebetanz et al., 2002; Nitsche & Paulus, 2001). Je nach Polarität der Stimulation kann demnach die kortikale Erregbarkeit gesteigert (anodale tDCS) oder reduziert (kathodale tDCS) werden (Antal et al., 2004a,b; Fregni et al., 2005; Matsunaga et al., 2004). tDCS hat im Vergleich zur rTMS einen zusätzlichen Vorteil, weil das Testen von Verhaltensweisen *während* der Stimulation möglich wird (Gandiga et al., 2006). Basierend auf den Resultaten der oben erwähnten Studie stellten wir die Hypothese auf, dass die Erhöhung der Aktivität des rechten dorsolateralen PFK mittels anodaler tDCS über diesem Areal zu einem weniger risikofreudigen Verhalten führen würde. Für eine detaillierte Beschreibung des Stimulationsprotokolls siehe (Fecteau et al., im Druck). Versuchspersonen, die über dem rechten dorsolateralen PFK eine anodale und über dem linken dorsolateralen PFK eine kathodale Stimulation erhielten, wählten signifikant öfter die sicheren Optionen, und erzielten mehr Gewinn im Vergleich zu den Teilnehmern mit Placebostimulation. Im Gegensatz dazu unterscheiden sich Teilnehmer mit einer anodalen Stimulation über dem linken dorsolateralen PFK in ihrem Risikoverhalten nicht von denjenigen mit Placebostimulation.

Selbstkontrolle in einer sozialen Entscheidungssituation

Zivilisiertes menschliches Zusammenleben setzt die Einhaltung von elementaren sozialen Normen voraus. Die Einhaltung solcher Normen wird unter anderem dadurch sichergestellt, dass Menschen bereit sind, Normverletzern entgegenzutreten und sie gegebenenfalls auch auf eigene

Kosten zu bestrafen. Dieses Verhalten steht häufig im Widerspruch zum ökonomischen Eigennutz des Bestrafenden und verlangt die Kontrolle und Unterdrückung eigennütziger Impulse.

Das Ultimatum Spiel (UG) stellt ein nützliches Werkzeug für das Studium der neuronalen Mechanismen der Selbstkontrolle im Zusammenhang mit dem sozialen Entscheidungsverhalten dar. Es eignet sich zur Untersuchung des Entscheidungskonflikts zwischen wirtschaftlichem Eigeninteresse einerseits und Fairnesspräferenzen andererseits. In diesem Spiel müssen sich zwei anonyme Personen, ein «Anbieter» und ein «Empfänger», über die Teilung einer bestimmten Geldsumme (z. B. 20 Schweizer Franken, CHF) einigen. Der Anbieter kann einen Vorschlag machen, wie die CHF 20 zwischen den beiden aufgeteilt werden sollen, indem er dem Empfänger ein ganzzahliges Angebot X macht. Wenn der Empfänger dieses annimmt, behält jeder Spieler den Betrag, der ihm vom Anbieter zugeteilt wurde. Wenn der Empfänger das Angebot ablehnt, erhält keiner der Spieler Geld. Ist der Empfänger allein durch das Eigeninteresse motiviert, wird er jedes Angebot, auch ein sehr tiefes wie beispielsweise CHF 1 akzeptieren, weil CHF 1 besser ist als CHF 0. Wenn er jedoch von Fairnesspräferenzen gelenkt ist, könnte er tiefe Angebote ausschlagen, weil sie ihm unfair erscheinen. So steht der Empfänger in Fall eines tiefen Angebotes im Konflikt zwischen seinem wirtschaftlichen Eigennutz, der ihn dazu drängt, das Angebot anzunehmen, und seinem Empfinden für Gerechtigkeit, das ihm zur Ablehnung rät. Beim UG werden tiefe Angebote sehr häufig abgelehnt (Güth et al., 1982; Henrich et al., 2001), auch wenn die Einsatzniveaus so hoch sind wie drei Monatslöhne (Cameron, 1999). Für Angebote von unter 25 % der Geldsumme wurden Ablehnungsraten von bis zu 80 % beobachtet (Camerer, 2003).

