

# Kognitive und neuronale Grundlagen von Motivation, Belohnung und Selbstkontrolle

*T. Goschke*

## Inhaltsverzeichnis

- 10.1 Adaptive Herausforderungen bei der Verhaltenssteuerung unter Unsicherheit – 375**
- 10.2 Bedürfnisgesteuertes Verhalten – 376**
  - 10.2.1 Interozeption und Homöostase – 376
  - 10.2.2 Triebzustände als Motivationsquelle – 377
  - 10.2.3 Situative Anreize und emotionale Reaktionen – 378
- 10.3 Belohnung und Anreizmotivation – 380**
  - 10.3.1 Intrakranielle Selbstreizung und das mesolimbische Dopaminsystem – 381
  - 10.3.2 Mögen vs. Wollen – 382
  - 10.3.3 Dopamin und Anreizsalienz – 385
- 10.4 Belohnungsvorhersagefehler und Verstärkungslernen – 387**
  - 10.4.1 Das Rescorla-Wagner-Modell – 387
  - 10.4.2 Zeitliches Differenzlernen – 389
  - 10.4.3 Zeitlicher Vorhersagefehler und Aktivität dopaminerger Neurone – 390
  - 10.4.4 Integrative theoretische Ansätze: Belohnungslernen als Inferenz unter Unsicherheit – 395
- 10.5 Neurokognitive Mechanismen der Selbstkontrolle – 397**
  - 10.5.1 Antizipation zukünftiger Bedürfnisse, intertemporale Entscheidungskonflikte und Selbstkontrolle – 397
  - 10.5.2 Präventive Selbstkontrolle – 399
  - 10.5.3 Interventionelle Selbstkontrolle – 400
  - 10.5.4 Neuronale Korrelate der Selbstkontrolle bei intertemporalen Entscheidungen – 402
  - 10.5.5 Aufmerksamkeitskontrolle, zukunftsorientiertes Denken und antizipative Emotionen – 407

- 10.5.6 Konflikt- und Fehlerüberwachung und die Mobilisierung kognitiver Kontrolle – 409
- 10.5.7 Vom Labor zum Alltagshandeln: Neuronale Korrelate alltäglicher Selbstkontrolle – 410
- 10.5.8 Ein neurokognitives Prozessmodell der Selbstkontrolle – 412

## **10.6 Motivation und kognitive Kontrolle – 414**

- 10.6.1 Mobilisierung kognitiver Kontrolle als Ergebnis einer Kosten-Nutzen-Abwägung – 414
- 10.6.2 Effekte motivationaler Anreize auf die Mobilisierung kognitiver Kontrolle – 417
- 10.6.3 Neuronale Grundlagen der Anstrengungsmotivation und Kontrollmobilisierung – 418
- 10.6.4 Neuronale Mechanismen von Motivationseffekten auf kognitive Kontrollprozesse – 421

## **10.7 Offene Fragen und klinische Implikationen – 423**

- 10.7.1 Kontrolldilemmata und Metakontrolle – 424
- 10.7.2 Kann kognitive Kontrolle intrinsisch belohnend sein? – 426
- 10.7.3 Was ist kognitive Anstrengung? Von Kapazitätsmetaphern zu komputationalen Mechanismen – 426
- 10.7.4 Klinische Implikationen – 428

## **Literatur – 429**

## Zusammenfassung

In diesem Kapitel wird ein Überblick über kognitive und neuronale Mechanismen gegeben, die motiviertem Verhalten und der Fähigkeit zur Selbstkontrolle zugrunde liegen. Das Wissen über die Gehirnsysteme und neurobiologischen Mechanismen, die Motivation und Selbstkontrolle zugrunde liegen, ist in den letzten Jahrzehnten durch methodische Fortschritte in der biopsychologischen Motivationsforschung und kognitiven Neurowissenschaft immens gewachsen. Neben Tierexperimenten und Studien mit hirngeschädigten Personen können heute mit bildgebenden Verfahren wie der funktionellen Magnetresonanztomografie (fMRT) metabolische Korrelate der neuronalen Aktivität bei Menschen erfasst und Rückschlüsse über die Netzwerke von Hirnregionen gezogen werden, die motivationalen Prozessen und selbstkontrolliertem Verhalten zugrunde liegen. Diese Forschungsansätze werden dabei zunehmend durch computationale Modelle der neurokognitiven Mechanismen ergänzt, die motivationalen Prozessen und der Selbstkontrolle zugrunde liegen.

Nach einer Darstellung grundlegender adaptiver Herausforderungen bei der Steuerung motivierten Verhaltens (► Abschn. 10.1) werden im ersten Teil des Kapitels (► Abschn. 10.2, 10.3 und 10.4) neurobiologische Grundlagen des Belohnungslernens und der Anreizmotivation diskutiert, wobei der Fokus auf Verhalten liegt, das durch aktuell angeregte Bedürfnisse motiviert wird. Im zweiten Teil des Kapitels (► Abschn. 10.5) wird auf neurokognitive Mechanismen eingegangen, die selbstkontrolliertem Verhalten und der Fähigkeit zugrunde liegen, das eigene Verhalten in Einklang mit langfristigen Zielen zu bringen, wenn diese Ziele im Konflikt mit momentanen Bedürfnissen oder kurzfristigen Belohnungsanreizen stehen. Im dritten Teil (► Abschn. 10.6) geht es dann um die Interaktion von Motivation und kognitiver Kontrolle und die Frage, welchen Einfluss motivationale Anreize auf die Mobilisierung von Kontrollprozessen haben. Zum Abschluss (► Abschn. 10.7) wird auf offene Forschungsfragen und klinische Implikationen eingegangen.

## 10.1 Adaptive Herausforderungen bei der Verhaltenssteuerung unter Unsicherheit

Lebewesen stehen kontinuierlich vor der Herausforderung, aus den ihnen zur Verfügung stehenden Verhaltensoptionen solche auszuwählen, die Zustände herbeiführen, die förderlich für das Überleben und die Fortpflanzung sind und Gefahren, Verletzungen und andere schädliche Konsequenzen abwenden oder vermei-

den. Wo finde ich Nahrung? Sollte ich bei der Suche nach Nahrung in eine vertraute Umgebung gehen, die nur wenig Nahrung bietet, aber relativ sicher ist, oder sollte ich eine neue Gegend explorieren, in der ich möglicherweise mehr Nahrung finde, aber vielleicht auf Raubtiere treffe? Und wenn ich einem Raubtier begegne, sollte ich mich besser regungslos verhalten, versuchen zu fliehen oder mich auf einen Kampf einlassen? Sollte ich versuchen, Rivalen von einer Futterquelle zu verjagen und dafür einen Kampf und mögliche Verletzungen in Kauf nehmen oder sollte ich mich kooperativ verhalten und darauf hoffen, dass meine Artgenossen dies ebenfalls tun werden?

Das Problem der adaptiven Handlungsselektion stellt Lebewesen vor nicht triviale Herausforderungen. Die Entscheidung, was als Nächstes getan werden soll, muss oft sehr schnell, in einer sich ständig verändernden Umwelt und unter Berücksichtigung multipler, häufig widersprüchlicher oder sogar unvereinbarer Bedürfnisse getroffen werden. Bei der Auswahl von adaptivem Verhalten sind Lebewesen zudem mit verschiedenen Formen von Unsicherheit konfrontiert (Gershman & Uchida, 2019). Erstens haben Lebewesen meistens keine vollständige Information über den aktuellen Zustand, in dem sie sich befinden, sondern sie müssen aus veräuschten und unvollständigen Sinnesdaten verhaltensrelevante Merkmale der aktuellen Situation erschließen. Wenn ein hungriges Tier auf Nahrungssuche beispielsweise ein Geräusch in einem Gebüsch hört, muss es aufgrund sensorischer Informationen und früherer Erfahrungen erschließen, mit welcher Wahrscheinlichkeit es sich um einen Artgenossen oder ein Raubtier handelt (Kang et al., 2024). Die zweite Form von Unsicherheit betrifft Vorhersagen über zukünftige Belohnungen und den Wert, den Zustände in der Umwelt für das Lebewesen haben. In unserem Beispiel muss das Tier aufgrund von Lernerfahrungen und Merkmalen der aktuellen Situation (z. B. dem Aussehen und dem Geruch der Pflanzen) einschätzen, wie wahrscheinlich es ist, in dem Gebüsch Nahrung zu finden, wie viel Nahrung es sein wird und welche Qualität sie haben wird, und es muss diese Faktoren gegen die Zeit und Energie abwägen, die notwendig ist, das Gebüsch nach Nahrung zu durchsuchen. Die dritte Form von Unsicherheit betrifft schließlich die Auswahl des Verhaltens, mit dem das Lebewesen von einer gegebenen Situation in weitere Zustände gelangt, die mit Belohnungen und Möglichkeiten zur Befriedigung wichtiger Bedürfnisse verbunden sind. Dabei müssen Lebewesen u. a. entscheiden, ob sie Verhalten ausführen sollten, das in der Vergangenheit zu Belohnungen geführt hat, oder ob sie besser neue Verhaltensoptionen ausprobieren sollten, die möglicherweise zu größeren Belohnungen führen, aber u. U. auch mit Risiken und Gefahren verbunden sind. Dieses Pro-

blem wird als **Exploitations-Explorations-Dilemma** bezeichnet. Je größer die Unsicherheit in einer Situation ist, umso mehr sollte ein Lebewesen motiviert sein, die Umgebung zu explorieren, um nach und nach die Unsicherheit über den Wert von Verhaltensoptionen zu reduzieren (Domenech et al., 2020; Markovic et al., 2021; Schulz & Gershman, 2019; Tomov et al., 2020).

Um diese Herausforderungen zu bewältigen, benötigen Lebewesen zum einen kognitive Mechanismen und Lernsysteme, die sie dazu befähigen, aus verrauschten Sinnesdaten die verborgenen Belohnungskontingenzen in ihrer Umwelt zu erschließen, aus Erfahrung zu lernen, welche Konsequenzen ein Verhalten in einer gegebenen Situation haben wird, und einzuschätzen, inwieweit ein Verhalten geeignet ist, wichtige Bedürfnisse zu befriedigen. Zum anderen benötigen sie motivationale Mechanismen, die sie befähigen, die Wichtigkeit und Dringlichkeit von Bedürfnissen einzuschätzen und auf dieser Basis zu entscheiden, wie viel Anstrengung sie mobilisieren sollten, um eine Belohnung zu erlangen. Aus dieser Perspektive kann das Konzept **Motivation** als Sammelbegriff für eine heterogene Klasse von Mechanismen interpretiert werden, die Lebewesen dazu befähigen,

- die Prioritäten konkurrierender Bedürfnisse einzuschätzen,
- Verhaltensweisen auszuwählen, die geeignet sind, wichtige Bedürfnisse zu befriedigen und Belohnungen zu erlangen sowie
- die aufgewendete Anstrengung und die Ausdauer (Persistenz) bei der Ausführung von Verhalten zur Erreichung von Belohnungen möglichst optimal an die jeweiligen situativen Bedingungen anzupassen.

Motiviertes Verhalten kann damit als Ergebnis einer Kosten-Nutzen-Abwägung betrachtet werden, bei der der erwartete subjektive Wert von Zielzuständen mit den zur Zielerreichung verbundenen Kosten verrechnet wird.

Im Verlauf der Evolution haben sich zunehmend komplexere kognitive und motivationale Mechanismen zur Bewältigung der beschriebenen Probleme bei der adaptiven Verhaltenssteuerung entwickelt. Während Menschen grundlegende physiologische Bedürfnisse mit vielen Tieren teilen, zeichnet sich menschliches Verhalten dadurch aus, dass es nicht mehr vollständig durch die **aktuelle** Reiz- und Bedürfnissituation determiniert ist. Vielmehr sind wir dazu in der Lage, weit in der Zukunft liegende Konsequenzen unseres Verhaltens zu antizipieren, innere Modelle der Belohnungskontingenzen in einer Umwelt zu generieren, komplexe Handlungspläne mental durchzuspielen und langfristige Ziele zu bilden, die auf die Befriedigung antizipierter **zukünftiger** Bedürfnisse gerichtet sind (z. B. wenn wir für eine Prüfung lernen, um Jahre später einen interessanten Beruf ergrei-

fen zu können, oder wenn wir uns entscheiden, weniger Zucker zu essen, um nicht in der Zukunft eine Stoffwechselerkrankung zu bekommen). Bevor im zweiten Teil dieses Kapitels ausführlich auf die Mechanismen eingegangen wird, die der Fähigkeit zur Selbstkontrolle und zur Verfolgung langfristiger Ziele zugrunde liegen, ist es wichtig, zunächst auf neurobiologische Grundlagen von Verhalten einzugehen, das durch aktuell angeregte Bedürfnisse und unmittelbare Belohnungserwartungen vermittelt wird. Dabei wird nicht auf spezifische Motivationssysteme (z. B. Hunger, Durst) eingegangen, sondern der Fokus wird auf generellen Funktionsprinzipien liegen, die bedürfnisgesteuertem Verhalten, belohnungsbasiertem Lernen und der Anreizmotivation zugrunde liegen.

### Zusammenfassung

Lebewesen stehen kontinuierlich vor der Herausforderung, in unsicheren und sich verändernden Umwelten Verhalten auszuwählen, das sie in Zustände führt, in denen wichtige Bedürfnisse befriedigt werden können und die förderlich für das Überleben und die Reproduktion sind. Um adaptives Verhalten auszuwählen, benötigen Lebewesen zum einen kognitive Mechanismen, die sie befähigen, aus Erfahrung zu lernen, welche Konsequenzen ein bestimmtes Verhalten in einer gegebenen Reizsituation haben wird. Zum anderen benötigen sie motivationale Mechanismen, die sie befähigen, die Wichtigkeit und Dringlichkeit von Bedürfnissen einzuschätzen und festzulegen, wie viel physische oder kognitive Anstrengung erforderlich ist, um Bedürfnisse zu befriedigen und Belohnungen zu erlangen. Nach diesem Modell ist motiviertes Verhalten das Ergebnis einer Kosten-Nutzen-Abwägung, bei der der erwartete subjektive Wert von Zielzuständen mit den Kosten verrechnet wird, die mit dem zur Zielerreichung notwendigen Verhalten verbunden sind.

## 10.2 Bedürfnisgesteuertes Verhalten

### 10.2.1 Interozeption und Homöostase

Basale neurobiologische Motivationssysteme haben sich früh in der Evolution des Gehirns als adaptive Antworten auf physiologische Bedürfnisse von Lebewesen entwickelt. Unter Bedürfnissen werden Abweichungen von physiologischen Sollwerten verstanden (z. B. ein Mangel an Futter, Wasser oder Schlaf, eine zu geringe oder zu hohe Körpertemperatur oder Glukosekonzentration). Diese Sollwertabweichungen werden über interozeptive Mechanismen registriert, die sensorische Informationen über physiologische Parameter (z.

B. Körpertemperatur, Glukosekonzentration, Natrium- und Kaliumhaushalt, Hormonkonzentration, Herzfrequenz, Blutdruck und Stoffwechselsignale aus dem Muskel- und Fettgewebe) erfassen (Berntson & Khalsa, 2021; Chen et al., 2021; Craig, 2002). Diese interozeptiven Signale, die von Mechano-, Thermo-, Chemo- und Nozizeptoren registriert werden, gelangen über afferente neuronale Bahnen (u. a. den N. vagus) ins Gehirn (Berntson & Khalsa, 2021). Darüber hinaus können Informationen über die chemische Zusammensetzung des Blutes über sogenannte zirkumventrikuläre Organe (Areale in der Wand einiger Hirnventrikel, an denen die Blut-Hirn-Schranke unterbrochen ist) direkt vom Gehirn erfasst werden. An der Repräsentation von Körperzuständen sind diverse kortikale Hirnregionen wie die Inselrinde, der somatosensorische Kortex und der anteriore zinguläre Kortex (ACC) sowie subkortikale Regionen wie der Hypothalamus, der Hippocampus, die Amygdala und die Basalganglien beteiligt.

Abweichungen von physiologischen Sollwerten setzen zunächst automatische, vom autonomen Nervensystem gesteuerte Regulationsmechanismen und neuroendokrine Reaktionen in Gang, die die Funktion haben, Sollwerte wiederherzustellen und Parameter wie Körpertemperatur, Säuregehalt oder Glukosekonzentration möglichst innerhalb enger Grenzen konstant zu halten (beispielsweise reagieren wir auf eine erhöhte Körpertemperatur mit Transpiration). Die Aufrechterhaltung eines dynamischen Gleichgewichtszustands wird mit dem von Walter Cannon (1915) eingeführten Begriff der **Homöostase** bezeichnet und ist essenziell für das Überleben eines Organismus. An diesen Regulationsprozessen sind zahlreiche Gehirnsysteme beteiligt, zu denen u. a. der ACC, die Inselrinde, der Hypothalamus, die Amygdala, das zentrale Höhlengrau und der parabrachiale Kern gehören. Eine Schlüsselrolle spielt der Hypothalamus, der an der Regulation lebenswichtiger vegetativer und endokriner Funktionen wie Energiestoffwechsel, Körpertemperatur, Nahrungsaufnahme und Verdauung, Flüssigkeits- und Elektrolythaushalt, Schlaf-Wach-Rhythmus, Atmung, Blutdruck sowie Reaktionen auf Stress beteiligt ist (Iversen et al., 2000). Während die Funktion dieses komplexen interozeptiven Netzwerks also zunächst darin besteht, autonome und hormonelle Funktionen so zu regulieren, dass physiologische Sollwertabweichungen beseitigt werden, spielen interoceptive Informationen auch eine wichtige Rolle bei der Genese motivationaler und emotionaler Zustände (Critchley & Garfinkel, 2017; Critchley & Harrison, 2013).

## 10.2.2 Triebzustände als Motivationsquelle

Wenn autonome Regulationsmechanismen nicht ausreichen, um physiologische Sollwertabweichungen zu beseitigen, manifestieren sich Bedürfnisse in aversiven Triebzuständen. Diese Triebzustände motivieren das Lebewesen, instrumentelles Verhalten auszuführen, um Situationen aufzusuchen oder herbeizuführen, die Möglichkeiten zur Bedürfnisbefriedigung bieten (z. B. wird sich ein durstiges Tier auf die Suche nach einer Wasserquelle machen). Verhalten, das durch aktuelle Bedürfnisse motiviert wird, zeichnet sich also dadurch aus, dass es nicht in starrer, reflexartiger Weise durch spezifische Reizbedingungen ausgelöst wird, sondern durch fluktuierende Triebzustände moduliert wird. Insbesondere beeinflussen Triebzustände den subjektiven Wert, den Lebewesen Reizen zuweisen. Der subjektive Wert von Reizen hängt damit nicht allein von deren intrinsischen Merkmalen ab (z. B. ob etwas süß oder bitter schmeckt), sondern variiert in Abhängigkeit davon, welcher Bedürfniszustand vorliegt. So kann der Verzehr von Schokolade positive Gefühle auslösen und subjektiv als erstrebenswert erlebt werden, aber nach dem Konsum von drei Tafeln noch ein weiteres Stück Schokolade essen zu müssen, wird in der Regel als aversiv empfunden werden und man wird bestrebt sein, dies möglichst zu vermeiden. Insofern kann man davon sprechen, dass aktuelle Bedürfnisse Reizen einen Anreizgehalt verleihen (Small et al., 2001). Umgekehrt können situative Anreize (z. B. der Anblick eines verlockenden Desserts) das Verlangen nach einer bestimmten Belohnung auslösen oder verstärken. Der aktuelle Motivationszustand ist somit stets das Ergebnis einer Interaktion von inneren Bedürfniszuständen und situativen Anreizen (► [Exkurs](#) „Triebe und Gewohnheiten in der Theorie von Clark Hull“).

Triebzustände spezifizieren in der Regel nicht wie, d. h. mit welchen Verhaltensweisen das Lebewesen in Zustände gelangt, in denen es Bedürfnisse befriedigen kann. Triebzustände erzeugen vielmehr Salienzsignale, die die relative Priorität von Bedürfnissen anzeigen und ein Verlangen nach bedürfnisbefriedigenden Reizen auslösen (► Abschn. 10.3). Mit welchem Verhalten ein Lebewesen auf diese Signale reagiert, wird durch Lernerfahrungen bestimmt, aufgrund derer das Lebewesen antizipieren kann, welches Verhalten in der aktuellen Situation geeignet ist, Zustände herbeizuführen, die Gelegenheiten zur Befriedigung eines aktuellen Bedürfnisses bieten (auf diese Lernmechanismen wird ausführlich in ► Abschn. 10.4 eingegangen).

## Exkurs

**Triebe und Gewohnheiten in der Theorie von Clark Hull**

Eine frühe Formalisierung dieser Annahmen findet sich in Clark Hulls (1943) klassischer neobehavioristischer Triebtheorie (► Abschn. 5.4.2). Hull postulierte, dass sich die Stärke der Disposition, ein bestimmtes Verhalten auszuführen (das sogenannte Reaktionspotenzial) als Produkt der Stärke des aktuellen Triebzustands („drive“) und der Stärke erlernter Reiz-Reaktions-Assoziationen oder Gewohnheiten („habits“) ergibt. Hull betrachtete den Triebzustand als Quelle einer unspezifischen Energetisierung des Verhaltens, während die Richtung des Verhaltens – also welches Verhalten ein Lebewesen in Reaktion auf bestimmte Reizbedingungen ausführt – durch die Stärke erlernter Gewohnheiten bestimmt wird. In Anknüpfung an Thorndikes (1898) „Gesetz des Effekts“ postulierte Hull, dass die Gewohnheitsstärke eine Funktion der Häufigkeit ist, mit der Verhalten in der Vergangenheit verstärkt wurde, wobei er annahm, dass jede Reduktion eines Trieb-

zustands verstärkend wirkt (**Triebreduktionsannahme**). Empirische Belege für diese Verhaltensgleichung fand man in Experimenten mit Ratten, die gelernt hatten, sich durch das Drücken eines Hebels Futter zu verschaffen. Wie von Hull postuliert zeigte sich, dass die Triebstärke (operationalisiert als Dauer einer Nahrungsdeprivation) und die Gewohnheitsstärke (operationalisiert über die Häufigkeit, mit der das Hebeldrücken belohnt wurde) einen überadditiven Effekt auf die Verhaltensfrequenz hatten (Perin, 1942). Allerdings hat sich Hulls Annahme, dass verschiedene Bedürfnisse (z. B. Hunger, Durst, Schmerzvermeidung) alle zur Erhöhung eines allgemeinen Triebes beitragen, der unspezifisch jegliches Verhalten energetisiert, nicht bestätigen lassen (Shettleworth, 1975), sondern man geht heute davon aus, dass es multiple Motivationssysteme gibt, die spezifische adaptive Funktionen erfüllen und spezialisierte Verhaltenssysteme aktivieren (Timberlake, 2001).

## 10

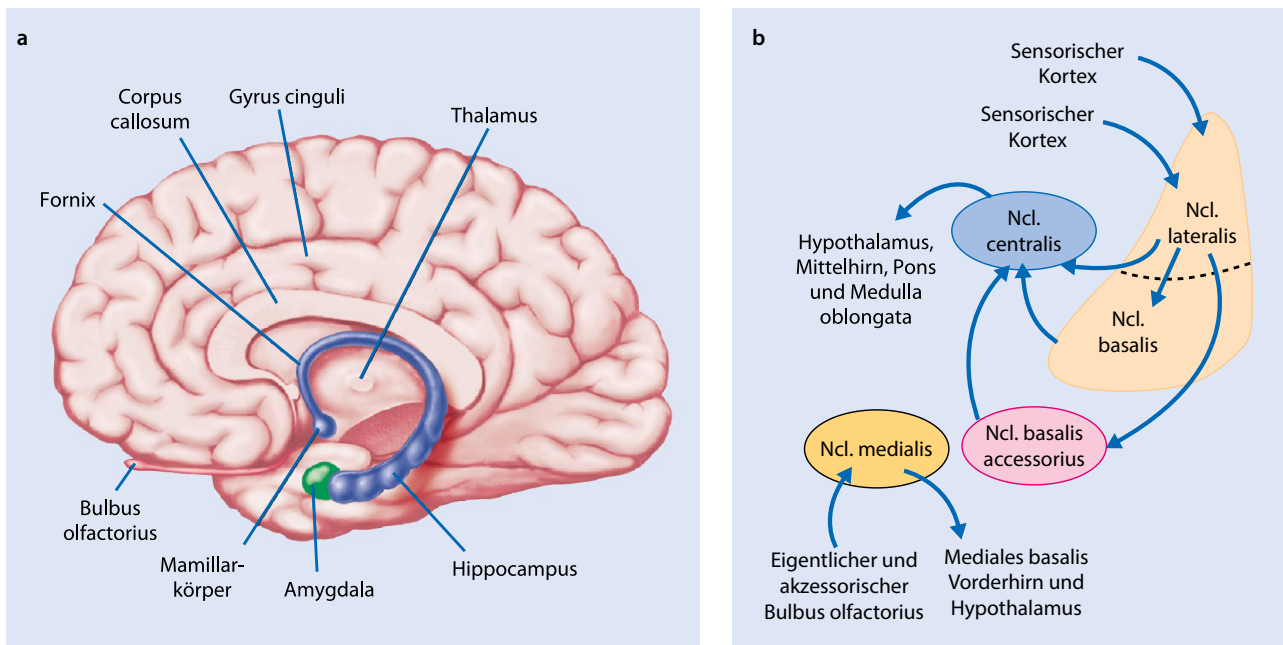
### 10.2.3 Situative Anreize und emotionale Reaktionen

Um das Problem der adaptiven Verhaltensselektion zu bewältigen, müssen Lebewesen neben interozeptiven Signalen, die physiologische Sollwertabweichungen anzeigen, Informationen über Anreize und Gelegenheiten zur Bedürfnisbefriedigung (z. B. Nahrungsquellen) sowie Gefahren und Bedrohungen in ihrer Umwelt verarbeiten. Solche motivational relevanten Informationen und die damit assoziierten Motivationszustände sind eng mit emotionalen Reaktionen verbunden. Eine für die Verarbeitung motivational und emotional salienter Reize wichtige Hirnstruktur ist die Amygdala (■ Abb. 10.1), die als Teil eines **Salienznetzwerks** betrachtet wird, zu dem auch die anteriore Insula und der dorsale ACC (dACC) gehören. Dieses Netzwerk vermittelt die Detektion salienter, d. h. überraschender, motivational bedeutsamer und verhaltensrelevanter Reize und spielt eine wichtige Rolle bei der Mobilisierung von Hirnregionen, die an kognitiven Kontrollprozessen beteiligt sind (Menon & Uddin, 2010; ► Abschn. 10.5.4).

Sensorische Informationen aus verschiedenen (visuellen, auditorischen, olfaktorischen) Sinnesmodalitäten gelangen über afferente Verbindungen von uni- und polymodalen Assoziationsarealen des Neokortex zum lateralen Kern der Amygdala. Während diese Informationen in kortikalen Regionen bereits im Lichte ge-

speicherter Gedächtnisinhalte, Erwartungen und Ziele des Lebewesens verarbeitet wurden, gelangen einfache sensorische Informationen auch über eine direkte Verbindung vom Thalamus in den lateralen Kern der Amygdala. Tierexperimente haben gezeigt, dass diese direkte Verbindung für den Erwerb klassisch konditionierter Furchtreaktionen auf einfache akustische Reize ausreicht (LeDoux, 2000). Da Neuronen der Amygdala bereits nach 25 ms auf bedrohliche Reize reagieren können, wird vermutet, dass diese subkortikale Bahn Teil eines „Frühwarnsystems“ ist, das automatisch die Aufmerksamkeit auf bedrohliche Reize lenkt und Lebewesen in die Lage versetzt, sehr schnell auf einfache Gefahrenreize zu reagieren. Allerdings ist die funktionale Bedeutung dieses subkortikalen Verarbeitungswegs bei Menschen und für nicht auditorische Reize umstritten (Pessoa & Adolphs, 2010).

Die wichtigste Output-Region der Amygdala ist der zentrale Kern, von dem aus efferente Verbindungen in autonome, endokrine, motivationale und verhaltenssteuernde Hirnregionen führen, die an der Regulation viszeraler, neuroendokriner und verhaltensbezogener Reaktionen beteiligt sind. Dazu gehören u. a. der paraventriculäre Kern des Hypothalamus und der Locus coeruleus, die für die Ausschüttung von Stresshormonen und erhöhte Vigilanz verantwortlich sind, der parabrachiale Kern, der eine erhöhte Atemfrequenz auslösen kann, sowie das zentrale Höhlengrau, das bei Ratten



**Abb. 10.1** a Anatomische Lage der Amygdala im medialen Temporallappen. b Vereinfachte Darstellung wichtiger Kerne (Nuclei, *Ncl.*) und Verbindungen der Amygdala. (Aus Goschke & Dreis-

bach, 2020; a: mod. nach Gazzaniga et al., 2002, © W. W. Norton & Company; b: mod. nach Carlson, 2004, Abb. 11.1, © Pearson)

für die „Einfrierreaktion“ auf Furchtreize verantwortlich ist. Eine weitere wichtige Output-Struktur ist der Bettkern der Stria terminalis, der zwar im engeren Sinne außerhalb der Amygdala liegt, häufig aber als Teil einer „erweiterten“ Amygdala betrachtet wird und an der Regulation endokriner und autonomer Prozesse beteiligt ist, und der in Verbindung mit Kernen im Hypothalamus und Hirnstamm eine wichtige Rolle bei Stressreaktionen spielt (Fudge & Haber, 2001). Die Amygdala ist also in einer sehr guten anatomischen Position, um motivational relevante Reize mit autonomen, endokrinen, viszeralen und verhaltensbezogenen Reaktionen zu verknüpfen. Die Amygdala ist dabei nicht direkt an der Auswahl spezifischer Reaktionen beteiligt, sondern generiert Salienzsignale, die die Aufmerksamkeit auf motivational relevante Reize lenken und zur Priorisierung motivationaler Tendenzen beitragen, wohingegen die Selektion und die Steuerung adaptiven Verhaltens über Regionen im präfrontalen Kortex und den Basalganglien vermittelt wird.

Um adaptives Verhalten auszuwählen, reicht es in den meisten Situationen nicht aus, Informationen über aktuelle Bedürfniszustände und Anreizobjekte in der Umwelt zu integrieren, sondern Lebewesen müssen den situativen Kontext beachten, in den motivationale und emotionale Reize eingebettet sind. Beispielsweise macht

es einen großen Unterschied, ob ich eine giftige Spinne in einem Terrarium entdecke oder plötzlich bei einer Wanderung durch die Wüste auf sie stoße. Aus der Forschung zur Furchtkonditionierung weiß man, dass Merkmale eines situativen Kontexts mit Furchtreaktionen assoziiert werden können. Beispielsweise zeigen Tiere, die in einer bestimmten Umgebung gelernt haben, dass auf einen Ton ein Schmerzreiz folgt, später eine stärkere Furchtreaktion, wenn der Ton in der gleichen Umgebung dargeboten wird als bei der Präsentation in einem neuen Kontext (Übersicht in Bouton, 2019). Darüber hinaus zeigen die Tiere auch nach einem Extinktionstraining, in dem der Ton wiederholt ohne den Schmerzreiz dargeboten wird und durch das die Furchtreaktion scheinbar „gelöscht“ wurde, erneut eine Furchtreaktion, wenn sie sich wieder im gleichen Kontext befinden, in dem die Furchtkonditionierung ursprünglich stattfand (Bouton et al., 2021). An der kontextabhängigen Konditionierung und Assoziation von motivational relevanten Reizen mit einem raumzeitlichen Kontext sind der Hippocampus und benachbarte Regionen im medialen Temporallappen sowie Regionen im präfrontalen Kortex beteiligt, die auch von zentraler Bedeutung für das episodische Gedächtnis sind (Eichenbaum, 2017; Xue, 2018; Yonelinas et al., 2019).

### Zusammenfassung

Bedürfnisse sind Abweichungen von physiologischen Sollwerten, die über interozeptive Mechanismen registriert werden. Wenn automatische, vom autonomen Nervensystem gesteuerte Regulationsmechanismen nicht ausreichen, um diese Sollwertabweichungen zu beseitigen, manifestieren sich Bedürfnisse in aversiven Triebzuständen, die das Lebewesen motivieren, instrumentelles Verhalten auszuführen, um das Bedürfnis zu befriedigen. Neben interozeptiven Informationen müssen Lebewesen dazu Anreize und Gelegenheiten zur Bedürfnisbefriedigung in ihrer Umwelt registrieren. Die Amygdala bildet zusammen mit der anterioren Insel und dem dACC ein **Salienznetzwerk**, das die Detektion motivational und emotional bedeutsamer Reize und die Verknüpfung dieser Reize mit autonomen, endokrinen, viszeralen und verhaltensbezogenen Reaktionen vermittelt.

## 10.3 Belohnung und Anreizmotivation

Bislang wurden neuronale Systeme betrachtet, die an der Repräsentation und Priorisierung von aktuellen Bedürfniszuständen und der Verarbeitung motivational relevanter Reize beteiligt sind. Um auf Basis dieser Informationen adaptive Reaktionen auszuwählen, bedarf es weiterer Mechanismen, die es dem Lebewesen ermöglichen, zu lernen und zu antizipieren, welches Verhalten in einer gegebenen Situation geeignet ist, wichtige aktuelle Bedürfnisse zu befriedigen, Belohnungen zu erlangen und angemessen auf Gefahren zu reagieren.

Eine der einflussreichsten und bis in die Antike zurückreichenden motivationspsychologischen Thesen ist die des Hedonismus, nach der alles Verhalten von Lebewesen darauf gerichtet ist, Lust und Freude zu steigern und Schmerz und andere aversive Zustände zu vermeiden. In der Tat ist es eine alltägliche Beobachtung, dass Menschen durch Belohnungen motiviert werden können, etwas Bestimmtes zu tun, wobei eine Vielzahl unterschiedlicher Reize belohnend wirken können (ein leckeres Essen; ein Spielzeug, das sich ein Kind gewünscht hat; ein Lob, das eine Mitarbeiterin für eine überdurchschnittliche Leistung erhält; eine nette Nachricht von einem Freund). Aber auch altruistische Handlungen, wie jemandem in Not zu helfen, können als belohnend erlebt werden. So plausibel es erscheint, dass die Maximierung von Belohnungen eine grundlegende Triebfeder des Verhaltens ist, so schwierig ist es, das Konzept der Belohnung wissenschaftlich zu definieren und zu spezifizieren, was unterschiedliche Arten belohnender Reize gemeinsam haben. In behavioristischen Theorien der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts wurde das Konzept der Belohnung **operational**, also anhand

der Effekte auf das Verhalten und ohne Rekurs auf nicht direkt beobachtbare subjektive Zustände definiert. Als Belohnungen wurden jegliche Reize betrachtet, die die Häufigkeit oder Intensität des Verhaltens, das zu der Belohnung geführt hat, erhöhen. Umgekehrt wurden Reize, die ein Verhalten weniger wahrscheinlich machen und die Lebewesen zu vermeiden versuchen, als Bestrafungen interpretiert. Dementsprechend wurde in dem bereits erwähnten „Gesetz des Effekts“ von Thorndike (1898) postuliert, dass Reiz-Reaktions-Assoziationen durch Belohnung verstärkt und durch Bestrafung abgeschwächt werden.

Während Annäherungs- oder Vermeidungsverhalten ein nützlicher Indikator dafür ist, welche Reize für ein Lebewesen eine positive oder negative Valenz haben, lässt eine operationale Definition allerdings die Frage ungeklärt, **warum** Lebewesen bestimmte Reize anstreben und auf welchen Mechanismen die Effekte belohnender Reize beruhen. Tatsächlich sind operationale Definitionen in gewissem Sinne zirkulär: Was sind Belohnungen? Reize, die Lebewesen anstreben. Warum streben Lebewesen bestimmte Reize an? Weil sie belohnend sind. Um diese Zirkularität zu vermeiden, ist es hilfreich, eine evolutionäre Perspektive einzunehmen, in der davon ausgegangen wird, dass Lebewesen in der Regel diejenigen Zustände positiv bewerten und anstreben, die ihre Überlebens- und Fortpflanzungschancen erhöhen (Heckhausen, 2016). Dass Lebewesen bestimmte Zustände präferieren, spiegelt also vermutlich die Tatsache wider, dass diese Präferenzen in der Umwelt, in der sich die zugrunde liegenden Motivationssysteme im Verlauf der Evolution entwickelt haben, eine adaptive Funktion für das Lebewesen erfüllt haben (Bennett, 2018; Cosmides & Tooby, 2013). Dies bedeutet nicht, dass diese Präferenzen auch in modernen Umwelten immer noch adaptiv sein müssen. Beispielsweise ist die Präferenz für möglichst kalorienreiche oder süße Nahrung vermutlich eine evolutionäre Anpassung an Umwelten mit knappen oder unsicheren Nahrungsquellen (de Vries et al., 2022; de Vries et al., 2020), die aber in modernen Überfluggesellschaften ungesunde Ernährungsgewohnheiten fördern kann.

### Definition

Aus evolutionärer Perspektive können Belohnungen als Reize definiert werden, die wichtige Bedürfnisse befriedigen, wohingegen Bestrafungen als Reize interpretiert werden können, die das homöostatische Gleichgewicht des Organismus von Sollwerten entfernen. Während **primäre Belohnungen** wie Nahrung, Wasser oder Sex direkt physiologische Bedürfnisse befriedigen und einen angeborenen Belohnungswert haben, erhalten **sekundäre Belohnungen** ihren Wert dadurch, dass sie über Lernprozesse mit primären Belohnungen assoziiert werden.

Bei einem Tier kann eine sekundäre Belohnung beispielsweise das vertraute Geräusch des Öffnens der Futterdose sein, von dem das Tier gelernt hat, dass es ein zuverlässiger Prädiktor für den Erhalt von Futter ist und infolgedessen selbst einen Belohnungswert erhält. Beim Menschen ist Geld ein universeller sekundärer Verstärker, mit dem eine Vielzahl primärer oder sekundärer Belohnungen erlangt werden kann, wobei allerdings bei Menschen die Unterscheidung zwischen primären und sekundären Belohnungen dadurch relativiert wird, dass auch die Art und Weise, in der sich primäre Bedürfnisse im Verhalten ausdrücken, durch individuelle Lernerfahrungen, Sozialisationsbedingungen und kulturelle Regeln und Normen geprägt wird.

Nach diesen allgemeinen Überlegungen soll im Folgenden genauer auf die neuronalen Grundlagen und komputationalen Mechanismen von Belohnungsprozessen eingegangen werden. Dabei wird deutlich werden, dass sich drei Komponenten von Belohnungsprozessen unterscheiden lassen, die sich funktional dissoziieren lassen und auf teilweise separaten neuronalen Schaltkreisen beruhen:

- Die positiven hedonistischen Reaktionen und Gefühle, die durch den Erhalt einer Belohnung ausgelöst werden und sich als Freude und Lust manifestieren.
- Das Verlangen, eine Belohnung zu erlangen und die Bereitschaft, dafür instrumentelles Verhalten auszuführen und körperliche oder kognitive Anstrengung zu mobilisieren.
- Das Erlernen von Beziehungen zwischen Hinweisreizen und Belohnungen sowie zwischen Reaktionen und ihren belohnenden oder bestrafenden Konsequenzen, auf deren Basis Lebewesen Erwartungen über zukünftige Belohnungen generieren und lernen, Zuständen subjektive Werte zuweisen.

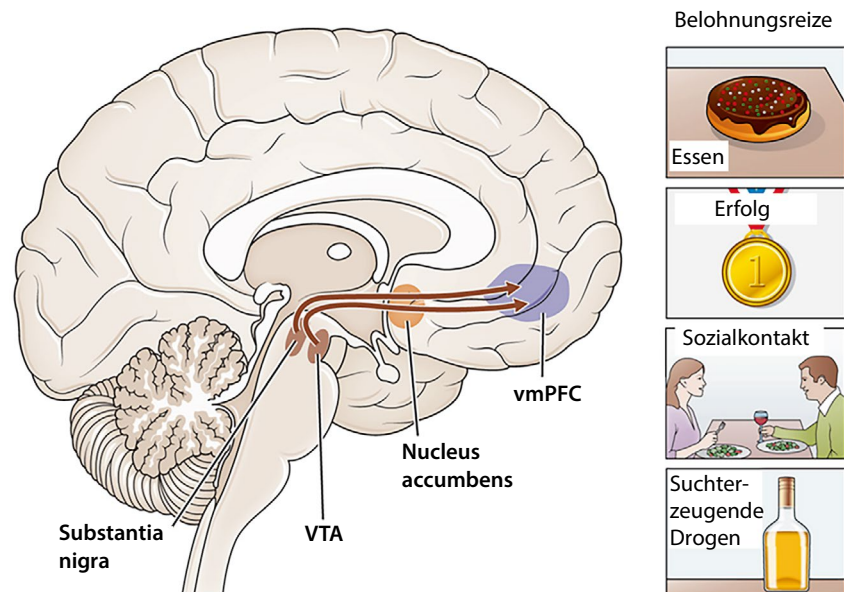
quenzen, auf deren Basis Lebewesen Erwartungen über zukünftige Belohnungen generieren und lernen, Zuständen subjektive Werte zuweisen.

### 10.3.1 Intrakranielle Selbstreizung und das mesolimbische Dopaminsystem

Ein Meilenstein in der Erforschung der neurobiologischen Grundlagen von Belohnungsprozessen war eine Entdeckung von James Olds und Peter Milner (1954), auf die sie stießen, als sie bestimmte Regionen des Gehirns von Ratten mittels implantierter Elektroden schwach elektrisch stimulierten und dadurch in Neuronen im Umkreis der Elektrode Aktionspotenziale auslösten. Ratten, bei denen die Stimulation erfolgte, wenn die Tiere sich an einem bestimmten Ort befanden, entwickelten eine Präferenz für diesen Ort, so als ob sie das Bestreben hatten, erneut die Stimulation zu erhalten. Darauf aufbauend führten Olds und Milner weitere Experimente durch, in denen die Ratten selbst eine elektrische Hirnstimulation bei sich auslösen konnten, indem sie einen Hebel betätigten. Die Tiere fanden dies offenbar so belohnend, dass sie den Hebel bis zu mehrere 100 Mal pro Stunde und mitunter bis zur Erschöpfung betätigten (Olds, 1958; Olds & Milner, 1954). Ein beträchtlicher Teil der Tiere zog die Stimulation sogar primären Verstärkern wie Futter vor, selbst wenn sie nahrungsdepriviert waren (Routtenberg & Lindy, 1965).

Diese Effekte intrakranialer Direktreizungen werden insbesondere durch eine Stimulation von Neuronenpopulationen im sogenannten **mesolimbischen Dopaminsystem** ausgelöst (■ Abb. 10.2). Dieses System hat seinen Ausgangspunkt in dopaminergen Nervenzellen

■ **Abb. 10.2** Das mesolimbische Dopaminsystem mit Projektionen vom ventralen tegmentalen Areal (VTA) und der Substantia nigra im Mittelhirn zum Nucleus accumbens im ventralen Striatum und weiter zum ventromedialen präfrontalen Kortex (vmPFC); weitere Projektionen u. a. zur Amygdala und zum Hippocampus sind nicht dargestellt. (Aus Eagleman & Downar, 2024, Abb. 14.24, Übersetzung des Autors, © Oxford University Press)



im ventralen tegmental Areal (VTA) und der rostralen Substantia nigra im Mittelhirn, von wo aus Projektionen in verschiedene Regionen des Vorderhirns führen, u. a. zur Amygdala, zum Septum und zum Nucleus accumbens (einem Kerngebiet im ventralen Striatum).

Bevor genauer auf die Rolle von Dopamin für die Anreizmotivation und das Belohnungslernen eingegangen wird, ist darauf hinzuweisen, dass Dopamin nicht eins zu eins einer bestimmten Funktion zugeordnet werden kann. Vielmehr gibt es neben dem mesolimbischen Dopaminsystem weitere dopaminerge Schaltkreise wie die nigrostriatale Bahn, die ihren Ausgangspunkt in dopaminergen Neuronen in der Pars compacta der Substantia nigra hat und u. a. an der Bewegungssteuerung beteiligt ist, sowie das mesokortikale Dopaminsystem, das Projektionen vom VTA zum Frontalkortex umfasst und u. a. Arbeitsgedächtnis- und kognitive Kontrollprozesse moduliert (► Abschn. 10.6.4). Darüber hinaus hängen die Effekte von Dopamin von zahlreichen weiteren Faktoren ab, u. a. von den beteiligten Rezeptortypen und ob es sich um phasische oder tonische Aktivität handelt (Garritsen et al., 2023; Speranza et al., 2021; Yagishita, 2020, 2023).

Die spezielle Bedeutung des mesolimbischen Dopaminsystems sowohl für die belohnenden Effekte von intrakraniellen Direktreizungen als auch die Effekte natürlicher Verstärker und suchterzeugender Drogen wird durch ein breites Spektrum empirischer Befunde belegt. Werden Ratten beispielweise Dopaminantagonisten wie Amphetamin oder Kokain verabreicht oder direkt in den Nucleus accumbens injiziert, wenn sich die Tiere an einem bestimmten Ort befinden, so erwerben sie schnell eine **konditionierte Ortspräferenz**, d. h., die Tiere suchen diesen Ort bevorzugt wieder auf, um erneut eine dopaminerge Stimulation zu erhalten (White et al., 1991; Übersicht in McKendrick & Graziane, 2020; O'Neal et al., 2022). Ferner wurde gezeigt, dass Ratten sich selbst Dopaminantagonisten wie Kokain in den Nucleus accumbens injizieren, wenn ihnen über eine entsprechende Apparatur die Gelegenheit dazu gegeben wird (Übersicht in Baik, 2013). Primäre Verstärker (Nahrung, Wasser, Zugang zu Sexualpartnern), suchterzeugende Drogen und konditionierte Reize, die eine Verstärkung ankündigen, lösen eine erhöhte Aktivität von dopaminergen Neuronen und eine Freisetzung von Dopamin im VTA und Nucleus accumbens aus, die umso stärker ausfällt, je größer und unerwarteter eine Belohnung ist (Schultz, 2016, 2024; Wise & Robble, 2020). Umgekehrt führen Läsionen des mesolimbischen Dopaminsystems oder eine Blockade der Dopaminrezeptoren im Nucleus accumbens dazu, dass der Erwerb konditionierter Ortspräferenzen blockiert wird und es zu einer generellen Reduktion anreizmotivierten Verhaltens kommt (Salamone & Correa, 2024).

Untersuchungen, in denen die Hirnaktivität von Menschen mit funktionellen bildgebenden Verfahren gemessen wurden, haben ebenfalls gezeigt, dass ein breites Spektrum von primären und sekundären Belohnungsreizen (z. B. Fruchtsaft, Süßigkeiten, Fotos attraktiver Menschen, Geldgewinne, Musik, angenehme Berührungen sowie suchterzeugende Substanzen wie Kokain) eine erhöhte Aktivierung im Nucleus accumbens und kortikalen Zielregionen dopaminerger Projektionen wie dem orbitofrontalen und ventromedialen Kortex auslösen (Übersichten in Haber & Knutson, 2010; McClure et al., 2004; Peters & Büchel, 2010b; Wang et al., 2016; Yan et al., 2016).

