Einführung in Neuroökonomie

Inhalt

Neuroanatomie	3
Einteilung des Gehirns	3
Drei anatomische Ebenen	4
Richtungen	4
Funktionen	5
Methoden	5
Elektroenzephalogramm (EEG)	5
Magnetenzephalogramm (MEG)	5
Magnetresonanztomographie (MRT/fMRT)	5
Intrakranielle Messungen	6
Weitere Methoden	6
Belohnungslernen	6
Soziale Präferenzen	8
Heuristiken und Bias	8
Vertrauen, Amygdala und Oxytocin	9
Amygdala	9
Oxytocin	10
Vertrauen	10
Soziale Kognition	10
Risiko und Bedauern	11

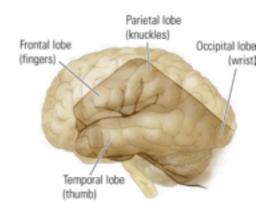
Soziale Präferenzen in Kindern	12
Soziale Kognition in Tieren	12
Definition	11
Bedauern	11
Risiko	11
Einführung in Neuroökonomie - Zusammenfassung	FS 2010

Neuroanatomie

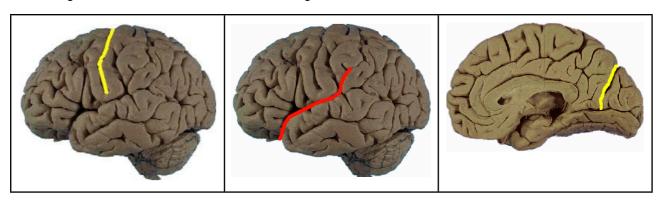
Gyrus / Gyri	Eine aus der Hirnmasse hervortretende Windung
Fissurae	Furchen
Sulci	Gräben
Ventrikel	Mit Hirnwasser gefüllte Hohlräume
Cortex	Rinde, "graue Substanz" von Gross- und Kleinhirn, enthält Nervenzellkörper
Weisse Substanz	Wird von Axonen gebildet
Nucleus	Kern, Ansammlung von Nervenzellkörpern
Neurone	Nervenzellkörper, funktionelle Grundeinheit des Nervensystems; besteht aus Zellkörper und Axon
Synapse	Kontaktstellen zwischen Nervenzellen und anderen Zellen
Neurotransmitter	chemische Botenstoffe Glutamat (erregend) GABA (hemmend) Dopamin, Serotonin, Noradrenalin, Acetylcholin

Einteilung des Gehirns

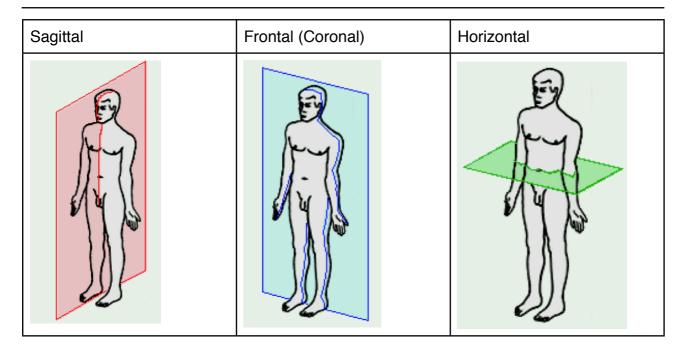
Corpus Callosum verbindet Beide Hemisphären



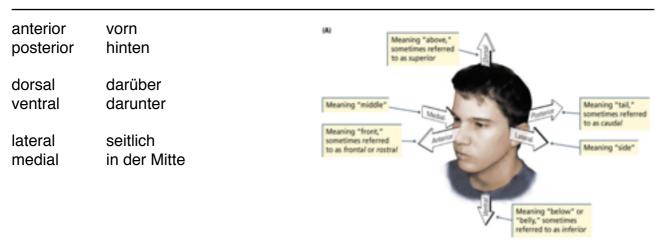
Sulcus Centralis	Sylvische (laterale) Fissur	Sulcus parieto-occipitalis
trennt Frontallappen von Parietallappen	trennt Temporallappen von Frontallappen und Parietallappen	trennt Parietallappen von Occipitallappen