Eine bildgebende Studie (Sanfey et al., 2003) zeigte, dass sowohl die anteriore Insel wie auch der dorsolaterale PFK aktiviert werden, wenn der Empfänger über Ablehnung oder Akzeptanz eines unfairen Angebots entscheidet. Die Tatsache, dass der dorsolaterale PFK stärker aktiv ist, wenn die Versuchspersonen einem ungerechten Angebot gegenüberstehen im Vergleich zu einem fairen Angebot (Sanfey et al., 2003) ist allerdings kein schlüssiger Beweis dafür, dass eine erhöhte Aktivität des dorsolateralen PFK wesentlich bei Entscheidungsprozessen des Empfängers beteiligt ist. Man könnte auch argumentieren, dass dieser Bereich nicht kausal am Entscheid beteiligt ist, unfaire Angebote anzunehmen oder abzulehnen. Um diese Frage zu untersuchen, haben wir präfrontale niederfrequenz-rTMS an 52 Versuchspersonen (in der Rolle des Empfängers) appliziert (linker dorsolateraler PFK, $N = 17$; rechter dorsolateraler PFK, $N = 19$; Placebo, $N = 16$). Dem anonymen Anbieter standen jeweils CHF 20 zur Verfügung (Knoch et al., 2006b). Um genügend Beobachtungen von Seiten der Empfänger zu erhalten, beschränkten wir den Strategieraum des Anbieters, sodass nur Angebote von CHF 10, 8, 6 oder 4 möglich waren. Offensichtlich sind CHF 10 das gerechteste Angebot, weil sie den Einsatz gleichmäßig auf-

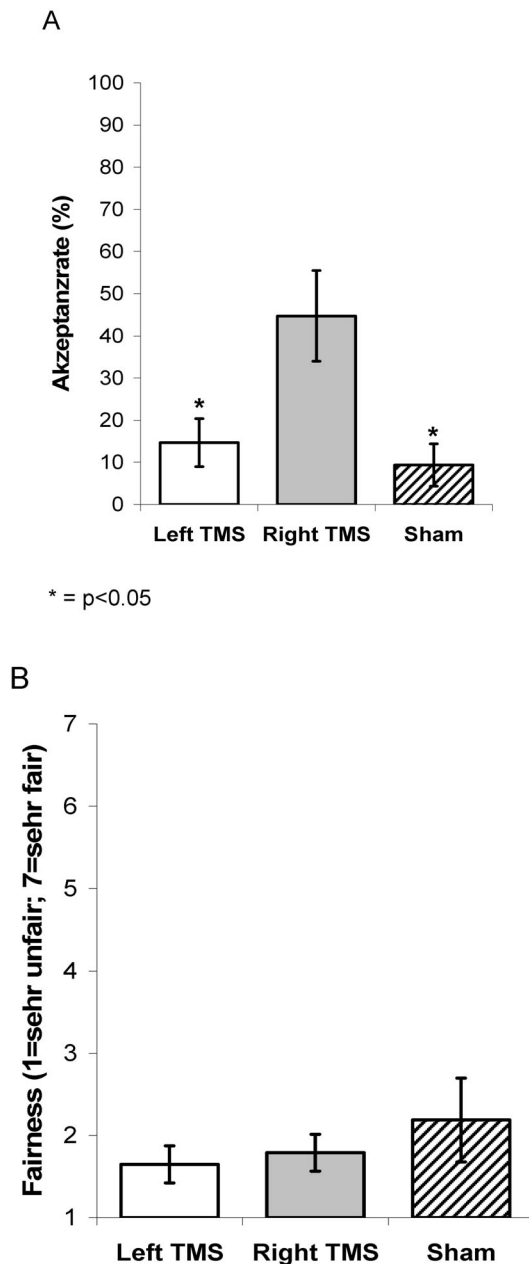


Abbildung 3. Verhaltensreaktionen und Fairnesseinschätzungen (Mean \pm SEM.) bezüglich des unfairsten Angebotes von CHF 4. **(A)** Akzeptanzrate bei allen Gruppen. Die Versuchspersonen, die über dem rechtem PFK stimuliert wurden zeigen eine signifikant höhere Akzeptanzrate als Versuchspersonen der beiden anderen Stimulationsgruppen (Mann Whitney U tests, zweiseitig, $p < .05$). **(B)** Fairnesseinschätzungen der drei Gruppen (1 = sehr unfair; 7 = sehr fair). Den Empfängern wurde eine Liste von allen möglichen Angeboten gezeigt, und sie wurden aufgefordert, auf einer siebenstufigen Skala anzugeben, wie gerecht und ungerecht sie das Angebot empfanden (1 = sehr ungerecht, 7 = sehr gerecht). Die Teilnehmer aller drei Gruppen empfanden ein Angebot von 4 CHF als sehr unfair, und es gibt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Gruppen. Adaptiert von (Knoch et al., 2006b).

teilen, während CHF 4 das ungerechteste Angebot darstellt.