### 10.3.2 Mögen vs. Wollen

Ursprünglich wurde vermutet, dass es sich bei den dopaminergen Strukturen im Mittelhirn um ein Belohnungs- oder „Lustzentrum“ handelt und die Ausschüttung von Dopamin in diesen Strukturen die neuronale Grundlage für die subjektiven Glücks- oder Lustgefühle ist, die mit dem Erhalt einer Belohnung verbunden sind. Diese Interpretation muss aus heutiger Sicht allerdings in mehrfacher Hinsicht differenziert und revidiert werden. So sprechen zahlreiche empirische Befunde dafür, dass die Freisetzung von Dopamin im mesolimbischen Dopaminsystem und speziell im Nucleus accumbens nicht primär für die durch Belohnungen ausgelösten Glücks- oder Lustgefühle verantwortlich ist. Vielmehr vermittelt dieses System die Motivation, instrumentelles Verhalten auszuführen und körperliche oder geistige Anstrengung aufzuwenden, um eine antizipierte Belohnung zu erlangen. Dies mag auf den ersten Blick verblüffend erscheinen, da beide Aspekte von Belohnung – das hedonische Gefühl und das Verlangen – häufig eng miteinander verknüpft sind. Wenn ein Reiz (z. B. eine Süßigkeit oder eine soziale Anerkennung) positive hedonistische Gefühle auslöst und wir den Reiz **mögen**, dann haben wir in der Regel auch das Verlangen, diese Empfindungen wieder zu erleben und **wollen** den Reiz haben. Und wenn wir etwas bekommen, das wir wollen, löst dies in der Regel positive Gefühle aus.

Nichtsdestotrotz haben Berridge und Kollegen (Berridge, 2018, 2023; Nguyen et al., 2021) im Rahmen ihrer **Theorie der Anreizsalienz** Evidenz dafür geliefert, dass sich die beiden Aspekte des „Mögens“ („liking“) und des „Wollens“ („wanting“) funktional dissoziieren lassen und dass die Gehirnsysteme, die den hedonischen Wert eines Verstärkers vermitteln (wie sehr wir ihn „mögen“), von denen separiert werden können, die die Anreizmotivation und das Verlangen vermitteln (wie sehr wir eine Belohnung „wollen“ und bereit sind, Anstrengung zu investieren, um sie zu erlangen).

### ➤ Definition

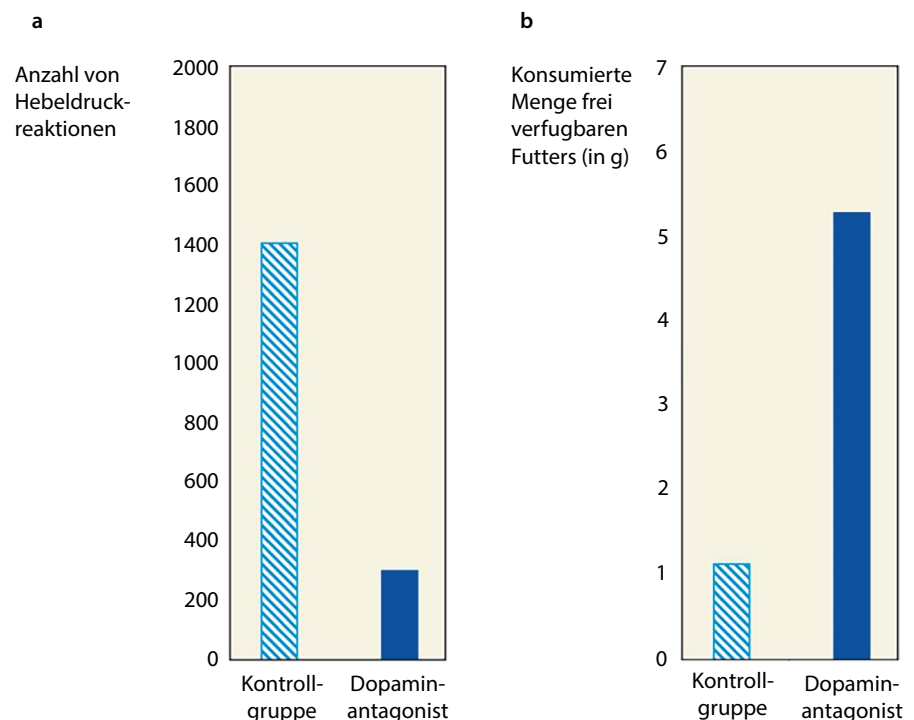
In der Theorie der Anreizsalienz werden mit dem Begriff „Mögen“ („liking“) die positiven, hedonischen emotionalen Reaktionen auf den Erhalt einer Belohnung bezeichnet. Demgegenüber bezeichnet der Begriff „Wollen“ („wanting“) einen Prozess der Anreizmotivation, durch den Belohnungen und Reize, die mit Belohnungen assoziiert sind, einen Anreizgehalt erhalten und das Verlangen nach der Belohnung auslösen, sodass das Lebewesen motiviert wird, instrumentelles Verhalten auszuführen und Anstrengung zu investieren, um die Belohnung zu erhalten.

Die Definition der Begriffe „Mögen“ und „Wollen“ in der Theorie der Anreizsalienz ist nicht identisch mit ihrer Alltagssprachlichen Verwendung. Während wir in der Alltagssprache mit diesen Begriffen die bewusst erlebte Freude beim Erhalt einer Belohnung bzw. das bewusst erlebte Verlangen nach einer Belohnung bezeichnen, werden diese Begriffe in der Theorie der Anreizsalienz anhand objektiv beobachtbarer Verhaltensindikatoren definiert, die mit bewusst erlebten Zuständen einhergehen können, aber nicht notwendigerweise immer von diesen begleitet sein müssen (Nguyen et al., 2021). Dementsprechend erfasst man bei Tieren die Präferenz für bestimmte Reize – also wie sehr sie die Reize „mögen“ – mittels Verhaltensindikatoren, z. B. den charakteristischen mimischen Reaktionen auf süße und bittere Geschmacksreize. So reagieren Ratten auf einen Spritzer Zuckerwasser in den Mund mit einem

charakteristischen Reaktionsprofil, das sich u. a. im Lecken der Lippen und Herausstrecken der Zunge zeigt. Im Gegensatz dazu reagieren die Tiere auf einen bitteren Geschmack mit einer Ekelreaktion, die sich darin zeigt, dass sie den Kopf schütteln und sich das Gesicht mit den Pfoten abwischen (analoge Reaktionsmuster lassen sich auch bei Säuglingen und nichtmenschlichen Primaten beobachten).

Unter Verwendung solcher Verhaltensindikatoren für „Mögen“-Reaktionen haben Berridge und Kollegen in tierversperimentellen Studien zeigen können, dass „Mögen“ und „Wollen“ dissoziiert werden können. Beispielsweise zeigten Ratten, bei denen dopaminerge Neuronen durch Neurotoxine geschädigt worden waren, nach wie vor die typischen Anzeichen des Mögens, wenn sie eine Belohnung erhielten (z. B. wenn Zuckerwasser auf die Lippen geträufelt wurde) und fraßen auch weiterhin Futter, wenn man es ihnen direkt verabreichte. Die Tiere zeigten also trotz des geschädigten Dopaminsystems weiterhin hedonische Reaktionen auf Belohnungen (Berridge & Robinson, 1998; Nguyen et al., 2021). Allerdings waren die Tiere mit einem geschädigten Dopaminsystem nicht mehr motiviert, Anstrengung aufzuwenden und instrumentelles Verhalten auszuführen (z. B. durch einen Gang zu laufen oder über eine Barriere zu springen), um eine Belohnung zu erlangen. Dies wird eindrücklich durch Experimente dokumentiert, in denen die Tiere zwischen unterschiedlich attraktiven Belohnungen wählen konnten (■ Abb. 10.3). Gesunde Ratten bevorzugen in der Regel Zuckerkügelchen

■ **Abb. 10.3** Effekte von Dopaminantagonisten auf das „Wollen“ und die Anstrengungsmobilisierung in einer Studie von Salamone et al. (2002). Ratten bevorzugten in der Regel Zuckerpellets gegenüber Rattenfutter. Ist das Rattenfutter frei verfügbar, während die Zuckerpellets durch das Drücken eines Hebels „verdient“ werden müssen, betätigen die Ratten in der Kontrollgruppe (hellblaue Balken) den Hebel, um Zuckerpellets zu erhalten **a** und fressen relativ wenig Rattenfutter **b**. Im Gegensatz dazu sind Ratten, denen ein Dopaminantagonist verabreicht wurde (dunkelblaue Balken) weniger bereit, für die Zuckerpellets zu arbeiten und begnügen sich stattdessen meist mit dem weniger attraktiven, aber frei verfügbaren Rattenfutter. (Aus Gluck et al., 2008, Übersetzung des Autors, © 2008 by Worth Publishers)



The diagram illustrates the neural pathways for 'Wollen' (green) and 'Mögen' (yellow) within the human brain. The 'Wollen' pathway involves the Dorsales Striatum, Nucleus accumbens, and Ventrales Palladium. The 'Mögen' pathway involves the Inselrinde, Orbitofrontaler Kortex, and Amygdala. Both pathways converge on the Dopamin system, which also connects to the Nucleus parabrachialis.

Diese und weitere Befunde sprechen dafür, dass dopaminerge neuronale Schaltkreise für die hedonischen Effekte von Belohnungen nicht notwendig sind. Stattdessen geht man davon aus, dass „Mögen“-Reaktionen über das endogene Opioidsystem vermittelt werden. Endogene Opioide sind natürlich vorkommende, neurotransmitterähnliche Peptide, die an bestimmte Opiatrezeptoren binden. Ihre Ausschüttung hat Effekte, die ähnlich zu denen von Opiaten wie Heroin oder Morphin sind und sich u. a. in einer reduzierten Schmerzempfindung und euphorischen Gefühlen manifestieren. Opium können zudem die hedonische Wirkung von Reizen verstärken. Beispielsweise lässt Morphin süße Lebensmittel süßer und bittere Lebensmittel weniger bitter schmecken (z. B. Rideout & Parker, 1996). Primäre Verstärker wie Nahrung, Wasser und Sex lösen

In Bezug auf die Hirnregionen, die die hedonischen Effekten von Belohnungen vermitteln, haben Tierstudien mit primären Verstärkern gezeigt, dass „Mögen“-Reaktionen durch ein Netzwerk relativ kleiner „hedonischer Hotspots“ vermittelt werden (■ Abb. 10.4; Berridge & Kringelbach, 2015; Nguyen et al., 2021; Pecina et al., 2006). Diese hedonischen Hotspots befinden sich in diversen Gehirnregionen, die in Belohnungsprozesse involviert sind (z. B. im Nucleus accumbens, im ventralen Pallidum, im orbitofrontalen Kortex und in der Inselrinde). Diese Hotspots sind im Rattenhirn nur wenige Kubikmillimeter groß und umfassen jeweils nur einen Teil der Strukturen, in denen sie lokalisiert sind. Mikroinjektionen von opioid- und endocannabinoidstimulierenden Pharmaka in diese Hotspots verstärken „Mögen“-Reaktionen (Berridge & Kringelbach, 2015). Dagegen führen Mikroinjektionen derselben Drogen außerhalb der Hotspots, selbst wenn sie in umgebenden Hirnstrukturen erfolgen, nicht zu einer Steigerung der „Mögen“-Reaktionen (z. B. auf Saccharose) und können diese sogar unterdrücken (Ho & Berridge, 2014; Khan et al., 2020; ► Exkurs „Neuronale Korrelate hedonischer Reaktionen auf nicht-primäre Belohnungsreize“).

## Exkurs

**Neuronale Korrelate hedonischer Reaktionen auf nicht-primäre Belohnungsreize**

Bislang ist noch nicht vollständig geklärt, inwieweit sich Erkenntnisse aus Tierstudien über die neuronalen Schaltkreise, die hedonische Effekte von Belohnungen vermitteln, auf Menschen übertragen lassen. Für diese Annahme sprechen Befunde aus einer pharmakologischen Bildgebungsstudie (Büchel et al., 2018), in der gezeigt wurde, dass die Blockierung von Opioidrezeptoren durch den Opioidrezeptorantagonisten Naloxon positive emotionale Reaktionen auf die Darbietung erotischer Bilder reduzierte. Dies ging einher mit einer Reduktion der Aktivierung im ventralen Striatum, im lateralen orbitofrontalen Kortex und im medialen präfrontalen Kortex sowie in der Amygdala und im Hypothalamus. Entscheidend ist, dass die durch Naloxon ausgelöste Aktivierungsabnahme nur beim Erhalt der Belohnung (also der Präsentation der Bilder) beobachtet wurde, nicht aber während der Erwartung einer Belohnung. Dies spricht dafür, dass eine Blockade von Opioidrezeptoren auch bei Menschen spezifisch die Freude beim Erhalt einer Belohnung (also das „Mögen“) verringert.

Aus einer evolutionären Perspektive ist vermutet worden, dass neuronale Systeme, die sich ursprünglich für

hedonistische Reaktionen auf primäre Verstärker entwickelt haben, im menschlichen Gehirn auch das Erleben von Freude in Reaktion auf abstraktere (z. B. kulturelle oder soziale) Belohnungen vermitteln. Zwar gibt es einige Hinweise darauf, dass Regionen, die mit hedonischen Hotspots überlappen, ebenfalls durch sekundäre Verstärker wie angenehme sensorische Reize oder positive soziale, kognitive und kulturelle Erfahrungen, z. B. Musik, aktiviert werden können (Ferreri et al., 2019; Nguyen et al., 2021). Allerdings ist die Befundlage hier bislang nicht eindeutig und pharmakologische Manipulationen des Opioidsystems hatten beispielsweise keine Effekte auf die durch Musik ausgelösten positiven Gefühle (s. z. B. Mas-Herrero et al., 2023). Generell haben funktionelle Bildgebungsstudien gezeigt, dass die durch Musik ausgelösten positiven Emotionen mit Aktivierungen in einem komplexen Netzwerk von Hirnregionen assoziiert sind, das neben Strukturen des Belohnungsnetzwerks (u. a. das ventrale Striatum und der orbitofrontale Kortex) auch die Amygdala, den Hippocampus und den auditorischen Kortex umfasste. Darüber hinaus gibt es Hinweise darauf, dass bei solchen komplexen hedonischen Reaktionen Interaktionen zwischen Opioid- und Dopaminsystemen eine Rolle spielen.

**10.3.3 Dopamin und Anreizsalienz**

Während die bislang diskutierten Befunde dafür sprechen, dass Dopamin nicht die hedonischen Emotionen vermittelt, die durch den Erhalt von Belohnungen ausgelöst werden, sind dopaminerge Systeme gleichwohl von zentraler Bedeutung für motiviertes Verhalten und das Belohnungslernen. In den folgenden Abschnitten werden zwei der einflussreichsten Theorien zur Rolle von Dopamin für motiviertes Verhalten dargestellt: die Theorie der Anreizsalienz („incentive salience“) und die Theorie des Verstärkungslernens.

Die Theorie Anreizsalienz von Berridge und Kollegen (Berridge, 2007; Berridge & Robinson, 1998) baut auf den oben beschriebenen Belegen für Dissoziationen zwischen „Mögen“ und „Wollen“ auf. Die zentrale Annahme besteht darin, dass Dopamin notwendig ist, damit Belohnungsreize einen Anreizwert erhalten, was sich darin manifestiert, dass sie Aufmerksamkeit auf sich ziehen und ein Verlangen auslösen. Dopamin ist also nicht für die hedonischen Reaktionen auf Belohnungen, sondern für die Energetisierung instrumentellen Verhaltens zur Erlangung von Belohnungen notwendig. Kurz gesagt, vermittelt Dopamin das „Wollen“, aber nicht das „Mögen“ (► **Exkurs** „Dissoziation von ‚Wollen‘ und ‚Mögen‘ und Kontrollverlust bei der Drogensucht“).

Im Einklang mit dieser Hypothese führt eine Schädigung oder Blockade des mesolimbischen Dopaminsystems dazu, dass Belohnungen ihren Anreizwert verlieren und das Tier nicht mehr motiviert ist, Anstrengung zu mobilisieren, um eine Belohnung zu erlangen. Beispielsweise führt die Injektion von Dopaminantagonisten in den Nucleus accumbens dazu, dass Tiere eine verstärkte Neigung zeigen, kleinere Belohnungen vorzuziehen, wenn sie diese mit weniger Anstrengung erlangen können. Nichtsdestotrotz zeigen die Tiere aber nach wie vor eine Präferenz für die größere Belohnung, wenn sie für diese nicht mehr Anstrengung aufwenden müssen als für die kleinere. Eine Blockade des dopaminergen Systems reduziert also die Bereitschaft der Tiere, Kosten in Form erhöhter Anstrengung in Kauf zu nehmen, um eine eigentlich präferierte Belohnung zu erlangen (Übersicht bei Salamone & Correa, 2024; Salamone et al., 2018).

Analoge Effekte wurden nach Läsionen des Nucleus accumbens beobachtet. Dies wurde beispielsweise in einem Experiment gezeigt, in dem Ratten in einem Labyrinth entweder eine Barriere erklimmen konnten, um eine große Belohnung zu erhalten, oder aber in einem anderen Abschnitt des Labyrinths ohne Barriere eine kleine Belohnung erhielten. Eine bilaterale Läsion der sogenannten Kernregion des Nucleus accumbens reduzierte die Präferenz für die große Belohnung, die hohe

Anstrengung verlangte, wenn die Tiere die Wahl hatten, eine kleinere Belohnung mit weniger Aufwand zu erlangen. Ähnliche Effekte wurden beobachtet, wenn die Verbindung zwischen dem Nucleus accumbens und dem ACC unterbrochen wurde (Hauber & Sommer, 2009). Daraus wurde geschlossen, dass der Nucleus accumbens, der ACC sowie der basolaterale Teil der Amygdala ein neuronales System bilden, das die Mobilisierung von Anstrengung zur Erlangung von Belohnungen vermittelt.

Diese Befunde sind nicht zuletzt von Relevanz für das Verständnis von **Apathie** bei Menschen. Apathie ist

ein multidimensionales klinisches Syndrom, das durch eine beeinträchtigte Motivation und reduzierte zielgerichtete (körperliche, kognitive, emotionale und soziale) Aktivitäten charakterisiert ist (Costello et al., 2024). Verschiedene Befunde sprechen dafür, dass Apathie mit Dysfunktionen des mesolimbischen Dopaminsystem zusammenhängt, wenngleich dies nur einer von mehreren Faktoren ist, die zu einem Motivationsverlust führen können (Übersicht in Husain & Roiser, 2018; Le Heron et al., 2019) (die neuronalen Mechanismen, die der Mobilisierung kognitiver Anstrengung zugrunde liegen, werden in ► Abschn. 10.6 ausführlich diskutiert).

## Exkurs

### Dissoziation von „Wollen“ und „Mögen“ und Kontrollverlust bei der Drogensucht

Aus klinischer Perspektive ist die Unterscheidung zwischen „Mögen“ und „Wollen“ von Bedeutung für das Verständnis der neurokognitiven Mechanismen, die dem Kontrollverlust bei Substanzgebrauchsstörungen zugrunde liegen. Drogensucht ist durch ein starkes Verlangen nach der suchterzeugenden Substanz, einen wachsenden Kontrollverlust und wiederholte Rückfälle trotz Einsicht in die schädlichen Konsequenzen des Verhaltens charakterisiert (Bogdan et al., 2023; Bühringer et al., 2012; Ceceli et al., 2022; Lüscher et al., 2020; Redish et al., 2008). Wenn Personen mit dem Konsum süchtig machender Substanzen beginnen, ist das Verhalten zunächst primär durch die dadurch ausgelösten euphorischen oder rauschhaften Gefühle motiviert. Bei fortgesetztem Drogenkonsum nehmen diese euphorischen Reaktionen allerdings häufig nach und nach ab, wohingegen das Verlangen nach der Substanz und die Anstrengung, die Personen bereit sind zu investieren, um die Droge zu erhalten, weiter zunehmen. Der Personen erleben also ein starkes Verlangen (z. B. zu rauchen oder Alkohol zu trinken), obwohl der Lustgewinn durch den Substanzkonsum nur noch gering ist.

Dieses paradox scheinende Muster ist ein besonders deutliches Beispiel für eine Dissoziation zwischen „Wollen“ und „Mögen“, das sich durch die oben beschriebene Theorie der Anreizsalienz von Berridge und Robinson (2016) erklären lässt. Die Autoren vermuten, dass suchterzeugende Drogen im Lauf der Zeit zu einer Hypersensitivität des mesolimbischen Dopaminsystems führen (sogenannte Anreizsensitivierung). Als Folge davon führen konditionierte Hinweisreize (z. B. Utensilien, Situationen oder Personen, die mit der Einnahme der Droge assoziiert sind) zu einer zunehmend starken dopaminergen Aktivierung, wodurch die Reize eine immer stärkere Anreizsalienz erhalten und ein zunehmend starkes Verlangen („Wollen“) nach der Substanz auslösen (Berridge, 2012; Berridge & Robinson, 2016). Gleichzeitig verlieren natürliche Verstärker und langfristige Ziele zunehmend ihren motivatio-

nen Anreizcharakter (MacKillop et al., 2011; Nutt et al., 2015; Robinson & Berridge, 2008).

Die Anreizsalienz kann dabei als Ergebnis Pawlowscher Konditionierung interpretiert werden, durch die konditionierte Reize mit der Erwartung einer Belohnung assoziiert werden und das Verlangen nach der Belohnung auslösen. Die Stärke des konditionierten Verlangens kann über den sogenannten Pawlowsch-instrumentellen Transfereffekt (PIT-Effekt) erfasst werden (Cartoni et al., 2016). Dabei lernt das Tier oder eine Person zunächst über instrumentelles Konditionieren, ein Verhalten auszuführen, um eine Belohnung zu erhalten. Unabhängig davon wird in einer separaten klassischen Konditionierungsprozedur ein neutraler Reiz mit einem positiven unkonditionierten Reiz gepaart, sodass der neutrale Reiz zu einem konditionierten Hinweisreiz für eine Belohnung wird. Wird dieser klassisch konditionierte Reiz dann in der Testphase während des instrumentellen Verhaltens dargeboten, wird dieses Verhalten verstärkt, obwohl der Pawlowsche konditionierte Reiz nie mit dem instrumentellen Verhalten assoziiert wurde (Corbit & Balleine, 2016; Degni et al., 2022). Interessanterweise können solche Effekte auch dann auftreten, wenn die hedonischen Effekte der Droge unverändert bleiben und keine Anzeichen für ein stärkeres „Mögen“ erkennbar sind (Überblick in Berridge & Robinson, 2016). PIT-Effekte sind insofern vermutlich ein Mechanismus, der bei Substanzgebrauchsstörungen dazu beiträgt, dass konditionierte Reize auch nach längeren Abstinenzperioden wieder ein starkes Verlangen nach der Substanz auslösen können, sodass es zu einem Rückfall kommt. So kann beispielsweise bei einem ehemaligen Raucher, der auf einer Party sieht, wie andere Personen rauchen, plötzlich wieder ein starkes Verlangen nach Nikotin ausgelöst werden. Das Verlangen nach der Droge scheint also bei chronisch Abhängigen nicht ausschließlich durch die Vermeidung aversiver Entzugserscheinungen vermittelt zu werden, sondern es kann auch nach dem Abklingen akuter Entzugserscheinungen zu Rückfällen aufgrund konditionierter Anreizsalienz kommen (Berridge & Robinson, 2016).

Im weiteren Verlauf einer Drogensucht kommt es zu weiteren dysfunktionalen Veränderungen in Gehirnsystemen, die an kognitiven Kontrollfunktionen (► Abschn. 10.5.2) beteiligt sind. Diese Veränderungen manifestieren sich in einer beeinträchtigten Inhibition impulsiver Reaktionen auf drogenassoziierte Reize, einer unzureichenden Ausrichtung des Verhaltens an langfristigen Konsequenzen und insgesamt einem wachsenden Kontrollverlust über den Drogenkonsum (Bühner et al., 2008; Cushnie et al., 2023; Everitt & Robbins, 2016; Goldstein & Volkow, 2011;

Goschke, 2014; Lindgren et al., 2019; Luscher et al., 2020; McClure & Bickel, 2014; Nutt et al., 2015; Tang et al., 2015; Volkow & Baler, 2015). Eine wichtige Frage der aktuellen Forschung ist, inwieweit diese Beeinträchtigungen kognitiver Kontrollfunktionen eine Folge chronischen Drogenmissbrauchs sind oder ob es sich um Risikofaktoren handelt, die in Interaktion mit ungünstigen Umweltbedingungen zu einer erhöhten Vulnerabilität für Suchterkrankungen führen können (s. z. B. Ceceli et al., 2022; Cushnie et al., 2023; Goldway et al., 2023; Kräplin et al., 2020, 2022).

### Zusammenfassung

In der Theorie der Anreizsalienz werden folgende drei Komponenten von Belohnungsprozessen unterschieden, die sich funktional und neuronal dissoziieren lassen:

- Positive hedonische Gefühle, die durch den Erhalt einer Belohnung ausgelöst werden („Mögen“; „liking“)
- Verlangen nach einer Belohnung und die Bereitschaft, dafür körperliche oder kognitive Anstrengung zu mobilisieren („Wollen“; „wanting“)
- Erlernen von Beziehungen zwischen Hinweisreizen und Belohnungen sowie zwischen Reaktionen und ihren belohnenden Konsequenzen

„Mögen“-Reaktionen und die hedonischen emotionalen Reaktionen auf Belohnungen werden über die Freisetzung von endogenen Opioiden in einem Netzwerk „hedonischer Hotspots“ vermittelt, die sich u. a. im Nucleus accumbens, im ventralen Pallidum, im orbitofrontalen Kortex und in der Inselrinde befinden. Demgegenüber werden das „Wollen“ und die Motivation, instrumentelles Verhalten auszuführen und Anstrengung aufzuwenden, um eine Belohnung zu erlangen, über das mesolimbische Dopaminsystem vermittelt, das seinen Ausgangspunkt in dopaminergen Nervenzellen im VTA und der rostralen Substantia nigra hat, die u. a. Verbindungen zur Amygdala, zum Septum und zum Nucleus accumbens aufweisen. Dass Dopamin nicht für die hedonischen Reaktionen auf Belohnungen, sondern für die Energetisierung instrumentellen Verhaltens notwendig ist, wird u. a. dadurch belegt, dass eine Schädigung oder Blockade des mesolimbischen Dopaminsystems dazu führt, dass Belohnungen ihren Anreizwert verlieren und Lebewesen keine Anstrengung mehr mobilisieren, um eine Belohnung zu erlangen, aber nach wie vor positive affektive Reaktionen zeigen, wenn sie die Belohnung erhalten. Umgekehrt kann es z. B. bei Substanzkonsumstörungen dazu kommen, dass mit der Droge assoziierte Hinweisreize ein zunehmend starkes Verlangen („Wollen“) nach der Substanz auslösen, obwohl die positiven affektiven Reaktionen (das „Mögen“) auf den Substanzkonsum im Laufe der Zeit abnehmen.

## 10.4 Belohnungsvorhersagefehler und Verstärkungslernen

Diskutiert wurde bislang die Rolle von Dopamin für die Anreizmotivation und das „Wollen“, also das Verlangen nach einer Belohnung. Eine zweite einflussreiche Theorie zur Funktion von Dopamin bei motiviertem Verhalten beruht auf der Annahme, dass Dopamin eine zentrale Rolle beim belohnungsbasierten Lernen spielt (Bech et al., 2023; Daw & Tobler, 2014; Diederer & Fletcher, 2021; Schultz, 2017; Schultz et al., 2017). Im Folgenden wird insbesondere auf die Hypothese eingegangen, dass die phasische Aktivität dopaminerger Neuronen einen **Belohnungsvorhersagefehler** („reward prediction error“) kodiert, also die Diskrepanz zwischen einer erwarteten und einer tatsächlichen Belohnung (Schultz, 2017, 2024; Schultz et al., 2017). Dieses Fehler-signal ist von entscheidender Bedeutung dafür, dass Lebewesen lernen, Belohnungen vorherzusagen, Zuständen in ihrer Umwelt einen subjektiven Wert zuzuweisen und Verhalten auszuwählen, dass zu Zuständen mit einem positiven Wert führt.

### 10.4.1 Das Rescorla-Wagner-Modell

Bevor es um die Rolle von Dopamin beim Verstärkungslernen gehen soll, ist es hilfreich, sich zunächst noch einmal die Herausforderungen zu vergegenwärtigen, vor denen Lebewesen in einer sich verändernden und unsicheren Umwelt stehen. Unter diesen Bedingungen zu überleben ist eine nicht triviale Herausforderung, da die Suche nach lebenswichtigen Ressourcen wie Futter und Wasser häufig mit Unsicherheit und potenziellen Gefahren verbunden ist. Daher ist die Fähigkeit zu lernen, welche Hinweisreize motivational relevante Reize signalisieren (Pawlowsches Lernen) und welche Konsequenzen das eigene Verhalten in einer gegebenen Situation hat (instrumentelles Lernen) von fundamentaler Bedeutung für adaptives Verhalten. Entscheidend für das Lernen von Beziehungen zwischen Reizen, Reaktionen und

deren Konsequenzen sind **Vorhersagefehler**, die Diskrepanzen zwischen einem erwarteten Reiz oder Verhaltenseffekt und dem tatsächlich eintretenden Reiz oder Handlungsergebnis signalisieren.

### ➤ Definition

Belohnungsvorhersagefehler („reward prediction errors“) signalisieren Diskrepanzen zwischen einer vorhergesagten und einer tatsächlich eintretenden Belohnung. Vorhersagefehler können positiv sein, wenn die Belohnung unerwartet bzw. größer oder attraktiver als erwartet ist; Vorhersagefehler sind negativ, wenn eine erwartete Belohnung ausbleibt oder kleiner bzw. weniger attraktiv ist als erwartet.

Ein einfaches, aber sehr erfolgreiches mathematisches Modell des Lernens aus Vorhersagefehlern beim klassischen Konditionieren wurde bereits in den 1970er-Jahren von Rescorla und Wagner entwickelt und bildet nach wie vor die Grundlage vieler aktueller Theorien (Rescorla & Wagner, 1972; Van Hamme & Wasserman, 1994). Die zentrale Annahme des Modells ist, dass jede Paarung eines konditionierten Stimulus (CS) mit einem unkonditionierten Stimulus (US) zu einer Stärkung der Assoziation zwischen den beiden Stimuli führt. Die Veränderung der Assoziationsstärke in einem Lerndurchgang ist dabei proportional zur Differenz zwischen der erwarteten und der tatsächlichen Intensität des US (z. B. der Menge oder Attraktivität verabreichten Futters). Erhält ein Tier z. B. mehr Futter als erwartet, resultiert ein positiver Vorhersagefehler und die CS-US-Assoziation wird verstärkt. Ist der Vorhersagefehler dagegen negativ (d. h., es gibt weniger Futter als erwartet), wird die CS-US-Assoziation abgeschwächt. Lernen findet also statt, solange die erwartete und tatsächliche US-Stärke voneinander abweichen, es also einen positiven oder negativen Vorhersagefehler gibt. Der Vorhersagefehler wird mit einer Lernrate gewichtet, die zwischen 0 und 1 betragen kann und bestimmt, wie stark sich die CS-US-Assoziation bei einem gegebenen Vorhersagefehler verändert. Bei einer sehr niedrigen Lernrate führt jede einzelne CS-US-Paarung nur zu einer kleinen Änderung der Assoziationsstärke, sodass die neue Assoziationsstärke eine Akkumulation von auch weiter zurückliegenden Erfahrungen widerspiegelt; ist die Lernrate dagegen sehr hoch, führt bereits eine einzelne CS-US-Paarung zu einer großen Änderung der Assoziationsstärke, sodass die am kürzesten zurückliegenden Erfahrungen einen überproportional großen Einfluss auf das Lernen haben. Die Lernrate hängt u. a. von der Salienz des CS ab, d. h., ein sehr auffälliger CS, der die Aufmerksamkeit des Tieres auf sich zieht, wird schneller mit einem US assoziiert werden als ein wenig salienter CS (Pelley et al., 2012). Diese Annahmen werden durch folgende einfache Modellgleichungen ausgedrückt:

$$\Delta V = \alpha(\lambda - V)$$

$$V_{(t+1)} = V_t + \alpha(\lambda - V_t),$$

wobei  $V_t$  die Stärke der CS-US-Assoziation im Durchgang  $t$  ist (die dem prädiktiven Wert des CS entspricht und als Stärke der Erwartung des US interpretiert werden kann);  $\Delta V$  ist die Veränderung der CS-US-Assoziationsstärke in einem Lerndurchgang;  $\lambda$  ist die Stärke/Intensität des US, und  $\lambda - V$  der Vorhersagefehler (der als Ausmaß der Überraschung über den US interpretiert werden kann),  $\alpha$  ist die Lernrate, die zwischen 0 und 1 variiert.

Vorhersagefehler spielen nicht nur beim klassischen Konditionieren, sondern auch beim instrumentellen Lernen von Relationen zwischen Reaktionen und deren Konsequenzen eine entscheidende Rolle. Stellen wir uns z. B. vor, wie ein Tier in einem Experiment einen Hebel bedient und daraufhin eine kleine Menge Futter als Belohnung erhält. Zu Beginn hat das Tier noch keine Erfahrungen in dieser Situation gemacht, daher löst die erstmalige Futtergabe ein großes positives Vorhersagefehlersignal aus, das anzeigt, dass das Verhalten zu einem Effekt geführt hat, der besser war als erwartet. Daher wird das Tier, wenn es sich das nächste Mal in der gleichen Situation befindet, den Hebel mit etwas höherer Wahrscheinlichkeit wieder betätigen. Wenn es dafür wieder Futter gibt, resultiert erneut ein positives Vorhersagefehlersignal, das allerdings etwas kleiner ausfällt, weil die Belohnung nicht mehr völlig unerwartet ist. Mit jeder weiteren Erfahrung, dass das Betätigen des Hebels zu einer Futtergabe führt, nimmt die Stärke der Assoziation zwischen dem Verhalten und der Belohnung zu, während der Vorhersagefehler zunehmend kleiner wird (dies entspricht genau dem, was die obige Modellgleichung vorhersagt). Hat das Tier gelernt, die Belohnung perfekt vorherzusagen, wird der Vorhersagefehler 0 und es findet kein Lernen mehr statt.

Das Rescorla-Wagner-Modell erklärt viele Befunde aus der Forschung zur Konditionierung, weist aber auch einige grundsätzliche Beschränkungen auf. Insbesondere kann das Modell nicht erklären, wie Lebewesen lernen können, dass ein Hinweisreiz nicht unmittelbar eine Belohnung vorhersagt, sondern lediglich das Auftreten eines weiteren Hinweisreizes ankündigt, der seinerseits eine Belohnung vorhersagt (sogenannte Konditionierung zweiter Ordnung). Da im Rescorla-Wagner-Modell Lernen nur stattfindet, wenn es eine Diskrepanz zwischen der durch den CS vorhergesagten Größe des US und der tatsächlichen Größe des US gibt, kann das Modell Konditionierung zweiter (oder höherer) Ordnung nicht erklären, da auf den CS höherer Ordnung nie der US folgt. In realen Umwelten ist es aber eher die Regel als die Ausnahme, dass ein Hinweisreiz nicht direkt eine

Belohnung vorhersagt, sondern ein Signal für einen weiteren Reiz ist, auf den dann eine Belohnung folgt. Das Gleiche gilt für das Lernen von Reaktions-Belohnungs-Assoziationen, bei denen eine Belohnung häufig erst nach einer zeitlichen Verzögerung auf das Verhalten folgt. Lebewesen müssen also lernen, Belohnungen auch mit weiter zurückliegenden Reizen oder Reaktionen zu assoziieren. Das stellt Lebewesen vor die Herausforderung herauszufinden, welche Ereignisse in der Vergangenheit für eine spätere Belohnung verantwortlich sind (sogenanntes „credit assignment problem“). Dies ist die Voraussetzung dafür, dass Lebewesen Zuständen in ihrer Umwelt Werte zuweisen können, die die Wahrscheinlichkeit widerspiegeln, mit der sie ausgehend von einem aktuellen Zustand in andere Zustände gelangen können, in denen sie eine Belohnung erhalten.

### 10.4.2 Zeitliches Differenzlernen

Um zu erklären, wie Lebewesen Beziehungen zwischen zeitlich vorgelagerten Hinweisreizen und erst später verfügbaren Verstärkern erlernen können, wurden komplexere Lernmodelle entwickelt, wobei sich insbesondere das Modell des sogenannten zeitlichen Differenzlernens („temporal difference learning“) als sehr erfolgreich erwiesen hat (Montague et al., 2004; O’Doherty et al., 2003; Seymour et al., 2004; Sutton & Barto, 1998). Das Modell beruht auf der Annahme, dass ein Lebewesen zu jedem Zeitpunkt  $t$ , in dem es sich in einem Zustand  $s$  befindet, versucht vorherzusagen, welche zukünftigen Belohnungen ausgehend vom aktuellen Zustand erreicht werden können. Wie aber kann ein Tier, das sich in seiner Umwelt von einem Zustand zum nächsten bewegt, den Wert der Zustände lernen, sodass es sein Verhalten so anpassen kann, dass es die erhaltenen Belohnungen maximiert? Wie kann es insbesondere lernen, dass ein Hinweisreiz eine Belohnung vorhersagt, die erst einige Schritte weiter in der Zukunft verfügbar ist?

In einer neuen Umwelt haben zu Beginn des Lernens alle Zustände einen Wert von 0, da das Tier noch in keinem der Zustände eine Belohnung erhalten hat. Kommt das Tier beim Explorieren der Umwelt das erste Mal in einen Zustand  $N$ , in dem es eine Belohnung erhält, resultiert ein positiver Vorhersagefehler, da die Belohnung völlig unvorhersehbar war. Der entscheidende Punkt beim zeitlichen Differenzlernen (und der zentrale Unterschied zum Rescorla-Wagner-Modell) besteht nun darin, dass der Vorhersagefehler genutzt wird, um den Wert des Zustands  $N - 1$  anzupassen, in dem sich das Tier unmittelbar vor dem Zustand  $N$  befand, in dem es die Belohnung erhielt. Der Wert des Zustands  $N - 1$ , der vorher 0 war, wird also um einen gewissen Betrag erhöht, da dieser Zustand nun mit der Erwartung verbunden ist, dass es im folgenden Zustand  $N$  eine Belohnung

gibt. Diese Änderung des Werts wird nach und nach auf immer weiter zurückliegende Zustände übertragen. Stellen wir uns vor, dass das Tier beim nächsten Mal von einem Zustand  $N - 2$  in den Zustand  $N - 1$  gelangt. Obwohl es in  $N - 1$  ja keine Belohnung gibt, resultiert dennoch erneut ein Vorhersagefehler, da der Zustand  $N - 1$  einen positiven Wert erhalten hat und der Wert des Zustands  $N - 2$  daher *unterschätzt* wurde. Als Folge wird der Wert des Zustands  $N - 2$  erhöht, was die Erwartung widerspiegelt, dass man ausgehend von diesem Zustand in einen zukünftigen Zustand gelangen kann, in dem es eine Belohnung gibt.

Formal ergibt sich der Vorhersagefehler  $\delta_{(t)}$  aus der unmittelbaren Belohnung  $R_{(t)}$  plus dem vorhergesagten zukünftigen Wert  $V_{(t+1)}$  minus der aktuellen Wertvorhersage  $V_{(t)}$ :

$$\delta_{(t)} = R_{(t)} + \gamma \cdot V_{(t+1)} - V_{(t)}$$

Der Vorhersagefehler  $\delta_{(t)}$  wird verwendet, um die alte Wertvorhersage zu aktualisieren:

$$V_{(t)\text{neu}} = V_{(t)\text{alt}} + \alpha \cdot \delta_{(t)}$$

Der Parameter  $\alpha$  ist wie im Rescorla-Wagner-Modell eine variable Lernrate und der Parameter  $\gamma$  ( $0 < \gamma < 1$ ) ist ein sogenannter Diskontierungsfaktor, der die Tatsache abbildet, dass Lebewesen dazu neigen, den Wert einer zukünftigen Belohnung umso stärker abzuwerten, je weiter sie in der Zukunft liegt (s. auch ► Abschn. 10.5.1).

Die entscheidende Idee beim zeitlichen Differenzlernen besteht also darin, dass der Lernalgorithmus nicht nur dann einen Vorhersagefehler generiert, wenn ein Agent unerwartet eine Belohnung erhält. Vielmehr versucht der Algorithmus den **Wert** des nächsten Zustands vorherzusagen, wobei dieser Wert wiederum selbst nichts anderes ist, als die mit dem nächsten Zustand assoziierte Belohnungsvorhersage. Das bedeutet, dass Vorhersagefehler nicht nur durch unerwartete Belohnungen ausgelöst werden, sondern auch dann, wenn es zwar keine Belohnung gibt, aber man den Wert des nächsten Zustands unterschätzt, d. h., wenn die Vorhersage, welche Belohnung ausgehend von einem Zustand erreicht werden kann, die faktisch zu erlangenden zukünftigen Belohnungen noch nicht korrekt abbildet. Es kann mathematisch gezeigt werden, dass das zeitliche Differenzlernen nach hinreichender Exploration des Zustandsraums allen Zuständen korrekte Werte zuweist, sodass ein Agent von jedem Zustand ausgehend den optimalen Weg zu anderen Zuständen finden kann, durch den der Erhalt von Belohnungen maximiert wird.

Während zeitliche Vorhersagefehler zunächst im Zusammenhang mit klassischem Konditionieren untersucht wurden, stellen sie auch wichtige Signale für die

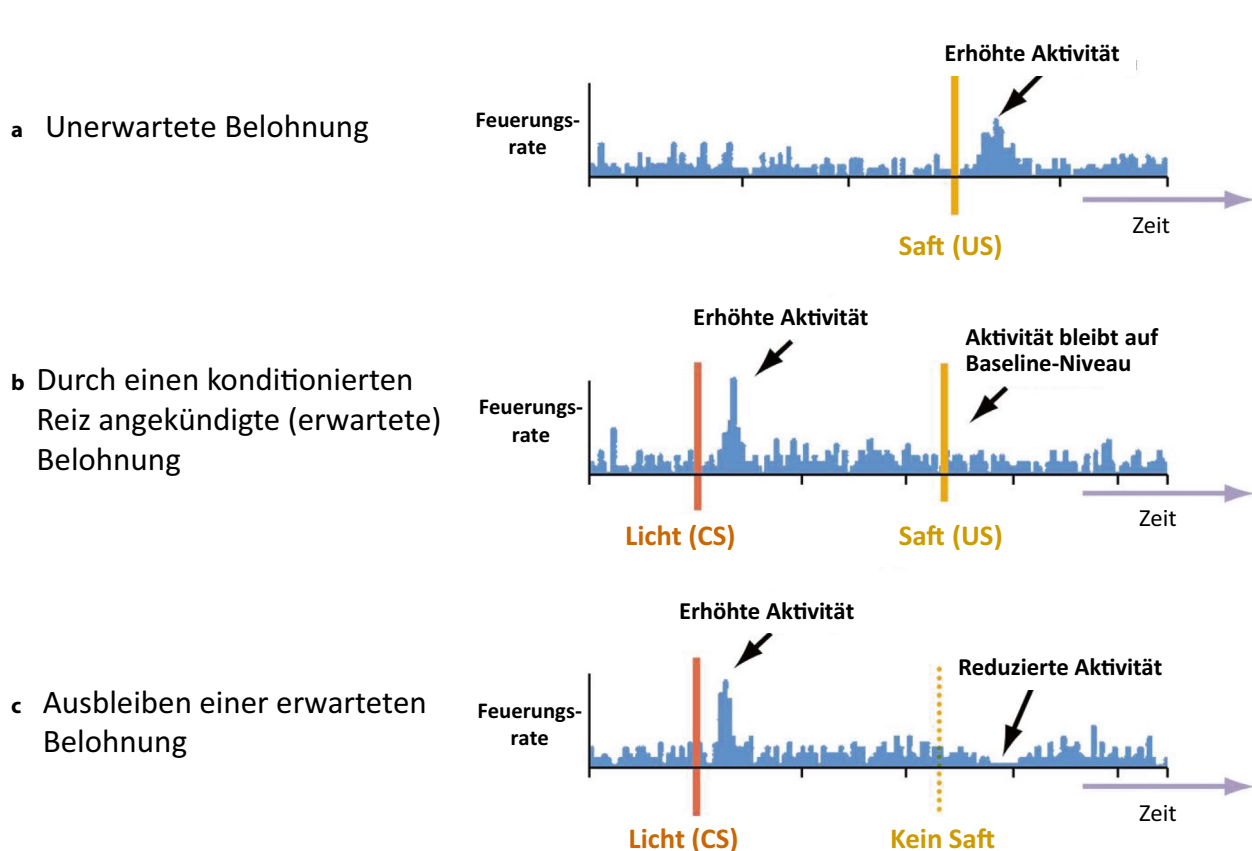
Auswahl von instrumentellem, zielgerichtetem Verhalten dar (Daw & Tobler, 2014). Die im Fehlersignal enthaltene Information kann genutzt werden, um solche Verhaltensweisen zu verstärken, die zu positiv bewerteten Zuständen in der Umwelt führen, d. h. Zuständen, von denen ausgehend große zukünftige Belohnungen erreicht werden können. Ein solches Modell ist das sogenannte Actor-Critic-Modell, in dem eine Modellkomponente (der „Kritiker“) lernt, Situationen zu bewerten, während das Akteursystem eine Verhaltensstrategie generiert, die auf lange Sicht den Erhalt von Belohnungen maximiert (Joel, Niv & Ruppin, 2002; Khamassi et al., 2005).

#### 10.4.3 Zeitlicher Vorhersagefehler und Aktivität dopaminerger Neurone

Zurück zur Funktion von Dopamin beim Verstärkungslernen: Interessanterweise hat das Vorhersagefehler-signal im Modell des zeitlichen Differenzlernens ver-

mutlich ein neurobiologisches Substrat im Feuerungsverhalten dopaminerger Neurone im Mittelhirn (Starkweather & Uchida, 2021). Evidenz für diese Hypothese stammt aus wegweisenden Experimenten, in denen Wolfram Schultz und seine Kollegen das Feuerungsverhalten einzelner dopaminerger Neurone im VTA von Affen in einer Pawlowschen Konditionierungsaufgabe abgeleitet haben (Abb. 10.5; Schultz et al., 1997; Schultz & Dickinson, 2000; Schultz et al., 2017; Schultz et al., 1998).