Drei anatomische Ebenen



Richtungen



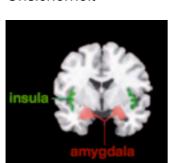
Funktionen

Basalganglien

Kerngebiete, unterhalb der Hirnrinde (subkortikal) wichtig für motorische, kognitive, limbische Regelungen

ventrales Striatum

Teil der Basalganglien; Zuständig für Motivation, Emotion, Kognition, Risiko & Unsicherheit



Nucleus accumbens liegt im unteren Vorderhirn; "Belohnungssystem" & Sucht

Insula

Wahrnehmung der Körperzustände, Empathie, Risiko & Unsicherheit

Methoden

Elektroenzephalogramm (EEG)

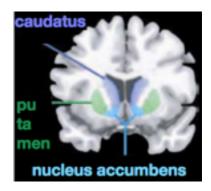
- Misst elektrische Spannungsschwankungen
- nicht-invasiv
- Potenziale nach 3 Merkmalen beurteilt:
 - Polarität
 - Schädelverteilung
 - Latenz (Exo- vs. Endogenität)
- Benötigt Referenzmessung
- Kostengünstig & Transportabel
- sehr gute Zeitliche Auflösung
- · weniger gute Räumliche Auflösung

Magnetenzephalogramm (MEG)

- Misst die Bewegung elektrischer Ladung anhand dessen Magnetfeldes
- · nicht-invasiv
- · Benötigt keine Referenzmessung
- · sehr gute Zeitliche Auflösung
- · weniger gute Räumliche Auflösung

Magnetresonanztomographie (MRT/fMRT)

- · Misst den Drehmoment von Wasserstoffatomen im Blut
- Darstellung der Gehirnanatomie
- sehr gute räumliche Auflösung



- · schlechte zeitliche Auflösung
- indirektes Mass neuronaler Aktivität
- Benötigt Referenzmessung

Intrakranielle Messungen

- Elektrokortikogramm oder Tiefenelektroden
- invasiv
- räumlich & zeitlich hochaflösende Messungen
- nur bei begrenzter Anzahl von Nervenzellen

Weitere Methoden

- Läsions- und TMS-Studien (virtuelle Läsionen durch Transkranielle Magnetstimulation) können tendenziell "kausalere" Aussagen über die Notwendigkeit einer Gehirnregion in einem bestimmten Prozess liefern.
- Bei der TMS können durch starke Magnetimpulse kurzfristig kortikale Regionen angeregt oder gehemmt werden und somit ihre Rolle in bestimmten Prozessen untersucht werden.
- Mittels Verabreichung von Medikamenten oder Hormonen können Neurotransmitter beeinfusst werden und somit ihre Rolle in bestimmten Prozessen untersucht werden.

Belohnungslernen

- es gibt zwei Arten von einfachen Lernmodellen: Klassisches und Operantes Konditionieren
- beim Klassischen Konditionieren wird ein ehemals neutraler Reiz mit einem Reiz gekoppelt (US = unkonditionierter Reiz), der eine physiologische Reaktion (UR, unkonditionierte Reaktion) hervorruft; der ehemals neutrale Reiz wird zum konditionierten Reiz (CS), der nun für sich allein eine konditionierte Reaktion (CR) hervorruft
- am Effektivsten ist "Vorwärts-Konditionierung mit Delay"
- Extinktion (Auf Ton folgt kein Futter mehr) Remission (nach kurzer Pause, trotzdem wieder erhöhte Erwartung für Futter nach Ton) / Reizgeneralisierung – Reizdiskriminierung
- beim operanten Konditionieren wird durch "trial and error" eine Assoziation zwischen einem Reiz (Hebel) und einer Konsequenz gelernt (im Gegensatz zu klassischem Konditionieren nicht durch äusseren Reiz ausgelöst); verändert die Wahrscheinlichkeit des Auftretens operanten Verhaltens als eine Funktion des Effektes auf die Umwelt
- Auftretenswahrscheinlichkeit des Verhaltens wird durch Verstärkung erhöht (positive/ negative Verstärkung) und durch Bestrafung verringert (positive/ negative Bestrafung)