Durch die vorübergehende Unterbrechung der präfrontalen Funktion mittels niederfrequenten rTMS (Robertson et al., 2003) lassen sich zwei mögliche Hypothesen testen. Ist das Fairnessmotiv der primäre Impuls, müsste ein unfaires Angebot beim Empfänger eine unmittelbare Ablehnung auslösen, welche aber wiederum durch das kognitive Ziel, möglichst viel Geld zu verdienen, unterdrückt wird (Sanfey et al., 2003). Wird mittels rTMS die Funktion des PFK unterbrochen müsste laut dieser Hypothese die Akzeptanzrate für unfaire Angebote sinken, da der Fairnessimpuls nun ungehemmt zum Ausdruck kommen kann. Es wäre allerdings auch der umgekehrte Fall möglich, nämlich dass der primäre Impuls materieller Eigennutz ist, welcher durch präfrontale Strukturen gehemmt werden muss, um im vorliegenden Fall unfaires Verhalten auf eigene Kosten zu bestrafen. In letzterem Fall sollte eine Funktionsunterbrechung des PFK zu einer erhöhten Akzeptanz von unfaireren Angeboten führen (Adolphs, 2001).

In diesem Abschnitt wird auf die Akzeptanzrate hinsichtlich des tiefsten Angebotes fokussiert, weil hier die Spannung zwischen Fairness und Eigennutz am größten ist. Abbildung 3A zeigt, dass die rechte dorsolaterale PFK-Gruppe eine wesentlich höhere Akzeptanzrate als die linke dorsolaterale PFK- und die Placebo-Gruppe aufweist. Diese Unterschiede können interessanterweise nicht auf unterschiedliche Fairnesseinschätzungen der Gruppen zurückgeführt werden. Unmittelbar nach dem UG wurden die Versuchspersonen gebeten, ihre Beurteilung der Fairness hinsichtlich der verschiedenen Angebote auf einer siebenstufigen Skala anzugeben. Die Versuchspersonen aller drei Untersuchungsgruppen stuften das tiefste Angebot von CHF 4 als ziemlich unfair ein, und es gab keine Unterschiede in den Fairness-Urteilen der Gruppen (Abbildung 3B). Trotz der Tatsache also, dass die Versuchspersonen in allen drei Gruppen tiefe Angebote als sehr ungerecht einstufen, zeigten Versuchspersonen, bei denen die Funktion des rechten dorsolateralen PFK kurzfristig unterbrochen wurde, viel höhere Akzeptanzraten. Die gleichen Ergebnisse wurden beim anderen unfaireren Angebot von 6 CHF festgestellt.

In der oben erwähnten bildgebenden Studie des UG (Sanfey et al., 2003) zeigten sich bilaterale präfrontale Aktivierungen (wenn auch auf der rechten Hemisphäre stärker als links). Der beobachtete Lateralitätseffekt unserer Studie zeigt demnach auf, dass die durch bildgebende Studien beobachteten Aktivierungen in bestimmten Arealen nicht zwingend auch funktional beteiligt sein müssen (wie im vorliegenden Fall der linke PFK).

Diese Resultate lassen vermuten, dass Versuchspersonen, deren Funktion des rechter PFK mittels niederfrequenten rTMS unterbrochen wurde, der Versuchung weniger gut widerstehen können, unfaire Angebote anzunehmen (für die Diskussion alternativer Interpretationen, siehe Knoch & Fehr, 2007). Interessanterweise sind auch Patienten mit rechten präfrontalen Verletzungen vermindert fä-