Zu Beginn des Experiments hatten die Tiere noch keine Erwartung über das, was in der Situation passieren könnte. Der Affe erhielt dann unerwartet eine kleine Belohnung in Form eines Spritzers Saft in den Mund. Dies löst nach dem Modell einen positiven Vorhersagefehler aus, da die Belohnung unerwartet ist, was damit einherging, dass dopaminerge Neurone im VTA (die normalerweise eine relativ konstant niedrige Basisfeuerungsrate zeigen) auf den Saft-US mit einer phasischen, einige Hundert Millisekunden dauernden Erhöhung ihrer Feuerungsrate reagierten. Im weiteren Ver-



**Abb. 10.5** Aktivität dopaminerger Neurone im ventralen Tegmentum von Affen in verschiedenen Phasen einer Pawlowschen Konditionierung. **a** Vor der Konditionierung löst eine unerwartete Belohnung (US) eine phasische Erhöhung der Feuerungsrate dopaminerger Neurone aus. **b** Wenn das Tier gelernt hat, dass ein konditionierter Reiz (CS) den US zuverlässig ankündigt, feuern die Dopa-

minneuronen in Reaktion auf den CS, aber nicht mehr auf die erwartete Belohnung. **c** Bleibt eine erwartete Belohnung aus, kommt es zu einer reduzierten Feuerungsrate der dopaminerger Neurone. (Mod. nach Schultz et al., 1997, reprinted with permission from AAAS)

lauf des Experiments wurde dann wiederholt kurz vor dem US (dem Saftspritzer) ein Lichtreiz als CS dargeboten, der die Saftbelohnung zuverlässig ankündigte. Die Tiere lernten also nach und nach, dass das Licht die Saftbelohnung vorhersagt. Gleichzeitig zeigten die dopaminergen Neurone eine bemerkenswerte Veränderung ihres Feuerungsverhaltens: Sie reagierten zunehmend weniger stark auf den Saft-US, begannen aber gleichzeitig, zunehmend stärker zu feuern, wenn das Licht dargeboten wurde. Sobald die Tiere gelernt hatten, dass das Licht die Belohnung valide vorhersagt, feuerten die Neuronen nur noch in Reaktion auf das Licht und nicht mehr auf die (nunmehr sicher erwartete) Saftbelohnung. Das Feuerungsverhalten entspricht also genau dem, was man erwarten würde, wenn die Neuronen einen Belohnungsvorhersagefehler kodieren: Lernt das Tier, dass das Licht den Saft vorhersagt, wird die Differenz zwischen der erwarteten und der tatsächlichen Belohnung (also der Vorhersagefehler) immer kleiner und entsprechend nimmt die Aktivität der dopaminergen Neuronen in Reaktion auf die Belohnung ab. Da der Lichtreiz selbst unvorhersehbar ist, führt er – wie vom Modell des zeitlichen Differenzlernens vorhergesagt – zu einem positiven Vorhersagefehler, da das Tier gelernt hat, dass er eine Belohnung vorhersagt (also ein Zustand mit einem positiven Wert folgen wird).

Wird nun im weiteren Verlauf eines solchen Experiments der Lichtreiz seinerseits von einem weiteren Signalreiz (z. B. einem Ton) zuverlässig angekündigt, so reagieren die dopaminergen Neurone nach und nach immer weniger auf das (zunehmend vorhersehbare) Licht, dafür aber immer stärker auf den (nicht vorhersehbaren) Ton – wie man es nach dem Modell des zeitlichen Differenzlernens erwarten sollte. Bleibt nach der Darbietung des Lichts die eigentlich erwartete Saftbelohnung plötzlich aus, reagieren die dopaminergen Neurone zu dem Zeitpunkt, zu dem das Tier eigentlich die Belohnung erwartet hätte, mit einer **reduzierten** Feuerungsrate. Auch dies ist nach dem Modell zu erwarten, da das Ausbleiben einer eigentlich erwarteten Belohnung zu einem negativen Vorhersagefehler führt. Folgt wiederholt auf das Licht kein Saft mehr, verringern sich nach und nach sowohl die Reaktion der dopaminergen Neuronen auf das Licht als auch die Reduktion der dopaminergen Aktivität in Reaktion auf das Ausbleiben des Safts. Zusammengefasst spricht dieses Befundmuster dafür, dass das phasische Feuern der dopaminergen Neurone nicht etwa den Erhalt einer Belohnung anzeigt, sondern vielmehr den im Modell des

zeitlichen Differenzlernens postulierten **zeitlichen Belohnungsvorhersagefehler** kodiert (Daw & Tobler, 2014; Maes et al., 2020; Starkweather & Uchida, 2021).

In den meisten Studien zur Rolle von Dopamin beim zeitlichen Differenzlernen wurden Tiere mit primären Verstärkern wie Nahrung oder Saft belohnt. Es gibt allerdings Belege dafür, dass beim Menschen auch sekundäre Verstärker wie Geldgewinne Aktivität in dopaminergen Systemen auslösen (Knutson et al., 2001). Eine frühe fMRT-Studie, in der Personen einer klassischen Konditionierung mit einer Geschmacksbelohnung unterzogen wurden, zeigte, dass die Aktivierungen im ventralen Striatum und orbitofrontalen Kortex – Zielregionen dopaminergischer Neuronen im VTA – signifikant mit dem Belohnungsvorhersagefehler korrelierten, der durch ein zeitliches Differenzlernmodell vorhergesagt wurde (O'Doherty et al., 2003). Zusammen mit anderen Ergebnissen spricht dies dafür, dass auch im menschlichen Gehirn Lernprozesse ablaufen, die dem Modell des zeitlichen Differenzlernens entsprechen (Daw & Tobler, 2014).

Jetzt kann nochmals die eingangs gestellte Frage nach der Definition von Belohnungen aus der Perspektive des Verstärkungslernens aufgegriffen werden. Es ist davon auszugehen, dass Lebewesen im Zuge der Evolution angeborene Präferenzen für bestimmte Klassen von Reizen entwickelt haben, die relevant für das Überleben und die Fortpflanzung sind. Dadurch, dass diese Reize (z. B. ein süßer Geschmack) von Lebewesen als angenehm und belohnend empfunden werden, wird gewährleistet, dass Lebewesen solche Reize aufsuchen oder anstreben, die adaptive Konsequenzen haben (z. B. die Erhöhung eines zu niedrigen Blutzuckerspiegels). Wie oben schon erwähnt, bedeutet das nicht, dass diese Präferenzen (z. B. für kalorienreiche und süße Nahrung) in modernen Umwelten nach wie vor adaptiv sind, sondern sie stellen evolutionäre Anpassungen an Umwelten dar, in denen grundlegende Motivationssysteme ursprünglich evolviert sind (Cosmides & Tooby, 2013; Heckhausen, 2016). Aufbauend auf primären Belohnungsreizen können Lebewesen über das zeitliche Differenzlernen einem breiten Spektrum von Zuständen Werte zuweisen, die die Wahrscheinlichkeit widerspiegeln, dass man von diesen Zuständen ausgehend zukünftige Belohnungen erlangen kann. Über diese Lernmechanismen kann somit eine prinzipiell unbegrenzte Zahl von Reizen und Zuständen belohnende Eigenschaften erhalten (► **Exkurs** „Modellfreies vs. modellbasiertes Belohnungslernen“).

## Exkurs

**Modellfreies vs. modellbasiertes Belohnungslernen**

In der Forschung zum Verstärkungslernen wird zwischen zwei qualitativ verschiedenen Formen des Lernens unterschieden, die als modellfreies und modellbasiertes Lernen bezeichnet werden. Die bisher diskutierten Theorien zum zeitlichen Differenzlernen und zur Rolle dopaminerger Vorhersagefehlersignale fokussieren primär auf **modellfreies Lernen**. Bei dieser Art des Lernens erwirbt das Lebewesen kein explizites inneres Modell der Relationen zwischen Reizen, Reaktionen und Konsequenzen, sondern Belohnungen führen direkt zu einer Verstärkung von Reiz-Reaktions-Assoziationen bzw. zur Zuweisung von Werten zu Zuständen (Dolan & Dayan, 2013; Huys, Cruickshank & Seriès, 2014). Das Ergebnis des modellfreien Lernens ist also keine explizite Repräsentation der Beziehungen zwischen Reizen, Reaktionen und deren Konsequenzen, sondern die Stärke der Reiz-Reaktions-Assoziationen und die erlernten Zustandswerte spiegeln die akkumulierten Belohnungserfahrungen wider, die das Lebewesen im Verlauf der Lerngeschichte gemacht hat.

Die beim modellfreien Lernen erworbenen Reiz-Reaktions-Assoziationen werden mitunter als Grundlage von habituellem Verhalten und Gewohnheiten betrachtet. Gewohnheiten ermöglichen es Lebewesen, schnell und ohne komplexere kognitive Verarbeitung auf Reize zu reagieren, haben aber den Nachteil, dass sie unflexibel sind und nur langsam durch Umlernen an veränderte Bedingungen angepasst werden können. Dies zeigt sich darin, dass habituelles Verhalten weiter aufrechterhalten wird, auch nachdem ein Verstärker (z. B. Futter) entwertet („devaluiert“) wurde (z. B. indem das Tier gesättigt wird), oder wenn das Verhalten nicht länger zu einer Belohnung führt (Carden & Wood, 2018; Seger, 2018; Wood & Runger, 2016). Habituelles Verhalten ist bei Tieren ein gut belegtes Phänomen, aber bei Menschen schwierig im Experiment zu induzieren (de Wit et al., 2018), und es ist umstritten, inwieweit Gewohnheiten bei Menschen bei genauerer Ana-

lyse nicht doch von Zielen und erwarteten Konsequenzen abhängen (De Houwer et al., 2018; Kruglanski & Szumowska, 2020). Das schließt nicht aus, dass auch Menschen habituelles Verhalten erwerben können; dies setzt vermutlich aber längere Lernphasen voraus, die in Experimenten normalerweise nicht realisierbar sind.

Im Gegensatz zum modellfreien Lernen zeichnet sich **modellbasiertes Lernen** dadurch aus, dass Lebewesen innere Modelle ihrer Umwelt und explizite Repräsentationen der Relationen zwischen Zuständen, Verhaltensoptionen und Belohnungen erwerben (Dolan & Dayan, 2013), ähnlich wie es bereits in klassischen Arbeiten von Tolman (1948, 1949) mit dem Konzept der kognitiven Karten postuliert wurde. Innere Modelle sind die Grundlage der Fähigkeit zur Planung und ermöglichen es, mental durchzuspielen, welche zukünftigen Zustände durch welche Aktionen erreicht werden können. Modellbasiertes Verhalten beruht insoweit auf einer Suche durch einen mental repräsentierten Entscheidungsbaum, der mögliche Zustände, Handlungen und deren Konsequenzen repräsentiert. Modellbasierte Verhaltenskontrolle ist komputational aufwendig, hat aber den Vorteil, dass Verhalten schnell und flexibel an wechselnde Belohnungskontingenzen angepasst werden kann. Sequenzielles Planen auf der Basis innerer Modelle ist somit eine wichtige Grundlage für zielgerichtetes Verhalten, das durch antizipierte Konsequenzen kontrolliert wird (Goschke, 2024; Hommel, 2009; Hommel & Wiers, 2017; Waszak et al., 2012).

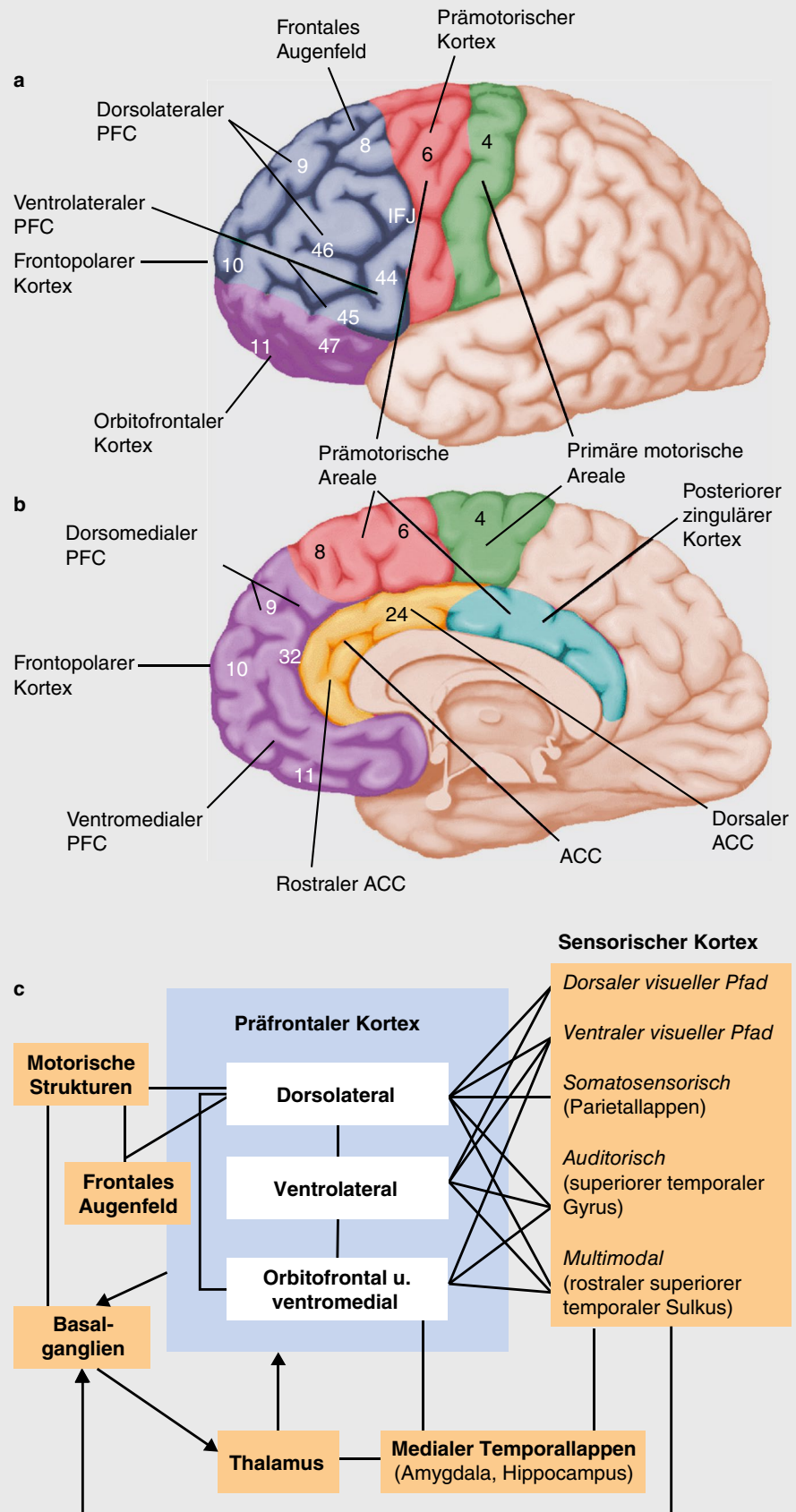
Den Unterschied zwischen beiden Formen des Lernens kann man an einem einfachen Alltagsbeispiel veranschaulichen. Stellen Sie sich vor, Sie sind in einer unbekannten Stadt und können nicht auf einen Stadtplan zurückgreifen, möchten aber von Ihrem Hotel zu einer bestimmten Sehenswürdigkeit gelangen. Die modellfreie Strategie bestünde darin, allen Orten, die Sie besucht haben und den darin ausgeführten Handlungen (in welche Richtung Sie jeweils weitergegangen sind) Werte zuzuweisen, je nach-

dem ob Sie am Ende Ihr Ziel erreicht haben. Nach hinreichend langem Explorieren der Stadt ermöglicht es diese Strategie, an jedem Ort die Richtung einzuschlagen, die in den nächsten Zustand mit dem jeweils höchsten Wert führt (also die Distanz zum Ziel am stärksten reduziert). Allerdings könnten Sie Ihr Verhalten nicht schnell und flexibel ändern, wenn beispielsweise eine bestimmte Straße wegen einer Baustelle gesperrt ist und Sie daher einen Umweg nehmen müssten, sondern Sie müssten die alternative Route durch erneutes Explorieren lernen. Die modellbasierte Strategie dagegen würde darin bestehen, alle zurückgelegten Wege und besuchten Orte im Gedächtnis zu speichern und auf dieser Basis eine mentale Karte der Stadt zu erstellen. Diese Karte würde es Ihnen ermöglichen, in jedem Zustand die beste Route vor auszuplanen, indem Sie die verschiedenen möglichen Wege mental durchspielt.

In Bezug auf die neuronalen Mechanismen beider Formen des Verstärkungslernens ist man ursprünglich davon ausgegangen, dass die Belohnungsvorhersagefehler, die durch die phasische Dopaminaktivität kodiert werden, primär beim modellfreien Verstärkungslernen eine Rolle spielen würden. Allerdings gibt es zunehmend Hinweise darauf, dass Dopamin auch bei bestimmten Formen des modellbasierten Lernens eine Rolle spielt (Akam & Walton, 2021; Langdon et al., 2018). So hat sich gezeigt, dass das Feuerungsverhalten dopaminerger Neuronen nicht nur Belohnungsvorhersagefehler signalisiert, sondern dass diese Neuronen generell durch überraschende und unerwartete sensorische Reize aktiviert werden (Akam & Walton, 2021). Daraus hat man den Schluss gezogen, dass phasische Dopaminaktivität eine allgemeinere Rolle bei der Vorhersage von zukünftigen Zuständen und bei bestimmten Formen des modellbasierten Lernens spielt.

Von besonderer Bedeutung für die modellbasierte Verhaltenskontrolle ist der orbitofrontale Kortex (■ Abb. 10.6; ► Exkurs „Funktionale Neuroanatomie des präfrontalen Kortex“). Dieser ist für das modellfreie Verstärkungslernen nicht notwendig, spielt aber eine zentrale Rolle bei der Repräsentation der spezifischen Merkmale eines breiten Spektrums primärer und sekundärer Belohnungsreize und ist an der Verhaltensselektion aufgrund von Antizipationen zukünftiger werthaltiger Konsequenzen beteiligt (McDannald et al., 2012; Rudebeck & Murray, 2014; Schoenbaum et al., 2009; Stalnaker et al., 2015; Zhou et al., 2021). Neuropsychologische Studien zeigen, dass Läsionen des orbitofrontalen Kortex zu Defiziten bei der flexiblen Aktualisierung des Belohnungswerts von Reizen führen. Die Tiere oder Patienten lernen weiterhin, Verhalten mit einer Belohnung zu assoziieren, aber wenn das Verhalten nicht länger zu einer Belohnung führt, weil der Verstärker entwertet (devaluiert) wurde oder sich Belohnungskontingenzen verändert haben, beeinträchtigen Läsionen des orbitofrontalen Kortex die Fähigkeit, Wertrepräsentationen zu aktualisieren und das Verhalten schnell und flexibel an die neuen Gegebenheiten anzupassen (Bechara & Damasio, 2005; Bechara et al., 2000; Rudebeck & Rich, 2018). Die Rolle des orbitofrontalen Kortex bei der modellbasierten Verhaltenskontrolle ist durch neuere Befunde weiter differenziert worden, die dafür sprechen, dass er speziell am Erwerb „kognitiver Karten“ und der Repräsentation von Zuständen und Zustandsübergängen in einem Aufgabenraum beteiligt ist (so wie es oben in dem Beispiel mit der mentalen Karte einer Stadt beschrieben wurde). Diese Repräsentationen sind insbesondere wichtig für die Verhaltensauswahl, wenn aus sensorischen Informationen auf nicht direkt beobachtbare, verborgene Belohnungskontingenzen geschlossen werden muss (Niv, 2019; Schuck et al., 2016; Schuck et al., 2018).

**Abb. 10.6** a Teilregionen des Frontalhirns (laterale Ansicht). b Teilregionen des Frontalhirns (mediale Ansicht). c Schematische Darstellung wichtiger Verbindungen des präfrontalen Kortex (PFC) mit anderen Hirnregionen. ACC anteriorer zingulärer Kortex. (Aus Goschke, 2024; a,b: mod. nach Gazzaniga et al., 2002, © W. W. Norton & Company; c: mod. nach Miller & Cohen, 2001, mit freundlicher Genehmigung von Annual Reviews)



#### 10.4.4 Integrative theoretische Ansätze: Belohnungslernen als Inferenz unter Unsicherheit

Die Rolle von Dopamin ist eines der meistforschten Themen der neurobiologischen Motivationsforschung, und jedes Jahr erscheint eine nahezu unübersichtbare Zahl von Studien zur Funktion dopaminerger Systeme. Es würde den Rahmen dieses Kapitels sprengen, eine weitergehende Übersicht über diese Forschung zu geben, aber es soll zum Abschluss dieses Abschnitts auf einige für dieses Thema relevante theoretische Entwicklungen hingewiesen werden.

Eine wichtige Weiterentwicklung der ursprünglichen Vorhersagefehlerhypothese adressiert direkt das zu Beginn dieses Kapitels angesprochene Problem, dass Lebewesen bei der adaptiven Verhaltenssteuerung mit verschiedenen Formen von Unsicherheit konfrontiert sind. Speziell für das Belohnungslernen sind zwei Quellen von Unsicherheit besonders relevant, die mit der Variabilität von Belohnungskontingenzen zu tun haben (Piray & Daw, 2021). So können sich in der Umwelt eines Lebewesens die Kontingenzen, die bestimmen, unter welchen Bedingungen welches Verhalten zu Belohnungen führt, auf nicht vorhersehbare, aber **systematische** Weise ändern (z. B. wenn eine Wasserquelle, die ein Tier bislang genutzt hat, wegen einer Klimaveränderung dauerhaft erschöpft ist). Die Häufigkeit, mit der solche systematischen Veränderungen auftreten, wird als **Volatilität** einer Umwelt bezeichnet. Zum anderen können Belohnungen zufälligen Schwankungen unterliegen, selbst wenn sich Belohnungskontingenzen nicht dauerhaft oder systematisch ändern (z. B. wenn die Wasserquelle an einigen Tagen wegen einer kurzfristigen Hitzewelle versiegt, aber ansonsten verlässlich Wasser enthält).

Veränderungen von Belohnungskontingenzen sind von entscheidender Bedeutung für Lebewesen und erfordern eine dynamische Anpassung von Parametern des Verstärkungslernens, insbesondere der Lernrate.

Betrachten wir dazu, wie sich Änderungen der Lernrate auswirken. Je kleiner beim zeitlichen Differenzlernen die Lernrate ist, desto kleiner sind die Änderungen, die durch einen einzelnen Vorhersagefehler ausgelöst werden. Eine kleine Lernrate verhindert also, dass einzelne, möglicherweise zufällige Erfahrungen einen zu großen Effekt haben. Der Wert, der Zuständen im Laufe des Lernens zugewiesen wird, wird stattdessen durch eine größere Zahl vergangener Erfahrungen bestimmt. Dagegen führt eine hohe Lernrate dazu, dass die zuletzt gemachten Erfahrungen einen sehr starken Einfluss auf die Aktualisierung des Werts eines Zustands haben. Dies beschleunigt das Lernen, kann aber auch dazu führen, dass einzelne zufällige Erfahrungen einen zu großen Einfluss auf das Lernen haben und frühere Erfahrungen gleichsam „überschrieben“ werden. Ob eine hohe oder niedrige Lernrate „besser“ ist, hängt von der Belohnungsstruktur der Umwelt ab. In einer volatilen Umwelt, in der sich Belohnungskontingenzen häufig systematisch verändern, sollte die Lernrate erhöht werden, damit Belohnungsvorhersagen schneller an systematische Veränderungen von Kontingenzen angepasst werden können. Gleichzeitig sollten Vorhersagefehler einen starken Einfluss auf das Lernen haben, da sie mit hoher Wahrscheinlichkeit echte Veränderungen von Belohnungskontingenzen anzeigen. Mathematische Modelle zeigen dementsprechend, dass es zu besseren Belohnungsvorhersagen führt, wenn Vorhersagefehler in dieser Weise an die Volatilität angepasst werden (Möller et al., 2022; Piray & Daw, 2021; ► **Studie** „Anpassung der Lernrate an die Volatilität von Belohnungskontingenzen“).

#### Studie

##### Anpassung der Lernrate an die Volatilität von Belohnungskontingenzen

Experimente zeigen, dass Personen in der Tat ihre Lernrate an die Volatilität von Belohnungskontingenzen anpassen. In einer fMRT-Studie (Behrens et al., 2007) konnten die Personen zwischen zwei Farben wählen, die jeweils mit der Aussicht auf eine bestimmte Belohnung assoziiert waren. In einigen Blöcken blieb die Wahrscheinlichkeit der beiden Optionen stabil, während sich die Wahrscheinlichkeiten in anderen Blöcken nach einer variablen Anzahl von Durchgängen änderten. Aus dem Verhalten der Personen konnte erschlossen werden, dass sich in hoch volatilen Blöcken die Lernrate erhöhte und die Personen ihr Verhalten schneller an veränderte Belohnungswahrscheinlichkeiten anpassten. Die Analyse der fMRT-Daten zeigte, dass die Aktivierung im ACC die Veränderung der Lernrate und die (aus dem Verhalten erschlossene) Einschätzung der Volatilität durch die Personen

widerspiegelte. Je höher die Volatilität eingeschätzt wurde, umso stärker wurde der ACC durch unerwartete Ereignisse aktiviert. Diese volatilitätsbedingte Variation im ACC-Signal korrelierte mit den dynamischen Änderungen der Lernrate der Personen. Diese Ergebnisse zeigen, dass Menschen lernen können, ihre Lernrate flexibel an Kontexte mit wechselnden Volatilitäten anzupassen. Darüber hinaus sprechen sie dafür, dass der ACC den prädiktiven Wert unerwarteter Ereignisse kodiert, d. h. die Wahrscheinlichkeit, dass Vorhersagefehler tatsächlich systematische Veränderungen von Belohnungskontingenzen signalisieren. Auf der Basis dieser Information wird die Lernrate dynamisch an den Wert neuer Informationen adaptiert, d. h., je höher die Volatilität in einer Umwelt ist, desto höher ist der Informationsgehalt neuer Informationen (z. B. eines Vorhersagefehlers) und desto stärker erhöht sich die Lernrate (s. auch Nassar et al., 2012; Simoens et al., 2024; Soltani & Izquierdo, 2019).

Allerdings ist die Situation für Lebewesen in natürlichen Umwelten noch komplexer, da die Variabilität von Ereignissen nicht nur von der Volatilität abhängt, sondern auch Zufallsrauschen widerspiegeln kann (Möller et al., 2022; Piray & Daw, 2021). Das Ausmaß von Rauschen sollte ebenfalls die Lernrate und die Gewichtung von Vorhersagefehlern beeinflussen, aber in die genau gegenteilige Richtung wie die Volatilität. Bei hohem Rauschen liefern einzelne Ergebnisse (z. B. eine unerwartete Belohnung) weniger Informationen über die wahren zugrunde liegenden Belohnungskontingenzen, d. h., Erwartungsverletzungen spiegeln hauptsächlich das hohe Zufallsrauschen der Beobachtungen wider. Dementsprechend sollte die Lernrate reduziert werden und einzelne Vorhersagefehler sollten weniger Gewicht bei der Anpassung von Belohnungserwartungen haben, sodass Belohnungsvorhersagen auf der Akkumulation einer größeren Zahl von Erfahrungen beruhen.

Leider manifestieren sich beide Formen von Unsicherheit aus der Sicht des Lebewesens zunächst in ähnlicher Weise, und zwar als eine erhöhte Rate unerwarteter Ereignisse. Wie Lebewesen beide Quellen von Unsicherheit unterscheiden, um Lernparameter kontextabhängig zu adaptieren und zu möglichst optimalen Belohnungsvorhersagen zu kommen, ist nicht abschließend geklärt und Gegenstand aktueller Forschung. Besonders vielversprechend sind dabei Ansätze, die das Belohnungslernen als ein Bayes'sches Inferenzproblem konzipieren (Gershman & Uchida, 2019; Griffiths et al., 2023; Kang et al., 2024; Liakoni et al., 2021). Bayes'sche Inferenz ist ein nach Thomas Bayes benannter allgemeiner komputationaler Ansatz, der beschreibt, wie a priori Überzeugungen (z. B. über die Wahrscheinlichkeit einer Hypothese) durch Einbeziehung neuer Daten (die Evidenz) aktualisiert werden sollten, um zu einer verbesserten (a posteriori) Überzeugung zu gelangen. Auf das Belohnungslernen angewendet besteht das Problem für das Gehirn eines Lebewesens darin, a priori Überzeugungen über verborgene Zustände (z. B. Belohnungskontingenzen) mit verrauschten sensorischen Daten (der Evidenz) zu integrieren, um daraus eine A-posteriori-Wahrscheinlichkeitsverteilung zu ermitteln,

die angibt, mit welcher Wahrscheinlichkeit sich das Lebewesen in einem bestimmten Zustand befindet.

Diese zugegebenermaßen abstrakte Beschreibung lässt sich anhand des Beispiels veranschaulichen, das eingangs bereits verwendet wurde. Nehmen wir an, die Wahrnehmung eines Waldstücks enthält ambige Informationen darüber, ob sich im Gebüsch ein Raubtier versteckt oder nicht (der verborgene Zustand). Das Lebewesen muss zum einen einschätzen, wie wahrscheinlich es ist, dass, wenn sich ein Raubtier im Gebüsch verstecken würde, dies den aktuellen perzeptuellen Eindruck verursachen würde. Zweitens muss das Lebewesen aufgrund früherer Erfahrungen einschätzen, wie wahrscheinlich es an sich (also unabhängig von den aktuellen sensorischen Daten) ist, in dieser Gegend Raubtiere anzutreffen (die A-priori-Wahrscheinlichkeit). Die Bayes'sche Inferenz liefert dabei eine komputationale Methode, die angibt, wie aus diesen beiden Wahrscheinlichkeitsschätzungen die A-posteriori-Wahrscheinlichkeit berechnet werden kann, dass sich bei Vorliegen der aktuellen sensorischen Information tatsächlich ein Raubtier im Gebüsch befindet.

Es würde den Rahmen dieses Einführungskapitels sprengen, auf die Anwendung Bayes'scher Inferenzprozesse auf das Belohnungslernen und die Selektion motivierten Verhaltens einzugehen. Die für das Thema wichtige allgemeine Schlussfolgerung an dieser Stelle ist, dass aus dieser theoretischen Perspektive die Funktion des Verstärkungslernens darin besteht, möglichst valide Überzeugungen über verborgene Zustände in der Umwelt und deren Wert zu bilden. Diese Sichtweise geht damit weit über die ursprüngliche Vorhersagefehlerhypothese des Dopaminsystems hinaus. Ein Ziel der aktuellen Forschung besteht zum einen darin, zu entschlüsseln, wie Prinzipien der Bayes'schen Inferenz zumindest näherungsweise in realen neuronalen Mechanismen implementiert sein könnten. Zum anderen gilt es, die Rolle dopaminerger Systeme in Interaktion mit Strukturen in den Basalganglien und präfrontalen Regionen bei der Inferenz verborgener Zustände in der Umwelt zu untersuchen (s. z. B. Gershman & Uchida, 2019; Hennig et al., 2023; Kang et al., 2024; Nassar et al., 2010; Razmi & Nassar, 2021; Starkweather et al., 2017).

## Zusammenfassung

Belohnungsvorhersagefehler signalisieren Diskrepanzen zwischen einer erwarteten und einer tatsächlichen Belohnung und sind von zentraler Bedeutung für das Verstärkungslernen, durch das Lebewesen lernen vorherzusagen, welche Zustände in der Umwelt mit Belohnungen verbunden sind und welches Verhalten zu solchen Zuständen führt. Das Rescorla-Wagner-Modell ist ein einfaches Modell des Verstärkungslernens, das postuliert, dass jede Paarung eines konditionierten Stimulus (CS) mit einem unkonditionierten Stimulus (US) zu einer Stärkung der CS-US-Assoziation führt, deren Größe proportional zur Differenz zwischen erwarteter und tatsächlicher US-Intensität ist. Ist der US (z. B. eine Menge Futter) größer als erwartet, resultiert ein positiver Vorhersagefehler und die CS-US-Assoziation wird verstärkt. Ist der US kleiner als erwartet, resultiert ein negativer Vorhersagefehler und die CS-US-Assoziation wird abgeschwächt. Wie stark sich die CS-US-Assoziation bei einem gegebenen Vorhersagefehler verändert, wird durch die Lernrate bestimmt, die u. a. von der Salienz des CS und der Volatilität von Belohnungskontingenzen in der Umwelt abhängt.

Das Modell des zeitlichen Differenzlernens ist eine Weiterentwicklung dieser Annahme und geht davon aus, dass Lebewesen zu jedem Zeitpunkt versuchen vorherzusagen, welche zukünftigen Belohnungen sie ausgehend vom aktuellen Zustand erreichen können. Erhält das Lebewesen das erste Mal unerwartet eine Belohnung, resultiert ein positiver Vorhersagefehler und der Wert des Zustands, bei dem die Belohnung erfolgt, wird erhöht. Darüber hinaus wird auch der Wert des vorhergehenden Zustands erhöht, da dieser nun mit der Erwartung verbunden ist, dass es im nachfolgenden Zustand eine Belohnung gibt. Im Zuge der Exploration ihrer Umwelt lernen Lebewesen nach und nach, immer weiter zurückliegenden Zuständen einen Wert zuzuweisen, der die Höhe der Belohnung widerspiegelt, die ausgehend von einem Zustand erreicht werden kann, und sie lernen, welche Aktionen in Zustände führen, in denen es möglichst große Belohnungen gibt. Vorhersagefehler werden vermutlich durch das phasische Feuerungsverhalten von Neuronen im mesolimbischen Dopaminsystem kodiert. Unerwartete Belohnungen (oder unerwartete konditionierte Hinweisreize, die eine Belohnung ankündigen) lösen eine phasische Erhöhung der Feuerungsrate dopaminerger Neurone im VTA aus. Dagegen lösen korrekt vorhergesagte Belohnungen keine Aktivität mehr aus, während das Ausbleiben einer erwarteten Belohnung zu einer reduzierten Feuerungsrate führt. Dieses Befundmuster spricht dafür, dass das phasische Feuern dopaminerger Neurone einen zeitlichen **Be-**

**lohnungsvorhersagefehler** kodiert. In neueren Modellen wird das Belohnungslernen aus einer übergeordneten Perspektive als Prozess der Bayes'schen statistischen Inferenz interpretiert, durch die Lebewesen aufgrund von verrauschten Sinnesdaten Überzeugungen über verborgene Belohnungskontingenzen und den Wert von Zuständen in der Umwelt bilden.

## 10.5 Neurokognitive Mechanismen der Selbstkontrolle

### 10.5.1 Antizipation zukünftiger Bedürfnisse, intertemporale Entscheidungskonflikte und Selbstkontrolle

Bislang wurde Verhalten betrachtet, das durch aktuell bestehende Bedürfnisse und die Erwartung kurzfristiger Belohnungsanreize motiviert wird. Demgegenüber zeichnet sich menschliches Verhalten durch einen drastisch erweiterten Zeithorizont aus (Suddendorf & Corballis, 2007). Menschen verfügen über die Fähigkeit, weit in Zukunft liegende Handlungskonsequenzen zu antizipieren, langfristige Ziele zu bilden und komplexe Handlungspläne zur Erreichung dieser Ziele zu generieren. Darüber hinaus können Menschen bis zu einem gewissen Grad sogar ihre eigenen zukünftigen Bedürfnis- und Motivationszustände antizipieren und sich damit in gewissem Sinne in ihr eigenes zukünftiges Selbst hineinversetzen. Menschliches Verhalten wird daher nicht ausschließlich durch aktuelle Bedürfnisse bestimmt, sondern durch Ziele motiviert, die darauf gerichtet sind, antizipierte Bedürfnisse zu befriedigen, die u. U. erst in ferner Zukunft auftreten (z. B. wenn man hier und jetzt den Konsum von Zucker einschränkt, um das Risiko zu senken, Jahrzehnte später eine Herz-Kreislauf-Krankheit zu bekommen).

Allerdings bringt die Fähigkeit zum zukunftsorientierten Denken auch neue Formen von Konflikten mit sich, da langfristige Ziele im Widerspruch zu aktuellen Bedürfnissen und kurzfristigen Belohnungsanreizen stehen können. Wie bei der Diskussion zum Belohnungslernen gesehen (► Abschn. 10.4.4), können konditionierte Reize, die eine kurzfristige Belohnung ankündigen (z. B. der Anblick und Geruch eines schmackhaften Desserts), ein starkes Verlangen auslösen, das im Konflikt zu den kognitiv repräsentierten Zielen der Person (z. B. den Zuckerkonsum zu reduzieren) stehen kann. Häufig geben Menschen bei solchen Konflikten der

kurzfristigen Versuchung nach, obwohl sie sich bewusst sind, dass ihr Verhalten im Widerspruch zu den eigenen langfristigen Zielen steht. Statt wie beabsichtigt ins Sportstudio zu gehen, erliegt eine Person der Verlockung, auf dem Sofa sitzen zu bleiben und die nächste Folge der spannenden Netflix-Serie zu schauen. Statt auf das Rauchen zu verzichten, um das Risiko, an Lungenkrebs zu erkranken, zu reduzieren, geben Raucher doch dem Verlangen nach Nikotin nach und zünden die nächste Zigarette an. Statt sich auf eine wichtige Prüfung vorzubereiten, entscheidet sich eine Person, doch lieber auf eine Party mit guten Freunden zu gehen. Statt eine unangenehme Vorsorgeuntersuchung wahrzunehmen, verschiebt man den Termin ein weiteres Mal, obwohl man sich bewusst ist, dass es schlimme Folgen haben kann, wenn eine schwere Erkrankung nicht rechtzeitig entdeckt wird. Studien, in denen Personen zu zufälligen Zeiten in ihrem Alltag per Smartphone-App angeben sollten, ob sie gerade irgendein Verlangen verspürten (z. B. zu essen, zu schlafen, einkaufen zu gehen, soziale Medien zu nutzen, einen Film anzusehen, Sex zu haben, zu rauchen, Alkohol zu trinken), haben gezeigt, dass etwa die Hälfte der berichteten Bedürfnisse im Konflikt mit langfristigen Zielen stand und die Personen in etwa der Hälfte dieser Situationen der Versuchung nachgaben (Hofmann et al., 2012a; Wolff et al., 2016).

### ► Definition

Der Begriff „Selbstkontrolle“ bezeichnet eine heterogene Menge kognitiver Strategien, die der Fähigkeit zugrunde liegen, kurzfristigen Versuchungen zu widerstehen, Bedürfnisse aufzuschieben und impulsive Reaktionen zu unterdrücken, um das eigene Verhalten in Einklang mit langfristigen persönlichen Zielen, sozialen Normen oder moralischen Werten zu bringen. Der Begriff überlappt weitgehend mit dem Konzept der Volition in motivationspsychologischen Theorien der willentlichen Handlungssteuerung.

Natürlich muss es nicht immer negative Auswirkungen haben, wenn Personen einer kurzfristigen Versuchung nachgeben, und eine dauerhafte übermäßige Unterdrückung aktueller Bedürfnisse kann u. U. sogar negative Folgen für das Wohlbefinden und die psychische Gesundheit haben. Gleichwohl gibt es zahlreiche Befunde, die zeigen, dass eine generell beeinträchtigte Fähigkeit zur Selbstkontrolle und Ausrichtung des Verhaltens an langfristigen Zielen Verhaltensmuster begünstigt, die auf lange Sicht negative Konsequenzen für die Person haben (z. B. mangelnde Bewegung, ungesunde Ernährungsgewohnheiten, unzureichende Anstrengungsbereitschaft in schulischen Kontexten, mangelnde Emotionsregulation und impulsive Aggression;

Duckworth et al., 2019; Kelley et al., 2015; Kotabe & Hofmann, 2015; Nielsen et al., 2019; Tang et al., 2015). Umgekehrt wird hohe Selbstkontrolle mit besseren schulischen Leistungen, höherer sozialer Anpassungsfähigkeit und besserer körperlicher und psychischer Gesundheit, höherer Konzentrationsfähigkeit, Neigung zum Vorausplanen und besserer Stressbewältigung assoziiert (Allemand et al., 2019; Casey et al., 2011; Duckworth et al., 2019; Mischel et al., 2011; Moffitt et al., 2011; Tangney et al., 2004). Auch wenn man berücksichtigt, dass selbstkontrolliertes Verhalten durch Kontextfaktoren wie das familiäre Umfeld (Watts et al., 2018) sowie soziale und gesellschaftliche Bedingungen (Chater & Loewenstein, 2022) moderiert wird, belegen diese Befunde die Relevanz der Fähigkeit zur Selbstkontrolle für adaptives zukunftsorientiertes Verhalten. Es ist daher von wissenschaftlicher und gesellschaftlicher Bedeutung zu verstehen, welche kognitiven und neuronalen Mechanismen der Fähigkeit zur Selbstkontrolle zugrunde liegen und warum Menschen häufig Dinge tun, die im Widerspruch zu ihren langfristigen persönlichen Zielen stehen.

Um Missverständnisse zu vermeiden, ist es wichtig, darauf hinzuweisen, dass scheinbar impulsives Verhalten (z. B. zu rauchen, sich ungesund zu ernähren, zu wenig Sport zu treiben) nicht notwendigerweise auf mangelnde Selbstkontrolle zurückzuführen sein muss, auch wenn es möglicherweise selbstschädigend ist. Vielmehr kann das Verhalten einfach die Tatsache widerspiegeln, dass eine Person ein langfristiges Ziel (z. B. Gesundheit) nicht wichtig genug findet oder die langfristigen negativen Folgen für zu unwahrscheinlich hält, sodass das Verhalten durchaus im Einklang mit ihren Zielen stehen kann. Beeinträchtigte Selbstkontrolle kann also nicht aus dem Umstand erschlossen werden, dass ein Verhalten langfristig negative Konsequenzen für die Person hat. Entscheidend ist vielmehr, ob das Verhalten tatsächlich im Konflikt mit langfristigen oder übergeordneten Zielen und Werten der Person steht und es der Person dennoch nicht gelingt, ihr Verhalten in Einklang mit diesen Zielen zu bringen.

Das Konzept Selbstkontrolle umfasst ein breites Spektrum unterschiedlicher kognitiver Strategien, die in interventionelle und präventive Strategien eingeteilt werden können (Goschke & Job, 2023; Hofmann & Kotabe, 2012; Job & Goschke, 2024; Kuhl, 1985). **Präventive Strategien** haben das Ziel, Versuchungssituationen möglichst im Vorfeld zu vermeiden oder, wenn dies nicht möglich ist, Maßnahmen zu ergreifen, die die Kosten erhöhen, die damit verbunden wären, wenn man einer antizipierten zukünftigen Versuchung nachgeben würde (► Abschn. 10.5.2). Eine weitere Strategie kann darin bestehen, Situationsmerkmale so zu modifizieren, dass die Zielverfolgung gefördert wird (z. B. indem man ab-

lenkende Reize wie ein Smartphone beseitigt oder abschaltet). Demgegenüber bezeichnet **interventionelle Selbstkontrolle** eine Reihe von kognitiven Kontrollprozessen, die mobilisiert werden, wenn man sich bereits in einer akuten Versuchungs- oder Konfliktsituation befindet. Diese Prozesse haben die Funktion, die Verfol-

gung langfristiger Ziele zu unterstützen, indem konkurrierende Motivationstendenzen oder aktuelle Bedürfnisse herunterreguliert werden und die Aufmerksamkeit auf den subjektiven Wert langfristiger Ziele gelenkt wird (► **Exkurs** „Selbstkontrolliertes Verhalten ohne kognitive Kontrolle“).

### Exkurs

#### Selbstkontrolliertes Verhalten ohne kognitive Kontrolle

In diesem Kapitel liegt der Fokus auf Formen der Selbstkontrolle, die auf solchen kognitiven Kontrollprozessen beruhen. Es sei aber darauf hingewiesen, dass selbstkontrolliertes Verhalten auch durch Prozesse vermittelt sein kann, die keine kognitive Kontrolle benötigen (Übersichten in Fujita, 2011; Hofmann o. J.; Job & Goschke, 2024). Dies ist beispielsweise der Fall, wenn ein erwünschtes Verhalten (z. B. der Besuch des Sportstudios) zu einer Gewohnheit wird, über die man nicht mehr in jedem einzelnen Fall eine explizite Entscheidung trifft (Adriaanse et al., 2014; Galla & Duckworth, 2015; Gillebaart & Adriaanse, 2017; Gillebaart & de Ridder, 2015). Ein anderes Beispiel sind sogenannte Implementierungsintentionen, durch die das beabsichtigte Verhalten an

möglichst spezifische Reizbedingungen gekoppelt wird, sodass es quasi automatisch ausgelöst wird, wenn diese Bedingungen eintreten (s. ► Abschn. 12.5 bis ► Abschn. 12.8). Darüber hinaus kann selbstkontrolliertes Verhalten gefördert werden, indem Entscheidungsoptionen in bestimmter Weise formuliert werden („framing“). So entscheiden sich Personen selbstkontrollierter, wenn sie eine Entscheidung nicht als isoliertes Ereignis repräsentieren (z. B. „Soll ich jetzt der Versuchung nachgeben, Alkohol zu trinken?“), sondern als Instanz eines ganzen Bündels wiederholter Entscheidungen („Sollte ich ab heute jeden Abend Alkohol trinken?“), da durch das letztere Framing die langfristigen Kosten des Verhaltensmusters stärker in den Fokus rücken (Ainslie, 2020; Ashe & Wilson, 2020; Magen et al., 2014).

## 10.5.2 Präventive Selbstkontrolle

Das Ziel präventiver Selbstkontrollstrategien besteht darin, antizipierte zukünftige Versuchungssituationen möglichst schon im Vorfeld zu vermeiden. Ist dies nicht möglich, kann man zumindest versuchen, mithilfe präventiver Selbstverpflichtungen („precommitment“) die eigenen zukünftigen Handlungsspielräume so einzuschränken, dass es weniger wahrscheinlich wird, dass man einer kurzfristigen Versuchung nachgeben wird, oder man kann Maßnahmen treffen, die die Kosten erhöhen, die damit verbunden sind, wenn man einer antizipierten zukünftigen Versuchung nachgeben würde (Hofmann & Kotabe, 2012; Job & Goschke, 2024; Kuhl, 1983; Soutschek et al., 2017; Studer et al., 2019). Hat man beispielsweise beschlossen, aus gesundheitlichen Gründen kein Fleisch mehr zu essen und ist mit Freunden zum Abendessen verabredet, kann man vorschlagen, in ein vegetarisches Restaurant zu gehen, um zu verhindern, dass konditionierte Reize (z. B. der Geruch eines gegrillten Steaks) das Verlangen nach Fleisch auslösen. Ein anderes Beispiel wäre eine Person, die weniger Alkohol trinken möchte und von sich weiß, dass das Verlangen nach einem kühlen Bier spät nachts besonders stark wird. Diese Person könnte tagsüber, wenn ihr Verlangen noch nicht sehr stark oder gar nicht vorhanden ist, keinen Alkohol einkaufen. Natürlich könnte die Person,

wenn das nächtliche Verlangen zu stark wird, zu einer Tankstelle fahren, die Alkohol verkauft, aber sie hat zumindest die Kosten in Form von Zeit und Anstrengung erhöht, die sie investieren muss, um der Versuchung nachzugeben, was die Wahrscheinlichkeit des unerwünschten Verhaltens reduzieren sollte (Goschke & Job, 2023; Job & Goschke, 2024).

### Definition

Präventive Selbstverpflichtungen sind kognitive Strategien, die darauf abzielen, den eigenen zukünftigen Handlungsspielraum einzuschränken, indem man Versuchungssituationen möglichst vermeidet oder die Kosten erhöht, die damit verbunden wären, wenn man einer antizipierten Versuchung nachgeben würde, sodass es wahrscheinlicher wird, im Einklang mit langfristigen Zielen zu handeln.