- zwei verschiedene Klassen von Verstärkern: primäre (Essen, Sex) und sekundäre / konditionierte (Geld)
- Rescorla-Wagner-Modell als ein Weg Lernvorgänge zu simulieren

$$V(t+1) = V(t) + \alpha \Big(R(t) - V(t)\Big)$$
Learning history Prediction error
$$t = \text{Particular Learning Trial}$$

$$\alpha = \text{Learning Rate}$$

$$R(t) = \text{Actual Outcome}$$

$$V(t) = \text{Predicted Outcome}$$

$$\Big(R(t) - V(t)\Big) = \text{Prediction Error}$$

- · "Prediction error": positiv und negativ
- · Zeitliche Zusammenhänge von CS und US nicht beachtet
- Belohnungen sind Dinge, die die Auftretenswahrscheinlichkeit eines Verhaltens verändern, Annäherungsverhalten bewirken, Ergebnis von Entscheidungen sind und meist positive Gefühle hervorrufen.
- Informationen über Belohnungen werden von spezifischen Neuronen in spezifischen Gehirnstrukturen verarbeitet → diese Neurone produzieren interne Belohnungssignale welche Gehirnaktivität beeinflussen, die unsere Handlungen und Entscheidungen kontrollieren.
- Der Wert einer Belohnung ergibt sich nicht nur aus Grösse und Eintretenswahrscheinlichkeit, sondern auch aus dem Nutzen für den einzelnen Menschen, welcher wiederum von Faktoren wie Risikoaversion und dem Intervall zwischen Belohnungsankündigung und -vergabe beeinflusst wird.
- Belohnungssystem besteht unter anderem aus dem ventralen Tegmentum und der Substantia nigra (pars compacta), dem Striatum, dem orbitofrontalen Kortex und der Amygdala.
- Präfrontaler
 Kortex
 Substantia Nigra

 Orbitofrontaler Amygdala
- Dopamin ist der wichtigste Neurotransmitter im Belohnungssystem (dopaminerge Neurone im Mittelhirn).
- Feuerung dopaminerger Neurone im Mittelhirn bildet Reward Prediction Error ab, d.h. die Diskrepanz zwischen erwarteter und erhaltener Belohnung.
- Ventrales Striatum kodiert (Prediction Error), Risiko & Belohnungswert.
- OFC kodiert das Risiko & Belohnungswert.
- Amygdala kodiert die Intensität der Belohnung.

Soziale Präferenzen

- Präfrontaler Kortex wird in mediale und laterale Teile eingestuft, die dorsale, ventrale und orbitale Anteile haben
- Die Verbindungen des PFC sind weitläufig und finden über kortikale und sukortikale Strukturen statt
- Die phylogenetische (evolutionäre) Entwicklung des PFC weist eine disproportionale Grösse beim Menschen auf, im Vergleich zum Rest des Gehirns
- Der PFC ist eine spät maturierende Hirnstruktur, die erst nach der Pubertät abgeschlossen ist
- Funktionien des DLPFC (dorsallaterale PFC)
 - Steuerung und Durchführung von Handlungen
 - Regulation von Gefühlen
 - Unterdrücken von Impulsen
 - "Exekutivfunktion"
- DLPFC ist beim Befolgen und implementieren sozialer Normen aktiv
 - Aktivierung beim Ablehnen unfairer Angebote im Ultimatumspiel
 - Aushebeln durch TMS verursacht erhöhtes Annehmen unfairer Angebote, obwohl sie immer noch als unfair bewertet werden
 - Aktivierung beim Machen von fairen Angeboten, bei potenzieller Bestrafung
 - Aktivierung beim Erwägen von Schuldfähigkeit
- Diskontieren (Nutzenunterschied zwischen Heute-Zukunft) impliziert ein Netzwerk von Strukturen – Ventrales striatum – Ventromedialer Präfrontaler Kortex (vmPFC) – Posteriorer cingulärer Kortex (PCC)
- Darin unterscheidet man nochmals weiter funktionell, dass der vmPFC eine entscheidende Rolle beim Berechnen von Zielwerten hat
- Es scheint somit nur ein einziges Netzwerk, bzw. System für die Berechnung von Belohnungen und deren Verzögerung zu geben
- Kontrollstrukturen, wie DLPFC, werden relevant, wenn es darum geht Belohnungen aufzuschieben und scheinen direkt auf Strukturen bei der Bewertung der Belohnung Einfluss zu nehmen