hig, sich normativ angemessen zu verhalten. Dies trotz der Tatsache, dass sie über das soziale Wissen verfügen, welches für normatives Verhalten notwendig ist (Damasio, 1995). Unsere Feststellungen decken sich auch mit der Beobachtung von mangelndem Einfühlungsvermögen bei Patienten mit rechtsfrontalen Verletzungen (Shamay-Tsoory et al., 2003; Stuss et al., 2001). Denn eine Regulierung und Abschwächung der vorherrschenden Eigenperspektive ist notwendig, um die Evaluation einer Fremdperspektive zu gestatten (Decety & Jackson, 2004; Rankin et al., 2006). Die Ergebnisse unterstützen sodann Beobachtungen bei Patienten mit fronto-temporalen Demenz, indem sie zeigen, dass Symptome durch die relative Beteiligung der rechten versus der linken Hemisphäre beeinflusst werden können. Dabei beobachtet man bei Patienten mit einer Degeneration des fronto-temporalen Netzwerkes auf der linken Seite Sprachveränderungen, während diejenigen mit Degeneration der rechten Seite aggressive, asoziale oder andere, sozial unerwünschte Verhaltensweisen sowie eine verminderte Empathie zeigen (Mychack et al., 2001; Perry et al., 2001; Rankin et al., 2006). Ebenfalls erwähnenswert in diesem Kontext sind die Ergebnisse einer fMRI Studie über Rassenvorurteile, die eine positive Korrelation zwischen Rassenvorurteilen und Aktivierung des rechten dorsolateralen PFK zeigen (Richeson et al., 2003). Diese Aktivierung kann dahingehend interpretiert, dass zeitgenössische soziale Normen rassistische Vorurteile nicht mehr zulassen, so dass Personen mit Rassenvorurteilen stärkere Kontrolle ausüben müssen.

Abschließend sei betont, dass die Autoren keineswegs dem rechten PFK die spezifische Funktion von Kontrollprozessen über eigennützige Impulse zuschreiben. Vielmehr nimmt dieses Areal – neben vielen anderen Aufgaben – offensichtlich bei der Ausübung der Selbstkontrolle über vorherrschende Impulse jeglicher Art eine wichtige Rolle ein. So wird jüngst die rechte präfrontale Hirnrinde auch in Bezug auf die Selbstkontrolle beim Essverhalten diskutiert (Alonso-Alonso & Pascual-Leone, 2007). «The amount of activity in the right PFC may determine the degree of inhibition over downstream circuits that promote overeating» (p. 1821).

Wichtig an dieser Stelle ist der Hinweis, dass Stimulationsexperimente im Kontext von sozialem Entscheidungsverhalten häufig die *simultane* Interaktion mehrerer Versuchspersonen verlangt. Das Erschaffen eines «realistischen» sozialen Laborsettings mit den eingeschränkten Möglichkeiten eines rTMS-Experiments bleibt indessen eine Herausforderung. So ist es beispielsweise schwierig, rTMS gleichzeitig an mehreren Versuchspersonen in der selben Laborumgebung anzuwenden. Die bereits erwähnte Methode der tDCS hat gegenüber rTMS den Vorteil, dass sie sehr einfach applizierbar, mobil und praktisch unbemerkbar ist (zu den Vorzügen von tDCS gegenüber TMS siehe Gandiga et al., 2006), was theoretisch eine simultane Applikation an mehreren Versuchspersonen erlaubte. Das Ziel einer aktuellen Studie (Knoch et al., submitted) war es deshalb zu prüfen, ob die Ergebnisse der vorhergehenden

Studie mit der tDCS repliziert werden können wenn sie gleichzeitig an mehreren miteinander interagierenden Versuchspersonen angewandt wird. Vorläufige Ergebnisse zeigen, dass die simultane tDCS eine vielversprechende Forschungsmethode für Stimulationsexperimente über soziale Entscheidungsprozessen ist.

Fazit

Die experimentelle Modulation der neuronalen Aktivität im PFK mittels Stimulationsmethoden wie rTMS oder tDCS hat gezeigt, dass Selbstkontrollprozesse offenbar verändert werden können. Diese Resultate zusammen mit der Beobachtung, dass Schädigungen des präfrontalen Kortex zu entsprechenden Selbstkontrolldefiziten führen, sprechen für die besondere Rolle des rechten PFK bei der Selbstkontrolle. Wichtig an dieser Stelle ist der Hinweis, dass zusätzliche Erkenntnisse über die neuronalen Mechanismen der Selbstkontrolle durch die Methodenkombination von niederfrequenten rTMS-induzierten «virtuellen Läsionen» und fMRI gewonnen werden können. Durch den kombinierten Einsatz von Stimulations-, und Ableitungsmethoden könnte die Wirkung einer Funktionsunterbrechung eines bestimmten Areals auf Veränderungen in entfernten Strukturen während der Ausführung einer Entscheidungsaufgabe visualisiert werden.