Empirische Befunde sprechen dafür, dass präventive Selbstverpflichtungen in der Tat eine effektive Strategie sein können, um selbstkontrolliertes Verhalten zu fördern. In einer Studie wurden Personen per Smartphone-App gebeten, zu zufälligen Zeiten in ihrem Alltag anzugeben, ob sie mit einer Versuchung konfrontiert waren. Personen, die häufiger im Einklang mit ihren langfristigen Zielen gehandelt hatten, berichteten gleichzeitig, dass sie seltener mit Konflikten zwischen lang-

fristigen Zielen und kurzfristigen Bedürfnissen konfrontiert waren als Personen, die häufiger ihren Versuchungen nachgaben (Hofmann et al., 2012a). Dies ist zumindest ein indirekter Beleg dafür, dass es selbstkontrollierten Personen besser gelingt, Versuchungssituationen bereits im Vorfeld zu vermeiden.

Auch wenn präventive Selbstkontrollstrategien relativ banal erscheinen mögen, setzen sie tatsächlich eine Reihe bemerkenswerter kognitiver Fähigkeiten voraus. Zum einen erfordert präventive Selbstkontrolle, dass man metakognitives Wissen darüber hat, welche Motivationstendenzen durch bestimmte Reizkontexte in einem ausgelöst werden. Des Weiteren muss man in der Lage sein, mögliche zukünftige Szenarien mental durchzuspielen, um zu planen, wie man die eigenen zukünftigen Handlungsspielräume so einschränken kann, dass es weniger wahrscheinlich wird, einer antizipierten Versuchung nachzugeben.

Die relativ wenigen bislang verfügbaren Befunde zu neuronalen Grundlagen präventiver Selbstkontrolle weisen darauf hin, dass präventive Selbstverpflichtungen mit Aktivierungen in den am weitesten anterior gelegenen Regionen des Präfrontalkortex – dem sogenannten frontopolaren Kortex – assoziiert sind (Abb. 10.6). Der frontopolare Kortex ist eine Hirnregion, deren Volumen im Verlauf der Gehirnevolution beim Menschen im Vergleich zu anderen Primaten überproportional stark expandiert ist und die u. a. das Generieren von Handlungsplänen und das geistige Durchspielen kontrafaktischer Situationen vermittelt – beides sind Funktionen, die für präventive Selbstverpflichtungen relevant sind (Duverne & Koechlin, 2017; Soltani & Koechlin, 2022). Belege dafür stammen aus einer fMRT-Studie, in der Personen entscheiden konnten, ob sie ihren eigenen Handlungsspielraum in einer nachfolgenden Versuchungssituation so einschränken wollten, dass sie einer späteren Versuchung nicht mehr nachgeben konnten, oder ob sie sich diese Option offenhalten wollten. Wenn sich die Personen dafür entschieden, eine präventive Selbstverpflichtung einzugehen, die verhinderte, dass sie einer späteren Versuchung nachgeben konnten, wurden interessanterweise nicht die typischen präfrontalen Kontrollregionen aktiviert, die die Inhibition konkurrierender Reaktionen vermitteln, sondern es zeigte sich eine selektiv erhöhte Aktivierung im frontopolaren Kortex (Crockett et al., 2013).

### 10.5.3 Interventionelle Selbstkontrolle

Im Unterschied zu präventiven Strategien haben interventionelle Selbstkontrollstrategien die Funktion, die Verfolgung langfristiger Ziele zu unterstützen, wenn man sich bereits in einer Versuchungssituation befindet,

in der die Zielverfolgung durch konkurrierende kurzfristige Anreize gefährdet wird. In solchen Situationen kann selbstkontrolliertes Verhalten dadurch gefördert werden, dass die Aufmerksamkeit auf langfristige Folgen von Entscheidungen gelenkt wird, oder man versucht, aktuelle Bedürfnisse mittels kognitiver Strategien herunterzuregulieren. Solche Strategien beruhen auf Mechanismen, die in der Kognitionspsychologie und kognitiven Neurowissenschaft unter dem Konzept der „kognitiven Kontrolle“ bzw. der „exekutiven Funktionen“ zusammengefasst werden.

#### Definition

Das Konzept der „kognitiven Kontrolle“ ist ein Sammelbegriff für Mechanismen, die die Realisierung von Absichten und die flexible Koordination perzeptueller, emotionaler und motorischer Prozesse im Sinne übergeordneter Ziele vermitteln, insbesondere wenn automatisierte Routinehandlungen nicht ausreichen, um ein Ziel zu erreichen oder eine Aufgabe zu bewältigen, sondern Verhaltensdispositionen auf neue Weise konfiguriert, Ziele gegen störende Reize abgeschirmt oder unerwünschte Gewohnheiten oder konkurrierende Motivationstendenzen unterdrückt werden müssen.

Kognitive Kontrolle wird benötigt, wenn automatisierte Routinehandlungen nicht ausreichen, um ein Ziel zu erreichen oder eine Aufgabe zu bewältigen, sondern Verhaltensdispositionen auf neue Weise konfiguriert, Ziele gegen störende Reize abgeschirmt werden müssen oder konkurrierende Gewohnheiten oder Motivations-tendenzen unterdrückt werden müssen (Übersichten in Badre, 2020; Cohen, 2017; Egner, 2017; Goschke, 2003, 2024; Hofmann et al., 2012b; Kuhl, 2001; Miller & Cohen, 2001). Es ist leicht zu erkennen, dass kognitive Kontrollprozesse relevant für selbstkontrolliertes Verhalten sind, da sie benötigt werden, um langfristige Ziele im Arbeitsgedächtnis (D’Esposito & Postle, 2015) aktiv zu halten, die Aufmerksamkeit auf zukünftige Konsequenzen zu lenken und Gewohnheiten oder aktuelle Bedürfnisse zu inhibieren. Das Konzept der kognitiven Kontrolle ist allerdings nicht synonym mit dem der Selbstkontrolle, da – wie oben bereits erläutert – nicht jedes selbstkontrollierte Verhalten den Einsatz kognitiver Kontrolle erfordert, sondern auch das Ergebnis nützlicher Gewohnheiten oder präventiver Strategien sein kann.

An kognitiven Kontrollfunktionen ist ein weit verteiltes Netzwerk von Hirnregionen beteiligt, das als **exekutives oder kognitives Kontrollnetzwerk** bezeichnet wird. Dieses Netzwerk umfasst als Schlüsselregionen den dorsolateralen Präfrontalkortex und den posterioren Parietalkortex, aber an Kontrollfunktionen sind zahlreiche weitere Regionen beteiligt wie der inferiore

laterale Präfrontalkortex, das präsupplementärmotorische Areal (prä-SMA), der dACC sowie subkortikale Regionen in den Basalganglien (■ Abb. 10.6; Friedman & Robbins, 2022; Menon & D'Esposito, 2022; Niendam et al., 2012; Rodriguez-Nieto et al., 2022). Speziell der laterale präfrontale Kortex vermittelt eine Reihe von Funktionen, die von direkter Bedeutung für selbstkontrolliertes Verhalten sind. Dazu gehört die Aufrechterhaltung von Zielen im Arbeitsgedächtnis, die Inhibition habitueller Reaktionen, die zielgerichtete Steuerung der Aufmerksamkeit und die Top-down-Modulation emotionaler und motivationaler Systeme im Sinne übergeordneter Ziele (Botvinick & Cohen, 2014; Duverne & Koechlin, 2017; Egner, 2017; Goschke, 2017).

Diese Funktionen beruhen auf drei grundlegenden Merkmalen der neuronalen Verarbeitung im lateralen präfrontalen Kortex. Erstens können neuronale Aktivierungsmuster, die Ziele, Aufgabenregeln und andere aufgabenrelevante Informationen repräsentieren, im lateralen präfrontalen Kortex auch in Abwesenheit sensorischer Reize aktiv aufrechterhalten und gegen störende Reize abgeschirmt werden. Zweitens können

diese Repräsentationen schnell aktualisiert werden, sodass flexibel auf veränderte Ziele, Aufgaben oder Kontextbedingungen reagiert werden kann. Drittens können die im präfrontalen Kortex aktiv gehaltenen Ziel- und Aufgabenrepräsentationen die Verarbeitung in perzeptuellen, gedächtnisbezogenen und motorischen Systemen „top-down“ modulieren, sodass in diesen Systemen Informationen bevorzugt verarbeitet werden, die relevant für ein aktuelles Ziel sind, während der Einfluss aufgabenirrelevanter Informationen auf die Reaktionsselektion abgeschwächt wird (weiterführende Übersichten zu diesen präfrontalen Funktionen in Botvinick & Cohen, 2014; Cohen, 2017; Goschke, 2024; ► **Exkurs** „Funktionale Neuroanatomie des präfrontalen Kortex“). Aufgrund dieser Funktionsmerkmale spielt der präfrontale Kortex eine Schlüsselrolle bei der Implementierung von Selbstkontrollstrategien wie der Lenkung der Aufmerksamkeit auf langfristige Konsequenzen, die Herunterregulierung aktueller Bedürfnisse, die Inhibition von Gewohnheiten und die Modulation der Reaktionsauswahl durch langfristige Ziele.

## Exkurs

### Funktionale Neuroanatomie des präfrontalen Kortex

Der **präfrontale Kortex** umfasst die vorderen (anterioren) Bereiche des Frontallappens und gehört zu den phylogenetisch jüngsten Hirnregionen (Preuss & Wise, 2021; Teffer & Semendeferi, 2012), die in der Ontogenese am spätesten ausreifen (Kolk & Rakic, 2022). Der präfrontale Kortex vermittelt eine Vielzahl höherer kognitiver, exekutiver und handlungssteuernder Funktionen und ist an der Regulation emotionaler und motivationaler Prozesse beteiligt (Friedman & Robbins, 2022; Levy, 2024; Menon & D'Esposito, 2022; Passingham, 2021; Stuss & Knight, 2013). Er kann anatomisch grob in laterale, orbitale und mediale Regionen unterteilt werden. Der laterale präfrontale Kortex umfasst den **dorsolateralen Präfrontalkortex** (dlPFC; Brodmann-Areale BA 9 und BA 46) und den **ventrolateralen Präfrontalkortex** (vlPFC; BA 44, 45 und superiore Teile von BA 47) sowie die sogenannte **inferiore frontale Kreuzungsregion** an der Grenze zwischen dem inferioren frontalen Sulkus und dem inferioren präzentralen Sulkus. Der am weitesten anterior gelegene Teil des präfrontalen Kortex wird als **frontopolarer Kortex** (BA 10) bezeichnet. Laterale präfrontale Kortexregionen erhalten Informationen aus visuellen, somatosensorischen, auditorischen und multimodalen Assoziationsfeldern des Neokortex und modulieren umgekehrt „top-down“ über direkte und indirekte efferente Verbindungen die neuronale Informationsverarbeitung in diesen Regionen. Der **dorsolaterale Präfrontalkortex** hat außerdem Ver-

bindungen zum supplementärmotorischen Areal (SMA), prä-SMA, ACC, prämotorischen Kortex, frontalen Augenfeld und den Basalganglien, also Systemen, die u. a. an der Initiierung und Inhibition motorischer Reaktionen, der Blickbewegungssteuerung und dem Belohnungslernen beteiligt sind. Der laterale Präfrontalkortex weist eine hierarchische Organisation auf, die sich anatomisch entlang einer Achse von kaudalen (posterioren) zu rostralen (anterioren) Regionen entfaltet. Dabei sind rostrale (weiter anterior gelegene) Regionen an der Repräsentation komplexerer Aufgabenregeln und abstrakterer Inhalte beteiligt (Badre & D'Esposito, 2009; Badre & Nee, 2018) und vermitteln die Verhaltenskontrolle durch übergeordnete oder längerfristige Ziele (Duverne & Koechlin, 2017; Koechlin & Summerfield, 2007), während kaudale (weiter posterior gelegene) Frontalhirnregionen konkretere Inhalte verarbeiten und die Kontrolle untergeordneter oder kurzfristiger Handlungsziele vermitteln.

Weitere präfrontale Regionen, die insbesondere für Motivations- und Bewertungsprozesse relevant sind, sind der **orbitofrontale Kortex**, der sich hinter der oberen Wand der Augenhöhlen (Orbitae) befindet, sowie dessen untere mediale Abschnitte, die als **ventromedialer Präfrontalkortex** (vmPFC) bezeichnet werden (Mackey & Petrides, 2014). Der orbitofrontale Kortex erhält sensorische Informationen aus visuellen, somatosensorischen, olfaktorischen und gustatorischen Kortexregionen und ist zudem eng mit Regionen verbunden, die an Emotionen, Motivati-

ons-, Belohnungs- und Gedächtnisfunktionen beteiligt sind wie die Amygdala, der zinguläre Kortex, das VTA, der Hypothalamus, der Hippocampus und das ventrale Striatum, wobei diese Verbindungen zumeist reziprok sind. Darüber hinaus bestehen Verbindungen zu lateralen präfrontalen Regionen und zum frontopolaren Kortex. Der orbitofrontale Kortex kann damit als eine Konvergenzzone betrachtet werden, die sowohl Informationen über Umweltreize als auch über emotionale, motivationale und interozeptive Zustände erhält und eine Schlüsselrolle bei der Repräsentation subjektiver Bewertungen spielt (► Abschn. 10.5.4).

Ebenfalls im medialen Frontalhirn befindet sich der **anteriore zinguläre Kortex** (ACC; BA 24, 25 und 32), der einen dorsalen Abschnitt (dACC) mit starken Verbindungen zum dorsolateralen Präfrontalkortex, Parietalkortex, SMA und prä-SMA sowie einen rostralen Abschnitt (rACC) mit Verbindungen u. a. zu limbischen Regionen und zum orbitofrontalen Kortex umfasst. Speziell der dACC spielt eine wichtige Rolle bei der Überwachung von Konflikten und des eigenen Verhaltens (► Abschn. 10.5.6) sowie bei der Einschätzung des erwarteten Nutzens und der Mobilisierung kognitiver Kontrollprozesse (► Abschn. 10.6.3).

Aufgrund dieser Vernetzungsstruktur können Regionen des Präfrontalkortex Informationen über äußere Reize und innere (emotionale und motivationale) Zustände inte-

grieren und umgekehrt die Verarbeitung in kortikalen und subkortikalen Systemen, die an perzeptuellen, gedächtnisbezogenen, emotionalen und motorischen Prozessen beteiligt sind, im Sinne aktiver Ziele und Absichten modulieren (Botvinick & Cohen, 2014; Goschke, 2024; Menon & D'Esposito, 2022; Miller & Cohen, 2001). Zahlreiche neuropsychologische Studien mit hirnerkrankten Patienten belegen, dass Läsionen des präfrontalen Kortex zwar basale perzeptuelle und motorische Funktionen häufig weitgehend intakt lassen, es aber zu massiven Beeinträchtigungen kognitiver, exekutiver und handlungssteuernder Funktionen kommen kann. Diese Beeinträchtigungen, die häufig als „dysexekutives Syndrom“ bezeichnet werden, manifestieren sich je nach spezifischem Ort der Läsion in einer mangelnden Flexibilität des Verhaltens, einer unzureichenden Inhibition automatisierter Gewohnheiten, Schwierigkeiten bei der Handlungsplanung und einer verstärkten Ablenkbarkeit (Übersichten in Goschke, 2024; Shallice & Cipolotti, 2018; Stuss & Knight, 2013). Wie weiter oben bereits diskutiert, führen demgegenüber orbitofrontale und ventromediale Läsionen zu Beeinträchtigungen bei wertbasierten Entscheidungen und der flexiblen Anpassung des Verhaltens an wechselnde Belohnungskontingenzen (McDannald et al., 2012; Rudebeck & Murray, 2014; Schoenbaum et al., 2009; Stalnaker et al., 2015; Zhou et al., 2021).

### 10.5.4 Neuronale Korrelate der Selbstkontrolle bei intertemporalen Entscheidungen

Um die kognitiven und neuronalen Mechanismen interventioneller Selbstkontrolle zu untersuchen, verwendet man in Laborexperimenten häufig intertemporale Entscheidungsaufgaben, in denen Versuchspersonen wiederholt zwischen einer kleineren, früher verfügbaren und einer größeren, erst später verfügbaren Belohnung wählen können (z. B. zwischen der Option, 5 € sofort oder 8 € in 1 Monat zu erhalten). Die Höhe der Belohnung und die zeitliche Distanz werden dabei über eine größere Zahl von Durchgängen systematisch variiert. Um sicherzustellen, dass die Personen ihre Entscheidungen so fällen, wie es auch im realen Leben tun würden, werden sie dabei häufig informiert, dass per Los eine Entscheidung ausgewählt und tatsächlich umgesetzt wird. Personen werten bei solchen Entscheidungen in der Regel den subjektiven Wert von Belohnungen umso stärker ab, je weiter sie in der Zukunft liegen, was als „zeitliche Diskontierung“ („delay discounting“ oder „temporal discounting“) bezeichnet wird.

#### Definition

Als zeitliche Diskontierung („delay discounting“ oder „temporal discounting“) wird die Neigung von Lebewesen bezeichnet, den subjektiven Wert von Belohnungen umso stärker abzuwerten, je weiter sie in der Zukunft liegen.

Eine solche Abwertung lässt sich u. a. darauf zurückführen, dass zukünftige Belohnungen meist mit größerer Unsicherheit behaftet sind und daher subjektiv als weniger wertvoll eingeschätzt werden. Darüber hinaus kann man bei intertemporalen Entscheidungen mitunter **Präferenzumkehrungen** („preference reversal“) beobachten. Damit wird ein Verhaltensmuster bezeichnet, bei dem eine Person eine größere spätere Belohnung gegenüber einer kleineren früheren Belohnung vorzieht, wenn beide Belohnungen noch in der Zukunft liegen (also z. B. 6 € in 12 Wochen gegenüber 4 € in 10 Wochen präferiert), die Person aber die kleinere Belohnung wählt, wenn diese sofort verfügbar ist (also 4 € sofort statt 6 € in 2 Wochen präferiert; Ainslie, 2005; Green & Myerson, 2018). Obwohl der Unterschied in der Belohnungshöhe und der zeitliche Abstand zwischen den Belohnungen identisch bleiben, führt die sofortige Ver-

fügbarkeit der kleineren Belohnung dazu, dass Personen sich weniger selbstkontrolliert entscheiden.

### ➤ Definition

Als Präferenzumkehr („preference reversal“) wird der Effekt bezeichnet, dass Personen in intertemporalen Entscheidungsaufgaben eine größere, spätere gegenüber einer kleineren, früheren Belohnung präferieren, wenn beide Belohnungen in der Zukunft liegen, aber die kleinere Belohnung wählen, wenn diese sofort verfügbar ist, auch wenn die Höhe der Belohnungen und der zeitliche Abstand zwischen ihnen identisch bleibt.

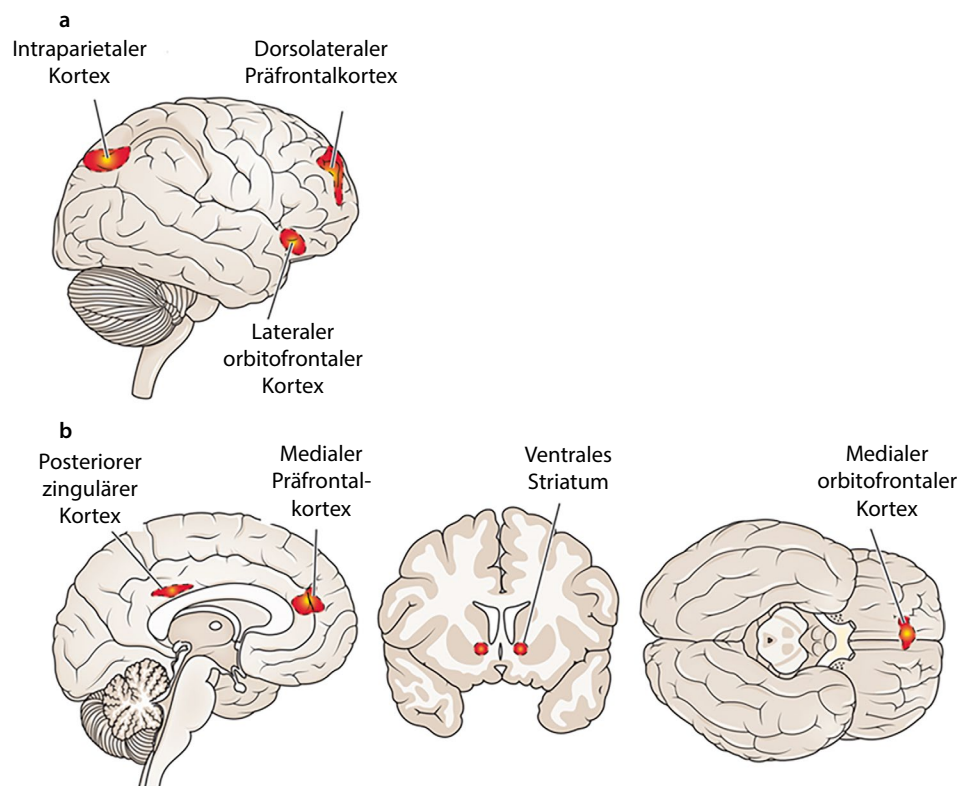
Warum sollten Präferenzen davon abhängen, ob eine der Optionen sofort verfügbar ist oder beide Optionen in der Zukunft liegen, wenn die Zeitdistanz und der Unterschied in der Belohnungshöhe in beiden Fällen gleichbleiben? Vermutlich spielen hier mehrere Prozesse eine Rolle. Beispielsweise nehmen Personen die Zeitdistanz zwischen der früheren und späteren Belohnung subjektiv unterschiedlich wahr, wenn beide Optionen noch in der Zukunft liegen (Zauberman et al., 2009). Unabhängig davon kann man aus einer evolutionären Perspektive vermuten, dass eine Präferenz für eine sofort verfügbare Belohnung den Umstand widerspiegelt, dass grundlegende Motivationssysteme in einer Umwelt evolviert sind, in der es überlebenswichtig war, aktuellen Bedürfnissen höchste Priorität bei der Verhaltensaus-

wahl einzuräumen. Mathematische Modelle zeigen in der Tat, dass in Umwelten, in denen das Risiko hoch ist, dass Ressourcen (z. B. Nahrung) in Zukunft nicht mehr verfügbar sind, eine Präferenz für kurzfristige Belohnungen adaptiv sein kann, was aber in heutigen Umwelten häufig nicht länger der Fall ist (Fenneman & Frankenhuys, 2020).

Diese Annahme steht im Einklang mit einer einflussreichen Klasse von Theorien, die auf der Annahme beruhen, dass es im Gehirn zwei separate Bewertungssysteme gibt, die miteinander um die Verhaltenskontrolle konkurrieren. Das eine System, das als impulsives oder affektives System bezeichnet wird, soll primär auf unmittelbare Anreize reagieren und zukünftige Belohnungen stark abwerten, während das zweite System, das als deliberatives oder reflektiertes System bezeichnet wird, zukünftige Belohnungen wenig oder gar nicht abwerten soll und die Ausrichtung des Verhaltens an langfristigen Zielen fördert (Hofmann et al., 2009; Loewenstein, 1996; Loewenstein et al., 2008; Metcalfe & Mischel, 1999; Strack & Deutsch, 2004).

Neurowissenschaftliche Belege für diese Zwei-Systeme-Hypothese wurden in einer frühen und sehr einflussreichen funktionellen Bildgebungsstudie von McClure und Kollegen (2004) berichtet (■ Abb. 10.7). Die Versuchspersonen wählten in jedem Versuchsdurchgang zwischen einer früheren, kleineren und einer späteren, größeren Geldbelohnung, wobei die Beträge zwi-

■ **Abb. 10.7** Schematische Darstellung der Ergebnisse einer fMRT-Studie zu intertemporalen Entscheidungen von McClure et al. (2004). **a** Regionen im dorsolateralen Präfrontalkortex, lateralen orbitofrontalen Kortex und Parietalkortex wurden unabhängig von der zeitlichen Verzögerung der Belohnungen aktiviert. **b** Wenn Probanden zwischen Geldbeträgen auswählten, von denen einer sofort verfügbar war, ging dies mit erhöhter Aktivierung im medialen orbitofrontalen Kortex und in „limbischen“ Hirnregionen wie dem ventralen Striatum einher, die an der Verarbeitung von Belohnungen beteiligt sind. (Aus Eagleman & Downar, 2024, Abb. 12.8, Übersetzung des Autors, © Oxford University Press; nach McClure et al., 2004, reprinted with permission from AAAS)

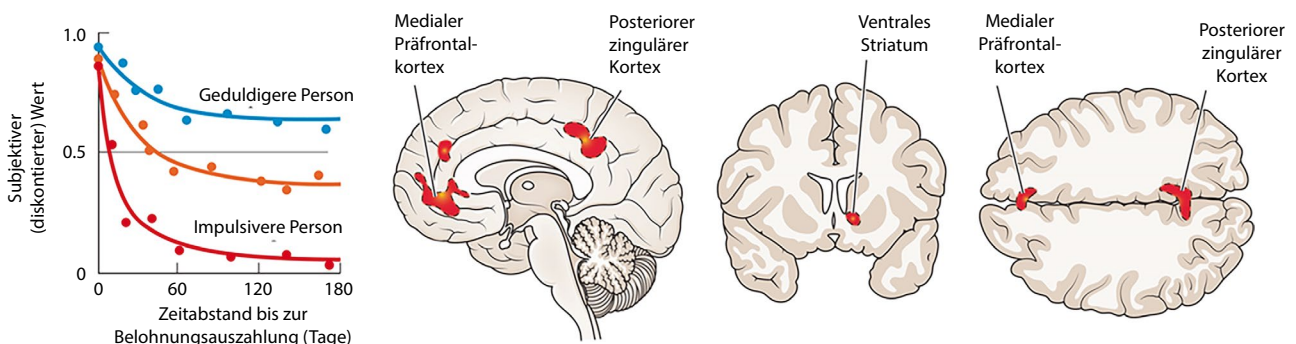


schen 5 und 40 Dollar variierten und der Zeitpunkt der Auszahlung von heute bis in 6 Wochen reichte. Es zeigte sich, dass bei Entscheidungen, in denen der kleinere Geldbetrag sofort verfügbar war, das ventrale Striatum und der mediale orbitofrontale Kortex aktiviert wurden, also Regionen, die zum mesolimbischen Dopaminsystem gehören bzw. Zielregionen dieses Systems sind (► Abschn. 10.3.1). Dagegen wurden Regionen, die zum kognitiven Kontrollnetzwerk gehören wie der dorsolaterale Präfrontalkortex und posteriore Parietalkortex unabhängig davon aktiviert, wie weit in der Zukunft die Auszahlung der Belohnungen lag. Diese Befunde wurden als Beleg für zwei separate Bewertungssysteme interpretiert, und Selbstkontrolle wurde auf die Inhibition des impulsiven durch das deliberative System zurückgeführt (Hofmann et al., 2009; McClure & Bickel, 2014).

Allerdings wurde die Annahme zweier konkurrierender Bewertungssysteme durch nachfolgende Studien infrage gestellt, die dafür sprechen, dass die subjektive Werte kurz- und langfristiger Konsequenzen zu einem **einheitlichen** Bewertungssignal integriert werden, das die Präferenzen und das Entscheidungsverhalten von Personen bestimmt. Hinter der Kontroverse um Zwei-Systeme-Theorien und der These eines einheitlichen Bewertungssystems steht die allgemeinere Frage, wie unterschiedliche Aspekte von Belohnungen (z. B. die Belohnungshöhe und die zeitliche Distanz) bzw. der Wert qualitativ unterschiedlicher Belohnungsreize (z. B. wenn bei der Entscheidung, ob man an einem freien Abend lieber ein Konzert besuchen oder mit Freunden ins Restaurant gehen sollte) miteinander verrechnet werden können, um am Ende zu einer Verhaltensentscheidung

zu kommen. Dazu wird häufig postuliert, dass es im Gehirn so etwas wie eine „gemeinsame Währung“ geben müsse, die es ermöglicht, den subjektiven Wert unterschiedlicher Belohnungsreize miteinander zu vergleichen.

Neurowissenschaftliche Evidenz für die Annahme eines einheitlichen Bewertungssystems, das unterschiedliche Aspekte von Belohnungsreizen zu einem einheitlichen Wertsignal integriert, wurde einige Jahre nach der Studie von McClure und Kollegen (2004) von Kable und Glimcher (2007) geliefert, die ebenfalls die Hirnaktivität von Personen in einer intertemporalen Entscheidungsaufgabe untersuchten, in der Personen in jedem Versuchsdurchgang zwischen einer sofort verfügbaren Belohnung von 20 Dollar und einer später verfügbaren Belohnung, deren Höhe von Durchgang zu Durchgang variierte, wählen konnten. Das Entscheidungsverhalten der Personen zeigte, dass der subjektive Wert verzögerter Belohnungen umso mehr abgewertet wurde, je weiter die Belohnung in der Zukunft lag, wobei es große individuelle Unterschiede im Grad dieser zeitlichen Diskontierung gab. Die Analyse der fMRT-Daten zeigte, dass die Aktivierung in einem Netzwerk von Hirnregionen, das den medialen präfrontalen Kortex, den posterioren zingulären Kortex und das ventrale Striatum umfasste, mit dem (aus dem Verhalten der Person erschlossenen) diskontierten subjektiven Wert der Belohnungen korrelierte (■ Abb. 10.8). Im Gegensatz zu McClure et al. (2004) gab es keine Belege dafür, dass diese Regionen – die ursprünglich als „impulsives“ System interpretiert worden waren – ausschließlich oder überproportional stark durch sofort verfügbare Belohnungen aktiviert wurde. Vielmehr war die Aktivierung in diesen Regio-



■ **Abb. 10.8** Hirnregionen, deren Aktivierung mit dem subjektiven Wert verzögerter finanzieller Belohnungen assoziiert war. Personen werten den subjektiven Wert verzögerter Belohnungen ab, wobei impulsivere Personen steilere Diskontierungskurven haben als geduldigere Personen, die eher selbstkontrollierte und zukunftsorientierte Entscheidungen treffen. Die Aktivierung in einem Netz-

werk von Hirnregionen, das den medialen präfrontalen Kortex, den posterioren zingulären Kortex und das ventrale Striatum einschließen, korrelierte in einer Studie von Kable und Glimcher (2007) mit dem diskontierten subjektiven Wert finanzieller Belohnungen. (Aus Eagleman & Downar, 2024, Abb. 12.14, Übersetzung des Autors, © Oxford University Press; nach Kable & Glimcher, 2007)

nen sowohl mit dem subjektiven Wert sofortiger als auch mit dem (diskontierten) Wert zukünftiger Belohnungen korreliert, was in direktem Widerspruch zu einer zentralen Vorhersage der Zwei-Systeme-Theorie steht. Diese Befunde sprechen stattdessen dafür, dass der subjektive Wert kurz- und langfristiger Konsequenzen zu einem Wertsignal integriert wird, das die Entscheidungen der Personen bestimmt.

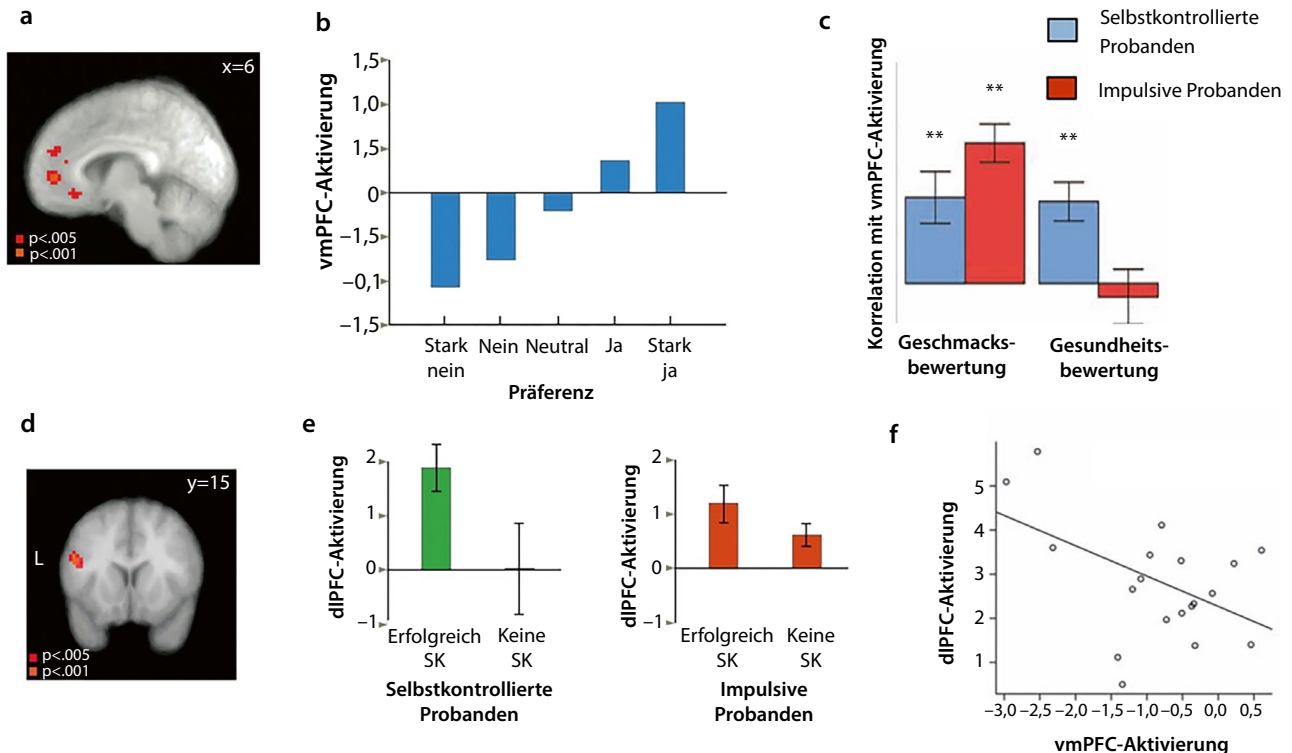
Zahlreiche weitere neurophysiologische Experimente und Bildgebungsstudien haben konvergierende Evidenz dafür geliefert, dass insbesondere der ventromediale Präfrontalkortex (vmPFC) unterschiedliche Aspekte von Entscheidungsoptionen und Informationen über innere motivationale Zustände zu einer einheitlichen Wertrepräsentation integriert, die die Präferenzen bestimmt, die Personen in ihrem Entscheidungsverhalten zeigen. Wenn Personen beispielsweise den subjektiven Wert primärer oder sekundärer Belohnungsreize (z. B. Geldbelohnungen, attraktive Gesichter, Süßigkeiten, Konsumgüter, Musik) einschätzen oder eine Auswahl aus mehreren Optionen treffen sollen, so korreliert die neuronale Aktivierung im vmPFC positiv mit dem subjektiven Wert der Reize. Je positiver Personen Reize bewerten oder je stärker sie eine Entscheidungsoption präferieren, desto stärker werden Regionen im vmPFC aktiviert (Hare et al., 2009; Levy & Glimcher, 2012; Padoa-Schioppa & Conen, 2017; Peters & Büchel, 2010b; Rangel & Clithero, 2014). Darüber hinaus spricht Evidenz aus neurophysiologischen Experimenten und Bildgebungsstudien dafür, dass der vmPFC die Differenz zwischen dem Wert alternativer Entscheidungsoptionen kodiert und dieses relative Wertsignal bestimmt, welche von mehreren verfügbaren Optionen präferiert wird (Übersicht in Klein-Flügge et al., 2022). Eine weitere wichtige Eigenschaft von Wertrepräsentationen im vmPFC ist, dass sie nicht allein von den sensorischen Merkmalen der Reize abhängen, sondern durch Informationen über innere Bedürfniszustände moduliert werden. Beispielsweise werden neuronale Wertsignale für Nahrungsmittel durch den aktuellen Grad von Hunger oder Sättigung moduliert.

Während viele Befunde dafür sprechen, dass der vmPFC eine Schlüsselrolle bei der Integration von Informationen in ein einheitliches Wertsignal spielt, ist darauf hinzuweisen, dass dies nicht die einzige Funktion des vmPFC ist (Hiser & Koenigs, 2018). Außerdem ist der vmPFC nicht die einzige Region, die an der Bewertung von Entscheidungsoptionen beteiligt ist, sondern Wertsignale wurden u. a. auch im ACC, im lateralen orbitofrontalen Kortex und im Parietalkortex gefunden, wobei die spezifischen Funktionen und Interaktionen dieser Regionen bei Entscheidungsprozessen Gegen-

stand aktueller Forschung sind (Übersichten in Juechems & Summerfield, 2019; Klein-Flügge et al., 2022).

Um auf die Frage zurückzukommen, auf welchen neuronalen Mechanismen selbstkontrollierte Entscheidungen beruhen: Wenn Entscheidungen durch ein integriertes Wertsignal im vmPFC bestimmt werden, dann sollte die Wahrscheinlichkeit, dass sich eine Person in einer intertemporalen Konfliktsituation selbstkontrolliert entscheidet, davon abhängen, wie groß das relative Gewicht ist, mit dem der subjektive Wert antizipierter langfristiger Konsequenzen in die Berechnung dieses Wertsignals einfließt. Evidenz für diese Hypothese stammt aus einer fMRT-Studie, in der Versuchspersonen, die gerade eine Diät machten, zwischen verschiedenen Nahrungsmitteln wählen sollten (Hare et al., 2009; ■ Abb. 10.9).

Die Personen schätzten zunächst für eine größere Zahl von Nahrungsmitteln ein, wie lecker und wie gesund sie diese fanden. Danach sollten sie in einer Serie von Durchgängen jeweils zwischen zwei Nahrungsmitteln dasjenige auswählen, das sie stärker präferierten. Eines der beiden Nahrungsmittel hatte immer einen neutralen Geschmack und mittleren Gesundheitswert, während das zweite Nahrungsmittel von der Person entweder als leckerer, aber ungesünder oder als weniger lecker, aber gesünder eingeschätzt worden war als das neutrale Referenzitem. Die Personen signalisierten jeweils auf einer 5-Punkte-Skala, welches der beiden Nahrungsmittel sie präferieren würden. Die Auswertung der fMRT-Daten zeigte zunächst, dass die Präferenz für die Nahrungsmittel signifikant positiv mit der Aktivierung in einer Region im vmPFC korreliert war, was im Einklang mit der Annahme steht, dass der vmPFC den subjektiven Wert von Entscheidungsoptionen repräsentiert. Die Versuchspersonen wurden dann anhand ihrer Präferenzen als selbstkontrolliert klassifiziert, wenn sie sich überwiegend für gesunde Nahrungsmittel entschieden hatten, auch wenn sie diese weniger lecker fanden. Demgegenüber wurden Personen als wenig selbstkontrolliert klassifiziert, wenn sie überwiegend leckere Nahrung wählten, auch wenn sie diese als ungesund einschätzten. Die beiden Gruppen unterschieden sich während ihrer Entscheidungen in einem wichtigen Aspekt in ihrer Hirnaktivität: Bei den selbstkontrollierten Personen korrelierte die Aktivierung im vmPFC (also das neuronale Korrelat der subjektiven Präferenzen) sowohl mit der Schmeckhaftigkeit als auch mit der Einschätzung des Gesundheitswerts signifikant. Dagegen war die vmPFC-Aktivierung bei den wenig selbstkontrollierten Personen lediglich mit der Schmeckhaftigkeit korreliert, während es keinen signifikanten Zusammenhang mit dem Gesundheitswert gab. Dieses Befundmuster spricht



**Abb. 10.9** Ergebnisse der fMRT-Studie von Hare et al. (2009), in der Versuchspersonen zwischen Nahrungsmitteln wählen sollten, die sie als mehr oder weniger lecker und gesund eingeschätzt hatten. **a** Aktivierung in Regionen im ventromedialen Präfrontalkortex (vmPFC), die vermutlich den subjektiven Wert der Nahrungsmittel repräsentieren. **b** Positive Korrelation zwischen der subjektiven Präferenz für Nahrungsmittel und Aktivierung in den vmPFC-Regionen. **c** Korrelation der subjektiven Einschätzungen der Geschmackhaftigkeit und des Gesundheitswerts der Nahrungsmittel und der vmPFC-Aktivität. Bei selbstkontrollierten Personen korrelierte die vmPFC-Aktivität sowohl mit der subjektiven Geschmackhaftigkeit und dem Gesundheitswert, während bei impulsiven Personen die vmPFC-Aktivierung nur mit der Geschmackhaftigkeit korre-

lierte. **d** Region im linken dorsolateralen Präfrontalkortex (dlPFC), in der die Aktivierung bei selbstkontrollierten Entscheidungen für selbstkontrollierte Versuchspersonen größer war als für impulsive Probanden. **e** Beide Gruppen zeigten stärkere Aktivierung im dlPFC in Durchgängen, in denen sie selbstkontrollierte (im Vergleich zu impulsiven) Entscheidungen trafen. **f** Bei Personen mit hoher Selbstkontrolle war die Aktivierung im dlPFC bei Entscheidungen gegen leckere, aber ungesunde Lebensmittel negativ mit der Aktivierung im vmPFC korreliert, was für eine Herunterregulierung des kurzfristigen Werts der Lebensmittel spricht. SK Selbstkontrolle. (Aus Job & Goschke, 2024, mod. nach Hare et al., 2009, reprinted with permission from AAAS)

dafür, dass selbstkontrollierte Entscheidungen darauf beruhen, dass ein integriertes neuronales Wertsignal im vmPFC hinreichend stark durch den Wert langfristiger (in diesem Fall gesundheitlicher) Konsequenzen modu-

liert wird (für eine Replikation dieser Ergebnisse s. ► für weitere Evidenz siehe Studie „Neuronale Korrelate von individuellen Unterschieden in der Selbstkontrolle im Alltagshandeln“).

## Studie

**Neuronale Korrelate von individuellen Unterschieden in der Selbstkontrolle im Alltagshandeln**

Lassen sich diese Ergebnisse auf alltägliche Entscheidungen von Menschen übertragen, d. h., können individuelle Unterschiede im Ausmaß selbstkontrollierten Verhaltens im Alltag von Personen dadurch erklärt werden, wie stark ihre neuronalen Wertsignale durch langfristige Konsequenzen moduliert werden? Dies wurde in einer Studie (Krönke et al., 2020) untersucht, in der 194 junge Erwachsene 1 Woche lang 8 Mal täglich per Smartphone gebeten wurden, anzugeben, ob sie gerade das Verlangen verspürten, eine Handlung auszuführen, die im Konflikt mit ihren langfristigen Zielen stand und ob sie dem Verlangen nachgegeben oder der Versuchung widerstanden hatten. Die gleichen Personen sollten dann im MRT für eine Liste von Alltagshandlungen (z. B. sich auf eine Prüfung vorbereiten; Alkohol trinken; sich ausruhen; Freunde treffen; im Internet surfen; aufräumen) einschätzen, wie stark ihre Präferenz wäre, diese Handlungen in einer geeigneten Alltagssituation tatsächlich auszuführen. Im Anschluss daran schätzten die Personen zusätzlich den subjektiven Wert der kurz- und langfristigen Folgen der Handlungen ein. Auf diese Weise konnte für jede Person ermittelt wer-

den, welche der Handlungen für sie persönlich konfliktbehaftet war. Dies wäre beispielsweise der Fall, wenn eine Person die Vorbereitung auf eine Prüfung kurzfristig als negativ bewertet, aber die langfristigen Konsequenzen als positiv einschätzt. Ebenfalls läge ein Konflikt vor, wenn eine Person die kurzfristigen Folgen des Alkoholtrinkens als positiv, aber die langfristigen Folgen als negativ einschätzt. Die Analyse der fMRT-Daten replizierte zunächst den Befund, dass die subjektiven Präferenzen für die Handlungen positiv mit der Aktivität in einer Region im vmPFC korreliert war, was im Einklang damit steht, dass diese Region den subjektiven Wert von Handlungsoptionen kodiert. Der eigentlich interessante Befund war allerdings, dass die Stärke der Modulation dieses neuronalen Wertsignals durch langfristige Konsequenzen tatsächlich signifikant mit individuellen Unterschieden in der alltäglichen Selbstkontrolle der Personen assoziiert war. Personen, bei denen das neuronale Wertsignal im vmPFC signifikant durch den subjektiven Wert langfristiger Folgen moduliert wurde, widerstanden im Alltag häufiger Versuchungen als Personen, bei denen das Wertsignal im vmPFC primär oder ausschließlich durch kurzfristige Konsequenzen bestimmt wurde.

Zusammengenommen sprechen diese Studien dafür, dass selbstkontrollierte Entscheidungen darauf beruhen, dass ein integriertes Wertsignal im vmPFC hinreichend stark durch den subjektiven Wert langfristiger Konsequenzen moduliert wird. Die Ergebnisse sind insofern bemerkenswert, als dass sich auch die wenig selbstkontrollierten Personen in der Regel der langfristigen Konsequenzen der Handlungen bewusst waren und dies in ihren subjektiven Bewertungen der langfristigen Folgen ausdrückten. Aber diese bewussten Bewertungen hatten bei diesen Personen offenbar keinen oder nur sehr geringen Einfluss auf ihre neuronalen Wertrepräsentationen, was offenbar im Alltag zu mehr impulsiven Entscheidungen führte.

### **10.5.5 Aufmerksamkeitskontrolle, zukunftsorientiertes Denken und antizipative Emotionen**

Wenn selbstkontrollierte Entscheidungen auf der Modulation neuronaler Wertsignale beruhen, sollten diese dadurch gefördert werden können, dass die Aufmerksamkeit auf langfristige Konsequenzen von Entscheidungen gerichtet wird und dadurch deren Gewicht bei der Berechnung eines integrierten Wertsignals ver-

stärkt wird. In der Tat wurde in Laborstudien gezeigt, dass Personen in Aufgaben, in denen sie zwischen unterschiedlich leckeren und gesunden Nahrungsmitteln entscheiden sollten, signifikant häufiger gesunde Nahrungsmittel wählten, auch wenn sie diese nicht lecker fanden, wenn vor jeder Entscheidung ein Hinweisreiz die Aufmerksamkeit auf die langfristigen gesundheitlichen Folgen lenkte (Hare et al., 2011; Kruschwitz et al., 2018). Analoge Ergebnisse wurden gefunden, wenn Rauchern Bilder mit Motiven gezeigt wurden, die mit Nikotinkonsum assoziiert waren und sie ihr Verlangen nach einer Zigarette einschätzen sollten. Wenn die Personen instruiert wurden, ihre Aufmerksamkeit auf die langfristigen gesundheitlichen Folgen des Rauchens zu richten, schätzten sie ihr Verlangen in Reaktion auf Bilder signifikant geringer ein, als wenn sie die Aufmerksamkeit auf die unmittelbaren positiven Effekte richteten (Kober et al., 2010a). In die gleiche Richtung weist der Befund, dass Personen, die angeregt wurden, sich zukünftige Situationen möglichst bildhaft vorzustellen, den Wert verzögerter Belohnungen weniger stark abwerteten (Peters & Büchel, 2010a). Die willentliche Fokussierung der Aufmerksamkeit auf langfristige Konsequenzen ging dabei in diesen Studien mit einer verringerten Aktivierung in Hirnregionen wie dem ventralen Striatum und dem VTA einher, die unmittelbare

Belohnungserwartungen vermitteln (Kober et al., 2010b). Gleichzeitig zeigte sich eine verstärkte Aktivierung in präfrontalen und parietalen Hirnregionen, die kognitive Kontrolle und die Regulation von Emotionen und impulsiven Reaktionen vermitteln.