Heuristiken und Bias

 das Modell des rationalen Entscheiders besagt, dass wir Entscheidungen treffen in dem wir den Nutzen und die Auftretenswahrscheinlichkeiten der mit allen Optionen verbundenen Outcomes berechnen und dann die Option wählen, die die besten potentiellen Outcomes hat

- unser intuitives Entscheiden folgt aber meist nicht diesen klassischen Wahrscheinlichkeitsregeln
- Simon bounded rationality unser Entscheiden unterliegt den Grenzen unserer Verarbeitungskapazität - selbst wenn alle Informationen zugänglich wären, könnten wir sie nicht alle im Kopf behalten und daraus genaue Wahrscheinlichkeiten eines Ereignisses ausrechnen - satisficing statt maximizing (wir wählen nicht die optimale Variante, sondern eine die gut genug ist)
- Kahneman und Tversky: wir verwenden Heuristiken ("Daumenregeln"), um trotz unserer begrenzten Verarbeitungskapazität akzeptable Entscheidungen zu treffen
- diese Heuristiken führen meist zu guten Ergebnissen aber können auch zu grossen Fehlern führen, weil sie bestimmte Regeln der Wahrscheinlichkeit nicht beachten bzw. Informationen falsch gewichten



- Gigerenzer Heuristiken sind nicht immer schlechter als die "rationale Norm", sondern sind oftmals besser als komplizierte Entscheidungsmechanismen, weil sie durch die Evolution an unsere Umwelt angepasst sind (ökologische Rationalität)
- Umwelt bietet Hinweise, welche Heuristik zielführend anwendbar ist
- Rekognitionsheuristik: Wenn ein Objekt erkannt wird und das andere nicht, ziehe den Schluss, dass das bekannte Objekt den höheren Kriteriumswert hat.
- mehr Informationen und Berechnungen k\u00f6nnen Genauigkeit unserer Vorhersagen reduzieren - Less is more Effekt
- One good reason Heuristiken (minimalistisch, take the last, take the best) Suche nach dem Hinweis, der zwei Optionen diskriminiert

Vertrauen, Amygdala und Oxytocin

Amygdala

- Die Amygdala (AM) reagiert auf emotional saliente Reize wie Furcht in menschlichen Gesichtern.
- Die AM verarbeitet saliente Stimuli auf bewusstem und unbewusstem Wege.

- Es gibt eine schnelle Route der Reizverarbeitung über Thalamus zur Amygdala, die nicht über den Neokortex geht.
- Die AM moduliert die Wahrnehmung und unser Gedächtnis.
- Die AM spielt eine entscheidende Rolle für menschliches Vertrauen.

Oxytocin

- Oxytocin (OT) ist ein Hormon, das auch als Neurotransmitter im Gehirn wirkt.
- Es leitet die Geburt ein und wird beim Stillen von Babys produziert.
- Die Dichte von Oxytocinrezeptoren in den Gehirnen von zwei verschiedenen Stämmen von Wühlmäusen entscheidet über deren Paarbindungsverhalten (Monogamie vs. Polygamie).
- Oxytocin spielt eine entscheidende Rolle für Partnerbindung, Liebe, mütterliches Pflegeverhalten, Sex, soziales Gedächtnis und Angst.
- Die Effekte von Oxytocin wirken vor allem über die Amygdala. OT reduziert Amygdala-Aktivierung und führt daher zur Überwindung von Angst- und Vermeidungsverhalten.