Danksagung

Die zitierten eigenen Arbeiten wurden hauptsächlich durch den Schweizerischen Nationalfonds finanziert. Großer Dank gebührt PD Dr. Peter Brugger und Prof. Dr. Marianne Regard für die hilfreichen Kommentare bei der kritischen Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

- Adolphs, R. (2001). The neurobiology of social cognition. *Current Opinion in Neurobiology*, 11, 231–239.
- Alonso-Alonso, M. & Pascual-Leone, A. (2007). The right brain hypothesis for obesity. *Journal of the American Medical Association*, 297, 1819–1822.
- Antal, A., Nitsche, M. A., Kincses, T. Z., Kruse, W., Hoffmann, K. P. & Paulus, W. (2004a). Facilitation of visuo-motor learning by transcranial direct current stimulation of the motor and extrastriate visual areas in humans. *European Journal of Neuroscience*, 19, 2888–2892.
- Antal, A., Nitsche, M. A., Kruse, W., Kincses, T. Z., Hoffmann, K. P. & Paulus, W. (2004b). Direct current stimulation over V5 enhances visuomotor coordination by improving motion perception in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16, 521–527.
- Aron, A. R., Fletcher, P. C., Bullmore, E. T., Sahakian, B. J. &

- Robbins, T. W. (2003). Stop-signal inhibition disrupted by damage to right inferior frontal gyrus in humans. *Nature Neuroscience*, 6, 115–116.
- Aron, A. R., Robbins, T. W. & Poldrack, R. A. (2004). Inhibition and the right inferior frontal cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 170–177.
- Asahi, S., Okamoto, Y., Okada, G., Yamawaki, S. Yokota, N. (2004). Negative correlation between right prefrontal activity during response inhibition and impulsiveness: A fMRI study. *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience*, 254, 245–251.
- Baumeister, R. F., Heatherton, T. F. & Tice, D. M. (1993). When ego threats lead to self-regulation failure: negative consequences of high self-esteem. *Journal of Personality and Social Psychology*, 64, 141–156.
- Beauregard, M., Levesque, J. & Bourgouin, P. (2001). Neural correlates of conscious self-regulation of emotion. *Journal of Neuroscience*, 21, 1–6.
- Blair, R. J. & Cipolotti, L. (2000). Impaired social response reversal. A case of «acquired sociopathy». *Brain*, 123, 1122–1141.
- Camerer, C. F. (2003). *Behavioral game theory – Experiments in strategic interaction*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Cameron, L. A. (1999). Raising the stakes in the ultimatum game: Experimental evidence from Indonesia. *Economic Inquiry*, 37, 47–59.
- Chambers, R. A., Taylor, J. R. & Potenza, M. N. (2003). Developmental neurocircuitry of motivation in adolescence: a critical period of addiction vulnerability. *American Journal of Psychiatry*, 160, 1041–1052.
- Chikazoe, J., Konishi, S., Asari, T., Jimura, K. & Miyashita, Y. (2007). Activation of right inferior frontal gyrus during response inhibition across response modalities. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19, 69–80.
- Clark, L., Manes, F., Antoun, N., Sahakian, B. J. & Robbins, T. W. (2003). The contributions of lesion laterality and lesion volume to decision-making impairment following frontal lobe damage. *Neuropsychologia*, 41, 1474–1483.
- Cummings, J. L. (1995). In J. Grafman, K. J. Holyoak & F. Boller (Eds.), *Structure and functions of the human prefrontal cortex* (pp. 1–13). New York: New York Academy of Sciences.
- Cummings, J. L. (1997). Neuropsychiatric manifestations of right hemisphere lesions. *Brain and Language*, 57, 22–37.
- Damasio, A. R. (1995). *Descartes' error: Emotion, reason and the human brain*. New York: Harper Collins.
- Damasio, A. R. (1996). The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences*, 351, 1413–1420.
- Damasio, A. R., Tranel, D. & Damasio, H. (1990). Individuals with sociopathic behavior caused by frontal damage fail to respond autonomically to social stimuli. *Behavioral Brain Research*, 41, 81–94.