Direkte Evidenz für die Beteiligung des frontoparietalen Kontrollnetzwerks an selbstkontrollierten Entscheidungen stammt aus einer weiteren fMRT-Studie, in der gefunden wurde, dass die Aktivierung in diesem Netzwerk in den Durchgängen einer intertemporalen Entscheidungsaufgabe, in denen sich Versuchspersonen für eine größere, spätere Belohnung entschieden, umso stärker ausfiel, je attraktiver die frühere, kleinere Belohnung war (Turner et al., 2019). Das heißt, je größer die Versuchung war, die frühere Belohnung zu wählen und je mehr Kontrolle daher vermutlich mobilisiert werden musste, um der Versuchung zu widerstehen, desto stärker wurden Regionen im frontoparietalen Kontrollnetzwerk aktiviert.

Evidenz, dass der dorsolaterale Präfrontalkortex (dlPFC) tatsächlich eine **kausale** Rolle bei selbstkontrollierten Entscheidungen spielt, stammt aus Studien, in denen mittels nichtinvasiver Hirnstimulationsmethoden (z. B. transkranielle Magnetstimulation und transkranielle Gleichstromstimulation) der linke dlPFC stimuliert wurde, während die Versuchspersonen intertemporale Entscheidungsaufgaben ausführten. Eine Metaanalyse einer größeren Zahl solcher Studien (Lin & Feng, 2024) zeigte, dass eine exzitatorische Stimulation über dem dlPFC, die vermutlich zu einer Verstärkung der neuronalen Verarbeitung und Erregbarkeit in dieser Hirnregion führte, mit signifikant weniger impulsiven Entscheidungen und einer geringeren Abwertung zukünftiger Belohnungen assoziiert war.

Während die Lenkung der Aufmerksamkeit auf langfristige Folgen also selbstkontrolliertes Verhalten zumindest unter Laborbedingungen fördern kann, sprechen weitere Befunde dafür, dass die Wirksamkeit zukunftsorientierter Kognitionen zusätzlich gesteigert werden kann, wenn sie in der aktuellen Entscheidungssituation emotionale Reaktionen auslösen (z. B. wenn der Gedanke an eine zukünftige negative Konsequenzen hier und jetzt eine entsprechende Emotion aktiviert; Bechara & Damasio, 2005; Kotabe et al., 2019). Belege für diese Annahme stammen aus Experimenten, in denen untersucht wurde, ob die Fähigkeit, die emotionale Intensität eines zukünftigen interozeptiven Zustands korrekt vorherzusagen, mit der Fähigkeit zur willentlichen Regulation unmittelbarer Bedürfnisse zusammenhängt (Kruschwitz et al., 2023, 2019; Walter et al., 2020). Dazu wurde ein Paradigma verwendet, in dem bei Versuchspersonen wiederholt für 40 s das Einatmen durch eine entsprechende Apparatur erschwert wurde, was völlig ungefährlich ist, aber als sehr aversiv erlebt wird und negative Emotionen auslöst (Pappens, Smets et al.,

2012; Paulus et al., 2012). In einigen Durchgängen sollten die Personen jeweils vor der Atemrestriktion einschätzen, wie intensiv der aversive Zustand sein würde, während sie in anderen Durchgängen nach der Atemrestriktion angeben sollten, wie intensiv sie den emotionalen Zustand tatsächlich empfunden hatten. Aus diesen Ratings wurde für jede Person ermittelt, wie exakt sie ihren zukünftigen emotionalen Zustand vorhersagen konnte. In einer separaten Aufgabe wurden den gleichen Personen Bilder von leckeren, aber ungesunden Snacks dargeboten und sie sollten das dadurch ausgelöste Verlangen nach den Snacks willentlich herabregulieren, indem sie an die langfristigen negativen Konsequenzen des wiederholten Konsums dachten. Personen, die die emotionale Intensität des aversiven interozeptiven Zustands besonders gut vorhersagten oder sogar überschätzten, waren signifikant besser in Lage, ihr Verlangen nach den Snacks willentlich zu regulieren, und wiesen außerdem höhere Werte in einem Fragenbogen zur dispositionellen Selbstkontrolle auf (für analoge Befunde mit einem anderen Paradigma s. Kruschwitz et al., 2023). Diese Befunde stützen die Annahme, dass antizipative Emotionen und Prädiktionen interozeptiver Zustände eine funktionale Rolle bei der willentlichen Bedürfnisregulation spielen. Ein möglicher Mechanismus, der diese Effekte vermittelt, besteht darin, dass antizipative Emotionen den Einfluss von vorgestellten langfristigen Konsequenzen auf Wertsignale im vmPFC verstärken, was im Einklang mit Belegen dafür steht, dass der vmPFC kognitive Repräsentationen zukünftiger Situationen mit deren antizipierten affektiven Qualität integriert (Benoit et al., 2014).

Aus einer umfassenden theoretischen Perspektive kann man antizipative Emotionen als eine Facette der Fähigkeit interpretieren, sich von der momentanen Bedürfnislage zu distanzieren und die Perspektive des eigenen zukünftigen Selbst einzunehmen (Urminsky, 2017). Eine Hirnregion, die eine zentrale Rolle bei der Übernahme der Perspektive anderer Personen spielt, ist die rechte temporoparietale Kreuzungsregion („temporoparietal junction“, rTPJ; Strombach et al., 2015). Interessanterweise scheint diese Region auch eine Rolle bei zukunftsorientierten Entscheidungen zu spielen. Wenn die neuronale Verarbeitung in dieser Region mittels transkranieller Magnetstimulation zeitweise gestört wurde, werteten die Versuchspersonen zukünftige Belohnungen signifikant stärker ab und trafen impulsivere Entscheidungen als Personen in einer Kontrollbedingung (Soutschek et al., 2016). Dies spricht dafür, dass Hirnregionen, die an der sozialen Perspektivübernahme beteiligt sind, auch eine kausale Rolle dabei spielen, wenn Personen sich von ihren aktuellen Bedürfnissen distanzieren und die Perspektive ihres zukünftigen Selbst einnehmen, wodurch zukunftsorientierte Entscheidungen gefördert werden (s. auch O’Connell et al., 2018).

Die in diesem Abschnitt diskutierten Befunde sprechen also dafür, dass Selbstkontrolle durch unterschiedliche Mechanismen gefördert werden kann, durch die das Gewicht langfristiger Folgen bei der Berechnung eines integrierten Wertsignals erhöht wird. Dies kann zum einen durch die Lenkung der Aufmerksamkeit auf langfristige Ziele und zukünftige Konsequenzen von Entscheidungen sowie die Herunterregulierung aktueller Bedürfnisse unterstützt werden. Zum anderen kann die Übernahme der Perspektive des eigenen zukünftigen Selbst zur Distanzierung von aktuellen Bedürfnissen und zur Generierung antizipativer Emotionen führen, durch die ebenfalls das relative Gewicht erhöht wird, mit dem der subjektive Wert zukünftiger Belohnungen Entscheidungen beeinflusst.

### 10.5.6 Konflikt- und Fehlerüberwachung und die Mobilisierung kognitiver Kontrolle

Eine wichtige Frage ist, wie die kognitiven Kontrollprozesse, die selbstkontrolliertes Verhalten unterstützen, ihrerseits reguliert werden und wovon es abhängt, dass Kontrollprozesse mobilisiert werden. Eine einflussreiche Hypothese besagt, dass Konflikte und Fehler wichtige Signale für die Mobilisierung kognitiver Kontrolle sind. Diese Annahme findet sich in frühen Ansätzen der Volitionsforschung wie Kuhls Handlungskontrolltheorie (Kuhl, 1983; Kuhl & Goschke, 1994) ebenso wie in neueren sozialpsychologischen Prozessmodellen der Selbst-

kontrolle (Kotabe & Hofmann, 2015), z. B. in der „counteractive-control theory“ (Fishbach et al., 2010; Myrseth et al., 2009; Trope & Fishbach, 2000). In diesen Theorien wird postuliert, dass die Mobilisierung von Selbstkontrollprozessen eine relativ automatische Reaktion auf Konflikte zwischen widerstreitenden Reaktions- oder Motivationstendenzen sein kann.

In der kognitiven Neurowissenschaft wurde diese Annahme in der sogenannten Konfliktüberwachungstheorie („conflict-monitoring theory“) in Form komputationaler Modelle weiterentwickelt und mit Hypothesen über die Hirnregionen verbunden, die an der Überwachung von Konflikten und der Mobilisierung kognitiver Kontrolle beteiligt sind (Botvinick et al., 2001, 2004). Die zentrale Annahme der Theorie ist, dass Regionen im medialen Präfrontalkortex und speziell der dACC ein Überwachungs- oder Monitoringssystem bilden, das das Verhalten kontinuierlich auf Fehler sowie Entscheidungs- und Reaktionskonflikte überwacht. Wenn dieses System einen Fehler oder Konflikt registriert, signalisiert es, dass erhöhte kognitive Kontrolle erforderlich ist, um eine Aufgabe zu bewältigen und Fehler zu vermeiden. Dieses Konflikt-signal soll eine Mobilisierung des kognitiven Kontrollnetzwerks und speziell des dlPFC auslösen, was zu einer verstärkten Aktivierung von Aufgabenrepräsentationen im Arbeitsgedächtnis und einer stärkeren Top-down-Modulation aufgabenrelevanter (perzeptueller und motorischer) Systeme führt (Botvinick et al., 2001, 2004; Ullsperger et al., 2014a, 2014b; ► Exkurs „Konflikt-adaptationseffekte“).

#### Exkurs

##### Konfliktadaptationseffekte

Im Einklang mit der Konfliktüberwachungstheorie haben zahlreiche Verhaltensexperimente gezeigt, dass in Interferenzaufgaben (z. B. Stroop- oder Flankierreizaufgaben) der Einfluss störender Reize oder konkurrierender Reaktionen unmittelbar nach einem Fehler oder einem Reaktionskonflikt signifikant reduziert ist (sogenannter **Konfliktadaptationseffekt**; Braem et al., 2019; Duthoo et al., 2014; Egner & Hirsch, 2005; Fischer et al., 2008; Gratton et al., 1992; Kerns, 2006; Kerns et al., 2004; Mansouri et al., 2009; Scherbaum et al., 2011; Stürmer et al., 2002; Ullsperger et al., 2005). Ein Beispiel ist die Stroop-Aufgabe, in der Personen die Farbe von Wörtern benennen sollen, die ihrerseits Farben benennen. Sind Farbe und Wortbedeutung inkongruent (z. B. das Wort ROT in grüner Farbe dargestellt), führt dies zu einem Reaktionskonflikt, der sich in verlängerten Reaktionszeiten und einer höheren Fehlerrate manifestiert. Dieser Interferenzeffekt wird damit erklärt, dass das Benennen der Farbe viel weniger geübt ist als das hoch automatisierte

Lesen der Wörter, sodass kognitive Kontrolle erforderlich ist, um die automatisierte Reaktion zu inhibieren. Dieser Interferenzeffekt ist allerdings in der Regel signifikant reduziert, wenn im Durchgang unmittelbar vor einem inkongruenten Reiz bereits ein inkongruenter Reiz verarbeitet wurde. Die Konfliktüberwachungstheorie führt dies darauf zurück, dass der Reaktionskonflikt im vorhergehenden Durchgang automatisch eine verstärkte Mobilisierung kognitiver Kontrolle ausgelöst hat, sodass im nachfolgenden Durchgang die Aufmerksamkeit stärker auf die relevante Farbinformation fokussiert und die irrelevante Wortbedeutung effektiver inhibiert wurde. Ähnliche Kontrollanpassungen lassen sich nach Fehlern beobachten (Danielmeier & Ullsperger, 2011; Ullsperger et al., 2014a). Obwohl es auch alternative Erklärungen für Konfliktadaptationseffekte gibt (Braem et al., 2019; Mayr et al., 2003; Schmidt, 2019), haben neuere und methodisch verbesserte Studien insgesamt konvergierende Evidenz für die Annahme geliefert, dass Konflikte und Fehler eine verstärkte Mobilisierung kognitiver Kontrolle auslösen.

In Bezug auf die neuronalen Systeme, die an der Konfliktüberwachung beteiligt sind, wurde in fMRT-Studien gezeigt, dass Reaktionskonflikte, die durch inkongruente Reize in einer Stroop-Aufgabe ausgelöst wurden, wie erwartet den dACC aktivierten. Darüber hinaus zeigte sich in Durchgängen unmittelbar nach einem Konflikt erhöhte Aktivierung im lateralen Präfrontalkortex, die positiv mit der Aktivierung im dACC im vorausgehenden Konfliktdurchgang korreliert war (Kerns, 2006; Kerns et al., 2004). Diese Befunde stehen im Einklang mit der Annahme, dass Konflikte, die über den dACC registriert werden, eine verstärkte Mobilisierung des kognitiven Kontrollnetzwerks auslösen. Es ist allerdings anzumerken, dass bislang umstritten ist, ob der dACC notwendig für Konfliktadaptationseffekte ist, da in einigen Studien Patienten mit Läsionen im ACC keine Beeinträchtigungen von kognitiven Kontrollanpassungen nach Konflikten zeigten (Übersichten in Cole et al., 2009; Fellows & Farah, 2005; Yeung, 2014).

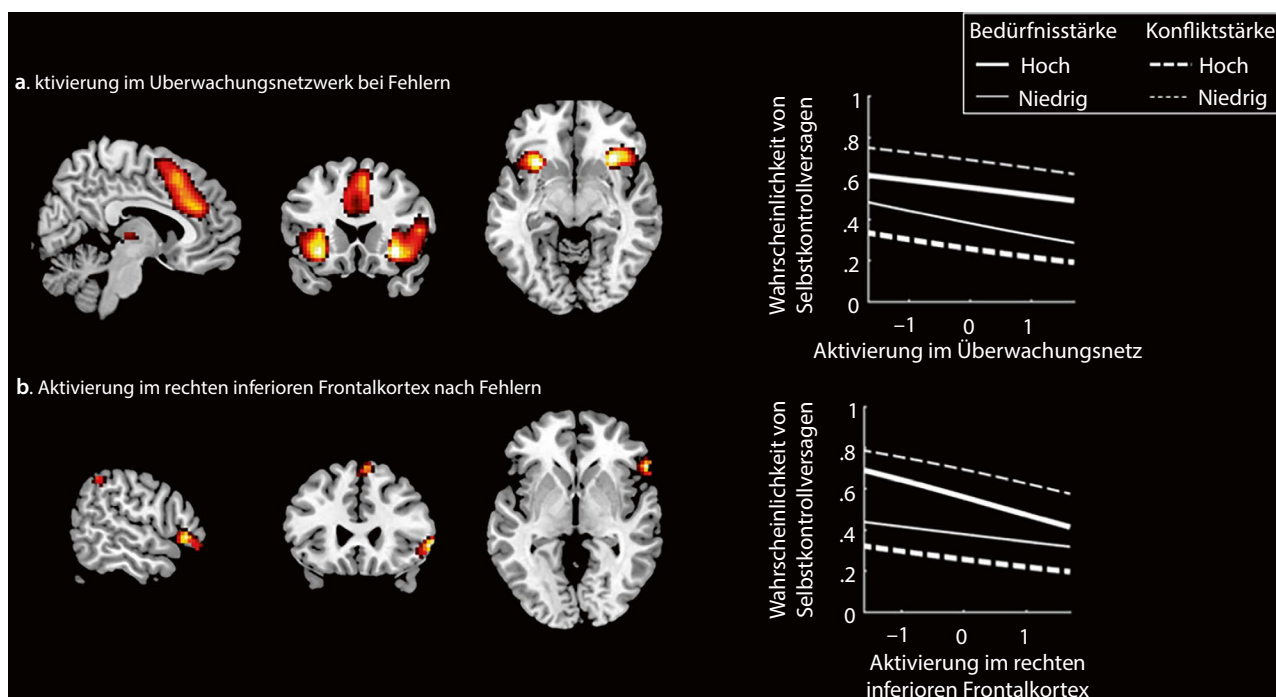
### 10.5.7 Vom Labor zum Alltagshandeln: Neuronale Korrelate alltäglicher Selbstkontrolle

Die Aufgaben, mit denen in Laborexperimenten intertemporale Entscheidungen und kognitive Kontrollprozesse untersucht werden, sind in der Regel artifiziell und haben für die Versuchspersonen keine oder geringe persönliche Relevanz. Es ist daher eine wichtige Frage, inwieweit die kognitiven und neuronalen Mechanismen, die mithilfe dieser Aufgaben identifiziert wurden, auch relevant für selbstkontrolliertes Verhalten in alltäglichen Konfliktsituationen sind. Um dies zu untersuchen, muss man idealerweise erfassen, wie selbstkontrolliert sich Personen verhalten, wenn sie im Alltag mit echten Konflikten und Versuchungen konfrontiert sind. Dazu hat man in den letzten Jahren zunehmend ambulatorische Assessments („ecological momentary assessments“) verwendet, bei denen Personen zu zufälligen Zeiten per Smartphone-App gebeten werden, anzugeben, ob sie gerade ein Bedürfnis hatten, das im Konflikt mit ihren langfristigen Zielen steht (z. B. Süßigkeiten zu essen, obwohl sie das Ziel haben, sich gesünder zu ernähren) und ob sie der Versuchung nachgegeben oder widerstanden haben. Dies ermöglicht es, zu untersuchen, ob individuelle Unterschiede in der alltäglichen Selbstkontrolle signifikant mit Leistungsmaßen und Hirnaktivierungsmustern in Laboraufgaben korreliert sind.

In einer solchen Studie wurde speziell untersucht, ob das Muster neuronaler Aktivierung in Reaktion auf Fehler in einer Stroop-ähnlichen Aufgabe individuelle Unterschiede in der Selbstkontrolle in alltäglichen Konfliktsituationen erklären kann (Krönke et al., 2018).

Dazu wurden 118 junge Erwachsene 1 Woche lang 8 Mal täglich zu zufälligen Zeiten per Smartphone gebeten, anzugeben, ob sie in der letzten Stunde den Wunsch verspürten, ein Verhalten auszuführen, das in Konflikt mit ihren langfristigen Zielen stand und ob sie der Versuchung nachgegeben oder widerstanden hatten. Die Personen berichteten eine große Zahl solcher Selbstkontrollkonflikte aus einem breiten Spektrum von Verhaltensbereichen (z. B. Essen, Rauchen, Alkoholkonsum, Fernsehen, Schlafen, Arbeiten, Sex). In etwa der Hälfte der Konfliktsituationen gaben die Personen der Versuchung nach und es kam zu einem Selbstkontrollversagen. Die gleichen Personen absolvierten dann im MRT eine Zahlen-Stroop-Aufgabe, in der sie so schnell wie möglich per Tastendruck angeben sollten, wie viele Zahlen auf dem Monitor dargeboten wurden, wobei sie die Zahlen selbst ignorieren sollten. Wenn die Anzahl und die Zahlen selbst inkongruent waren (z. B. 33 oder 111), löste dies einen Reaktionskonflikt aus, der sich in verlängerten Reaktionszeiten und einer höheren Fehler率 zeigte. Die MRT-Daten zeigten, dass Fehler erwartungsgemäß Aktivierungen in Regionen des Überwachungsnetzwerks (dACC, prä-SMA und anteriore Insel) auslösten (Abb. 10.10). Zudem zeigte sich in Durchgängen nach Fehlern (im Vergleich zu Durchgängen nach korrekten Reaktionen) wie erwartet eine erhöhte Aktivierung im rechten inferioren frontalen Gyrus, einer Region des Kontrollnetzwerks, die spezifisch an der Inhibition motorischer Reaktionen beteiligt ist (Aron et al., 2014). Das Hauptergebnis bestand allerdings darin, dass es signifikante Zusammenhänge zwischen der fehlerbezogenen Hirnaktivierung und der alltäglichen Selbstkontrolle gab. Je stärker Personen auf Fehler mit der Aktivierung im Überwachungsnetzwerk reagierten und je stärker nach Fehlern das Kontrollnetzwerk aktiviert wurde, desto häufiger widerstanden die Personen erfolgreich alltäglichen Versuchungen und unterdrückten Handlungen, die im Widerspruch zu ihren langfristigen Zielen standen.

Die beobachteten signifikanten Zusammenhänge zwischen Hirnaktivierung und alltäglicher Selbstkontrolle waren numerisch nicht sehr groß, was allerdings zu erwarten war, da das Alltagsverhalten der Personen von einer Vielzahl individueller und situativer Faktoren beeinflusst wird, über die man in der Studie keinerlei Kontrolle hatte. Umso wichtiger ist es daher, dass die Befunde in weiteren Studien konzeptuell repliziert werden konnten. Ein Beispiel ist eine nachfolgende elektroenzephalografische Studie (EEG-Studie; Overmeyer et al., 2020), in der die fehlerbezogene Negativierung (error-related negativity; ERN) als Indikator der Fehlerüberwachung gemessen wurde. Die ERN ist eine negative Potenzialverschiebung im ereigniskorrelierten Potenzial, die 80–150 ms nach einem Fehler auftritt und



**Abb. 10.10** Zusammenhänge zwischen fehlerbezogener Hirnaktivierung und individuellen Unterschieden in der Selbstkontrolle in alltäglichen Konfliktsituationen in der Studie von Krönke et al. (2018). **a** Links: Fehler in einer Reaktionszeitaufgabe lösten Aktivierung in einem Überwachungsnetzwerk aus, das den ACC, das prä-SMA und die anteriore Insula umfasste. Rechts: Je schwächer diese Aktivierungen waren, umso höher war die Wahrscheinlichkeit, dass Personen in alltäglichen Konfliktsituationen impulsive Entscheidungen fällten und Handlungen ausführten, die im Widerspruch zu ihren langfristigen Zielen standen. Impulsive Entscheidungen traten außerdem umso häufiger auf, je stärker ein aktuelles Bedürfnis und je schwächer der er-

lebte Konflikt waren. **b** Links: Unmittelbar nach einem Fehler zeigte sich erhöhte Aktivierung im rechten inferioren frontalen Gyrus, einer Region des Kontrollnetzwerks, die an der Reaktionsinhibition beteiligt ist. Rechts: Je schwächer der rechte inferiore frontale Gyrus nach Fehlern aktiviert wurde, desto höher fiel die Wahrscheinlichkeit impulsiver Handlungen in alltäglichen Konfliktsituationen aus. Dies spricht dafür, dass eine mangelnde Überwachung des eigenen Verhaltens und eine unzureichende Mobilisierung des Kontrollnetzwerks die Wahrscheinlichkeit kurzsichtiger Entscheidungen und impulsiver Handlungen in realen Alltagssituationen erhöht. (Modifiziert nach Krönke et al., 2018)

im medialen Frontalkortex, speziell im ACC, generiert wird. Die ERN wird somit als Indikator für die Überwachung von Fehlern durch das Monitoringsystem betrachtet (Ullsperger et al., 2014a, b). Im Einklang mit den oben beschriebenen fMRT-Befunden zeigten Personen, die im Alltag geringe Selbstkontrolle zeigten und häufig kurzsichtige und impulsive Entscheidungen fällten, eine signifikant kleinere ERN als Personen, die sich im Alltag überwiegend selbstkontrolliert verhielten.

Weitere Studien haben gezeigt, dass reduzierte Aktivität in Gehirnregionen, die an kognitiven Kontrollprozessen und der Reaktionsinhibition beteiligt sind, auch mit Substanzkonsum im Alltag korreliert sind (Chen et al., 2019; Giuliani et al., 2015; Krönke et al., 2018; Lopez et al., 2017, 2014, 2016). Beispielsweise wurden in einer Studie (Berkman et al., 2011) nikotinabhängige Personen, die an einem Raucherentwöhnungsprogramm teilnahmen und das Rauchen aufgeben wollten, 3 Wochen lang mehrmals täglich zu zufälligen Zeiten per Smartphone gefragt, wie stark ihr Verlangen nach Nikotin war und wie viele Zigaretten sie geraucht hatten. Die gleichen Personen bearbeiteten im

MRT eine Go/NoGo-Aufgabe, mit der die Fähigkeit zur Inhibition motorischer Reaktionen gemessen werden sollte. In dieser Aufgabe sollten die Personen so schnell wie möglich mit einem Tastendruck reagieren, wenn ein Buchstabe dargeboten wurde (Go-Durchgänge), aber die Reaktion unterdrücken, wenn in seltenen NoGo-Durchgängen ein „X“ erschien. Die Unterdrückung der Reaktionen in den NoGo-Durchgängen ging im Vergleich zu Go-Reaktionen mit erhöhter Aktivierung im rechten inferioren frontalen Gyrus (rIFG) einher, der (wie oben schon erwähnt) ein zentraler Teil eines Netzwerks zur Reaktionsinhibition ist (Aron et al., 2003; Aron et al., 2004, 2014). Personen, die in den NoGo-Durchgängen eine relativ geringere Aktivierung im rIFG zeigten, rauchten im Alltag umso mehr Zigaretten, je stärker ihr Verlangen nach Nikotin war. Dagegen gab es bei Personen, die eine starke Aktivierung im rIFG in erfolgreichen NoGo-Durchgängen zeigten, keinen Zusammenhang zwischen der Stärke des Verlangens und der Zahl gerauchter Zigaretten. Personen, die im Labor eine reduzierte Aktivierung im rIFG zeigten, wenn sie eine dominante Reaktion inhibieren sollten,

hatten im Alltag also eine geringere Kontrolle über das Verlangen nach Nikotin als Personen mit einer starken rIFG-Aktivierung, obwohl sie die Absicht hatten, das Rauchen aufzugeben. Analoge Befunde wurden in einer weiteren Studie gefunden, in der sich zeigte, dass Raucher, die das Rauchen aufgeben wollten, aber wiederholt rückfällig geworden waren, auf Reaktionskonflikte in einer Zahlen-Stroop-Aufgabe mit einer geringeren Aktivierung im dACC und rechten lateralen Frontalkortex reagierten als Raucher, die das Rauchen erfolgreich aufgegeben hatten (Krönke et al., 2015).

Analoge Befunde wurden für Essverhalten gefunden. Lopez et al. (2014) erfassten über ambulatorische Assessments das Essverhalten von Personen im Alltag. Im MRT wurde dann die Hirnaktivierung der Personen gemessen, wenn ihnen Bilder von kalorienreichen Nahrungsmitteln präsentiert wurden. Dabei zeigte sich, dass die Stärke der Aktivierung im Nucleus accumbens (also einer zentralen Region des mesolimbischen Dopaminsystems) positiv mit der Stärke von essbezogenem Verlangen im Alltag und der Häufigkeit korreliert war, mit der Personen dem Verlangen nachgaben. Die Personen absolvierten außerdem eine Go/NoGo-Aufgabe, um neuronale Aktivität während der Inhibition motorischer Reaktionen zu messen. Dabei zeigte sich, dass die Aktivierung im linken inferioren Präfrontalkortex bei der Reaktionsinhibition mit höherer Kontrolle über das alltägliche Essverhalten assoziiert war, d. h., Personen mit hoher präfrontaler Aktivierung gaben seltener ihren essbezogenen Versuchungen nach als Personen mit niedriger präfrontaler Aktivierung. Dies galt insbesondere für sehr verlockende Situationen, in denen die Personen aktiv versucht hatten, der Versuchung zu widerstehen (für analoge Ergebnisse s. Lopez et al., 2017).

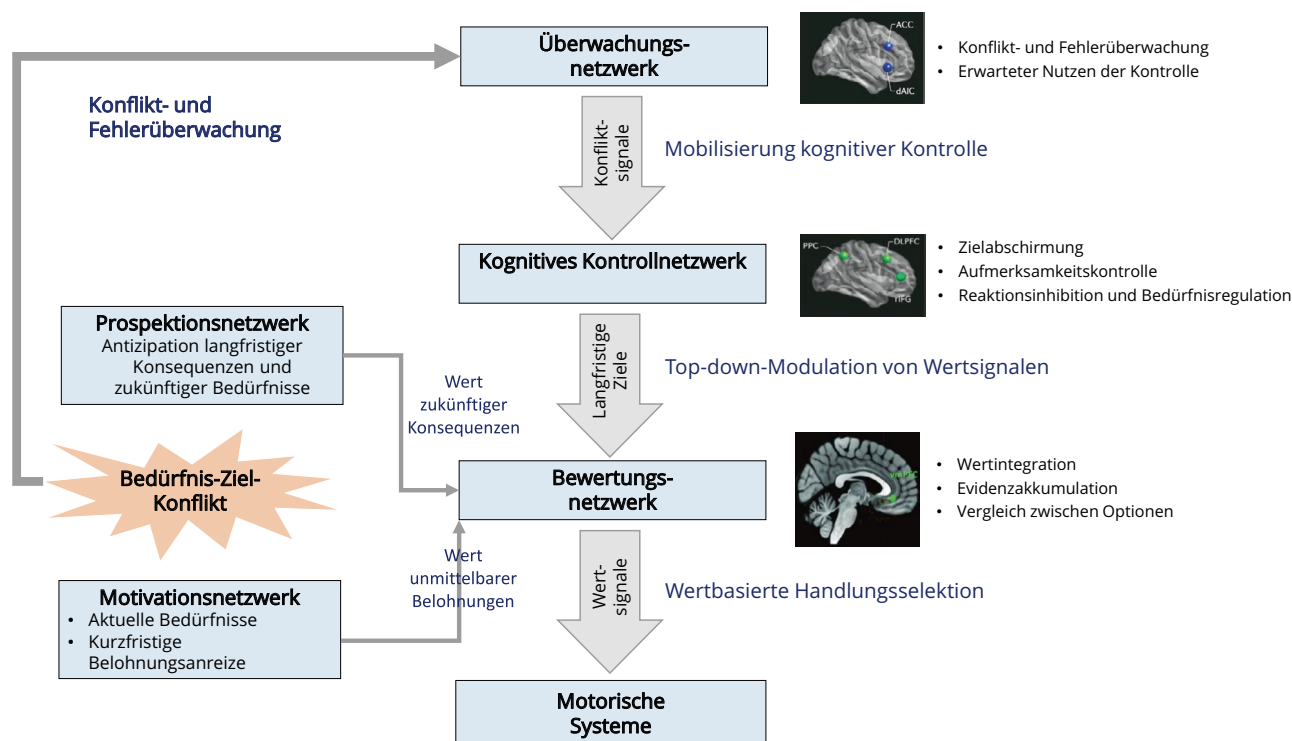
Diese Ergebnisse sprechen insgesamt dafür, dass die Aktivierung in präfrontalen Hirnregionen, die an der Inhibition unerwünschter automatisierter Reaktionen beteiligt sind, mit selbstkontrolliertem Verhalten in realen alltäglichen Konfliktsituationen korreliert ist. Obwohl sich aus diesen korrelativen Ergebnissen keine direkten Rückschlüsse auf Ursache-Wirkungs-Beziehungen ableiten lassen, stehen sie im Einklang mit der Annahme, dass kurzsichtige Entscheidungen und impulsives Verhalten im Alltag nicht immer mangelnde Kontrollkompetenzen und Selbstkontrollstrategien widerspiegeln müssen, sondern auch eine Folge davon sein können, dass Personen kognitive Kontrollprozesse nicht in ausreichendem Maß **mobilisieren**. Während die bisher diskutierten Studien dafür sprechen, dass dies die Folge einer unzureichenden Konflikt- und Fehlerüberwachung sein kann, wird in ► Abschn. 10.6 auf weitere Befunde eingegangen, die dafür sprechen, dass eine unzureichende Kontrollmobilisierung auch Folge einer unzureichenden Motivation und Unterschätzung des subjektiven Nutzens von Kontrolle sein kann.

## 10.5.8 Ein neurokognitives Prozessmodell der Selbstkontrolle

Zum Abschluss dieses Abschnitts sollen die bislang diskutierten Befunde in ein neurokognitives Prozessmodell der Selbstkontrolle integriert werden (■ Abb. 10.11). Das Modell basiert auf der Annahme, dass selbstkontrolliertes Verhalten das Resultat der Interaktion multipler Netzwerke von Hirnregionen ist, die unterschiedliche Prozesse vermitteln, deren gemeinsame Funktion darin besteht, Verhalten in Einklang mit langfristigen Zielen zu bringen.

**Überwachungsnetzwerk: Registrierung von Fehlern und Konflikten** Eine Selbstkontrollepisode beginnt mit einem Konflikt zwischen einem kognitiv repräsentierten Ziel und einer konkurrierenden Motivationstendenz, die durch ein aktuelles Bedürfnis oder einen situativen Belohnungsanreiz angeregt wird. Damit Selbstkontrollstrategien mobilisiert werden, muss der Konflikt registriert werden, was die Funktion eines Überwachungsnetzwerks ist, das den dACC, das prä-SMA und die anteriore Insula umfasst (Botvinick et al., 2001, 2004; Kotabe & Hofmann, 2015; Overmeyer et al., 2020; Ullsperger et al., 2014a, b). Wird ein Konflikt oder Fehler registriert, signalisiert dieses System den Bedarf an erhöhter Kontrolle, was eine verstärkte Mobilisierung des frontoparietalen Kontrollnetzwerks auslöst. Wie wir in ► Abschn. 10.6 noch sehen werden, können Kontrollstrategien außerdem **proaktiv** mobilisiert werden, wenn eine Person einen Konflikt oder eine Versuchung bereits im Vorfeld antizipiert und den erwarteten Nutzen der Kontrolle hoch genug einschätzt (Kool et al., 2017; Shenhav et al., 2013; Silvestrini et al., 2023).

**Kognitives Kontrollnetzwerk: aktive Aufrechterhaltung von Zielen und Top-down-Modulation** Die eigentliche Implementierung kognitiver Kontrollprozesse erfolgt durch das frontoparietale Kontrollnetzwerk (Friedman & Robbins, 2022; Soltani & Koechlin, 2022). Dieses Netzwerk vermittelt ein Spektrum von Prozessen, die selbstkontrolliertes Verhalten unterstützen, wie die aktive Aufrechterhaltung von Zielrepräsentationen im Arbeitsgedächtnis, die Fokussierung der Aufmerksamkeit auf den Wert langfristiger Konsequenzen (Hare et al., 2011; Kober et al., 2010a, b; Kruschwitz et al., 2018; Peters & Büchel, 2010a), die Generierung antizipatorischer Emotionen (Kruschwitz et al., 2023; Kruschwitz et al., 2019; Walter et al., 2020), die Modulation von Wertsignalen durch langfristige Konsequenzen (Berkman et al., 2017; Hare et al., 2009; Krönke et al., 2020; Scholtz et al., 2015) sowie die Hemmung unerwünschter Reaktionen (Berkman et al., 2011; Krönke et al., 2018; Lopez et al., 2017, 2014; Turner et al., 2019).



■ **Abb. 10.11** Neurokognitives Prozessmodell der interventionellen Selbstkontrolle. *ACC* anteriorer zingulärer Kortex, *dACC* dorsaler anteriorer zingulärer Kortex, *dIPFC* dorsolateraler Präfrontal-

kortex *PPC* posteriorer Parietalkortex, *rIFG* rechter inferiorer frontaler Gyrus, *vmPFC* ventromedialer Präfrontalkortex

**Prospektionsnetzwerk: episodische Zukunftsdenken** An der Antizipation zukünftiger Zielzustände und der Imagination des eigenen zukünftigen Selbst ist ein Prospektionsnetzwerk beteiligt, zu dem Regionen im medialen Temporallappen, posterioren zingulären Kortex, parietalen Kortex und *vmPFC* gehören. Diese Regionen vermitteln vermutlich die Imagination zukünftiger Szenarien und die Prädiktion der mit diesen vorgestellten Szenarien assoziierten zukünftigen Bedürfnisse und Emotionen (Benoit et al., 2014; Schacter et al., 2017; Soutschek et al., 2018; Szpunar et al., 2014).

**Bewertungsnetzwerk: Evidenzakkumulation und Wertintegration** Die finale Entscheidung für eine Verhaltensoption beruht darauf, dass Informationen über den subjektiven Wert kurz- und langfristiger Konsequenzen von Verhaltensoptionen (zusammen mit weiteren Informationen über Risiken, Erfolgsaussichten und kontextuelle Faktoren) zu einem Wertsignal integriert werden, das im *vmPFC* repräsentiert wird und die subjektiven Präferenzen bestimmt (Bartra et al., 2013; Berkman et al., 2017; Clithero & Rangel, 2014; Kable, 2014; Kable & Glimcher, 2007, 2010; Peters & Büchel, 2010b; Rangel & Clithero, 2014; siehe auch ► Abschn. 5.2.1 und 5.10.1). Die oben genannten Kontrollprozesse för-

dern selbstkontrollierte Entscheidungen, indem sie das relative Gewicht erhöhen, mit dem dieses Wertsignal durch antizipierte langfristige Konsequenzen moduliert wird (Hare et al., 2009, 2011; Krajchich et al., 2012; Krönke et al., 2020).

Während dieses Modell hier anhand einer Sequenz von Verarbeitungsschritten von der Registrierung eines Konflikts bis zur Auswahl einer Reaktion beschrieben wurde, beinhaltet es mehrere Rückkopplungsschleifen. Beispielsweise kann ein anfänglicher Bedürfnis-Ziel-Konflikt in einer späteren Verarbeitungsphase modifiziert werden, da sich das relative Gewicht kurz- und langfristiger Konsequenzen durch die Aktivierung von zukunftsorientiertem Denken verschiebt. Unabhängig davon macht das Modell deutlich, dass beeinträchtigte Selbstkontrolle und kurzsichtige Entscheidungen verschiedene Ursachen haben können und Dysfunktionen auf unterschiedlichen Prozessebenen widerspiegeln können. Dazu gehören unzureichende Konfliktüberwachung, mangelnde Kontrollmobilisierung, unzureichende Fokussierung auf langfristige Konsequenzen und Aufrechterhaltung von Zielrepräsentationen im Arbeitsgedächtnis, Überschätzung der Kosten der Kontrolle, fehlendes metakognitives Wissen über Selbstkontrollstrategien und beeinträchtigte Inhibitionsfähigkeit.

## Zusammenfassung

Menschliches Verhalten wird nicht vollständig durch die aktuelle Reiz- und Bedürfnissituation determiniert, sondern im Zuge der Gehirnevolution haben Menschen die Fähigkeit erworben, zukünftige Konsequenzen ihres Verhaltens sowie die eigenen zukünftigen Motivationszustände zu antizipieren und Handlungen an langfristigen Zielen auszurichten. Die Fähigkeit zur zukunftsorientierten Handlungssteuerung kann allerdings zu Konflikten führen, wenn langfristige Ziele im Widerspruch zu aktuellen Bedürfnissen oder kurzfristigen Belohnungsanreizen stehen. Der Begriff „Selbstkontrolle“ bezeichnet kognitive Strategien, deren Funktion darin besteht, das eigene Verhalten in Einklang mit langfristigen oder übergeordneten Zielen zu bringen. Dies kann zum einen mittels präventiver Selbstverpflichtungen geschehen, die darauf abzielen, Versuchungssituationen möglichst zu vermeiden oder den eigenen zukünftigen Handlungsspielraum einzuschränken. Demgegenüber beruht interventionelle Selbstkontrolle auf der Mobilisierung kognitiver Kontrollprozesse, die dazu dienen, in einer Versuchungssituation langfristige Ziele im Arbeitsgedächtnis aufrechtzuerhalten und gegen störende Reize abzuschirmen, die Aufmerksamkeit auf den Wert langfristiger Verhaltenskonsequenzen zu lenken, aktuelle Bedürfnisse herunter zu regulieren und impulsive Reaktionen oder konkurrierende Gewohnheiten zu inhibieren.

Kognitive Kontrollfunktionen werden über ein **kognitives Kontrollnetzwerk** vermittelt, das den dorso-lateralen und inferioren lateralen Präfrontalkortex, den posterioren Parietalkortex, das prä-SMA, den dACC sowie subkortikale Regionen in den Basalganglien umfasst. In der Konfliktüberwachungstheorie wird postuliert, dass der dACC an der Überwachung des eigenen Verhaltens beteiligt ist und im Falle eines Fehlers oder Konflikts signalisiert, dass erhöhte kognitive Kontrolle erforderlich ist. Dadurch wird eine verstärkte Mobilisierung des Kontrollnetzwerks ausgelöst, sodass die Top-down-Modulation perzeptueller und motorischer Verarbeitungssysteme durch aktiv gehaltene Ziele verstärkt wird. Dies zeigt sich darin, dass Interferenzeffekte durch störende Reize oder konkurrierende Reaktionen nach Fehlern oder Konflikten reduziert sind (sogenannter **Konfliktadaptations-effekt**) und dass Personen, die in Laboraufgaben eine reduzierte Aktivierung im Überwachungs- und Kontrollnetzwerk zeigen, in alltäglichen Konfliktsituationen häufiger Versuchungen nachgeben.

Zwei-Systeme-Theorien der Selbstkontrolle gehen davon aus, dass es im Gehirn zwei separate Bewertungssysteme gibt: ein impulsives System, das auf unmittelbare Anreize reagiert und zukünftige Belohnungen stark abwertet, und ein reflektiertes System, das zu-

künftige Belohnungen wenig oder gar nicht abwertet und die Verfolgung langfristiger Ziele fördert. Funktionelle Bildgebungsstudien sprechen allerdings dafür, dass der subjektive Wert kurz- und langfristiger Belohnungsreize zu einem integrierten Bewertungssignal verrechnet wird, das im vmPFC repräsentiert wird und das Entscheidungsverhalten bestimmt. Selbstkontrollierte Entscheidungen können dadurch gefördert werden, dass dieses Bewertungssignal hinreichend stark durch den subjektiven Wert langfristiger Konsequenzen moduliert wird. Dies kann u. a. dadurch erreicht werden, dass die Aufmerksamkeit auf langfristige Konsequenzen von Entscheidungen gelenkt wird und man die Perspektive des eigenen zukünftigen Selbst einnimmt. Die willentliche Fokussierung der Aufmerksamkeit auf langfristige Folgen geht dabei mit einer verringerten Aktivierung in Hirnregionen einher, die unmittelbare Belohnungserwartungen vermitteln, während sich verstärkte Aktivierung im frontoparietalen Kontrollnetzwerk zeigt.

## 10.6 Motivation und kognitive Kontrolle

Nach der Diskussion kognitiver und neuronaler Grundlagen von Motivation und Selbstkontrolle soll es im letzten Teil dieses Kapitels um die Interaktion beider Prozesse und speziell um die Frage gehen, welchen Einfluss motivationale Anreize auf die Mobilisierung von kognitiver Kontrolle haben. Diese Frage ist in den letzten Jahren zu einem wichtigen Forschungsthema an der Schnittstelle von Motivationspsychologie und kognitiver Neurowissenschaft geworden, das sowohl von theoretischer als auch praktischer Bedeutung ist. Die Grundannahme ist, dass eine mangelnde Zielorientierung und Selbstkontrolle nicht immer mangelnde Kontrollfähigkeiten widerspiegeln muss, sondern auch auf Motivationsdefizite zurückzuführen sein kann, aufgrund derer Personen Kontrollstrategien, über die sie eigentlich verfügen, in Konflikt- oder Versuchungssituationen nicht ausreichend mobilisieren.

### 10.6.1 Mobilisierung kognitiver Kontrolle als Ergebnis einer Kosten-Nutzen-Abwägung

Was bewegt Menschen dazu, bei der Bewältigung von Aufgaben und der Verfolgung von Zielen kognitive Kontrolle zu mobilisieren, und was bestimmt die Intensität, mit der sie in einer Aufgabe Kontrollprozesse aktivieren? Im letzten Abschnitt wurde im Zusammenhang mit der

Konfliktüberwachungstheorie (Botvinick et al., 2001, 2004; Mansouri et al., 2009) deutlich, dass die Mobilisierung kognitiver Kontrolle eine weitgehend automatische Antwort auf Konflikte und Fehler sein kann. Dies wird als **reaktive** Kontrolle bezeichnet (Braver, 2012), weil die Mobilisierung von Kontrollprozessen in Reaktion auf einen wahrgenommenen Konflikt oder begangenen Fehler ausgelöst wird. Personen können kognitive Kontrolle allerdings auch **proaktiv** mobilisieren, um sich auf eine schwierige Aufgabe oder einen antizipierten Reaktionskonflikt vorzubereiten. Proaktive Kontrolle kann beispielsweise darin bestehen, dass man sich die Reaktionsregeln einer Aufgabe vorab ins Bewusstsein ruft oder informative Hinweisreize im Arbeitsgedächtnis aktiv hält. Darüber hinaus können Personen unterschiedlich viel kognitive Anstrengung in die Bearbeitung einer Aufgabe oder die Verfolgung eines Ziels investieren. Dies wirft die Frage auf, wovon es abhängt, ob Personen proaktive Kontrolle und kognitive Anstrengung mobilisieren und warum sie dies nicht immer mit maximaler Intensität tun.

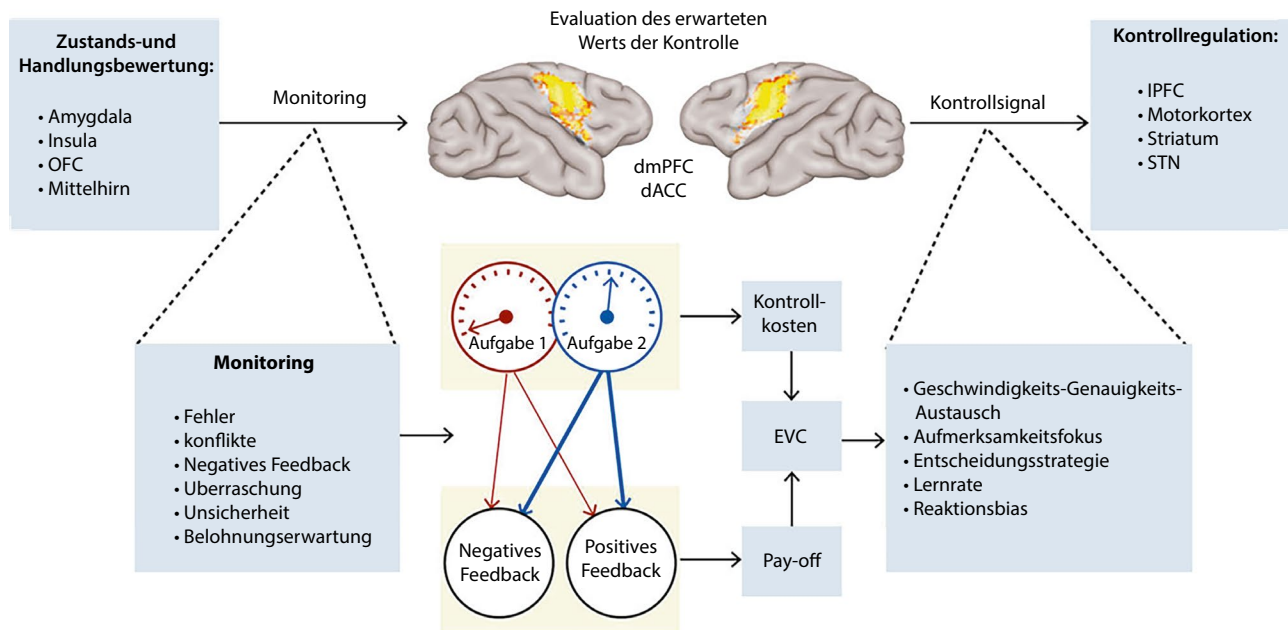
Modelle der Verhaltensökonomie und Entscheidungstheorie gehen generell davon aus, dass die Motivation, ein bestimmtes Ziel zu verfolgen, das Resultat einer Kosten-Nutzen-Abwägung ist, in der der subjektive Wert des Ziels mit den Kosten verrechnet wird, die wir aufwenden müssen, um das Ziel zu erreichen. Diese Kosten können in körperlicher Anstrengung bestehen, aber man geht davon aus, dass auch mentale Anstrengung („mental effort“) als Kostenfaktor in die Entscheidung darüber einfließt, ob und in welcher Intensität man bereit ist, kognitive Kontrolle zur Erreichung eines Ziels zu mobilisieren (am Ende dieses Abschnitts wird allerdings diskutiert, ob kognitive Kontrolle stets Kosten verursacht oder unter bestimmten Bedingungen auch intrinsisch belohnend sein kann).