Vertrauen

- Da Faktoren wie Veränderungen der Überzeugung über den anderen oder Veränderung der Risikopräferenzen ausgeschlossen werden konnten, bleiben Ungleichheitsaversion und die Aversion dagegen, betrogen zu werden, als Kandidaten übrig.
- OT scheint Personen dabei zu helfen, ihre Ungleichheitsaversion und ihre Angst vor Betrug zu überwinden.
- Oxytocin wirkt sich auf das adaptive Verhalten im Vertrauensspiel mit Feedback, aber nicht im Risikospiel aus. Dies zeigt sich sowohl in den Gehirn- als auch in den Verhaltensdaten.
- Oxytocin wirkt generell vermindernd auf die Amygdala-Aktivierung. Da die Amygdala ein essentieller Teil des Angstsystems ist, ist dieser Befund konsistent mit der Annahme, dass die Angst betrogen zu werden, durch Oxytocin vermindert wird und Probanden insgesamt vertrauensvoller handeln.

Soziale Kognition

Wir nutzen neuronale Repräsentationen, die unseren eigenen Gefühlen und Empfindungen zugrundliegen, um die Empfindungen anderer zu teilen und zu verstehen. Wenn wir mit den Schmerzen eines anderen mitleiden, aktivieren wir Teile der Schmerzmatrix (vor allem die affektive Komponente im ACC und in der Insula), die unserer eigenen Schmerzverarbeitung zu Grund liegt.

Auch wenn dieses Prinzip dem Spiegelneuronsystem sehr ähnlich ist, liegen Gefühlen und der Empathie andere kortikale Netzwerke zu Grunde als dem Handlungssteuerung und dem Handlungsvestehen!

- Die anteriore Insel spielt eine entscheidende Rolle beim Verständnis eigener Gefühle sowie der Gefühle anderer.
- Defizite im Verständnis der eigenen Gefühle führen zu Empathiedefiziten und in der Folge zu antisozialem Verhalten.
- Ein Empathietraining sollte daher mit dem Training des Verständnisses der eigenen Gefühle beginnen.
 - Wahrgenommene Fairness anderer ist eine soziale Eigenschaft, die stark modulierend auf Empathie (Einfühlung) wirkt.
- Menschliche Gehirne zeigen schnelles Lernen von moralischen Eigenschaften wie Fairness einer anderen Person (Reputationsbildung).
- Zumindest bei Männern gewinnt Schadenfreude über Empathie, wenn unfaire Personen durch Schmerzreize bestraft werden.
- Das Empfinden von Belohnung bei der Bestrafung von Defektoren könnte ein proximater Mechanismus ("Wirkursache") sein, der die Motivation zur altruistischen Bestrafung (Individuum nimmt Eigenkosten zur Bestrafung des Anderen in kauf) erklärt.
- Evidenz für einen inhärent (anhaftend, innewohnend) belohnenden Wert von Kooperation und Fairness.

Risiko und Bedauern

Risiko

- Die Neuroökonomie erlaubt es, die Generierung von Verhalten zu untersuchen, was in ökonomische Risikomodellen vorhergesagt wird.
- Hirnregionen, die bei Risiko / Unsicherheit aktiviert sind:
 - ventrales Striatum
 - · anteriore Insel
- Es gibt Evidenz für die verschiedenen ökonomischen Modelle (Prospect Theory, Expected Utility Theory, Financial decison theory).

Bedauern

Definition

Die aus einer Handlung resultierende Emotion, wenn eine zur Verfügung stehende Alternative besser gewesen wäre.

Unterschied zu Enttäuschung: es muss eine attraktive Alternative vorhanden sein.