- Decety, J. & Jackson, P. L. (2004). The functional architecture of human empathy. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, 3, 71–100.
- Devine, P. G. (1989). Stereotypes and prejudice: Their automatic and controlled components. *Journal of Personality and Social Psychology*, 56, 5–18.
- Ernst, M., Bolla, K., Mouratidis, M., Contoreggi, C., Matochik, J. A., Kurian, V. et al. (2002). Decision-making in a risk-taking task: A PET study. *Neuropsychopharmacology*, 26, 682–691.
- Ersche, K. D., Roiser, J. P., Clark, L., London, M., Robbins, T. W. & Sahakian, B. J. (2005). Punishment induces risky decision-making in methadone-maintained opiate users but not in heroin users or healthy volunteers. *Neuropsychopharmacology*, 30, 2115–2124.
- Fecteau, S., Knoch, D., Fregni, F., Sultani, N., Boggio, P. S. Pascual-Leone, A. (im Druck). Diminishing risk-taking behavior by modulating activity in the prefrontal cortex. A direct current stimulation study. *Journal of Neuroscience*.
- Fishbein, D. H., Eldreth, D. L., Hyde, C., Matochik, J. A., London, E. D., Contoreggi, C. et al. (2005). Risky decision making and the anterior cingulate cortex in abstinent drug abusers and non-users. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 23, 119–136.
- Fregni, F., Boggio, P. S., Nitsche, M., Bermpohl, F., Antal, A., Feredoes, E. et al. (2005). Anodal transcranial direct current stimulation of prefrontal cortex enhances working memory. *Experimental Brain Research*, 166, 23–30.
- Freitas, A. L., Liberman, N. & Higgins, E. T. (2002). Regulatory fit and resisting temptation during goal pursuit. *Journal of Experimental and Social Psychology*, 38, 291–298.
- Gailliot, M. T., J, S. B. & Baumeister, R. F. (2006). Self-regulatory processes defence against the threat of death: Effects of self-control depletion and trait self-control on thoughts and fears of dying. *Journal of Personality and Social Psychology*, 91, 49–62.
- Gandiga, P., Hummel, F. & Cohen, L. (2006). Transcranial DC stimulation (tDCS): A tool for double-blind sham-controlled clinical studies in brain stimulation. *Clinical Neurophysiology*, 117, 845–850.
- Gogtay, N., Giedd, J. N., Lusk, L., Hayashi, K. M., Greenstein, D., Vaituzis, A. C. et al. (2004). Dynamic mapping of human cortical development during childhood through early adulthood. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 101, 8174–8179.
- Goschke, T. (2002). Volition und kognitive Kontrolle. In J. Müseler & W. Prinz (Eds.), *Allgemeine Psychologie* (S. 271–335). Heidelberg: Spektrum.
- Güth, W., Schmittberger, R. & Schwarze, B. (1982). An experimental analysis of ultimatum bargaining. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 3, 367–388.
- Hallett, M. (2007). Transcranial magnetic stimulation: A primer. *Neuron*, 55, 187–199.
- Henrich, J., Boyd, R., Bowles, S., Camerer, C., Fehr, E., Gintis, H. et al. (2001). In search of homo economicus: Behavioral experiments in 15 small-scale societies. *American Economic Review*, 91, 73–78.
- Jäncke, L. (2005). Die transkranielle Magnetstimulation (TMS). In L. Jäncke (Ed.), *Methoden der Bildgebung in der Psychologie und den kognitiven Neurowissenschaften* (S. 199–214). Stuttgart: Kohlhammer.
- Kerns, J. G., Cohen, J. D., MacDonald, A. W., III, Cho, R. Y., Stenger, V. A. & Carter, C. S. (2004). Anterior cingulate conflict monitoring and adjustments in control. *Science*, 303, 1023–1026.
- Knoch, D. & Fehr, E. (2007). Resisting the power of temptations: The right prefrontal cortex and self-control. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1104, 123–134.
- Knoch, D., Gianotti, L. R., Pascual-Leone, A., Treyer, V., Regard, M., Hohmann, M. et al. (2006a). Disruption of right prefrontal