Intuitiv ist die Idee der kognitiven Anstrengung überaus plausibel. Wir alle haben die Erfahrung gemacht, dass das Lesen eines komplexen Fachartikels sich in der Regel anstrengender anfühlt als das Lesen eines Krimis oder dass es anstrengender ist, sechs Zahlen im Kopf zu behalten als ein einzelnes Wort. Nichtsdestotrotz ist es nicht trivial, den Begriff der mentalen Anstrengung zu definieren und zu spezifizieren, worin die Kosten kognitiver Kontrolle funktional betrachtet eigentlich bestehen. In vielen Theorien wird der Anstrengungsbegriff verwendet, um ganz generell die Gesamtheit der Prozesse zu bezeichnen, von denen es abhängt, welche Leistung bei gegebener Fähigkeit in einer Aufgabe erzielt wird. Die Annahme dahinter ist, dass das Leistungsniveau sowohl durch die Fähigkeit (z. B. die Arbeitsgedächtniskapazität, die Verfügbarkeit kognitiver Strategien oder die Geschwindigkeit der Informationsverarbeitung) und die aufgewendete kogni-

tive Anstrengung bestimmt wird. Das bedeutet, dass aus der Leistung nicht direkt auf die aufgewendete Anstrengung geschlossen werden kann, da auch Fähigkeitsunterschiede eine Rolle spielen können und zudem die Beziehung zwischen Anstrengung und Leistung nicht immer monoton sein muss. Wie später noch ausführlich diskutiert wird, werden aus diesem Grund häufig physiologische Maße verwendet, um kognitive Anstrengung unabhängig von ihren Verhaltenseffekten zu messen.

In vielen Theorien der volitionalen Handlungssteuerung (Kuhl, 1983, 2000; Kuhl & Goshke, 1994), der Anstrengungsmobilisierung (Brehm & Self, 1989; Kukla, 1972; Silvestrini et al., 2023) und der Selbstkontrolle (Kotabe & Hofmann, 2015) wird postuliert, dass Personen Kontrollstrategien nur dann mobilisieren, wenn sie den subjektiven Wert, der damit verbunden ist, als hinreichend hoch einschätzen und sie es für hinreichend wahrscheinlich halten, dass durch die Mobilisierung kognitiver Kontrolle die Wahrscheinlichkeit erhöht wird, wichtige Ziele zu erreichen oder einer Versuchung zu widerstehen, wenn also die subjektive Erfolgswahrscheinlichkeit der Selbstkontrolle hinreichend hoch ist.

Diese Annahme ist insbesondere im Rahmen der **Theorie der Motivationsintensität** („motivational intensity theory“, MIT; Brehm & Self, 1989; Gendolla et al., 2012; Silvestrini et al., 2023) weiter ausgearbeitet worden. Die Theorie postuliert, dass Personen auf einen subjektiv wahrgenommenen Anstieg der Aufgabenschwierigkeit mit verstärkter kognitiver Anstrengung reagieren, dies aber nur solange tun, wie sie überzeugt sind, die Aufgabe bewältigen zu können, und die Anstrengung durch den Wert des Erfolgs gerechtfertigt erscheint. Übersteigt die erforderliche Anstrengung das durch den Anreiz des Erfolgs gerechtfertigte Maß oder wird die Aufgabe als unlösbar eingeschätzt, wird keine Anstrengung investiert. Dahinter steht die bereits von Hull (1943) in seinem „Gesetz des geringsten Aufwands“ formulierte Annahme, dass Lebewesen bestrebt sind, physische und kognitive Ressourcen möglichst sparsam einzusetzen. Empirische Evidenz für die Theorie stammt aus Experimenten, in denen physiologische Indikatoren der kognitiven Anstrengung eingesetzt wurden. Dazu gehören insbesondere kardiovaskuläre Indikatoren der  $\beta$ -adrenergen sympathischen Aktivierung wie die sogenannte Präejektionsperiode (PEP) sowie die Pupillenweite, die mit noradrenerger Aktivität des Locus coeruleus korreliert (Gilzenrat et al., 2010; Joshi et al., 2016; van der Wel & van Steenbergen, 2018). Zahlreiche Studien haben im Einklang mit der Theorie der Motivationsintensität Belege dafür geliefert, dass die mit diesen physiologischen Parametern erfasste Anstrengung mit der wahrgenommen Aufgabenschwierigkeit ansteigt, aber abfällt, wenn die Aufgabe als nicht lösbar ein-



■ **Abb. 10.12** Schematische Darstellung der EVC-Theorie. Der Theorie zufolge überwacht der dorsale zinguläre Kortex (*dACC*) Informationen u. a. auf Fehler, Konflikte und den Grad an Unsicherheit und verrechnet die Belohnung, die für ein bestimmtes Leistungsniveau in einer Aufgabe erwartet wird, mit den intrinsischen Kosten der Kontrolle. Aufgrund dieser Kosten-Nutzen-Abwägung wird ermittelt, welche Intensität kognitiver Kontrolle den erwarteten Nutzen der Kontrolle maximiert und in welche der momentan zur Auswahl stehenden Aufgaben oder Ziele prioritär kogni-

tive Kontrolle investiert werden sollte. Das resultierende Kontrollsignal löst eine entsprechende Mobilisierung von Regionen des kognitiven Kontrollnetzwerks aus, das die Implementierung von Kontrollstrategien vermittelt. *dACC* dorsaler zingulärer Kortex, *dmPFC* dorsomedialer Präfrontalkortex, *EVC* „expected value of control“, *IPFC* lateraler Präfrontalkortex, *OFC* orbitofrontaler Kortex, *STN* Nucleus subthalamicus. (Mod. nach Gazzaniga et al., 2019, © W. W. Norton & Company, und Shenhav et al., 2016)

geschätzt wird oder die Anstrengung nicht durch den subjektiven Wert des Erfolgs gerechtfertigt erscheint (Übersichten in Brinkmann et al., 2021; Richter et al., 2016).

In der kognitiven Neurowissenschaft sind ganz ähnliche Annahmen in der einflussreichen **Expected-Value-of-Control-Theorie (EVC-Theorie)** formalisiert worden (■ Abb. 10.12; Shenhav et al., 2013, 2017; Silvestrini et al., 2023). Die zentrale Annahme ist, dass die Mobilisierung kognitiver Kontrolle auf einer Kosten-Nutzen-Analyse und der Einschätzung des erwarteten subjektiven Nutzens der Kontrolle beruht. Der subjektive Nutzen der Kontrolle ergibt sich gemäß der Theorie aus der Verrechnung mehrerer Faktoren:

- Einer Einschätzung, in welchem Maß die Erfolgsaussichten und das erwartete Leistungsniveau in einer Aufgabe durch die Mobilisierung kognitiver Kontrolle erhöht werden kann
- Der Erwartung, wie hoch die Belohnung für ein bestimmtes Leistungsniveau in einer Aufgabe ausfallen wird
- Einer Einschätzung der subjektiven Kosten, die mit der Mobilisierung von Kontrolle verbunden sind

Eine verstärkte Mobilisierung kognitiver Kontrolle steigert in der Regel die Wahrscheinlichkeit, bessere Leistungen zu erreichen, was zu einer größeren Belohnung führen kann. Wenn eine Person beispielsweise eine Stroop-Aufgabe bearbeitet und eine Geldbelohnung erhält, wenn es ihr gelingt, die Farb-Wort-Interferenz zu reduzieren, erhöht die Mobilisierung von kognitiver Kontrolle (z. B. eine stärkere Fokussierung der Aufmerksamkeit auf die Farbinformation und Inhibition der automatisierten Reaktion auf die Wortbedeutung) die Wahrscheinlichkeit, die Belohnung zu erhalten. Allerdings ist anzumerken, dass es auch Situationen gibt, in denen zu hohe Belohnungsaussichten zu einer Übermotivation führen können, die u. U. zu schlechterer Leistung führt (Yu, 2015). Die zweite Konsequenz einer verstärkten Mobilisierung von Kontrolle besteht nach der EVC-Theorie darin, dass die mit der höheren kognitiven Anstrengung verbundenen intrinsischen Kosten steigen. Je größer der erwartete Zugewinn an Belohnungen ist, der durch erhöhte Kontrolle erzielt werden kann, und je niedriger die Kosten der Kontrolle eingeschätzt werden, desto größer ist der erwartete Nutzen der Kontrolle. Die zentrale Vorhersage der EVC-Theorie

ist daher, dass Personen die Intensität kognitiver Kontrolle so regulieren, dass der erwartete Nutzen der Kontrolle maximiert wird.

### ➤ Definition

Der erwartete subjektive Nutzen kognitiver Kontrolle ergibt sich gemäß der EVC-Theorie als Differenz zweier Faktoren:

- Der Belohnungshöhe, die man für das Leistungsniveau, das man durch die Mobilisierung von Kontrolle einer bestimmten Intensität in einer Aufgabe erreichen kann
- Den intrinsischen Kosten, die mit der Mobilisierung kognitiver Kontrolle in der gegebenen Intensität verbunden sind

Es ist wichtig, darauf hinzuweisen, dass die EVC-Theorie kein Modell der kognitiven oder neuronalen Mechanismen ist, die der Mobilisierung von Kontrolle zugrunde liegen. Vielmehr handelt es sich um **normatives** Modell, das beschreibt, wie ein idealer Agent Kosten und Nutzen der Kontrolle verrechnen sollte, um eine optimale Kontrollintensität zu bestimmen. Insofern macht die EVC-Theorie bislang auch keine Aussagen darüber, ob es sich bei den postulierten Kosten-Nutzen-Abwägungen um bewusste Prozesse handelt oder ob sie durch unbewusst ablaufende Mechanismen implementiert werden (für erste Ansätze der Implementierung der Annahmen der EVC-Theorie in komputationalen Modellen s. z. B. Lieder et al., 2018). Unabhängig davon lassen sich aus der EVC-Theorie aber empirisch testbare Vorhersagen ableiten, die experimentell überprüft werden können. Erstens folgt aus Annahme, dass kognitive Kontrolle mit **intrinsischen** Kosten verbunden ist und Personen die Mobilisierung kognitiver Kontrolle als anstrengend und aversiv erleben und bestrebt sein sollten, Aufgaben, die kognitive Kontrolle erfordern, wenn möglich zu vermeiden. Zweitens sollten motivationale Anreize (z. B. ein Geldbonus für besonders gute Leistungen) diese Kosten der Kontrolle teilweise oder ganz kompensieren und damit zu einer verstärkten Mobilisierung kognitiver Kontrolle führen.

Im Einklang mit der Annahme, dass kognitive Kontrolle mit intrinsischen Kosten verbunden ist, wurde wiederholt gezeigt, dass Personen Aufgaben, die kognitive Kontrolle erfordern, wenn möglich vermeiden (Kool & Botvinick, 2018; Kool et al., 2010; Kool et al., 2013; 2017; Westbrook & Braver, 2015; Westbrook et al., 2013). Beispielsweise hat man Versuchspersonen zwischen zwei Bedingungen wählen lassen, wobei eine Bedingung erhöhte Kontrolle erforderte, da man häufig zwischen verschiedenen Aufgaben wechseln musste, während die andere Bedingung wenig Kontrolle erforderte, da man meistens die gleiche Aufgabe auszu-

führen hatte. Im Verlauf des Experiments vermieden die Personen in zunehmenden Maße die Bedingung mit der erhöhten Kontrollanforderung (Kool et al., 2010). In die gleiche Richtung weisen Experimente, in denen Versuchspersonen wiederholt entscheiden konnten, ob sie eine einfache Arbeitsgedächtnisaufgabe für eine kleine Geldbelohnung oder eine schwierigere Aufgabe für eine höhere Belohnung ausführen wollten. Im Verlauf des Experiments wurde die Belohnung für die Aufgaben immer wieder neu adjustiert, bis die Personen beide Aufgaben etwa gleich häufig wählten (sogenannter Indifferenzpunkt). Es zeigte sich, dass für die schwierigere Aufgabe eine höhere Belohnung gezahlt werden musste, damit die Personen sie ebenso häufig wählten wie die leichtere Aufgabe (Westbrook et al., 2013). Dies wird als **Anstrengungsdiskontierung** („effort discounting“) bezeichnet und als Beleg dafür interpretiert, dass mentale Anstrengung ein subjektiver Kostenfaktor ist, der durch eine höhere extrinsische Belohnung kompensiert werden muss, damit Personen bereit sind, Aufgaben zu wählen, die kognitive Kontrolle erfordern (Westbrook & Braver, 2015). Analoge Ergebnisse wurden in einer Studie gefunden, in der versucht wurde, die Kosten der Mobilisierung interventioneller Selbstkontrolle zu erfassen. Dabei zeigte sich, dass Personen bereit sind, Geld dafür zu zahlen, dass sie durch eine präventive Selbstverpflichtung (► Abschn. 10.5.2) vermeiden können, Selbstkontrolle einsetzen zu müssen, um einer nachfolgenden Versuchung zu widerstehen (Raio & Glimcher, 2021).

## 10.6.2 Effekte motivationaler Anreize auf die Mobilisierung kognitiver Kontrolle

Die zweite Vorhersage der EVC-Theorie besagt, dass motivationale Anreize (z. B. ein Geldbonus für besonders gute Leistungen) die Kosten der Kontrolle teilweise kompensieren können und eine verstärkte Kontrollmobilisierung bewirken. In der Tat wurde gezeigt, dass motivationale Anreize in einem breiten Spektrum von Aufgaben eine verstärkte proaktive Kontrolle auslösen (Übersichten in Botvinick & Braver, 2015; Braver, 2016; Goschke & Bolte, 2014; Yee & Braver, 2018). Ein Beispiel dafür sind Aufgaben, die die Abschirmung der Aufmerksamkeit gegen störende Reize erfordern wie die Flankierreizaufgabe (Eriksen & Eriksen, 1974). In dieser Aufgabe sollen Personen auf einen zentralen Zielreiz reagieren (z. B. einen nach links oder rechts zeigenden Pfeil), der von aufgabenirrelevanten Störreizen flankiert wird. Sind der Zielreiz und die Flankierreize inkongruent (z. B. <<>><<), löst dies einen Reaktionskonflikt aus, der im Vergleich zu kongruenten Reizen (z. B. <<<<<<) zu

verlängerten Reaktionszeiten und erhöhten Fehlerraten führt. Wenn Personen in dieser Aufgabe für gute Leistung belohnt wurden und ein Hinweisreiz ankündigte, ob der nächste Stimulus inkongruent sein würde, so mobilisierten die Personen proaktive Kontrolle, um sich auf die nächste Aufgabe vorzubereiten, was sich in kleineren Interferenzeffekten im Vergleich zu nicht belohnten Durchgängen zeigte (Chiew & Braver, 2016).

Eine weitere Aufgabe, mit der man proaktive Kontrolle untersucht hat, ist die **AX-Continuous Performance Task** (kurz: AX-CPT; Cohen et al., 1999). In dieser Aufgabe werden in jedem Durchgang nacheinander zwei Buchstaben dargeboten, wobei der erste Buchstabe als Hinweisreiz dient und auf den zweiten Buchstaben reagiert werden soll. Dabei sind folgende Regeln zu beachten: Folgt auf ein A ein X, sollen die Personen möglichst schnell eine bestimmte Taste drücken. Folgt dagegen ein X auf ein B, oder folgt auf ein A ein Y oder auf ein B ein Y, muss eine andere Taste gedrückt werden (B und Y stehen dabei für beliebige Buchstaben außer A und X). Die AX-Paare werden dabei sehr viel häufiger (z. B. in 70 % aller Durchgänge) dargeboten als die drei anderen Paare (AY, BX, BY). Die Versuchspersonen bilden also eine starke Erwartung aus, dass auf A ein X folgt, und entwickeln eine starke Tendenz, die X-Reaktion auszuführen. Erscheint stattdessen nach dem A ein Y-Reiz, muss diese dominante Reaktion unterdrückt werden. Wenn die Personen also proaktive Kontrolle mobilisieren und den Hinweisreiz im Arbeitsgedächtnis aufrechterhalten, hat dies in AY-Durchgängen negative Auswirkungen und führt zu **mehr** Fehlern, weil die aktiv gehaltene Repräsentation A die Erwartung verstärkt, dass ein X folgen wird und man die dominante Reaktion ausführen muss. In BX-Durchgängen sieht es dagegen umgekehrt aus: Hier kommt es zu Interferenz, weil die dominante Reaktion auf das X unterdrückt werden muss, da ihm ja kein A vorausgegangen ist. Wenn Personen also proaktive Kontrolle mobilisieren und den Hinweisreiz aktiv halten, sollten sie in BX-Durchgängen **weniger** Fehler machen, da die aktiv gehaltene Repräsentation des B-Reizes die korrekte Reaktion bahnt. Die BY-Durchgänge dienen als Baseline, in der kein Konflikt entstehen kann. Wenn man Personen informiert, dass sie in dieser Aufgabe eine Geldbelohnung für gute Leistungen erhalten, führt dies konsistent zu einer verstärkten proaktiven Mobilisierung von Kontrolle, was sich in einer erhöhten Fehlerrate in AY- und reduzierten Fehlerraten in BX-Durchgängen zeigt (Chiew & Braver, 2014; Fröber & Dreisbach, 2014, 2016b; Hefer & Dreisbach, 2016).

Ein drittes Beispiel für motivationale Effekte stammt aus Studien, in denen Personen schneller zwischen unterschiedlichen Aufgaben wechselten, wenn sie dafür belohnt wurden (Bahlmann et al., 2015; Kleinsorge & Rinkenauer, 2012; Müller et al., 2007). Konnten die Per-

sonen selbst entscheiden, ob sie zwischen Aufgabe wechseln oder Aufgaben wiederholen wollten, wechselten die Personen häufiger, wenn sie zuvor für Aufgabenwechsel selektiv mehr belohnt wurden als für Wiederholungen, obwohl das Wechseln mehr kognitive Kontrolle erfordert und in der Regel als anstrengender empfunden wird (Braem, 2017). Allerdings ging diese erhöhte Flexibilität gleichzeitig mit einer erhöhten Anfälligkeit für Interferenz durch irrelevante Informationen einher. Das zeigt, dass Belohnungen nicht immer zu besseren Leistungen führen, sondern dies davon abhängt, ob eine Aufgabe kognitive Flexibilität oder die Abschirmung gegen Interferenz erfordert und welche der beiden Funktionen selektiv belohnt wird (Dreisbach & Mendl, 2024; Goschke & Bolte, 2014). Weitere Studien haben darüber hinaus gezeigt, dass die Effekte, die Belohnungen für generell gute Leistungen auf kognitive Stabilität und Flexibilität haben, davon abhängen, ob sich Belohnungen über Versuchsdurchgänge hinweg erhöhen oder gleichbleiben (Fröber & Dreisbach, 2016a, 2021; Fröber et al., 2019). Während eine Erhöhung der Belohnung Wechselkosten reduzierte und die Bereitschaft zum freiwilligen Wechseln zwischen Aufgaben erhöhte, führte gleichbleibend hohe Belohnung zu erhöhten Wechselkosten und einer geringeren Wechselbereitschaft. Eine Erklärung dafür könnte sein, dass eine Erhöhung von Belohnungsaussichten ein Signal dafür ist, die Schwelle für eine Aktualisierung des Arbeitsgedächtnisses zu senken, sodass Personen schneller eine neue Aufgabenrepräsentation ins Arbeitsgedächtnis enkodieren können (Dreisbach & Fröber, 2018).

Insgesamt sprechen die hier exemplarisch dargestellten Befunde dafür, dass leistungskontingente Belohnungen den subjektiven Nutzen kognitiver Kontrolle erhöhen und Personen zu einer verstärkten proaktiven Mobilisierung von Kontrolle motivieren, die sich je nach Aufgabenanforderungen in erhöhter kognitiver Flexibilität oder Stabilität manifestieren kann.

### 10.6.3 Neuronale Grundlagen der Anstrengungsmotivation und Kontrollmobilisierung

In den letzten Jahren wurden zahlreiche Studien durchgeführt, um die neuronalen Systeme zu entschlüsseln, die den Effekten motivationaler Anreize auf die kognitive Kontrolle zugrunde liegen. Im Folgenden wird zunächst auf Studien eingegangen, die untersucht haben, welche neuronalen Systeme an der Berechnung der Kosten und Nutzen der Kontrolle beteiligt sind. Danach wird diskutiert werden, wie sich motivationale Anreize auf die neuronale Verarbeitung in den Regionen auswirken, die Kontrollprozesse implementieren.

An der Einschätzung des Nutzens kognitiver Kontrolle ist ein verteiltes Netzwerk von präfrontalen und subkortikalen Regionen beteiligt. Befunde aus Tierexperimenten, funktionellen Bildgebungsstudien und neuropsychologischen Studien mit hirngeschädigten Patienten sprechen dafür, dass insbesondere Regionen im dorsomedialen Präfrontalkortex und dACC eine wichtige Rolle für die Berechnung des erwarteten Nutzens der Kontrolle spielen (Brassard et al., 2024; Shenhav et al., 2013; Silvestrini et al., 2023; ► [Exkurs](#) „Neurologische Störungen der Motivation“). Der dACC gehört zu den Hirnregionen, deren Funktion am meisten debattiert wird und zu der es eine Vielzahl alternativer Theorien gibt (Übersicht in Clairis & Lopez-Persem, 2023). In ► Abschn. 10.5.4 wurde mit der Konfliktüberwachungstheorie bereits ein einflussreiches Modell vorgestellt, demzufolge der dACC an der Überwachung des eigenen Verhaltens beteiligt ist und eine verstärkte Mobilisierung kognitiver Kontrolle in Reaktion auf Konflikte oder Fehler auslöst. Allerdings gibt es zahlreiche Belege dafür,

dass der dACC neben Fehlern und Konflikten eine Vielzahl weiterer Informationen verarbeitet. Dazu gehören u. a. die Wahrscheinlichkeit von Belohnungen und Bestrafungen, der Grad von Unsicherheit, der mit Entscheidungen verbunden ist, überraschende Ereignisse und Verletzungen von Erwartungen, die Volatilität von Belohnungskontingenzen, die motivationale Salienz von Reizen und die erwartete physische oder mentale Anstrengung in einer Aufgabe (Clairis & Lopez-Persem, 2023). Bislang offen geblieben ist, ob der dACC multiple Funktionen vermittelt, die möglicherweise durch unterschiedliche Neuronenpopulationen innerhalb des dACC vermittelt werden, oder ob sich die postulierten heterogenen Funktionen letztlich auf eine zugrunde liegende Funktion zurückführen lassen. Im Sinne der letzteren Hypothese ist beispielsweise argumentiert worden, dass Konflikte, Fehler, Volatilität, Erwartungsverletzungen und überraschende Reize alles unterschiedliche Beispiele für die grundlegende Anforderung sind, adaptiv auf Unsicherheit zu reagieren.

#### Exkurs

##### Neurologische Störungen der Motivation

Die Bedeutung des dACC für die Anstrengungsmobilisierung und die Motivation zielgerichteten Verhaltens wird auf dramatische Weise durch seltene Fälle von neurologischen Patienten mit Schädigungen des dACC dokumentiert. Diese Patienten zeigen oft eine massive Motivationsstörung, die als akinetischer Mutismus bezeichnet wird und sich in einer Reduktion spontanen und zielgerichteten Verhaltens manifestiert (Arnts et al., 2020; Darby et al., 2018). Die Patienten sind wach, aber in einem Zustand tiefer Apathie, scheinen Bedürfnisse nicht mehr wahrzunehmen und reagieren nicht länger auf motivational relevante Reize, auf

die sie normalerweise mit Interesse, emotionalen Reaktionen und zielgerichteten Handlungen antworten würden. In einer rezenten Studie wurde gefunden, dass Atrophien im dACC bei Patienten mit frontotemporaler Demenz im Vergleich zu gesunden Personen spezifisch mit einer erhöhten Abneigung korreliert waren, Anstrengung aufzuwenden, um eine Belohnung zu erhalten (Le Bouc et al., 2023). Wenngleich der dACC nicht die einzige Hirnregion ist, die mit solchen Motivationsstörungen in Verbindung gebracht wird, zeigen diese Befunde eindrucklich, dass diese Hirnregion eine entscheidende Rolle für motiviertes Verhalten und die Anstrengungsmobilisierung ist.

Für die Frage nach der Interaktion von Motivation und kognitiver Kontrolle ist insbesondere die Hypothese relevant, dass der dACC eine wichtige Rolle bei den Kosten-Nutzen-Abwägungen spielt, die der Mobilisierung kognitiver Kontrolle zugrunde liegen. In der EVC-Theorie wird dementsprechend angenommen, dass der dACC Informationen über Konflikte, Fehler, erwartete Belohnungen und antizipierte Aufgabenschwierigkeit integriert und auf dieser Basis berechnet, welches Maß

an Kontrolle den maximalen erwarteten Nutzen verspricht, d. h., bei welcher Kontrollintensität die Differenz zwischen der zu erwartenden Belohnung und den Kosten der Kontrolle maximal wird (Shenhav et al., 2013, 2017; Silvestrini et al., 2023). Dieses Nutzensignal soll die Intensität bestimmen, mit der kognitive Kontrolle mobilisiert wird, und gleichzeitig festlegen, in welcher Aufgabe es sich am meisten lohnt, Kontrolle zu investieren (► [Studie](#) „Intrakranielle dACC-Stimulation“).

## Studie

**Intrakranielle dACC-Stimulation**

Für die zentrale Rolle des dACC in der Anstrengungsmobilisierung spricht auch eine bemerkenswerte Einzel-fallstudie (Parvizi et al., 2013), in der Epilepsiepatienten untersucht wurden, die sich einer neurochirurgischen Operation zur Behandlung ihrer Epilepsie unterzogen und bei denen mittels intrakranieller Elektroden eine elektrische Stimulation im dACC vorgenommen wurde. Da das Gehirn nicht schmerzempfindlich ist, waren die Patienten während der Operation wach und berichteten, dass sie während der Stimulation Gefühle der Besorgtheit und Vorahnung sowie das Bedürfnis verspürten, eine vage zukünftige Notlage überwinden zu müssen. Ein Patient beschrieb diese Gefühle so: „Es ist, als würde man auf einen

Sturm zufahren, der sich auf der anderen Seite befindet, vielleicht ein paar Meilen entfernt, und man muss über den Hügel kommen, und plötzlich sitzt man da und fragt sich, wie man da rüberkommen soll, wie man da durchkommen soll?“ (Parvizi et al., 2013). Ein zweiter Patient berichtete, dass er sich Sorgen über etwas Negatives machte, das passieren würde, aber gleichzeitig wusste, dass er kämpfen müsse, um es durchzustehen, und nicht aufgeben dürfe. Obwohl diese Fallstudie aufgrund der geringen Zahl von Patienten mit Vorbehalt zu interpretieren ist, ist es bemerkenswert, dass die dACC-Stimulation offenbar Gefühle mentaler Anstrengung und der Notwendigkeit auslösten, durchhalten zu müssen, um eine Herausforderung zu bewältigen.

10

Konvergierende Evidenz für die Rolle des dACC bei der Berechnung des Werts kognitiver Anstrengung und der Mobilisierung kognitiver Kontrolle stammt aus funktionellen Bildgebungsstudien. Ein Beispiel ist eine Studie (Yee et al., 2021), in der monetäre Belohnungen mit primären (appetitiven und aversiven) Anreizen in Form süßer oder bitterer Flüssigkeiten kombiniert wurden, während die Versuchspersonen eine kognitiv anstrengende Arbeitsgedächtnisaufgabe ausführten. Die Ergebnisse zeigten, dass der dACC den kombinierten subjektiven Motivationswert monetärer und primärer Anreize kodierte. Interessanterweise korrelierte dieses integrierte neuronale Wertsignal nicht nur positiv mit der Aufgabenleistung als objektivem Indikator für die Anstrengungsmotivation, sondern auch mit subjektiven Einschätzungen der Motivation durch die Personen. Diese Ergebnisse stützen die Hypothese, dass der dACC Kosten und Nutzen potenzieller Handlungsergebnisse integriert, um das optimale Level kognitiver Kontrolle zu bestimmen.

Diese Annahme wird auch durch eine neuere Metaanalyse unterstützt, in der eine größere Zahl von fMRT-Studien ausgewertet wurde, in denen gesunde Erwachsene jeweils vor einer Aufgabe informiert wurden, wie viel Anstrengung die Aufgabe benötigen und wie hoch die Belohnung für eine erfolgreiche Bearbeitung sein würde (Lopez-Gamundi et al., 2021). Die Analyse zeigte, dass Aktivierungen im dACC und benachbarten prä-SMA positiv mit den Kosten der Anstrengung kor-

relierten. Dies unterstützt die Rolle dieser Regionen bei der Einschätzung der notwendigen Anstrengung und der Mobilisierung von Kontrolle. Im Unterschied dazu war die Aktivierung im vmPFC mit dem „Nettowert“ von Verhaltensorptionen assoziiert, d. h. mit der um die Anstrengungskosten verminderten (diskontierten) erwarteten Belohnung. Dies steht im Einklang mit den oben dargestellten Belegen dafür, dass der vmPFC diese unterschiedlichen Informationen zu einem einheitlichen Wertsignal integriert (s. auch Westbrook et al., 2019).

Trotz intensiver Forschung sind allerdings viele Fragen zu neuronalen Grundlagen der Interaktion von Motivation und kognitiver Kontrolle noch ungeklärt. Insbesondere ist davon auszugehen, dass die Verrechnung motivationaler Anreize und kognitiver Anstrengungskosten nicht durch eine einzelne Hirnregion wie den dACC vermittelt wird, sondern auf verteilten Netzwerken beruht, die weitere Regionen im lateralen Präfrontalkortex und den Basalganglien umfassen (weiterführende Übersichten in Lopez-Gamundi et al., 2021; Salamone & Correa, 2024; Shenhav et al., 2021, 2017; Silvestrini et al., 2023; Walton & Bouret, 2019). Die spezifischen Funktionen dieser Regionen bei der Mobilisierung kognitiver Kontrolle sind bislang nur teilweise geklärt. Beispielsweise ist es eine offene Frage, ob der vmPFC nicht nur den subjektiven Wert belohnender Reize, sondern auch den Nutzen mentaler Anstrengung und die Kosten kognitiver Kontrolle kodiert oder ob diese Informationen separat im dACC kodiert werden

(Clairis & Pessiglione, 2024; Yee et al., 2021). Darüber hinaus ist kognitive Anstrengung oft mit anderen Variablen wie der Entscheidungsschwierigkeit konfundiert, sodass es wichtig ist, beide Faktoren experimentell zu separieren, um zu ermitteln, ob der dACC spezifisch an der Berechnung der Kosten mentaler Anstrengung beteiligt ist (Hogan et al., 2019; Westbrook et al., 2019).

#### 10.6.4 Neuronale Mechanismen von Motivationseffekten auf kognitive Kontrollprozesse

Nach der Betrachtung neuronaler Systeme, die an der Berechnung des subjektiven Nutzens kognitiver Kontrolle beteiligt sind, soll es in diesem Abschnitt darum gehen, wie motivationale Anreize neuronale Prozesse in den Regionen beeinflussen, die kognitive Kontrollprozesse implementieren. Zunächst einmal gibt es konsistente Evidenz, dass motivationale Anreize eine verstärkte Aktivierung des frontoparietalen Kontrollnetzwerks auslösen (Übersichten in Botvinick & Braver, 2015; Goschke & Bolte, 2014; Yee & Braver, 2018). So hat eine Metaanalyse von Bildgebungsstudien ergeben, dass motivationale Anreize mit erhöhter Aktivierung im dorsolateralen und inferioren lateralen Präfrontalkortex und intraparietalen Sulkus einhergehen (Parro et al., 2018). Wie oben ausgeführt sind diese Regionen an Kontrollfunktionen wie der Fokussierung der Aufmerksamkeit auf aufgabenrelevante Reize, der Aufrechterhaltung von Aufgabenrepräsentationen im Arbeitsgedächtnis, der Inhibition automatisierter Reaktionen und dem flexiblen Wechseln zwischen Aufgaben beteiligt (Kouneiher et al., 2009; Paschke et al., 2015).

Motivationale Anreize haben darüber hinaus aber auch qualitative Auswirkungen auf die Art der neuronalen Informationsverarbeitung und die oben diskutierte Balance von kognitiver Stabilität und Flexibilität. Diese Auswirkungen motivationaler Anreize hängen eng mit modulierenden Effekten von Dopamin auf präfrontale Kontrollregionen zusammen, die durch das sogenannte **mesokortikale Dopaminsystem** vermittelt werden. Dieses System hat (wie das in ► Abschn. 10.3 beschriebene mesolimbische Dopaminsystem) seinen Ursprung in dopaminergen Neuronen im VTA im

Mittelhirn, von denen aufsteigende Projektionen bis in den präfrontalen Kortex führen, der eine hohe Konzentration von Dopaminrezeptoren enthält und daher in seiner Funktionsweise stark durch dopaminerge Aktivität beeinflusst wird. Die Effekte von Dopamin sind dabei komplex und hängen u. a. davon ab, in welchen frontalen Regionen es wirksam wird, welcher Baseline-Dopaminspiegel in diesen Regionen vorliegt, ob es sich um tonische oder phasische Dopaminaktivität handelt und welche Rezeptortypen beteiligt sind (Cools, 2019; Cools & Arnsten, 2022; Garritsen et al., 2023; Speranza et al., 2021; Westbrook et al., 2021; Yagishita, 2020, 2023).

Die Effekte von Dopamin auf kognitive Kontrollprozesse manifestieren sich insbesondere in der Modulation der Aufrechterhaltung von Informationen im Arbeitsgedächtnis. Evidenz aus Einzelzellableitungen in Tieren sowie aus pharmakologischen und genetischen Bildgebungsstudien spricht dafür, dass die tonische Freisetzung von Dopamin im präfrontalen Kortex die aktive Aufrechterhaltung von Informationen im Arbeitsgedächtnis gemäß einer umgekehrt u-förmigen Beziehung moduliert (Arnsten et al., 2012; Cools & Arnsten, 2022). Ein mittleres tonisches Dopaminniveau unterstützt die aktive Aufrechterhaltung von Aufgabenrepräsentationen und die Abschirmung gegen Interferenz. Diese Effekte beruhen vermutlich auf einer Verbesserung des Signal-Rausch-Abstands der neuronalen Verarbeitung, durch die neuronale Aktivität, die relevante Informationen kodiert, verstärkt wird, während Repräsentationen irrelevanter Informationen abgeschwächt werden. Dagegen führt ein zu niedriger oder zu hoher Dopaminspiegel zu einer schlechteren Aufrechterhaltung von Informationen und erhöht die Anfälligkeit für Interferenz durch störende Informationen (Arnsten, 2011; Cools & Arnsten, 2022; Durstewitz & Seamans, 2008). Da motivationale Anreize wie Geldbelohnungen mit einer erhöhten Dopaminausschüttung im Striatum und präfrontalen Kortex einhergehen (Krebs et al., 2012; van Schouwenburg et al., 2010), können sie zu Leistungsverbesserungen in Aufgaben führen, die das Arbeitsgedächtnis beanspruchen, solange das optimale Dopaminniveau nicht überschritten wird (► **Exkurs** „Die Gating-Hypothese der Effekte von Dopamin auf kognitive Flexibilität“).

## Exkurs

**Die Gating-Hypothese der Effekte von Dopamin auf kognitive Flexibilität**

Während ein optimaler tonischer Dopaminspiegel im Präfrontalkortex (der primär über D1-Rezeptoren vermittelt wird) die Aufrechterhaltung von Informationen im Arbeitsgedächtnis unterstützt, hat dopaminerge Aktivität im Striatum (primär über D2-Rezeptoren vermittelt) einen komplementären Effekt und erleichtert die flexible Aktualisierung des Arbeitsgedächtnisses in Reaktion auf unerwartete oder saliente Reize (Cools, 2019). In neurokomputationalen Modellen wird dabei angenommen, dass die Regulation der Stabilitäts-Flexibilitäts-Balance durch einen Gating-Mechanismus erfolgt, der den Zugang zum Arbeitsgedächtnis reguliert (Botvinick & Cohen, 2014; Chatham & Badre, 2015; Chatham et al., 2014; Rac-Lubashevsky & Frank, 2021). Bei geschlossenem Gate wird der Inhalt des Arbeitsgedächtnisses gegen Störungen abgeschirmt, während ein Öffnen des Gates dazu führt, dass neue Informationen ins Arbeitsgedächtnis gelangen können. Es wird vermutet, dass das Öffnen des Gates

durch phasische Dopaminsignale ausgelöst wird, die bereits zum Belohnungslernen diskutiert wurden (► Abschn. 10.4.3). Wie gesehen, feuern Neurone im mesolimbischen Dopaminsystem, wenn ein unerwarteter Hinweisreiz ankündigt, dass eine Belohnung erlangt werden kann, so dass diese phasische Aktivität einen Belohnungsvorhersagefehler kodiert (Schultz, 2016). Im Gating-Modell wird nun postuliert, dass dieses phasische Dopaminsignal gleichzeitig ein Signal dafür ist, das Gate zum präfrontalen Arbeitsgedächtnis zu öffnen, sodass das aktuelle Ziel durch ein neues Ziel ersetzt werden kann, das eine größere Belohnung verspricht (Botvinick & Cohen, 2014). Während dieses Modell zumindest indirekt durch Evidenz aus Bildgebungsstudien gestützt wird (z. B. Badre & Nee, 2018; D'Ardenne et al., 2012), sind viele Aspekte noch nicht empirisch geprüft und es ist weitere Forschung erforderlich, um die Mechanismen zu entschlüsseln, die Effekten motivationaler Anreize auf die Balance zwischen Abschirmung und Aktualisierung des Arbeitsgedächtnisses zugrunde liegen.

## 10

Während die meisten direkten Belege für die Effekte von Dopamin auf das Arbeitsgedächtnis aus tierexperimentellen Studien stammen, gibt es zumindest indirekte Evidenz aus funktionellen Bildgebungsstudien dafür, dass motivationale Anreize tatsächlich die Stabilität und Distinktheit neuronaler Aufgabenrepräsentationen im Arbeitsgedächtnis erhöhen. Um dies nachzuweisen, hat man multivariate Analysen von fMRT-Daten (sogenannte Multi-Voxel-Pattern-Analysen) eingesetzt, die es ermöglichen, Inhalte im Arbeitsgedächtnis aus Aktivierungsmustern im MRT-Signal zu dekodieren. Dazu wird ein maschineller Lernalgorithmus trainiert, anhand lokaler Muster von Aktivierungen in einer Anzahl benachbarter Volumenelemente (Voxel) in einer Hirnregion zwischen verschiedenen mentalen Inhalten zu diskriminieren (z. B. ob eine Person an ein Haus oder ein Gesicht denkt). Der kritische Test besteht darin, ob der Algorithmus auch in neuen Versuchsdurchgängen, die nicht für das Training verwendet wurden, aus den Aktivierungsmuster besser als nach Zufall erschließen kann, welche mentalen Inhalte in der entsprechenden Hirnregion aktiv gehalten werden (Haynes, 2015). Mit dieser Methode ist es beispielsweise gelungen, aus Aktivitätsmustern im präfrontalen Kortex überzufällig korrekt zu erschließen, ob eine Person die Absicht hatte, zwei Zahlen zu addieren oder zu subtrahieren (Wisniewski et al., 2016).

In einer Studie von Etzel, Cole, Zacks, Kay und Braver (2016) wurde diese Methode verwendet, um die Effekte motivationaler Anreize auf neuronale Aufgabenrepräsentationen zu untersuchen. Die Versuchspersonen

sollten zwischen verschiedenen Aufgaben wechseln, wobei die nächste Aufgabe jeweils durch einen Hinweisreiz angekündigt wurde. Während der Verarbeitung der Hinweisreize konnte aus Aktivierungsmustern in frontoparietalen Regionen die jeweils bevorstehende Aufgabe besser als nach Zufall dekodiert werden. In einem Teil der Versuchsdurchgänge wurde den Personen zusätzlich angekündigt, dass sie für eine besonders gute Leistung (schnelle und korrekte Reaktionen) eine Bonusentlohnung erhalten würden. Es zeigte sich, dass diese Belohnungsanreize tatsächlich zu distinkteren Aufgabenrepräsentationen im frontoparietalen Kortex führten, d. h., die Aktivierungsmuster für die verschiedenen Aufgaben konnten aufgrund der Aktivierungsmuster besser diskriminiert und mit höherer Genauigkeit dekodiert werden. Stabilere und distinktere Aufgabenrepräsentationen sollten zu einer effizienteren Top-down-Modulation aufgabenrelevanter Verarbeitungssysteme führen und die Fokussierung der Aufmerksamkeit auf relevante Reize fördern. Dies wurde durch weitere Befunde belegt: Je stärker motivationale Anreize zu einer Steigerung der Dekodierungsgenauigkeit führten, desto größer war auch die damit verbundene Leistungssteigerung in der Aufgabe. Motivationale Anreize verbesserten also die Leistung, indem sie die aktive Aufrechterhaltung möglichst distinkter Aufgabenrepräsentationen im frontoparietalen Kontrollnetzwerk förderten (► Studie „Effekte kognitiver Anstrengung auf neuronale Repräsentationen im Arbeitsgedächtnis“).

## Studie

**Effekte kognitiver Anstrengung auf neuronale Repräsentationen im Arbeitsgedächtnis**

In einer Studie von Master, Li und Curtis (2024) wurde ebenfalls die Methode der Multi-Voxel-Muster-Analyse eingesetzt, um Effekte kognitiver Anstrengung auf das Arbeitsgedächtnis und die Top-down-Modulation von aufgabenrelevanten Informationen im visuellen Kortex zu untersuchen. Die Versuchspersonen sollten sich den Ort von Zielreizen während eines 12 s langen Zeitintervalls merken, wobei die Aufgabenschwierigkeit von Durchgang zu Durchgang variiert wurde. In schwierigen Durchgängen mobilisierten die Personen mehr kognitive Anstrengung, was anhand der Pupillengröße gemessen wurde. Die Analyse der fMRT-Daten zeigte, dass größere Anstrengung nicht nur mit erhöhter Aktivierung in frontoparietalen Regionen einherging, sondern auch die Genauigkeit erhöhte, mit der die

aufgabenrelevanten Reize aus Aktivierungsmustern in visuellen Kortexregionen dekodiert werden konnten. Beide Effekte waren auf der Ebene einzelner Versuchsdurchgänge positiv korreliert, was ein starker Beleg dafür ist, dass erhöhte kognitive Anstrengung zu einer stärkeren Aktivierung präfrontal-parietaler Kontrollregionen führte, wodurch wiederum die Aufrechterhaltung aufgabenrelevanter Repräsentationen in posterioren Hirnregionen gefördert wurde. Diese Befunde stehen im Einklang mit Theorien des Arbeitsgedächtnisses, die davon ausgehen, dass im präfrontalen Kortex abstrakte Aufgabenrepräsentationen aufrechterhalten werden, die die Verarbeitung in posterioren Hirnregionen „top-down“ dahingehend modulieren, dass Repräsentationen aufgabenrelevanter sensorischer Informationen verstärkt werden (D'Esposito & Postle, 2015; Gazzaley & Nobre, 2012; Riggall & Postle, 2012).

**Zusammenfassung**

Die Motivation, ein Ziel zu verfolgen, beruht auf einer Kosten-Nutzen-Abwägung, bei der der subjektive Wert des Ziels mit den Kosten der Zielverfolgung verrechnet wird. Diese Kosten können in körperlicher oder mentaler Anstrengung („mental effort“) bestehen. Die **Theorie der Motivationsintensität** postuliert, dass Personen auf einen wahrgenommenen Anstieg der Aufgabenschwierigkeit mit verstärkter kognitiver Anstrengung reagieren, solange sie davon überzeugt sind, die Aufgabe bewältigen zu können, und die Anstrengung durch den Wert des Erfolgs gerechtfertigt erscheint. Ganz ähnlich geht die **EVC-Theorie** davon aus, dass die Mobilisierung kognitiver Kontrolle auf einer Einschätzung des erwarteten subjektiven Nutzens der Kontrolle beruht, die sich aus der Verrechnung dreier Faktoren ergibt: (a) des erwarteten Leistungsniveaus, das in einer Aufgabe durch erhöhte kognitive Kontrolle erzielt werden kann, (b) der Höhe der Belohnung für dieses Leistungsniveau und (c) der intrinsischen Kosten der Kontrolle. Nach der EVC-Theorie sollte ein rationaler Agent die Intensität kognitiver Kontrolle so adjustieren, dass der erwartete Nutzen der Kontrolle maximiert wird.

Auf neuronaler Ebene wird vermutet, dass an der Einschätzung des erwarteten Nutzens kognitiver Kontrolle insbesondere der dACC beteiligt ist. Belege für die Annahme intrinsischer Kosten der Kontrolle stammen aus Experimenten, in denen gezeigt wurde, dass Personen Aufgaben, die kognitive Kontrolle erfordern, wenn möglich vermeiden oder man ihnen eine höhere Belohnung zahlen muss, damit sie bereit sind, diese Auf-

gaben zu bearbeiten (sogenannte **Anstrengungsdis-kontierung**). Dementsprechend führen motivationale Leistungsanreize zu einer verstärkten Mobilisierung kognitiver Kontrolle, die sich in einer verstärkten Aktivierung des frontoparietalen Kontrollnetzwerks manifestiert. Darüber hinaus erhöhen motivationale Anreize die Stabilität und Distinktheit von Aufgabenrepräsentationen im Arbeitsgedächtnis, was zu einer effizienteren Top-down-Modulation aufgabenrelevanter Verarbeitungssysteme und einer Fokussierung der Aufmerksamkeit auf relevante Reize führt. Diese Effekte motivationaler Anreize werden vermutlich durch eine dopaminerge Modulation des Signal-Rausch-Verhältnisses der neuronalen Verarbeitung im lateralen präfrontalen Kortex vermittelt, durch die die aktive Aufrechterhaltung von Informationen im Arbeitsgedächtnis gefördert und die Anfälligkeit für Interferenz durch störende Informationen reduziert wird.