- Bedauern ist die Emotion die sich aus einer Handlung ergibt wenn man erkennt das eine zur Verfügung gestandenen Alternative besser gewesen wäre
- Das Gefühl und das Antizipieren von Bedauern aktiviert den OFC
- Patienten mit OFC Läsionen empfinden kein Bedauern und treffen keine Entscheidungen welche antizipiertes Bedauern berücksichtigen würde
- OFC scheint adaptiv zu berechnen welche Handlungen durchzuführen sind um Bedauern zu reduzieren

Soziale Kognition in Tieren

- agonistisches Verhalten
 - Gesamtheit aller Verhaltensweisen, die im Zusammenhang mit einem Konflikt stehen (aggressiv, defensiv)
- Territorialverhalten
 - Revierverhalten: Dient der Aufteilung von Raum und Ressourcen (Gebiet welches gegen Artgenossen verteidigt wird)
- self-recognition Test bei Tieren
 - · mirror-self-recognition
 - Soziale Reaktion
 - Inspektion des Spiegels
 - · Wiederholtes Betrachten im Spiegel
 - Selbstbezogenes Verhalten
 - mark-test
- Was hat self-recognition mit Empathie zu tun?
 - Es muss ein "Selbstkonzept" vorhanden sein; Unterscheidung zwischen Selbst und Anderen (bei Zuständen & Emotionen)
- Tierarten mit self-recognition
 - · Gorillas, Schimpansen
 - Delphine
 - · Asiatische Elefanten
 - Capuchin-Affen (Vorform-Zwischenstufe von self-recognition?)

Soziale Präferenzen in Kindern

- Es gibt mehrere Möglichkeiten andere Menschen zu verstehen, von denen Empathie und Theory of Mind die am meisten untersuchten in ihrer Entwicklung sind
- Während die Fähigkeit mit anderen zu fühlen schon früh ausgeprägt ist, entwickelt sich so etwas wie kognitive Perspektivübernahme später (ab 4 Jahren), obwohl dies auf die Art und Weise der Untersuchung ankommt und man schon bei 15 Monate alten so etwas wie TOM zeigen konnte

- Prosozialität in Form von Verhalten in Diktator-, Ultimatumsspiele oder deren Derivate zeigen einen klaren Entwicklungstrend von ansteigender Prosozialität im Alter
- Ungleichheitsaversion ist etwas, was bei 3-4 j\u00e4hrigen nur wenig ausgepr\u00e4gt, bei 7-8 j\u00e4hrigen schon st\u00e4rker ausgepr\u00e4gt ist
- Gruppenzugehörigkeit scheint auch im frühen Alter (ab 7-8 Jahren) eine Rolle im Bezug auf prosoziales Verhalten zu spielen
- Neuronale Mechanismen der Hirnmaturation lassen sich in prä- und postnatale Prozesse unterscheiden
 - Pränatal: neuronale Migration, Myelenisierung und Synaptogenese
 - Postnatal: synaptische Eliminierung
- Myelenisierung beschleunigt die neuronale Transmission
- Synaptische Eliminierung stellt die zunehmende funktionelle Spezifizierung der Gehirnstrukturen dar
- Der Kortex entwickelt sich bis über die Pubertät hinaus
- Indirekte Masse von Hirnentwicklung beinhalten die Messung von kortikaler Dicke und Dichte, sowie die Faserverbindung von Hirnstrukturen
- Kortikale Entwicklung ist nicht nur linear, sondern kann in manchen Arealen auch durch eine kubische oder quadratische Funktion beschrieben werden
- Es gibt unterschiedliche Auffassungen wie genau Veränderungen in der Hirnaktivität mit Verhaltensänderungen einhergehen; prädeterminierte Maturation; Spezifizierung des Gehirns oder das Erlernen von Fähigkeiten
- Studien haben eine verringerte Diffusivität kortikaler Aktivität mit verbesserter kognitiver Leistung zeigen können, was zumindest teilweise Evidenz für die Spezialisierungshypothese darstellt
- Der Präfrontale Kortex ist wichtig für die adäquate Regulation von Gefühlen und scheint bereits in der Kindheit dafür rekrutiert zu werden
- Ein Rätsel ist, was es bedeuten kann, dass sich das Gehirn immer weiter entwickelt, während die grundlegenden kognitiven Funktionen eigentlich schon einwandfrei funktionierend vorhanden sind