- cortex by low-frequency repetitive transcranial magnetic stimulation induces risk-taking behavior. *Journal of Neuroscience*, 26, 6469–6472.
- Knoch, D., Nitsche, M., Fischbacher, U., Eisenegger, C., Pascual-Leone, A. & Fehr, E. (submitted). *Studying the neurobiology of social interaction behavior with transcranial direct current stimulation. The example of punishing unfairness.*
- Knoch, D., Pascual-Leone, A., Meyer, K., Treyer, V. & Fehr, E. (2006b). Diminishing reciprocal fairness by disrupting the right prefrontal cortex. *Science*, 314, 829–832.
- Landis, T., Regard, M. & Weniger, D. (1990). The right cerebral hemisphere. *Schweizerische Medizinische Wochenschrift*, 120, 433–439.
- Levesque, J., Eugene, F., Joanette, Y., Paquette, V., Mensour, B., Beaudoin, G. et al. (2003). Neural circuitry underlying voluntary suppression of sadness. *Biological Psychiatry*, 53, 502–510.
- Liebetanz, D., Nitsche, M.A., Tergau, F. & Paulus, W. (2002). Pharmacological approach to the mechanisms of transcranial DC-stimulation-induced after-effects of human motor cortex excitability. *Brain*, 125, 2238–2247.
- Marsh, R., Zhu, H., Schultz, R. T., Quackenbush, G., Royal, J., Skudlarski, P. et al. (2006). A developmental fMRI study of self-regulatory control. *Human Brain Mapping*, 27, 848–863.
- Matsunaga, K., Nitsche, M. A., Tsuji, S. Rothwell, J. C. (2004). Effect of transcranial DC sensorimotor cortex stimulation on somatosensory evoked potentials in humans. *Clinical Neurophysiology*, 115, 456–460.
- Miller, E. K. & Cohen, J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review of Neuroscience*, 24, 167–202.
- Mischel, W., Ebbesen, E. B. & Zeiss, A. R. (1972). Cognitive and attentional mechanisms in delay of gratification. *Journal of Personality and Social Psychology*, 21, 204–218.
- Mischel, W., Shoda, Y. & Rodriguez, M. I. (1989). Delay of gratification in children. *Science*, 244, 933–938.
- Muraven, M. & Baumeister, R. F. (2000). Self-regulation and depletion of limited resources: Does self-control resemble a muscle? *Psychological Bulletin*, 126, 247–259.
- Mychack, P., Kramer, J. H., Boone, K. B. & Miller, B. L. (2001). The influence of right frontotemporal dysfunction on social behavior in frontotemporal dementia. *Neurology*, 56, S11–15.
- Nitsche, M. A. & Paulus, W. (2001). Sustained excitability elevations induced by transcranial DC motor cortex stimulation in humans. *Neurology*, 57, 1899–1901.
- Nunez, J. M., Casey, B. J., Egner, T., Hare, T. & Hirsch, J. (2005). Intentional false responding shares neural substrates with response conflict and cognitive control. *Neuroimage*, 25, 267–277.
- Nyffeler, T. & Regard, M. (2001). Kleptomania in a patient with right frontolimbic lesion. *Neuropsychiatry, Neuropsychology, and Behavioral Neurology*, 14, 73–76.
- Payne, B. K. (2005). Conceptualizing control in social cognition: How executive functioning modulates the expression of automatic stereotyping. *Journal of Personality and Social Psychology*, 89, 488–503.
- Perry, R. J., Rosen, H. R., Kramer, J. H., Beer, J. S., Levenson, R. L. & Miller, B. L. (2001). Hemispheric dominance for emotions, empathy and social behaviour: evidence from right and left handers with frontotemporal dementia. *Neurocase*, 7, 145–160.
- Phan, K. L., Magalhaes, A., Ziemlewicz, T. J., Fitzgerald, D. A., Green, C. & Smith, W. (2005). Neural correlates of telling lies: A functional magnetic resonance imaging study at 4 Tesla. *Academic Radiology*, 12, 164–172.
- Rankin, K. P., Gorno-Tempini, M. L., Allison, S. C., Stanley, C. M., Glenn, S., Weiner, M. W. et al. (2006). Structural anatomy of empathy in neurodegenerative disease. *Brain*, 129, 2945–2956.
- Regard, M., Knoch, D., Güntling, E. & Landis, T. (2003b). Brain damage and addictive behavior: A neuropsychological and electroencephalogram investigation with pathologic gamblers. *Cognitive and Behavioral Neurology*, 16, 47–53.