**10.7 Offene Fragen und klinische Implikationen**

Die Forschung zu kognitiven und neuronalen Grundlagen motivierten Verhaltens und der Selbstkontrolle sowie zur Interaktion von Motivation und kognitiver Kontrolle hat in den letzten zwei Jahrzehnten eindrucksvolle Fortschritte gemacht, und es sind neue Forschungsfelder an der Schnittstelle von Motivationsforschung, kognitiver und affektiver Neurowissenschaft

und komputationaler Modellierung entstanden. In diesem abschließenden Abschnitt sollen einige ausgewählte offene Fragen für die zukünftige Forschung und Implikationen für das Verständnis psychischer Störungen diskutiert werden.

### 10.7.1 Kontrolldilemmata und Metakontrolle

Bei der Diskussion motivationaler Effekte auf kognitive Kontrollprozesse wurde darauf hingewiesen, dass eine durch motivationale Anreize bewirkte höhere Abschirmung und Stabilität von Aufgabenrepräsentationen auch Kosten verursachen kann, da sie das flexible Wechseln zwischen Aufgaben und die Aktualisierung des Arbeitsgedächtnisses erschwert (Dreisbach & Mendl, 2024; Goschke & Bolte, 2014; Musslick et al., 2019; Musslick & Cohen, 2021; Musslick Cohen & Goschke, 2024). So wurde in mehreren Studien gefunden, dass eine erhöhte kognitive Stabilität und Abschirmung gegen störende Informationen das Wechseln zwischen Aufgaben und die flexible Verlagerung der Aufmerksamkeit erschweren kann (Dreisbach, 2006; Dreisbach & Fröber, 2018; Dreisbach & Goschke, 2004; Goschke & Dreisbach, 2008). Analoge Effekte wurden in Studien berichtet, in denen die Dopaminaktivität auf pharmakologischem Weg durch die Gabe von Methylphenidat beeinflusst wurde. Methylphenidat ist ein Dopaminantagonist, der im Präfrontalkortex und Striatum die Wiederaufnahme von Dopamin ins präsynaptische Neuron inhibiert und dadurch die Dopaminkonzentration im synaptischen Spalt erhöht. Es zeigte sich, dass die Gabe von Methylphenidat zwar einerseits die Fähigkeit verbesserte, ablenkende Störreize auszublenden (also kognitive Stabilität förderte), andererseits aber das Aktualisieren des Arbeitsgedächtnisses und das Wechseln zwischen Aufgaben erschwerte, also kognitive Flexibilität beeinträchtigte (Fallon & Cools, 2014; Fallon et al., 2017).

Kognitive Stabilität und Flexibilität sind gleichermaßen wichtig für adaptives zielgerichtetes Verhalten (Dreisbach & Fröber, 2018; Goschke, 1996, 2003, 2013; Goschke & Bolte, 2014; Musslick et al., 2024). Um langfristige Ziele zu erreichen, müssen Absichten und Ziele gegen konkurrierende Motivationstendenzen oder Gewohnheiten abgeschirmt werden, damit verhindert wird, dass man ein Ziel voreilig wieder aufgibt. Insofern besteht eine wichtige Funktion des lateralen Präfrontalkortex darin, Ziele, Aufgabenrepräsentationen und andere verhaltensrelevante Informationen aktiv im Arbeitsgedächtnis aufrechtzuerhalten und gegen Interferenz und störende Informationen abzuschirmen. Auf der anderen Seite ist es allerdings ebenso wichtig, bei relevanten Veränderungen der Situation oder der eigenen

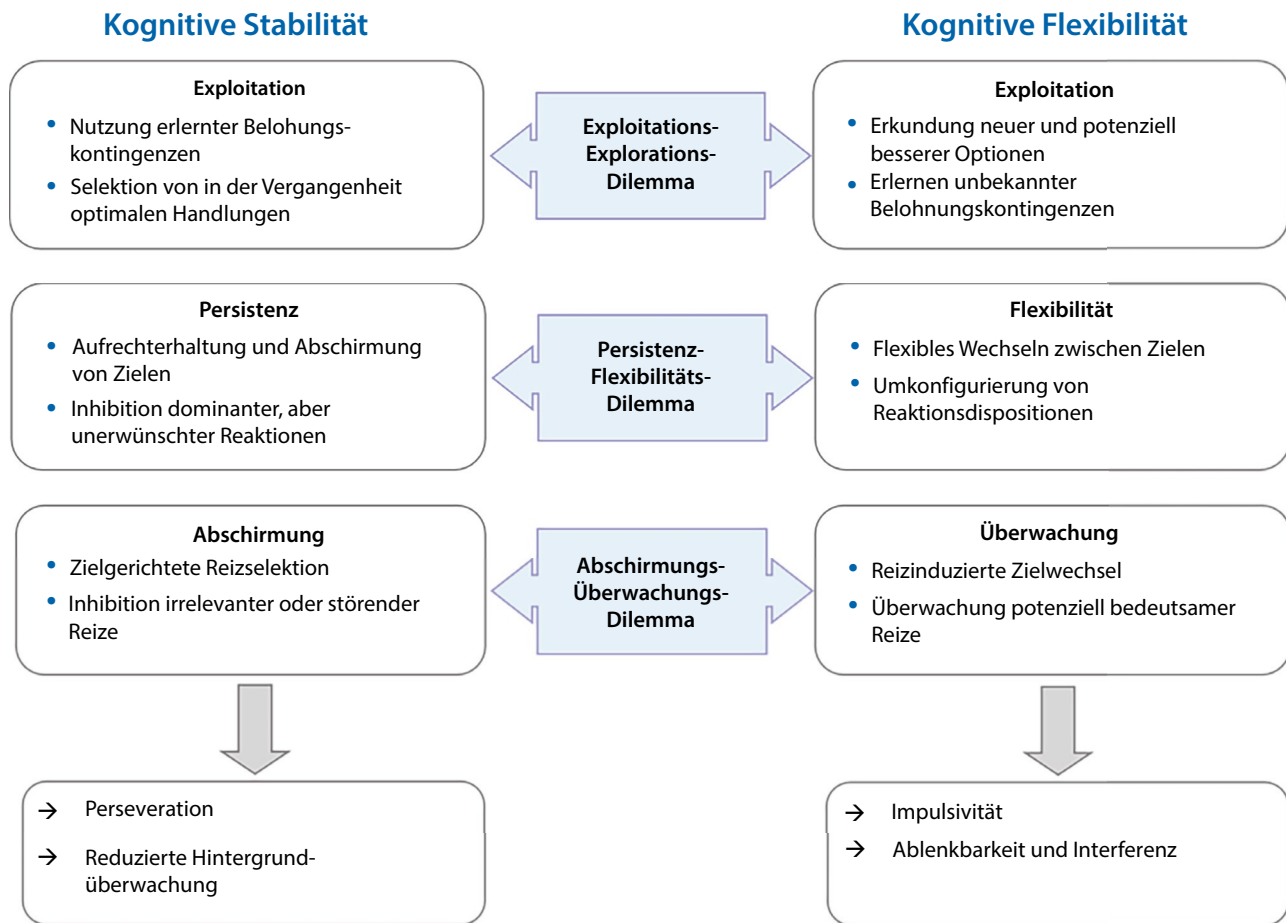
Motivationslage Absichten wieder aufzugeben, zu einem anderen Ziel zu wechseln oder die Umwelt zunächst zu explorieren und alternative Handlungsoptionen zu bewerten (s. dazu auch ► Kap. 17 zu Zielengagement, Wechsel der Zielaufgabe oder Zielanpassung). Wenn wir beispielsweise in die Vorbereitung auf einen wichtigen Bewerbungsvortrag vertieft sind, ist es nützlich, störenden Lärm von einer benachbarten Party ausblenden zu können. Wenn allerdings plötzlich Rauch aus der Küche signalisiert, dass wir vergessen haben, den Kuchen aus dem Ofen zu nehmen, wäre es wenig adaptiv, die Zielabschirmung zu verstärken und die Aufmerksamkeit noch stärker auf unseren Vortrag zu lenken, sondern wir sollten unser Handlungsziel aktualisieren und nach der Ursache des Rauchs suchen.

Man kann dabei von einem **Kontrolldilemma** sprechen (► Abb. 10.13), da ein stabiler und ein flexibler Kontrollmodus jeweils mit komplementären Vor- und Nachteilen verbunden ist (Eppinger et al., 2021; Goschke, 2013; Goschke & Bolte, 2014; Musslick et al., 2024). Während kognitive Stabilität die Abschirmung von Zielen gegen störende Reize oder konkurrierende Reaktionen und die Persistenz des Verhaltens fördert, kann sie zu unflexiblen und perseverativem Verhalten führen und das Risiko erhöhen, potenziell relevante Veränderungen in der Umwelt zu übersehen. Umgekehrt fördert kognitive Flexibilität und eine geringe Zielabschirmung das schnelle Wechseln zwischen Zielen und erhöht die Sensitivität für unerwartete und potenziell relevante Veränderungen in der Umwelt, geht aber gleichzeitig mit verstärkter Ablenkbarkeit und Anfälligkeit für Interferenz einher.

#### ► Definition

Als Kontrolldilemmata werden gegensätzliche Anforderungen bei der Handlungssteuerung bezeichnet, z. B. die Notwendigkeit, einerseits störende Reize auszublenden und andererseits die Umwelt auf potenziell bedeutsame Reize zu überwachen (**Abschirmungs-Überwachungs-Dilemma**); oder die Notwendigkeit, Ziele einerseits gegen konkurrierende Handlungstendenzen abzuschirmen und andererseits Ziele flexibel an wechselnde Bedingungen anzupassen (**Stabilitäts-Flexibilitäts-Dilemma**). Adaptives Verhalten erfordert, das Lebewesen eine kontextabhängige Balance zwischen diesen antagonistischen Anforderungen herstellen, was als Metakontrolle bezeichnet wird.

Lebewesen in veränderlichen und unsicheren Umwelten stehen also vor der Herausforderung, Kontrollparameter (z. B. den Grad der Zielabschirmung) und die Balance zwischen antagonistischen Kontrollzuständen möglichst optimal an wechselnde Bedingungen anzupassen. Ist es besser, bewährte Handlungen auszuführen, oder sollte man neue und potenziell bessere Optionen



■ **Abb. 10.13** Kontrolldilemmata bei der Handlungssteuerung. (Aus Goschke, 2024)

explorieren (**Exploitations-Explorations-Dilemma**)? Ist es sinnvoll, ein Ziel gegen konkurrierende Motivations-tendenzen abzuschirmen, oder sollte man das Ziel besser zugunsten eines potenziell wichtigeren Ziels aufgeben (**Stabilitäts-Flexibilitäts-Dilemma**)? Wie stark sollte man einerseits die Aufmerksamkeit auf zielrelevante Reize fokussieren und andere Informationen ignorieren, und wie wichtig ist es andererseits, die Umwelt auf potenziell bedeutsame Veränderungen zu überwachen (**Abschirmungs-Überwachungs-Dilemma**)?

Die Regulation der Balance dieser gegensätzlichen Kontrollzustände wird als **Metakontrolle** bezeichnet (Eppinger et al., 2021; Musslick et al., 2024) und beruht u. a. auf Lern- und Inferenzprozessen, über die Lebewesen Kontrollparameter an statistische Merkmale ihrer Umwelt anpassen. Wie im ► Abschn. 10.4 zum Verstärkungslernen bereits diskutiert wurde, adjustieren Lebewesen beispielsweise die Lernrate dynamisch an die Volatilität von Belohnungskontingenzen in ihrer Umwelt (► Abschn. 10.4.4). Analoges gilt für die Anpassung von kognitiver Stabilität und Flexibilität an

unterschiedliche Aufgabenkontexte. Muss beispielsweise nur selten zwischen Aufgaben gewechselt oder müssen Aufgaben häufig gegen störende Reize abgeschirmt werden, sollte die Schwelle für eine Aktualisierung des Arbeitsgedächtnisses erhöht werden, um ein aktuelles Ziel besser gegen Interferenz abzuschirmen. Muss dagegen häufig zwischen Aufgaben gewechselt oder die Umwelt auf potenziell relevante Veränderungen überwacht werden, ist eher eine breit verteilte Aufmerksamkeit und erhöhte kognitive Flexibilität adaptiv. Experimentelle Studien zeigen, dass Personen solche Kontrollparameter in der Tat an variierende Kontextbedingungen adaptieren (Übersichten in Braem et al., 2019; Jiang et al., 2014). Die komputationalen und neuronalen Mechanismen, die der Metakontrolle und kontextabhängigen Regulation von Kontrollparametern zugrunde liegen, sind allerdings bislang nur in Ansätzen entschlüsselt und Gegenstand aktueller Forschung (s. z. B. Eppinger et al., 2021; Markovic et al., 2021; Musslick & Cohen, 2021; Musslick et al., 2024; Ruel et al., 2021).

### 10.7.2 Kann kognitive Kontrolle intrinsisch belohnend sein?

Aus den vorherigen Ausführungen geht hervor, dass es überzeugende Evidenz dafür gibt, dass kognitive Kontrolle mit mentaler Anstrengung und intrinsischen Kosten assoziiert ist. Diese Befunde aus Laborexperimenten stehen allerdings in offensichtlichem Widerspruch zu der alltäglichen Beobachtung, dass Menschen nicht selten freiwillig kognitiv anspruchsvolle Tätigkeiten ausführen, auch wenn sie dafür keine ersichtliche extrinsische Belohnung erhalten. Manche Menschen denken gern über komplexe intellektuelle Themen nach oder lösen Denksportaufgaben in ihrer Freizeit, Forschende sind bestrebt, neue wissenschaftliche Theorien zu entwickeln, und Amateurmusikerinnen freuen sich, wenn sie ein schwieriges Musikstück meistern, auch wenn ihnen niemand zuhört und sie kein Geld damit verdienen. Kognitiv herausfordernde Tätigkeiten sind also offenbar für viele Menschen intrinsisch belohnend, was die Frage aufwirft, ob und unter welchen Bedingungen dies möglicherweise auch für die Mobilisierung von kognitiver Kontrolle gilt (Inzlicht et al., 2018). Bis auf wenige ältere Studien zum sogenannten erlernten Fleißeffekt („learned industriousness“; Eisenberger, 1992) gibt es nur wenig experimentelle Forschung zu dieser Frage.

Eine Ausnahme ist eine neuere Studie (Clay et al., 2022), in der die Personen zunächst eine Arbeitsgedächtnisaufgabe bearbeiteten, in der sie eine Geldbelohnung erhielten, deren Höhe davon abhing, wie sehr sie sich kognitiv anstrebten. Die Intensität der Anstrengung wurde dabei nicht über Selbstausskünfte, sondern über kardiovaskuläre Indikatoren der  $\beta$ -adrenergen sympathischen Aktivierung gemessen (Gendolla et al., 2012; Richter et al., 2016). Es zeigte sich, dass die Personen der Experimentalgruppe in einer nachfolgenden Transferphase, in der sie frei zwischen unterschiedlich schwierigen Mathematikaufgaben auswählen konnten, eine Präferenz für schwierigere Aufgaben zeigten, obwohl sie wussten, dass sie für diese Aufgaben keine extrinsische Belohnung mehr erhalten würden. Die Personen einer Kontrollgruppe, die zuvor unabhängig von der aufgewendeten kognitiven Anstrengung belohnt worden waren, zeigten kein solches Verhalten. Diese Befunde, die in einer Online-Studie mit über 1400 Personen konzeptuell repliziert wurden, stellen erste Evidenz dafür dar, dass Menschen lernen können, kognitive Anstrengung intrinsisch belohnend zu finden, wenn sie für kognitive Anstrengung statt für Leistung belohnt werden. Diese Befunde haben potenziell wichtige Implikationen, etwa für die Frage, unter welchen Bedingungen intrinsische Motivation für kognitiv anspruchsvolle Tätigkeiten besser durch leistungs- oder anstrengungs-

kontingente Belohnung gefördert werden kann. In weiteren Studien wird zu klären sein, wie stabil die Effekte über die Zeit sind, ob sie über unterschiedliche Aufgabenkontexte generalisieren und inwieweit sie durch individuelle Motivdispositionen moderiert werden.

### 10.7.3 Was ist kognitive Anstrengung? Von Kapazitätsmetaphern zu komputationalen Mechanismen

Eine weitere offene Frage betrifft ganz grundsätzlich die Konzepte der kognitiven Anstrengung und der Kosten der Kontrolle, die in vielen Theorien der Interaktion von Motivation und Kontrolle eine zentrale Rolle spielen. Wie gesehen, gibt es zahlreiche Befunde, die als Belege dafür interpretiert worden sind, dass kognitive Kontrolle als anstrengend erlebt wird und intrinsische Kosten verursacht, die in die Berechnung des Nutzens der Kontrolle einfließen und damit die Motivation zur Mobilisierung von Kontrolle mitbestimmen. Allerdings ist bislang weitgehend ungeklärt, was kognitive Anstrengung eigentlich **funktional** und **komputational** ist und worin die damit verbundenen Kosten bestehen (für ausführliche Diskussionen s. Fleming et al., 2023; Kool & Botvinick, 2018; Thomson & Oppenheimer, 2022). Warum bzw. in welchem Sinne sollte es für das Gehirn beispielsweise „kostspieliger“ sein, sechs Zahlen im Arbeitsgedächtnis zu halten, als aus der visuellen Input-Information in Echtzeit eine Repräsentation der dreidimensionalen Umwelt zu berechnen? Warum bewältigt unser Gehirn die letztere – komputational ungleich komplexere – Aufgabe scheinbar mühelos, während wir das Behalten von ein paar Zahlen im Arbeitsgedächtnis als anstrengend erleben?

Häufig wird die Tatsache, dass Aufgaben, die kognitive Kontrolle erfordern, als anstrengend erlebt werden, damit begründet, dass Kontrollprozesse begrenzte kognitive Ressourcen oder eine limitierte Verarbeitungskapazität beanspruchen. Dies manifestiert sich darin, dass Menschen nur sehr begrenzt in der Lage sind, gleichzeitig mehrere Aufgaben auszuführen, die kognitive Kontrolle erfordern, ohne dass dies zu Interferenz und Leistungseinbußen führt. Vor diesem Hintergrund ist postuliert worden, dass Aufgaben, die kognitive Kontrolle erfordern, deshalb als anstrengend erlebt werden, weil sie verhindern, dass wir gleichzeitig andere Aufgaben ausführen können, die möglicherweise belohnender oder interessanter sind. Die subjektiv erlebte Anstrengung wird somit als Signal für sogenannte **Opportunitätskosten** betrachtet, also das Ausmaß, in dem die Bearbeitung einer Aufgabe die Fähigkeit begrenzt, gleichzeitig andere Ziele zu verfolgen (Kurzban et al., 2013).

### ► Definition

Opportunitätskosten werden definiert als der potenzielle Nutzen, der einem entgeht, wenn man sich für eine Handlungsoption entschieden hat und dadurch die Verfolgung alternativer, nicht gewählter Ziele verhindert oder begrenzt wird.

In der Forschung zur Selbstkontrolle ist das wohl bekannteste Kapazitätsmodell das sogenannte Stärkemodell von Baumeister, das auf der Annahme beruht, dass die Mobilisierung von Selbstkontrolle eine begrenzte mentale Ressource erschöpft (Audiffren et al., 2022; Baumeister, 2000; Baumeister et al., 2018; Baumeister & Vohs, 2007). Diese Theorie hat ein eindrucksvolles Forschungsprogramm angeregt, wobei insbesondere der sogenannte **Ego-Depletion-Effekt** als Evidenz für eine limitierte Selbstkontrollressource interpretiert wurden. Dieser Effekt besteht darin, dass Personen schlechtere Leistungen in Aufgaben zeigen, die kognitive Kontrolle erfordern, wenn sie kurz vorher in einer Situation Selbstkontrolle mobilisieren mussten (z. B. weil sie beim Anschauen eines lustigen Films ihre Emotionsausdruck unterdrücken oder der Versuchung widerstehen mussten, leckere Kekse zu essen). Allerdings haben Metaanalysen und größere Replikationsstudien meist nur sehr kleine Effektstärken ergeben oder sogar die Replizierbarkeit des Effekts grundsätzlich infrage gestellt (Dang et al., 2021; Friese et al., 2018; Hagger et al., 2016). Zudem wurde gezeigt, dass Ego-Depletion-Effekte primär bei Personen auftreten, die die Überzeugung haben, dass Willenskraft eine limitierte Ressource ist, nicht aber bei Personen, die meinen, dass Anstrengung sogar zur Stärkung der Selbstkontrolle führt (Francis & Job, 2018; Job et al., 2010). Solche Befunde sind nur schwer mit der Annahme einer limitierten Ressource vereinbar (Inzlicht & Schmeichel, 2012).

Noch entscheidender sind allerdings grundsätzliche theoretische Probleme, die mit der Idee von Selbstkontrolle als einer limitierten Ressource und ganz allgemein dem Konzept begrenzter Verarbeitungskapazität verbunden sind (Lurquin & Miyake, 2017). Insbesondere erklärt die Annahme einer begrenzten Verarbeitungskapazität nicht, **warum** unsere Fähigkeit zur gleichzeitigen Ausführung von Aufgaben, die kognitive Kontrolle erfordern, begrenzt ist. Vielmehr beschreiben Kapazitätskonzepte lediglich mit einem anderen Begriff, was man ohnehin beobachten kann: dass zwei Aufgaben nicht störungsfrei simultan ausgeführt werden können. Daher wurde in der Forschung zur kognitiven Kontrolle bereits sehr früh zu Recht kritisiert, dass der Kapazitätsbegriff im Grunde zirkulär verwendet wird: Einerseits werden Leistungsbeeinträchtigungen bei dem Versuch, zwei Aufgaben, die kognitive Kontrolle erfordert, gleichzeitig auszuführen, damit erklärt, dass beide Aufgaben

begrenzte Verarbeitungskapazität beanspruchen; andererseits wird die Annahme, dass Aufgaben begrenzte Verarbeitungskapazität beanspruchen, damit begründet, dass es bei der simultanen Ausführung der Aufgaben zu Leistungsbeeinträchtigungen kommt (Allport, 1980; Goschke, 1996; Musslick & Cohen, 2021; Navon, 1984; Neumann, 1987).

Wenn die Kosten der Kontrolle aber nicht durch die Beanspruchung einer begrenzten Verarbeitungskapazität erklärt werden können, worin bestehen diese Kosten dann und warum werden Aufgaben als anstrengend erlebt? Wie gesehen, werden die Kosten der Kontrolle in Experimenten häufig anhand von Verhaltensindikatoren operationalisiert, z. B. über die Vermeidung von kognitiv anstrengenden Aufgaben oder die zusätzliche Belohnung, die man Personen zahlen muss, damit sie bereit sind, schwierige Aufgaben zu bearbeiten. Auch hier besteht allerdings das Risiko von Zirkelschlüssen. Warum vermeiden Personen eine Aufgabe? Weil sie anstrengend ist. Woher wissen wir, dass die Aufgabe anstrengend ist? Weil die Person sie vermeidet.

Dieses Problem wird dadurch verschärft, dass das Konstrukt der kognitiven Anstrengung zwei Dinge erklären soll. Zum einen soll die Höhe der Anstrengung das erreichte Leistungsniveau in einer Aufgabe erklären; zum anderen bestimmt die Anstrengung die mit der Aufgabenausführung verbundenen Kosten. Dies macht es schwierig, Theorien der Kontrollmobilisierung empirisch zu falsifizieren. Wie kann man beispielsweise die Hypothese testen, dass Personen die Intensität kognitiver Anstrengung so festlegen, dass dadurch ein hypothetischer „Nettonutzen“ (also die Differenz zwischen der erwarteten Belohnung und den Kosten der Kontrolle) maximiert wird? Um dies zu überprüfen, müssten die Effekte der Anstrengung auf die Leistung, die Kosten der Kontrolle und die kognitiven Fähigkeiten einer Person unabhängig voneinander gemessen oder experimentell manipuliert werden. Solange dies nicht gelingt, besteht die Gefahr, dass sich nahezu jedes Befundmuster (z. B. eine suboptimale Leistung) „erklären“ lässt, indem man wahlweise postuliert, dass die Person sich zu wenig angestrengt hat, die Kosten der Anstrengung als zu hoch eingeschätzt hat oder ihre Fähigkeiten nicht ausgereicht haben.

Ein vielsprechender (und seit Langem beschrittener) Weg zur Lösung dieser Probleme ist daher der Einsatz von physiologischen Indikatoren für kognitive Anstrengung (Gendolla et al., 2012; Richter et al., 2016) oder die Messung der Hirnaktivität in Regionen, von denen man vermutet, dass sie an der Mobilisierung kognitiver Anstrengung beteiligt sind (Shenhav et al., 2017; Westbrook et al., 2021; Westbrook et al., 2019). Allerdings sind peripher-physiologische Indikatoren sympathischer Aktivierung wie die Präejektionsperiode oder die

Pupillengröße keine prozessreinen Maße für kognitive Anstrengung, sondern werden durch zahlreiche weitere Faktoren (z. B. Stress) beeinflusst. Auch die Beziehung zwischen kognitiver Anstrengung und der Gehirnaktivität ist alles andere als eindeutig. Beispielsweise wird Aktivität im visuellen Kortex erhöht, wenn wir eine visuelle Szene betrachten, aber dies wird in der Regel nicht als kognitiv anstrengend empfunden. Physiologische und neuronale Indikatoren bedürfen also genauso der theoretischen Interpretation und Einbettung in ein Netzwerk konvergierender Evidenz, wie dies für Verhaltensparameter (z. B. Reaktionszeiten und Fehlerraten) der Fall ist. Zudem sind physiologische Maße oder neuronale Aktivierungen zwar potenziell nützliche Biomarker für den Grad kognitiver Anstrengung, geben aber keinen direkten Aufschluss über die Mechanismen der neuronalen Informationsverarbeitung, die den Effekten erhöhter kognitiver Anstrengung auf die Leistung zugrunde liegen. Daher ist es für die Motivationsforschung wichtig, neben der Validierung unabhängigen Maßen für kognitive Anstrengung zukünftig stärker als bisher in komputationale Ansätze zu integrieren, in denen Konzepte wie Anstrengung oder Verarbeitungskapazität durch Modelle der kognitiven und neuronalen Mechanismen ersetzt werden, die kognitiver Kontrolle zugrunde liegen (Murray & Jach, 2024). Ein Beispiel dafür sind Modelle, in denen deskriptive Konzepte wie kognitive Stabilität, Zielabschirmung oder Aufmerksamkeitskonzentration auf komputationale Mechanismen in neuronalen Netzen zurückgeführt werden (z. B. den Signal-Rausch-Abstand der neuronalen Informationsverarbeitung oder die Stabilität von Attraktorzuständen in dynamischen Systemen; Musslick et al., 2019; Musslick & Cohen, 2021; Musslick et al., 2024).

#### 10.7.4 Klinische Implikationen

Erkenntnisse aus der Grundlagenforschung zu kognitiven und neuronalen Mechanismen von Motivation und Selbstkontrolle sind von hoher Relevanz für ein besseres Verständnis motivationaler und volitionaler Beeinträchtigungen bei psychischen Störungen. Wie bereits dargestellt wurde, sind dysfunktionale Veränderungen des Belohnungslernens und der Anreizsalienz sowie Beeinträchtigungen kognitiver Kontrollprozesse zentrale Merkmale von Substanzkonsumstörungen. Aber auch bei vielen anderen psychischen und neurologischen Störungen sind Beeinträchtigungen von kognitiven Kontrollfunktionen oder ein dysfunktionales Zusammenspiel von Motivation und kognitiver Kontrolle von zentraler Bedeutung (Buckholtz & Meyer-Lindenberg, 2012; Endrass & Weiss, 2023; Goschke, 2014; Santens

et al., 2020). So gibt es Hinweise darauf, dass insbesondere Dysfunktionen bei der Mobilisierung kognitiver Kontrolle ein transdiagnostischer Mechanismus sein könnten, der relevant für ein breites Spektrum psychischer Störungen wie Depression, Angst-, Zwangs-, Impulskontroll- oder Aufmerksamkeits-/Hyperaktivitäts-Störungen ist (Santens et al., 2020). Beispielsweise gehen depressive Störungen häufig mit einer unzureichenden Mobilisierung kognitiver Kontrolle und einer beeinträchtigten Emotionsregulation einhergehen, was sich in einer reduzierten Aktivierung des frontoparietalen Kontrollnetzwerks in anspruchsvollen Aufgaben widerspiegelt (Gotlib & Joormann, 2010; Grahek et al., 2018; Grahek et al., 2019; Pizzagalli & Roberts, 2022; Rive et al., 2013). Ähnliches gilt für gesunde Personen mit einer Disposition zur Lageorientierung, die nach Kuhls Theorie der Handlungskontrolle (Kuhl, 1996, 2010; ► Kap. 13) Schwierigkeiten haben, auf Misserfolge, Konflikte, Stress oder emotionale Belastungen mit der Mobilisierung von Kontrollstrategien zu reagieren, und denen es schwerfällt, Gedanken und Gefühle zu regulieren, die um negative Inhalte oder unerreichbare Ziele kreisen. Im Einklang damit wurde gezeigt, dass lageorientierte im Vergleich zu handlungsorientierten Personen sowohl in Laboraufgaben als auch im Alltag auf Konfliktsituationen mit einer reduzierten Mobilisierung kognitiver Kontrolle reagieren (Fischer et al., 2015; Goschke & Bolte, 2017; Jostmann & Koole, 2010; Wolff et al., 2016). Ein wichtiges zukünftiges Forschungsziel wird daher darin bestehen, aufzuklären, inwieweit Beeinträchtigungen der Selbstkontrolle und Konfliktüberwachung sowie dysfunktionale Interaktionen von Motivation und kognitiver Kontrolle Vulnerabilitätsfaktoren für die Entwicklung bestimmter Störungen darstellen und inwieweit es sich um transdiagnostische Mechanismen handelt, die phänotypisch unterschiedlichen Störungen zugrunde liegen (Goldway et al., 2023; McTeague et al., 2017). Diesbezügliche Erkenntnisse stellen nicht zuletzt wichtige Grundlagen für die Entwicklung verbesserter Früherkennungs-, Präventions- und Interventionsmethoden dar.

#### ? Zur Wiederholung

Die Antworten auf die folgenden Fragen finden Sie im Anhang dieses Buchs sowie unter ► <https://lehrbuch-psychologie.springernature.com> (Motivation und Handeln).

1. Was sind zentrale Herausforderungen, die Lebewesen bei der zielgerichteten Handlungssteuerung bewältigen müssen, und welche adaptiven Funktionen erfüllen motivationale Mechanismen?
2. Was sind Bedürfnisse und wie beeinflussen sie Verhalten?
3. Was versteht man unter dem Salienznetzwerk und welche Funktionen hat es?

4. Was sind Belohnungen und welche Komponenten von Belohnungsprozessen werden in der Theorie der Anreizsalienz unterschieden?
5. Welche neuronalen Schaltkreise vermitteln „Mögen“ und „Wollen“?
6. Welche Befunde sprechen dafür, dass „Mögen“ und „Wollen“ separate Komponenten von Belohnungsprozessen sind und auf unterschiedlichen neuronalen Schaltkreisen beruhen?
7. Was sind die zentralen Annahmen von Theorien des Verstärkungslernens, z. B. des Rescorla-Wagner-Modells, und welche funktionale Rolle spielen Belohnungsvorhersagefehler in diesem Modell?
8. Was sind die zentralen Annahmen des Modells des zeitlichen Differenzlernens?
9. Welche Funktion wird dem mesolimbischen Dopaminsystem in Theorien des Verstärkungslernens zugeschrieben, und auf welchen Befunden beruht diese Annahme?
10. Was versteht man unter intertemporalen Entscheidungskonflikten, und welches Verhalten hat man in solchen Konflikten beobachtet?
11. Was versteht man unter Selbstkontrolle, und welche unterschiedlichen Strategien der Selbstkontrolle gibt es?
12. Was versteht man unter kognitiver Kontrolle, und welche Hirnregionen sind an kognitiven Kontrollfunktionen beteiligt?
13. Was ist die zentrale Annahme der Konfliktüberwachungstheorie und welche empirischen Belege sprechen für die Theorie?
14. Was ist die zentrale Annahme von Zwei-Systeme-Theorien der Selbstkontrolle?
15. Welche Befunde sprechen dafür, dass wertbasierte Entscheidungen auf einem integrierten Bewertungssignal im ventromedialen präfrontalen Kortex beruhen, und welche Rolle spielt dieses Bewertungssignal bei selbstkontrollierten Entscheidungen?
16. Was ist die zentrale Annahme der Theorie der Motivationsintensität, und welche Evidenz spricht für diese Annahme?
17. Was sind die zentralen Annahmen der Expected-Value-of-Control-Theorie (EVC-Theorie) in Bezug auf die Mobilisierung kognitiver Kontrolle und die zugrunde liegenden neuronalen Systeme?
18. Welche Befunde sprechen dafür, dass die Mobilisierung kognitiver Kontrolle mit intrinsischen Kosten verbunden ist, und welche Effekte haben leistungsbezogene motivationale Anreize auf die Mobilisierung kognitiver Kontrolle?
19. Was versteht man unter Opportunitätskosten?
20. Was versteht man unter Kontrolldilemmata und dem Konzept der Metakontrolle?

## Literatur

- Adriaanse, M. A., Kroese, F. M., Gillebaart, M., & De Ridder, D. T. (2014). Effortless inhibition: Habit mediates the relation between self-control and unhealthy snack consumption. *Frontiers in Psychology*, 5, 444. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00444>
- Ainslie, G. (2005). Précis of breakdown of will. *Behavioral and Brain Sciences*, 28(5), 635–650. <https://doi.org/10.1017/s0140525x05000117>
- Ainslie, G. (2020). Willpower with and without effort. *Behavioral and Brain Sciences*, 44, e30. <https://doi.org/10.1017/s0140525x20000357>
- Akam, T., & Walton, M. E. (2021). What is dopamine doing in model-based reinforcement learning? *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 38, 74–82. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2020.10.010>
- Allemand, M., Job, V., & Mroczek, D. K. (2019). Self-control development in adolescence predicts love and work in adulthood. *Journal of Personality and Social Psychology*, 117(3), 621–634. <https://doi.org/10.1037/pspp0000229>
- Allport, D. A. (1980). Attention and performance. In G. Claxton (Hrsg.), *Cognitive psychology: New directions* (S. 112–153). Routledge & Kegan Paul.
- Arnsten, A. F. (2011). Catecholamine influences on dorsolateral prefrontal cortical networks. *Biological Psychiatry*, 69(12), e89–e99. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2011.01.027>
- Arnsten, A. F., Wang, M. J., & Paspalas, C. D. (2012). Neuro-modulation of thought: Flexibilities and vulnerabilities in prefrontal cortical network synapses. *Neuron*, 76(1), 223–239. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.08.038>
- Arnts, H., van Erp, W. S., Lavrijsen, J. C. M., van Gaal, S., Groenewegen, H. J., & van den Munckhof, P. (2020). On the pathophysiology and treatment of akinetic mutism. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 112, 270–278. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.02.006>
- 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(2), 115–116. <https://doi.org/10.1038/nn1003>
- Aron, A. R., Robbins, T. W., & Poldrack, R. A. (2004). Inhibition and the right inferior frontal cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(4), 170–177. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.02.010>
- Aron, A. R., Robbins, T. W., & Poldrack, R. A. (2014). Inhibition and the right inferior frontal cortex: One decade on. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(4), 177–185. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.12.003>
- Ashe, M. L., & Wilson, S. J. (2020). A brief review of choice bundling: A strategy to reduce delay discounting and bolster self-control. *Addictive Behaviors Reports*, 11, 100262. <https://doi.org/10.1016/j.abrep.2020.100262>
- Audiffren, M., Andre, N., & Baumeister, R. F. (2022). Training willpower: Reducing costs and valuing effort. *Frontiers in Neuroscience*, 16, 699817. <https://doi.org/10.3389/fnins.2022.699817>
- Badre, D. (2020). *On task: How our brain gets things done*. Princeton University Press.
- Badre, D., & D'Esposito, M. (2009). Is the rostro-caudal axis of the frontal lobe hierarchical? *Nature Reviews: Neuroscience*, 10(9), 659–669. <https://doi.org/10.1038/nrn2667>
- Badre, D., & Nee, D. E. (2018). Frontal cortex and the hierarchical control of behavior. *Trends in Cognitive Sciences*, 22(2), 170–188. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2017.11.005>
- Bahlmann, J., Aarts, E., & D'Esposito, M. (2015). Influence of motivation on control hierarchy in the human frontal cortex. *Journal of Neuroscience*, 35(7), 3207–3217. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2389-14.2015>

- Baik, J. H. (2013). Dopamine signaling in reward-related behaviors. *Front Neural Circuits*, 7, 152. <https://doi.org/10.3389/fncir.2013.00152>
- Bartra, O., McGuire, J. T., & Kable, J. W. (2013). The valuation system: A coordinate-based meta-analysis of BOLD fMRI experiments examining neural correlates of subjective value. *Neuroimage*, 76, 412–427. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.02.063>
- Baumeister, R. F. (2000). Ego depletion and the self's executive function. In A. Tesser & R. B. Felson (Hrsg.), *Psychological perspectives on self and identity* (S. 9–33). American Psychological Association.
- Baumeister, R. F., & Vohs, K. D. (2007). Self-regulation, ego depletion, and motivation. *Social and Personality Psychology Compass*, 1(1), 115–128. <https://doi.org/10.1111/j.1751-9004.2007.00001.x>
- Baumeister, R. F., Tice, D. M., & Vohs, K. D. (2018). The strength model of self-regulation: Conclusions From the Second Decade of Willpower Research. *Perspectives on Psychological Science*, 13(2), 141–145. <https://doi.org/10.1177/1745691617716946>
- Bech, P., Crochet, S., Dard, R., Ghaderi, P., Liu, Y., Malekzadeh, M., Petersen, C. C. H., Pulin, M., Renard, A., & Sourmpis, C. (2023). Striatal dopamine signals and reward learning. *Function (Oxf)*, 4(6), zqad056. <https://doi.org/10.1093/function/zqad056>
- Bechara, A., & Damasio, A. R. (2005). The somatic marker hypothesis: A neural theory of economic decision. *Games and Economic Behavior*, 52(2), 336–372. <https://doi.org/10.1016/j.geb.2004.06.010>
- Bechara, A., Damasio, H., & Damasio, A. R. (2000). Emotion, decision making and the orbitofrontal cortex. *Cerebral Cortex*, 10(3), 295–307. <https://doi.org/10.1093/cercor/10.3.295>
- Behrens, T. E., Woolrich, M. W., Walton, M. E., & Rushworth, M. F. (2007). Learning the value of information in an uncertain world. *Nature Neuroscience*, 10(9), 1214–1221. <https://doi.org/10.1038/nn1954>
- Bennett, K. (2018). Environment of Evolutionary Adaptedness (EEA). In V. Zeigler-Hill & T. K. Shackelford (Hrsg.), *Encyclopedia of personality and individual differences* (S. 1–3). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-28099-8\\_1627-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28099-8_1627-1)
- Benoit, R. G., Szpunar, K. K., & Schacter, D. L. (2014). Ventromedial prefrontal cortex supports affective future simulation by integrating distributed knowledge. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(46), 16550–16555. <https://doi.org/10.1073/pnas.1419274111>
- Berkman, E. T., Falk, E. B., & Lieberman, M. D. (2011). In the trenches of real-world self-control: Neural correlates of breaking the link between craving and smoking. *Psychological Science*, 22(4), 498–506. <https://doi.org/10.1177/0956797611400918>
- Berkman, E. T., Hutcherson, C. A., Livingston, J. L., Kahn, L. E., & Inzlicht, M. (2017). Self-control as value-based choice. *Current Directions in Psychological Science*, 26(5), 422–428. <https://doi.org/10.1177/0963721417704394>
- Berntson, G. G., & Khalsa, S. S. (2021). Neural circuits of interoception. *Trends in Neurosciences*, 44(1), 17–28. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2020.09.011>
- Berridge, K. C. (2007). The debate over dopamine's role in reward: The case for incentive salience. *Psychopharmacology*, 191(3), 391–431. <https://doi.org/10.1007/s00213-006-0578-x>
- Berridge, K. C. (2012). From prediction error to incentive salience: Mesolimbic computation of reward motivation. *European Journal of Neuroscience*, 35(7), 1124–1143. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2012.07990.x>
- Berridge, K. C. (2018). Evolving concepts of emotion and motivation. *Frontiers in Psychology*, 9, 1647. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.01647>
- Berridge, K. C. (2023). Separating desire from prediction of outcome value. *Trends in Cognitive Sciences*, 27(10), 932–946. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2023.07.007>
- Berridge, K. C., & Kringelbach, M. L. (2015). Pleasure systems in the brain. *Neuron*, 86(3), 646–664. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.02.018>
- Berridge, K. C., & Robinson, T. E. (1998). What is the role of dopamine in reward: Hedonic impact, reward learning, or incentive salience? *Brain Research: Brain Research Reviews*, 28(3), 309–369. [https://doi.org/10.1016/s0165-0173\(98\)00019-8](https://doi.org/10.1016/s0165-0173(98)00019-8)
- Berridge, K. C., & Robinson, T. E. (2016). Liking, wanting, and the incentive-sensitization theory of addiction. *American Psychologist*, 71(8), 670–679. <https://doi.org/10.1037/amp0000059>
- Bogdan, R., Hatoum, A. S., Johnson, E. C., & Agrawal, A. (2023). The genetically informed neurobiology of addiction (GINA) model. *Nature Reviews: Neuroscience*, 24(1), 40–57. <https://doi.org/10.1038/s41583-022-00656-8>
- Botvinick, M., & Braver, T. (2015). Motivation and cognitive control: From behavior to neural mechanism. *Annual Review of Psychology*, 66, 83–113. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010814-015044>
- Botvinick, M. M., & Cohen, J. D. (2014). The computational and neural basis of cognitive control: Charted territory and new frontiers. *Cognitive Science*, 38(6), 1249–1285. <https://doi.org/10.1111/cogs.12126>
- Botvinick, M. M., Braver, T. S., Barch, D. M., Carter, C. S., & Cohen, J. D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. *Psychological Review*, 108(3), 624–652. <https://doi.org/10.1037/0033-295x.108.3.624>
- Botvinick, M. M., Cohen, J. D., & Carter, C. S. (2004). Conflict monitoring and anterior cingulate cortex: An update. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(12), 539–546. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.10.003>
- Bouton, M. E. (2019). Extinction of instrumental (operant) learning: Interference, varieties of context, and mechanisms of contextual control. *Psychopharmacology*, 236(1), 7–19. <https://doi.org/10.1007/s00213-018-5076-4>
- Bouton, M. E., Maren, S., & McNally, G. P. (2021). Behavioral and neurobiological mechanisms of pavlovian and instrumental extinction learning. *Physiological Reviews*, 101(2), 611–681. <https://doi.org/10.1152/physrev.00016.2020>
- Braem, S. (2017). Conditioning task switching behavior. *Cognition*, 166, 272–276. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2017.05.037>
- Braem, S., Bugg, J. M., Schmidt, J. R., Crump, M. J. C., Weissman, D. H., Notebaert, W., & Egner, T. (2019). Measuring adaptive control in conflict tasks. *Trends in Cognitive Sciences*, 23(9), 769–783. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2019.07.002>
- Brassard, S. L., Liu, H., Dosanjh, J., MacKillop, J., & Balodis, I. (2024). Neurobiological foundations and clinical relevance of effort-based decision-making. *Brain Imaging and Behavior*. <https://doi.org/10.1007/s11682-024-00890-x>
- Braver, T. S. (2012). The variable nature of cognitive control: A dual mechanisms framework. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(2), 106–113. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.12.010>
- Braver, T. S. (Hrsg.). (2016). *Motivation and cognitive control*. Taylor & Francis.
- Brehm, J. W., & Self, E. A. (1989). The intensity of motivation. *Annual Review of Psychology*, 40, 109–131. <https://doi.org/10.1146/annurev.ps.40.020189.000545>
- Brinkmann, K., Richter, M., & Gendolla, G. H. E. (2021). The intensity side of volition. *Zeitschrift für Sportpsychologie*, 28(3), 97–108. <https://doi.org/10.1026/1612-5010/a000323>
- Büchel, C., Miedl, S., & Sprenger, C. (2018). Hedonic processing in humans is mediated by an opioidergic mechanism in a mesocorticolimbic system. *eLife*, 7, e39648. <https://doi.org/10.7554/eLife.39648>