- Regard, M. & Landis, T. (1997). «Gourmand syndrome»: Eating passion associated with right anterior lesions. *Neurology*, 48, 1185–1190.
- Richeson, J. A., Baird, A. A., Gordon, H. L., Heatherton, T. F., Wyland, C. L., Trawalter, S. et al. (2003). An fMRI investigation of the impact of interracial contact on executive function. *Nature Neuroscience*, 6, 1323–1328.
- Robertson, E. M., Theoret, H. & Pascual-Leone, A. (2003). Studies in cognition: The problems solved and created by transcranial magnetic stimulation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15, 948–960.
- Rogers, R. D., Owen, A. M., Middleton, H. C., Williams, E. J., Pickard, J. D., Sahakian, B. J. et al. (1999). Choosing between small, likely rewards and large, unlikely rewards activates inferior and orbital prefrontal cortex. *Journal of Neuroscience*, 19, 9029–9038.
- Rorden, C. & Karnath, H. O. (2004). Using human brain lesions to infer function: A relic from a past era in the fMRI age? *Nature Reviews Neuroscience*, 5, 813–819.
- Sanfey, A. G., Rilling, J. K., Aronson, J. A., Nystrom, L. E. & Cohen, J. D. (2003). The neural basis of economic decision-making in the ultimatum game. *Science*, 300, 1755–1758.
- Shallice, T. & Burgess, P. W. (1991). Deficits in strategy application following frontal lobe damage in man. *Brain*, 114, 727–741.
- Shamay-Tsoory, S. G., Tomer, R., Berger, B. D. & Aharon-Peretz, J. (2003). Characterization of empathy deficits following prefrontal brain damage: The role of the right ventromedial prefrontal cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15, 324–337.
- Shulman, K. I. (1997). Disinhibition syndromes, secondary mania and bipolar disorder in old age. *Journal of Affective Disorders*, 46, 175–182.
- Small, D. M., Zatorre, R. J., Dagher, A., Evans, A. C. & Jones-Gotman, M. (2001). Changes in brain activity related to eating chocolate: From pleasure to aversion. *Brain*, 124, 1720–1733.
- Sowell, E. R., Peterson, B. S., Thompson, P. M., Welcome, S. E., Henkenius, A. L. & Toga, A. W. (2003). Mapping cortical change across the human life span. *Nature Neuroscience*, 6, 309–315.
- Spence, S. A., Farrow, T. F., Herford, A. E., Wilkinson, I. D., Zheng, Y. & Woodruff, P. W. (2001). Behavioural and functional anatomical correlates of deception in humans. *Neuroreport*, 12, 2849–2853.
- Starkstein, S. E., Mayberg, H. S., Berthier, M. L., Fedoroff, P., Price, T. R., Dannals, R. F. et al. (1990). Mania after brain injury: Neuroradiological and metabolic findings. *Annals of Neurology*, 27, 652–659.
- Starkstein, S. E. & Robinson, R. G. (1997). Mechanism of disinhibition after brain lesions. *Journal of Nervous and Mental Disease*, 185, 108–114.
- Stuss, D. T. & Benson, D. F. (1986). *The frontal lobes*. New York: Raven.

- Stuss, D. T., Gallup, G. G., Jr. & Alexander, M. P. (2001). The frontal lobes are necessary for «theory of mind». *Brain*, *124*, 279–286.
- Tangney, J. P., Baumeister, R. F. & Boone, A. L. (2004). High self-control predicts good adjustment, less pathology, better grades, and interpersonal success. *Journal of Personality*, *72*, 271–324.
- Tranel, D., Bechara, A. & Denburg, N. L. (2002). Asymmetric functional roles of right and left ventromedial prefrontal cortices in social conduct, decision-making, and emotional processing. *Cortex*, *38*, 589–612.
- Vohs, K. D. & Heatherton, T. F. (2000). Self-regulatory failure: A resource-depletion approach. *Psychological Science*, *11*, 249–254.
- Welt, L. (1888). Über Charakterveränderungen der Menschen in folge von Läsionen des Stirnhirn. *Deutsches Archiv für Klinische Medizin*, *42*, 339–390.

Daria Knoch

Institute of Empirical Research in Economics
University of Zurich
Blümlisalpstrasse 10
CH-8006 Zürich
Tel. +41 44 634-4809
Fax +41 44 634-4907
E-Mail dknoch@iew.uzh.ch