- Buckholtz, J. W., & Meyer-Lindenberg, A. (2012). Psychopathology and the human connectome: Toward a transdiagnostic model of risk for mental illness. *Neuron*, 74(6), 990–1004. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.06.002>
- Bühringer, G., Wittchen, H. U., Gottlebe, K., Kufeld, C., & Goschke, T. (2008). Why people change? The role of cognitive-control processes in the onset and cessation of substance abuse disorders. *International Journal of Methods in Psychiatric Research*, 17(Suppl 1), S4–S15. <https://doi.org/10.1002/mpr.246>
- Bühringer, G., Kräplin, A., & Behrendt, S. (2012). Universal characteristics and consequences of the addiction syndrome. In H. J. Shaffer, D. A. LaPlante, & S. E. Nelson (Hrsg.), *APA addiction syndrome handbook: Foundations, influences, and ex-pressions of addiction* (Bd. 1, S. 291–316). American Psychological Association.
- Cannon, W. B. (1915). *Bodily changes in pain, hunger, fear and rage: An account of recent researches into the function of emotional excitement*. D Appleton & Company.
- Carden, L., & Wood, W. (2018). Habit formation and change. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 20, 117–122. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.12.009>
- Carlson, N. R. (2004). *Physiologische Psychologie* (8. Aufl.). Pearson Studium.
- Cartoni, E., Balleine, B., & Baldassarre, G. (2016). Appetitive Pavlovian-instrumental Transfer: A review. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 71, 829–848. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.09.020>
- Casey, B. J., Somerville, L. H., Gotlib, I. H., Ayduk, O., Franklin, N. T., Askren, M. K., et al. (2011). Behavioral and neural correlates of delay of gratification 40 years later. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(36), 14998–15003. <https://doi.org/10.1073/pnas.1108561108>
- Ceceli, A. O., Bradberry, C. W., & Goldstein, R. Z. (2022). The neurobiology of drug addiction: cross-species insights into the dysfunction and recovery of the prefrontal cortex. *Neuropsychopharmacology*, 47(1), 276–291. <https://doi.org/10.1038/s41386-021-01153-9>
- Chater, N., & Loewenstein, G. (2022). The i-frame and the s-frame: How focusing on individual-level solutions has led behavioral public policy astray. *Behavioral and Brain Sciences*, 46, e147. <https://doi.org/10.1017/S0140525X22002023>
- Chatham, C. H., & Badre, D. (2015). Multiple gates on working memory. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 1, 23–31. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2014.08.001>
- Chatham, C. H., Frank, M. J., & Badre, D. (2014). Corticostriatal output gating during selection from working memory. *Neuron*, 81(4), 930–942. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.01.002>
- Chen, P. H. A., Kelley, W. M., Lopez, R. B., & Heatherton, T. F. (2019). Reducing reward responsivity and daily food desires in female dieters through domain-specific training. *Social Neuroscience*, 14(4), 470–483. <https://doi.org/10.1080/17470919.2018.1495667>
- Chen, W. G., Schloesser, D., Arensdorf, A. M., Simmons, J. M., Cui, C., Valentino, R., Gnadt, J. W., Nielsen, L., Hillaire-Clarke, C. S., Spruance, V., Horowitz, T. S., Vallejo, Y. F., & Langevin, H. M. (2021). The emerging science of interoception: Sensing, integrating, interpreting, and regulating signals within the self. *Trends in Neurosciences*, 44(1), 3–16. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2020.10.007>
- Chiew, K. S., & Braver, T. S. (2014). Dissociable influences of reward motivation and positive emotion on cognitive control. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 14(2), 509–529. <https://doi.org/10.3758/s13415-014-0280-0>
- Chiew, K. S., & Braver, T. S. (2016). Reward favors the prepared: Incentive and task-informative cues interact to enhance attentional control. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 42(1), 52–66. <https://doi.org/10.1037/xhp0000129>
- Clairis, N., & Lopez-Persem, A. (2023). Debates on the dorsomedial prefrontal/dorsal anterior cingulate cortex: Insights for future research. *Brain*, 146(12), 4826–4844. <https://doi.org/10.1093/brain/awad263>
- Clairis, N., & Pessiglione, M. (2024). Value estimation versus effort mobilization: A general dissociation between ventromedial and dorsomedial prefrontal cortex. *Journal of Neuroscience*, 44(17). <https://doi.org/10.1523/jneurosci.1176-23.2024>
- Clay, G., Mlynski, C., Korb, F. M., Goschke, T., & Job, V. (2022). Rewarding cognitive effort increases the intrinsic value of mental labor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(5), e2111785119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2111785119>
- Clithero, J. A., & Rangel, A. (2014). Informatic parcellation of the network involved in the computation of subjective value. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 9(9), 1289–1302. <https://doi.org/10.1093/scan/nst106>
- Cohen, J. D. (2017). Cognitive control core constructs and current considerations. In T. Egner (Hrsg.), *Wiley handbook of cognitive control*. Wiley.
- Cohen, J. D., Barch, D. M., Carter, C., & Servan-Schreiber, D. (1999). Context-processing deficits in schizophrenia: converging evidence from three theoretically motivated cognitive tasks. *Journal of Abnormal Psychology*, 108(1), 120–133. <https://doi.org/10.1037/0021-843x.108.1.120>
- Cole, M. W., Yeung, N., Freiwald, W. A., & Botvinick, M. (2009). Cingulate cortex: Diverging data from humans and monkeys. *Trends in Neurosciences*, 32(11), 566–574. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2009.07.001>
- Cools, R. (2019). Chemistry of the Adaptive Mind: Lessons from Dopamine. *Neuron*, 104(1), 113–131. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2019.09.035>
- Cools, R., & Arnsten, A. F. T. (2022). Neuromodulation of prefrontal cortex cognitive function in primates: The powerful roles of monoamines and acetylcholine. *Neuropsychopharmacology*, 47(1), 309–328. <https://doi.org/10.1038/s41386-021-01100-8>
- Corbit, L. H., & Balleine, B. W. (2016). Learning and motivational processes contributing to pavlovian-instrumental transfer and their neural bases: Dopamine and beyond. In E. H. Simpson & P. D. Balsam (Hrsg.), *Behavioral neuroscience of motivation* (S. 259–289). Springer. [https://doi.org/10.1007/7854\\_2015\\_388](https://doi.org/10.1007/7854_2015_388)
- Cosmides, L., & Tooby, J. (2013). Evolutionary psychology: New perspectives on cognition and motivation. *Annual Review of Psychology*, 64, 201–229. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.121208.131628>
- Costello, H., Husain, M., & Roiser, J. P. (2024). Apathy and motivation: Biological basis and drug treatment. *Annual Review of Pharmacology and Toxicology*, 64, 313–338. <https://doi.org/10.1146/annurev-pharmtox-022423-014645>
- Craig, A. D. (2002). How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Nature Reviews: Neuroscience*, 3(8), 655–666. <https://doi.org/10.1038/nrn894>
- Critchley, H. D., & Garfinkel, S. N. (2017). Interoception and emotion. *Current Opinion in Psychology*, 17, 7–14. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2017.04.020>
- Critchley, H. D., & Harrison, N. A. (2013). Visceral influences on brain and behavior. *Neuron*, 77(4), 624–638. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.02.008>
- Crockett, M. J., Braams, B. R., Clark, L., Tobler, P. N., Robbins, T. W., & Kalenscher, T. (2013). Restricting temptations: Neural mechanisms of precommitment. *Neuron*, 79(2), 391–401. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.05.028>

- Cushnie, A. K., Tang, W., & Heilbronner, S. R. (2023). Connecting circuits with networks in addiction neuroscience: A salience network perspective. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(10), 9083. <https://doi.org/10.3390/ijms24109083>
- Dang, J., Barker, P., Baumert, A., Bentvelzen, M., Berkman, E., Buchholz, N., et al. (2021). A multilab replication of the ego depletion effect. *Social Psychological and Personality Science*, 12(1), 14–24. <https://doi.org/10.1177/1948550619887702>
- Danielmeier, C., & Ullsperger, M. (2011). Post-error adjustments. *Frontiers in psychology*, 2, 233. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00233>
- Darby, R. R., Joutsa, J., Burke, M. J., & Fox, M. D. (2018). Lesion network localization of free will. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(42), 10792–10797. <https://doi.org/10.1073/pnas.1814117115>
- D'Ardenne, K., Eshel, N., Luka, J., Lenartowicz, A., Nystrom, L. E., & Cohen, J. D. (2012). Role of prefrontal cortex and the mid-brain dopamine system in working memory updating. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(49), 19900–19909. <https://doi.org/10.1073/pnas.1116727109>
- Daw, N. D., & Tobler, P. N. (2014). Value learning through reinforcement: The basics of dopamine and reinforcement learning. In P. W. Glimcher & E. Fehr (Hrsg.), *Neuroeconomics* (2. Aufl., S. 283–298). Academic Press.
- De Houwer, J., Tanaka, A., Moors, A., & Tibboel, H. (2018). Kicking the habit: Why evidence for habits in humans might be overestimated. *Motivation Science*, 4(1), 50–59. <https://doi.org/10.1037/mot0000065>
- Degni, L. A. E., Dalbagno, D., Starita, F., Benassi, M., di Pellegrino, G., & Garofalo, S. (2022). General Pavlovian-to-instrumental transfer in humans: Evidence from Bayesian inference. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 16, 945503. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2022.945503>
- D'Esposito, M., & Postle, B. R. (2015). The cognitive neuroscience of working memory. *Annual Review of Psychology*, 66, 115–142. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010814-015031>
- Diederer, K. M. J., & Fletcher, P. C. (2021). Dopamine, prediction error and beyond. *Neuroscientist*, 27(1), 30–46. <https://doi.org/10.1177/1073858420907591>
- Dolan, R. J., & Dayan, P. (2013). Goals and habits in the brain. *Neuron*, 80(2), 312–325. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.09.007>
- Domenech, P., Rheims, S., & Koehlin, E. (2020). Neural mechanisms resolving exploitation-exploration dilemmas in the medial prefrontal cortex. *Science*, 369(6507). <https://doi.org/10.1126/science.abb0184>
- Dreisbach, G. (2006). How positive affect modulates cognitive control: The costs and benefits of reduced maintenance capability. *Brain and Cognition*, 60(1), 11–19.
- Dreisbach, G., & Fröber, K. (2018). On how to be flexible (or not): Modulation of the stability-flexibility balance. *Current Directions in Psychological Science*, 28(1), 3–9. <https://doi.org/10.1177/0963721418800030>
- Dreisbach, G., & Goschke, T. (2004). How positive affect modulates cognitive control: Reduced perseveration at the cost of increased distractibility. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 30(2), 343–353. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.30.2.343>
- Dreisbach, G., & Mendl, J. (2024). Flexibility as a matter of context, effort, and ability: Evidence from the task-switching paradigm. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 55. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2023.101348>
- Duckworth, A. L., Taxer, J. L., Eskreis-Winkler, L., Galla, B. M., & Gross, J. J. (2019). Self-control and academic achievement. In S. T. Fiske (Hrsg.), *Annual review of psychology*, Vol 70 (Bd. 70, S. 373–399). <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010418-103230>
- Durstewitz, D., & Seamans, J. K. (2008). The dual-state theory of prefrontal cortex dopamine function with relevance to catechol-o-methyltransferase genotypes and schizophrenia. *Biological Psychiatry*, 64(9), 739–749. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2008.05.015>
- Duthoo, W., Abrahamse, E. L., Braem, S., Boehler, C. N., & Notebaert, W. (2014). The congruency sequence effect 3.0: A critical test of conflict adaptation. *PLoS One*, 9(10), e110462. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/25340396>
- Duvernoy, S., & Koehlin, E. (2017). Hierarchical control of behaviour in human prefrontal cortex. In T. Egner (Hrsg.), *Wiley handbook of cognitive control*. Wiley.
- Eagleman, D., & Downar, J. (2024). *Brain & behavior: A cognitive neuroscience perspective* (2. Aufl.). Oxford University Press.
- Egner, T. (Hrsg.). (2017). *The Wiley handbook of cognitive control*. Wiley.
- Egner, T., & Hirsch, J. (2005). Cognitive control mechanisms resolve conflict through cortical amplification of task-relevant information. *Nature Neuroscience*, 8(12), 1784–1790. <https://doi.org/10.1038/nn1594>
- Eichenbaum, H. (2017). Prefrontal-hippocampal interactions in episodic memory. *Nature Reviews Neuroscience*, 18(9), 547–558. <https://doi.org/10.1038/nrn.2017.74>
- Eisenberger, R. (1992). Learned industriousness. *Psychological Review*, 99(2), 248–267. <https://doi.org/10.1037/0033-295x.99.2.248>
- Endrass, T., & Weiss, F. (2023). Performance monitoring: A transdiagnostic biomarker of adaptive behavior in mental disorders. *Biological Psychiatry*, 93(11), 962–963. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2023.03.007>
- Eppinger, B., Goschke, T., & Musslick, S. (2021). Meta-control: From psychology to computational neuroscience. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 21(3), 447–452. <https://doi.org/10.3758/s13415-021-00919-4>
- Eriksen, B. A., & Eriksen, C. W. (1974). Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. *Perception and Psychophysics*, 16(1), 143–149.
- Etzel, J. A., Cole, M. W., Zacks, J. M., Kay, K. N., & Braver, T. S. (2016). Reward motivation enhances task coding in frontoparietal cortex. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, 26(4), 1647–1659.
- Everitt, B. J., & Robbins, T. W. (2016). Drug addiction: Updating actions to habits to compulsions ten years on. *Annual Review of Psychology*, 67(1), 23–50. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-122414-033457>
- Fallon, S. J., & Cools, R. (2014). Reward acts on the pFC to enhance distractor resistance of working memory representations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(12), 2812–2826. [https://doi.org/10.1162/jocn\\_a\\_00676](https://doi.org/10.1162/jocn_a_00676)
- Fallon, S. J., van der Schaaf, M. E., Ter Huurne, N., & Cools, R. (2017). The neurocognitive cost of enhancing cognition with methylphenidate: Improved distractor resistance but impaired updating. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 29(4), 652–663. [https://doi.org/10.1162/jocn\\_a\\_01065](https://doi.org/10.1162/jocn_a_01065)
- Fellows, L. K., & Farah, M. J. (2005). Is anterior cingulate cortex necessary for cognitive control? *Brain: A Journal of Neurology*, 128(4), 788–796. <https://doi.org/10.1093/brain/awh405>
- Fenneman, J., & Frankenhuys, W. E. (2020). Is impulsive behavior adaptive in harsh and unpredictable environments? A formal model. *Evolution and Human Behavior*, 41(4), 261–273. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2020.02.005>
- Ferreri, L., Mas-Herrero, E., Zatorre, R. J., Ripolles, P., Gomez-Andres, A., Alicart, H., et al. (2019). Dopamine modulates the

- reward experiences elicited by music. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(9), 3793–3798. <https://doi.org/10.1073/pnas.1811878116>
- Fischer, R., Dreisbach, G., & Goschke, T. (2008). Context-sensitive adjustments of cognitive control: Conflict-adaptation effects are modulated by processing demands of the ongoing task. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 34(3), 712–718. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.34.3.712>
- Fischer, R., Plessow, F., Dreisbach, G., & Goschke, T. (2015). Individual differences in the context-dependent recruitment of cognitive control: Evidence from action versus state orientation. *Journal of Personality*, 83(5), 575–583. <https://doi.org/10.1111/jopy.12140>
- Fishbach, A., Zhang, Y., & Trope, Y. (2010). Counteractive evaluation: Asymmetric shifts in the implicit value of conflicting motivations. *Journal of Experimental Social Psychology*, 46(1), 29–38. <https://doi.org/10.1016/j.jesp.2009.09.008>
- Fleming, H., Robinson, O. J., & Roiser, J. P. (2023). Measuring cognitive effort without difficulty. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*. <https://doi.org/10.3758/s13415-023-01065-9>
- Francis, Z., & Job, V. (2018). Lay theories of willpower. *Social and Personality Psychology Compass*, 12(4), e12381. <https://doi.org/10.1111/spc3.12381>
- Friedman, N. P., & Robbins, T. W. (2022). The role of prefrontal cortex in cognitive control and executive function. *Neuropsychopharmacology*, 47(1), 72–89. <https://doi.org/10.1038/s41386-021-01132-0>
- Friese, M., Loschelder, D. D., Gieseler, K., Frankenbach, J., & Inzlicht, M. (2018). Is ego depletion real? An analysis of arguments. *Personality and Social Psychology Review*, 23(2), 107–131. <https://doi.org/10.1177/1088868318762183>
- Fröber, K., & Dreisbach, G. (2014). The differential influences of positive affect, random reward, and performance-contingent reward on cognitive control. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 14(2), 530–547. <https://doi.org/10.3758/s13415-014-0259-x>
- Fröber, K., & Dreisbach, G. (2016a). How performance (non-)contingent reward modulates cognitive control. *Acta Psychologica*, 168, 65–77. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2016.04.008>
- Fröber, K., & Dreisbach, G. (2016b). How sequential changes in reward magnitude modulate cognitive flexibility: Evidence from voluntary task switching. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 42(2), 285–295. <https://doi.org/10.1037/xlm0000166>
- Fröber, K., & Dreisbach, G. (2021). How sequentially changing reward prospect modulates meta-control: Increasing reward prospect promotes cognitive flexibility. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 21(3), 534–548. <https://doi.org/10.3758/s13415-020-00825-1>
- Fröber, K., Pfister, R., & Dreisbach, G. (2019). Increasing reward prospect promotes cognitive flexibility: Direct evidence from voluntary task switching with double registration. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* (2006), 72(8), 1926–1944. <https://doi.org/10.1177/1747021818819449>
- Fudge, J. L., & Haber, S. N. (2001). Bed nucleus of the stria terminalis and extended amygdala inputs to dopamine subpopulations in primates. *Neuroscience*, 104(3), 807–827. [https://doi.org/10.1016/s0306-4522\(01\)00112-9](https://doi.org/10.1016/s0306-4522(01)00112-9)
- Fujita, K. (2011). On conceptualizing self-control as more than the effortful inhibition of impulses. *Personality and Social Psychology Review*, 15(4), 352–366. <https://doi.org/10.1177/1088868311411165>
- Galla, B. M., & Duckworth, A. L. (2015). More than resisting temptation: Beneficial habits mediate the relationship between self-control and positive life outcomes. *Journal of Personality and Social Psychology*, 109(3), 508–525. <https://doi.org/10.1037/pspp0000026>
- Garritsen, O., van Battum, E. Y., Grossouw, L. M., & Pasterkamp, R. J. (2023). Development, wiring and function of dopamine neuron subtypes. *Nature Reviews: Neuroscience*, 24(3), 134–152. <https://doi.org/10.1038/s41583-022-00669-3>
- Gazzaley, A., & Nobre, A. C. (2012). Top-down modulation: Bridging selective attention and working memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(2), 129–135. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.11.014>
- Gazzaniga, M. S., Ivry, R. B., & Mangun, G. R. (2002). *Cognitive neuroscience: The biology of the mind* (2. Aufl.). W. W. Norton.
- Gendolla, G. H. E., Wright, R. A., & Richter, M. (2012). Effort intensity: Some insights from the cardiovascular system. In R. Ryan (Hrsg.), *The Oxford handbook of human motivation* (S. 420–438). Oxford University Press.
- Gershman, S. J., & Uchida, N. (2019). Believing in dopamine. *Nature Reviews: Neuroscience*, 20(11), 703–714. <https://doi.org/10.1038/s41583-019-0220-7>
- Gillebaart, M., & Adriaanse, M. A. (2017). Self-control predicts exercise behavior by force of habit, a conceptual replication of Adriaanse et al. (2014). *Frontiers in Psychology*, 8, 190. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/28243217>
- Gillebaart, M., & de Ridder, D. T. D. (2015). Effortless self-control: A novel perspective on response conflict strategies in trait self-control. *Social and Personality Psychology Compass*, 9(2), 88–99. <https://doi.org/10.1111/spc3.12160>
- Gilzenrat, M. S., Nieuwenhuis, S., Jepma, M., & Cohen, J. D. (2010). Pupil diameter tracks changes in control state predicted by the adaptive gain theory of locus coeruleus function. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 10(2), 252–269. <https://doi.org/10.3758/CABN.10.2.252>
- Giuliani, N. R., Tomiyama, A. J., Mann, T., & Berkman, E. T. (2015). Prediction of daily food intake as a function of measurement modality and restriction status. *Psychosomatic Medicine*, 77(5), 583–590. <https://doi.org/10.1097/PSY.0000000000000187>
- Gluck, M. A., Mercado, C., & Myers, C. E. (2008). *Learning and memory: From brain to behavior*. Worth.
- Goldstein, R. Z., & Volkow, N. D. (2011). Dysfunction of the prefrontal cortex in addiction: Neuroimaging findings and clinical implications. *Nature Reviews: Neuroscience*, 12(11), 652–669. <https://doi.org/10.1038/nrn3119>
- Goldway, N., Eldar, E., Shoval, G., & Hartley, C. A. (2023). Computational mechanisms of addiction and anxiety: A developmental perspective. *Biological Psychiatry*, 93(8), 739–750. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2023.02.004>
- Goschke, T. (1996). Wille und Kognition. Zur funktionalen Architektur der intentionalen Handlungssteuerung. In J. Kuhl & H. Heckhausen (Hrsg.), *Enzyklopädie der Psychologie Serie IV, Band 4: Motivation, Volition und Handeln* (S. 583–663). Hogrefe.
- Goschke, T. (2003). Voluntary action and cognitive control from a cognitive neuroscience perspective. In S. Maasen, W. Prinz, & G. Roth (Hrsg.), *Voluntary action: Brains, minds, and sociality* (S. 49–85). Oxford University Press.
- Goschke, T. (2013). Volition in action: Intentions, control dilemmas, and the dynamic regulation of cognitive control. In W. Prinz, M. Beisert, & A. Herwig (Hrsg.), *Action science: Foundations of an emerging discipline* (S. 409–434). MIT Press.
- Goschke, T. (2014). Dysfunctions of decision-making and cognitive control as transdiagnostic mechanisms of mental disorders: advances, gaps, and needs in current research. *International Journal of Methods in Psychiatric Research*, 23(Suppl 1), 41–57. <https://doi.org/10.1002/mp.1410>

- Goschke, T. (2017). Volition und kognitive Kontrolle. In J. Müsseler & M. Rieger (Hrsg.), *Allgemeine Psychologie* (3. Aufl., S. 251–315). Springer.
- Goschke, T. (2024). Willentliche Handlungssteuerung und kognitive Kontrolle. In M. Rieger & J. Müsseler (Hrsg.), *Allgemeine Psychologie*. Springer.
- Goschke, T., & Bolte, A. (2014). Emotional modulation of control dilemmas: The role of positive affect, reward, and dopamine in cognitive stability and flexibility. *Neuropsychologia*, 62, 403–423. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.07.015>
- Goschke, T., & Bolte, A. (2017). A dynamic perspective on intention, conflict, and volition: Adaptive regulation and emotional modulation of cognitive control dilemmas. In N. Baumann, M. Kazén, M. Quirin, & S. Koole (Hrsg.), *Why people do the things they do: Building on Julius Kuhl's contribution to motivation and volition psychology* (S. 111–129). Hogrefe.
- Goschke, T., & Dreisbach, G. (2008). Conflict-triggered goal shielding: response conflicts attenuate background monitoring for prospective memory cues. *Psychological Science*, 19(1), 25–32. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2008.02042.x>
- Goschke, T., & Dreisbach, G. (2020). Kognitiv-affektive Neurowissenschaft: Emotionale Modulation des Erinnerns, Entscheidens und Handelns. In J. Hoyer & S. Knappe (Hrsg.), *Klinische Psychologie & Psychotherapie*. Springer.
- Goschke, T., & Job, V. (2023). The willpower paradox: Possible and impossible conceptions of self-control. *Perspectives on Psychological Science*, 18(6), 1339–1367. <https://doi.org/10.1177/17456916221146158>
- Gotlib, I. H., & Joormann, J. (2010). Cognition and depression: Current status and future directions. *Annual Review of Clinical Psychology*, 6, 285–312. <https://doi.org/10.1146/annurev.clinpsy.121208.131305>
- Grahek, I., Everaert, J., Krebs, R. M., & Koster, E. H. W. (2018). Cognitive control in depression: Toward clinical models informed by cognitive neuroscience. *Clinical Psychological Science*, 6(4), 464–480. <https://doi.org/10.1177/2167702618758969>
- Grahek, I., Shenhav, A., Musslick, S., Krebs, R. M., & Koster, E. H. W. (2019). Motivation and cognitive control in depression. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 102, 371–381. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2019.04.011>
- Gratton, G., Coles, M. G., & Donchin, E. (1992). Optimizing the use of information: Strategic control of activation of responses. *Journal of Experimental Psychology: General*, 121(4), 480–506. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.121.4.480>
- Green, L., & Myerson, J. (2018). Preference reversals, delay discounting, rational choice, and the brain. In *Self-control, decision theory, and rationality* (S. 121–146). <https://doi.org/10.1017/9781108329170.006>
- Griffiths, T. L., Kemp, C., & Tenenbaum, J. B. (2023). Bayesian models of cognition. In R. Sun (Hrsg.), *The Cambridge handbook of computational cognitive sciences* (S. 80–138). Cambridge University Press.
- Haber, S. N., & Knutson, B. (2010). The reward circuit: Linking primate anatomy and human imaging. *Neuropsychopharmacology*, 35(1), 4–26. <https://doi.org/10.1038/npp.2009.129>
- Hagger, M. S., Chatzisarantis, N. L. D., Alberts, H., Anggono, C. O., Batailler, C., Birt, A. R., et al. (2016). A multilab preregistered replication of the ego-depletion effect. *Perspectives on Psychological Science*, 11(4), 546–573. <https://doi.org/10.1177/1745691616652873>
- Hare, T. A., Camerer, C. F., & Rangel, A. (2009). Self-control in decision-making involves modulation of the vmPFC valuation system. *Science*, 324(5927), 646–648. <https://doi.org/10.1126/science.1168450>
- Hare, T. A., Malmaud, J., & Rangel, A. (2011). Focusing attention on the health aspects of foods changes value signals in vmPFC and improves dietary choice. *Journal of Neuroscience*, 31(30), 11077–11087. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.6383-10.2011>
- Hauber, W., & Sommer, S. (2009). Prefrontostriatal circuitry regulates effort-related decision making. *Cerebral Cortex*, 19(10), 2240–2247. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhn241>
- Haynes, J. D. (2015). A primer on pattern-based approaches to fMRI: Principles, pitfalls, and perspectives. *Neuron*, 87(2), 257–270. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.05.025>
- Heckhausen, J. (2016). Evolutionary perspectives on human motivation. *American Behavioral Scientist*, 43(6), 1015–1029. <https://doi.org/10.1177/00027640021955739>
- Hefer, C., & Dreisbach, G. (2016). The motivational modulation of proactive control in a modified version of the AX-continuous performance task: Evidence from cue-based and prime-based preparation. *Motivation Science*, 2(2), 116–134. <https://doi.org/10.1037/mot0000034>
- Hennig, J. A., Romero Pinto, S. A., Yamaguchi, T., Linderman, S. W., Uchida, N., & Gershman, S. J. (2023). Emergence of belief-like representations through reinforcement learning. *PLoS Computational Biology*, 19(9), e1011067. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1011067>
- Hiser, J., & Koenigs, M. (2018). The multifaceted role of the ventromedial prefrontal cortex in emotion, decision making, social cognition, and psychopathology. *Biological Psychiatry*, 83(8), 638–647. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2017.10.030>
- Ho, C. Y., & Berridge, K. C. (2014). Excessive disgust caused by brain lesions or temporary inactivations: Mapping hotspots of the nucleus accumbens and ventral pallidum. *European Journal of Neuroscience*, 40(10), 3556–3572. <https://doi.org/10.1111/ejn.12720>
- Hofmann, W. (o.J.). Self-Control. In D. Gilbert, S. T. Fiske, E. Finkel, & W. B. Mendes (Hrsg.), *The handbook of social psychology* (6. Aufl.). Wiley. (im Druck)
- Hofmann, W., & Kotabe, H. (2012). A general model of preventive and interventive self-control. *Social and Personality Psychology Compass*, 6(10), 707–722. <https://doi.org/10.1111/j.1751-9004.2012.00461.x>
- Hofmann, W., Friese, M., & Strack, F. (2009). Impulse and self-control from a dual-systems perspective. *Perspectives on Psychological Science*, 4(2), 162–176. <https://doi.org/10.1111/j.1745-6924.2009.01116.x>
- Hofmann, W., Baumeister, R. F., Forster, G., & Vohs, K. D. (2012a). Everyday temptations: An experience sampling study of desire, conflict, and self-control. *Journal of Personality and Social Psychology*, 102(6), 1318–1335. <https://doi.org/10.1037/a0026545>
- Hofmann, W., Schmeichel, B. J., & Baddeley, A. D. (2012b). Executive functions and self-regulation. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(3), 174–180. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.01.006>
- Hogan, P. S., Galaro, J. K., & Chib, V. S. (2019). Roles of ventromedial prefrontal cortex and anterior cingulate in subjective valuation of prospective effort. *Cerebral Cortex*, 29(10), 4277–4290. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhy310>
- Hommel, B. (2009). Action control according to TEC (theory of event coding). *Psychological Research*, 73, 512–526.
- Hommel, B., & Wiers, R. W. (2017). Towards a unitary approach to human action control. *Trends in Cognitive Sciences*, 21(12), 940–949. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2017.09.009>
- Hull, C. L. (1943). *Principles of behavior: An introduction to behavior theory*. Appleton-Century.
- Husain, M., & Roiser, J. P. (2018). Neuroscience of apathy and anhedonia: A transdiagnostic approach. *Nature Reviews: Neuro-*

- science, 19(8), 470–484. <https://doi.org/10.1038/s41583-018-0029-9>
- Huys, Q. J. M., Cruickshank, A., & Seriès, P. (2014). Reward-based learning, model-based and model-free. In *Encyclopedia of computational neuroscience* (S. 1–10). [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7320-6\\_674-1](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7320-6_674-1)
- Inzlicht, M., & Schmeichel, B. J. (2012). What is ego depletion? Toward a mechanistic revision of the resource model of self-control. *Perspectives on psychological science : a journal of the Association for Psychological Science*, 7(5), 450–463. <https://doi.org/10.1177/1745691612454134>
- Inzlicht, M., Shenhav, A., & Olivola, C. Y. (2018). The effort paradox: Effort is both costly and valued. *Trends in Cognitive Sciences*, 22(4), 337–349. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2018.01.007>
- Iversen, S., Iversen, L., & Saper, C. B. (2000). The autonomic nervous system and the hypothalamus. In E. R. Kandel, J. H. Schwarz, & M. Jessell. T (Hrsg.), *Principles of neural science*. McGraw-Hill.
- Jiang, J., Heller, K., & Egner, T. (2014). Bayesian modeling of flexible cognitive control. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 46(Pt 1), 30–43. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2014.06.001>
- Job, V., & Goschke, T. (2024). Volition und Selbstkontrolle. In M. Rieger & J. Müsseler (Hrsg.), *Allgemeine Psychologie*. Springer.
- Job, V., Dweck, C. S., & Walton, G. M. (2010). Ego depletion – Is it all in your head? implicit theories about willpower affect self-regulation. *Psychological Science*, 21(11), 1686–1693. <https://doi.org/10.1177/0956797610384745>
- Joel, D., Niv, Y., & Ruppel, E. (2002). Actor-critic models of basal ganglia: New anatomical and computational perspectives. *Neural Networks*, 15(4–6), 535–547. [https://doi.org/10.1016/s0893-6080\(02\)00047-3](https://doi.org/10.1016/s0893-6080(02)00047-3)
- Joshi, S., Li, Y., Kalwani, R. M., & Gold, J. I. (2016). Relationships between pupil diameter and neuronal activity in the locus coeruleus, colliculi, and cingulate cortex. *Neuron*, 89(1), 221–234. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.11.028>
- Jostmann, N. B., & Koole, S. L. (2010). Dealing with demands: The role of action versus state orientation. In R. Hoyle (Hrsg.), *Handbook of personality and self-regulation* (S. 332–352). Wiley.
- Juechems, K., & Summerfield, C. (2019). Where does value come from? *Trends in Cognitive Sciences*, 23(10), 836–850. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2019.07.012>
- Kable, J. W. (2014). Valuation, intertemporal choice, and self-control. In P. W. Glimcher & E. Fehr (Hrsg.), *Neuroeconomics: Decision making and the brain* (S. 173–192). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-416008-8.00010-3>
- Kable, J. W., & Glimcher, P. W. (2007). The neural correlates of subjective value during intertemporal choice. *Nature Neuroscience*, 10(12), 1625–1633. <https://doi.org/10.1038/nn2007>
- Kable, J. W., & Glimcher, P. W. (2010). An “As Soon As Possible” effect in human intertemporal decision making: Behavioral evidence and neural mechanisms. *Journal of Neurophysiology*, 103(5), 2513–2531. <https://doi.org/10.1152/jn.00177.2009>
- Kang, P., Tobler, P. N., & Dayan, P. (2024). Bayesian reinforcement learning: A basic overview. *Neurobiology of Learning and Memory*, 211, 107924. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2024.107924>
- Kelley, W. M., Wagner, D. D., & Heatherton, T. F. (2015). In search of a human self-regulation system. *Annual Review of Neuroscience*, 38, 389–411. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-071013-014243>
- Kerns, J. G. (2006). Anterior cingulate and prefrontal cortex activity in an fMRI study of trial-to-trial adjustments on the Simon task. *Neuroimage*, 33(1), 399–405. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.06.012>
- Kerns, J. G., Cohen, J. D., MacDonald, A. W., 3rd, Cho, R. Y., Stenger, V. A., & Carter, C. S. (2004). Anterior cingulate conflict monitoring and adjustments in control. *Science*, 303(5660), 1023–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1089910>
- Khamassi, M., Lacheze, L., Girard, B., Berthoz, A., & Guillot, A. (2005). Actor-critic models of reinforcement learning in the Basal Ganglia: From natural to artificial rats. *Adaptive Behavior*, 13(2), 131–148. <https://doi.org/10.1177/105971230501300205>
- Khan, H. A., Urstadt, K. R., Mostovoi, N. A., & Berridge, K. C. (2020). Mapping excessive „disgust“ in the brain: Ventral pallidum inactivation recruits distributed circuitry to make sweetness “disgusting”. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 20(1), 141–159. <https://doi.org/10.3758/s13415-019-00758-4>
- Klein-Flügge, M. C., Bongioanni, A., & Rushworth, M. F. S. (2022). Medial and orbital frontal cortex in decision-making and flexible behavior. *Neuron*, 110(17), 2743–2770. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2022.05.022>
- Kleinsorge, T., & Rinke, G. (2012). Effects of monetary incentives on task switching. *Experimental Psychology*, 59(4), 216–226. <https://doi.org/10.1027/1618-3169/a000146>
- Knutson, B., Fong, G. W., Adams, C. M., Varner, J. L., & Hommer, D. (2001). Dissociation of reward anticipation and outcome with event-related fMRI. *Neuroreport*, 12(17), 3683–3687. <https://doi.org/10.1097/00001756-200112040-00016>
- Kober, H., Kross, E. F., Mischel, W., Hart, C. L., & Ochsner, K. N. (2010a). Regulation of craving by cognitive strategies in cigarette smokers. *Drug and Alcohol Dependence*, 106(1), 52–55. <https://doi.org/10.1016/j.drugalcdep.2009.07.017>
- Kober, H., Mende-Siedlecki, P., Kross, E. F., Weber, J., Mischel, W., Hart, C. L., & Ochsner, K. N. (2010b). Prefrontal-striatal pathway underlies cognitive regulation of craving. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(33), 14811–14816. <https://doi.org/10.1073/pnas.1007779107>
- Koechlin, E., & Summerfield, C. (2007). An information theoretical approach to prefrontal executive function. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(6), 229–235. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.04.005>
- Kolk, S. M., & Rakic, P. (2022). Development of prefrontal cortex. *Neuropsychopharmacology*, 47(1), 41–57. <https://doi.org/10.1038/s41386-021-01137-9>
- Kool, W., & Botvinick, M. (2018). Mental labour. *Nature Human Behaviour*, 2(12), 899–908. <https://doi.org/10.1038/s41562-018-0401-9>
- Kool, W., McGuire, J. T., Rosen, Z. B., & Botvinick, M. M. (2010). Decision making and the avoidance of cognitive demand. *Journal of Experimental Psychology: General*, 139(4), 665–682. <https://doi.org/10.1037/a0020198>
- Kool, W., McGuire, J. T., Wang, G. J., & Botvinick, M. M. (2013). Neural and behavioral evidence for an intrinsic cost of self-control. *PLoS One*, 8(8), e72626. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24013455>
- Kool, W., Shenhav, A., & Botvinick, M. M. (2017). Cognitive control as cost-benefit decision making. In T. Egner (Hrsg.), *Wiley Handbook of Cognitive Control* (S. 167–189). Wiley.
- Kotabe, H. P., & Hofmann, W. (2015). On integrating the components of self-control. *Perspectives on Psychological Science*, 10(5), 618–638. <https://doi.org/10.1177/1745691615593382>
- Kotabe, H. P., Righetti, F., & Hofmann, W. (2019). How anticipated emotions guide self-control judgments. *Frontiers in Psychology*, 10, 1614. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.01614>
- Kouneiher, F., Charron, S., & Koechlin, E. (2009). Motivation and cognitive control in the human prefrontal cortex. *Nature Neuroscience*, 12(7), 939–945. <https://doi.org/10.1038/nn.2321>

- Krajovich, I., Lu, D., Camerer, C., & Rangel, A. (2012). The attentional drift-diffusion model extends to simple purchasing decisions. *Frontiers in Psychology*, 3(193). <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00193>
- Kräplin, A., Hofer, M., Poesch, S., Wolff, M., Krönke, K. M., Goschke, T., Bühringer, G., & Smolka, M. N. (2020). Impulsive decision-making predicts the course of substance-related and addictive disorders. *Psychopharmacology*, 237(9), 2709–2724. <https://doi.org/10.1007/s00213-020-05567-z>
- Kräplin, A., Joshanloo, M., Wolff, M., Krönke, K. M., Goschke, T., Bühringer, G., & Smolka, M. N. (2022). The relationship between executive functioning and addictive behavior: New insights from a longitudinal community study. *Psychopharmacology*, 239(11), 3507–3524. <https://doi.org/10.1007/s00213-022-06224-3>
- Krebs, R. M., Boehler, C. N., Roberts, K. C., Song, A. W., & Woldorff, M. G. (2012). The involvement of the dopaminergic mid-brain and cortico-striatal-thalamic circuits in the integration of reward prospect and attentional task demands. *Cerebral Cortex*, 22(3), 607–615. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhr134>
- Krönke, K. M., Wolff, M., Benz, A., & Goschke, T. (2015). Successful smoking cessation is associated with prefrontal cortical function during a Stroop task: A preliminary study. *Psychiatry Research*, 234(1), 52–56. <https://doi.org/10.1016/j.psychres.2015.08.005>
- Krönke, K. M., Wolff, M., Mohr, H., Kräplin, A., Smolka, M. N., Bühringer, G., & Goschke, T. (2018). Monitor yourself! Deficient error-related brain activity predicts real-life self-control failures. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 18(4), 622–637. <https://doi.org/10.3758/s13415-018-0593-5>
- Krönke, K. M., Wolff, M., Mohr, H., Kräplin, A., Smolka, M. N., Bühringer, G., & Goschke, T. (2020). Predicting real-life self-control from brain activity encoding the value of anticipated future outcomes. *Psychological Science*, 31(3), 268–279. <https://doi.org/10.1177/0956797619896357>
- Kruglanski, A. W., & Szumowska, E. (2020). Habitual behavior is goal-driven. *Perspectives on Psychological Science*, 15(5), 1256–1271. <https://doi.org/10.1177/1745691620917676>
- Kruschwitz, J. D., Ludwig, V. U., Waller, L., List, D., Wisniewski, D., Wolfensteller, U., Goschke, T., & Walter, H. (2018). Regulating craving by anticipating positive and negative outcomes: A multivariate pattern analysis and network connectivity approach. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 12, 297. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2018.00297>
- Kruschwitz, J. D., Kausch, A., Brovkin, A., Keshmirian, A., Paulus, M. P., Goschke, T., & Walter, H. (2019). Self-control is linked to interoceptive inference: Craving regulation and the prediction of aversive interoceptive states induced with inspiratory breathing load. *Cognition*, 193, 104028. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2019.104028>
- Kruschwitz, J. D., Goschke, T., Ahmed Mohamed Ali, E., Kraehe, A. C., Korb, F. M., & Walter, H. (2023). The role of anticipated emotions in self-control: Linking self-control and the anticipatory ability to engage emotions associated with upcoming events. *Frontiers in Psychology*, 14, 1152155. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2023.1152155>
- Kuhl, J. (1983). *Motivation, Konflikt und Handlungskontrolle*. Springer.
- Kuhl, J. (1985). Volitional mediators of cognitive-behavior consistency: Self-regulatory processes and actions versus state orientation. In J. Kuhl & J. Beckmann (Hrsg.), *Action control: From cognition to behavior* (S. 101–128). Springer.
- Kuhl, J. (1996). Wille und Freiheitserleben. Formen der Selbststeuerung. In J. Kuhl & H. Heckhausen (Hrsg.), *Enzyklopädie der Psychologie Serie IV, Band 4: Motivation, Volition und Handlung* (S. 665–765). Hogrefe.
- Kuhl, J. (2000). A functional-design approach to motivation and self-regulation: The dynamics of personality systems and interactions. In M. Boekaerts, P. R. Pintrich, & M. Zeidner (Hrsg.), *Handbook of self-regulation* (S. 111–169). Academic Press.
- Kuhl, J. (2001). A functional approach to motivation: The role of goal-enactment and self-regulation in current research on approach and avoidance. In A. Efklides, J. Kuhl, & R. M. Sorrentino (Hrsg.), *Trends and prospects in motivation research* (S. 239–268). Kluwer Academic Publishers.
- Kuhl, J. (2010). Individuelle Unterschiede in der Selbststeuerung. In J. Heckhausen & H. Heckhausen (Hrsg.), *Motivation und Handeln* (4. Aufl.). Springer.
- Kuhl, J., & Goschke, T. (1994). A theory of action control: Mental subsystems, modes of control, and volitional conflict-resolution strategies. In J. Kuhl & J. Beckmann (Hrsg.), *Volition and personality: Action versus state orientation* (S. 93–124). Hogrefe.
- Kukla, A. (1972). Foundations of an attributional theory of performance. *Psychological Review*, 79(6), 454–470. <https://doi.org/10.1037/h0033494>
- Kurzban, R., Duckworth, A., Kable, J., & Myers, J. (2013). An opportunity cost model of subjective effort and task performance. *The Behavioral and Brain Sciences*, 36, 661–679. <https://doi.org/10.1017/S0140525X12003196>
- Langdon, A. J., Sharpe, M. J., Schoenbaum, G., & Niv, Y. (2018). Model-based predictions for dopamine. *Current Opinion in Neurobiology*, 49, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2017.10.006>
- Le Bouc, R., Borderies, N., Carle, G., Robriquet, C., Vinckier, F., Daunizeau, J., Azuar, C., Levy, R., & Pessiglione, M. (2023). Effort avoidance as a core mechanism of apathy in frontotemporal dementia. *Brain*, 146(2), 712–726. <https://doi.org/10.1093/brain/awac427>
- Le Heron, C., Holroyd, C. B., Salamone, J., & Husain, M. (2019). Brain mechanisms underlying apathy. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 90(3), 302–312. <https://doi.org/10.1136/jnnp-2018-318265>
- Le Merrer, J., Becker, J. A., Befort, K., & Kieffer, B. L. (2009). Reward processing by the opioid system in the brain. *Physiological Reviews*, 89(4), 1379–1412. <https://doi.org/10.1152/physrev.00005.2009>
- LeDoux, J. E. (2000). Emotion circuits in the brain. *Annual Review of Neuroscience*, 23, 155–184. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.23.1.155>
- Levy, D. J., & Glimcher, P. W. (2012). The root of all value: A neural common currency for choice. *Current Opinion in Neurobiology*, 22(6), 1027–1038. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2012.06.001>
- Levy, R. (2024). The prefrontal cortex: From monkey to man. *Brain*, 147(3), 794–815. <https://doi.org/10.1093/brain/awad389>
- Liakoni, V., Modirshanechi, A., Gerstner, W., & Brea, J. (2021). Learning in volatile environments with the Bayes factor surprise. *Neural Computation*, 33(2), 269–340. [https://doi.org/10.1162/neo\\_a\\_01352](https://doi.org/10.1162/neo_a_01352)
- Lieder, F., Shenhav, A., Musslick, S., & Griffiths, T. L. (2018). Rational metareasoning and the plasticity of cognitive control. *PLoS Computational Biology*, 14(4), e1006043. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/29694347>
- Lin, Y. L., & Feng, T. Y. (2024). Lateralization of self-control over the dorsolateral prefrontal cortex in decision-making: A systematic review and meta-analytic evidence from noninvasive brain stimulation. *Cognitive Affective & Behavioral Neuroscience*, 24(1), 19–41. <https://doi.org/10.3758/s13415-023-01148-7>
- Lindgren, K. P., Hendershot, C. S., Ramirez, J. J., Bernat, E., Rangel-Gomez, M., Peterson, K. P., & Murphy, J. G. (2019). A dual process perspective on advances in cognitive science and alcohol use disorder. *Clinical Psychology Review*, 69, 83–96. <https://doi.org/10.1016/j.cpr.2018.04.002>

- Loewenstein, G. (1996). Out of control: Visceral influences on behavior. *Organizational Behavior and Human Decision Processes*, 65(3), 272–292.
- Loewenstein, G., Rick, S., & Cohen, J. D. (2008). Neuroeconomics. *Annual Review of Psychology*, 59(1), 647–672. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.59.103006.093710>
- Lopez, R. B., Hofmann, W., Wagner, D. D., Kelley, W. M., & Heatherton, T. F. (2014). Neural predictors of giving in to temptation in daily life. *Psychological Science*, 25(7), 1337–1344. <https://doi.org/10.1177/0956797614531492>
- Lopez, R. B., Milyavskaya, M., Hofmann, W., & Heatherton, T. F. (2016). Motivational and neural correlates of self-control of eating: A combined neuroimaging and experience sampling study in dieting female college students. *Appetite*, 103, 192–199. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2016.03.027>
- Lopez, R. B., Chen, P. A., Huckins, J. F., Hofmann, W., Kelley, W. M., & Heatherton, T. F. (2017). A balance of activity in brain control and reward systems predicts self-regulatory outcomes. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 12(5), 832–838. <https://doi.org/10.1093/scan/nsx004>
- Lopez-Gamundi, P., Yao, Y. W., Chong, T. T., Heekeren, H. R., Mas-Herrero, E., & Marco-Pallares, J. (2021). The neural basis of effort valuation: A meta-analysis of functional magnetic resonance imaging studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 131, 1275–1287. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.10.024>
- Lurquin, J. H., & Miyake, A. (2017). Challenges to ego-depletion research go beyond the replication crisis: A need for tackling the conceptual crisis. *Frontiers in Psychology*, 8, 568. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/28458647>
- Luscher, C., Robbins, T. W., & Everitt, B. J. (2020). The transition to compulsion in addiction. *Nature Reviews: Neuroscience*, 21(5), 247–263. <https://doi.org/10.1038/s41583-020-0289-z>
- Mackey, S., & Petrides, M. (2014). Architecture and morphology of the human ventromedial prefrontal cortex. *European Journal of Neuroscience*, 40(5), 2777–2796. <https://doi.org/10.1111/ejn.12654>
- MacKillop, J., Amlung, M. T., Few, L. R., Ray, L. A., Sweet, L. H., & Munafo, M. R. (2011). Delayed reward discounting and addictive behavior: A meta-analysis. *Psychopharmacology*, 216(3), 305–321. <https://doi.org/10.1007/s00213-011-2229-0>
- Maes, E. J. P., Sharpe, M. J., Usypchuk, A. A., Lozzi, M., Chang, C. Y., Gardner, M. P. H., Schoenbaum, G., & Iordanova, M. D. (2020). Causal evidence supporting the proposal that dopamine transients function as temporal difference prediction errors. *Nature Neuroscience*, 23(2), 176–178. <https://doi.org/10.1038/s41593-019-0574-1>
- Magen, E., Kim, B., Dweck, C. S., Gross, J. J., & McClure, S. M. (2014). Behavioral and neural correlates of increased self-control in the absence of increased willpower. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(27), 9786–9791. <https://doi.org/10.1073/pnas.1408991111>
- Mansouri, F. A., Tanaka, K., & Buckley, M. J. (2009). Conflict-induced behavioural adjustment: A clue to the executive functions of the prefrontal cortex. *Nature Reviews: Neuroscience*, 10(2), 141–152. <https://doi.org/10.1038/nrn2538>
- Markovic, D., Goschke, T., & Kiebel, S. J. (2021). Meta-control of the exploration-exploitation dilemma emerges from probabilistic inference over a hierarchy of time scales. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 21(3), 509–533. <https://doi.org/10.3758/s13415-020-00837-x>
- Mas-Herrero, E., Ferreri, L., Cardona, G., Zatorre, R. J., Pla-Junca, F., Antonijuan, R. M., Riba, J., Valle, M., & Rodriguez-Fornells, A. (2023). The role of opioid transmission in music-induced pleasure. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1520(1), 105–114. <https://doi.org/10.1111/nyas.14946>
- Master, S. L., Li, S., & Curtis, C. E. (2024). Trying harder: How cognitive effort sculpts neural representations during working memory. *The Journal of Neuroscience*, e0060242024. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.0060-24.2024>
- Mayr, U., Awh, E., & Laurey, P. (2003). Conflict adaptation effects in the absence of executive control. *Nature Neuroscience*, 6(5), 450–452.
- McClure, S. M., & Bickel, W. K. (2014). A dual-systems perspective on addiction: Contributions from neuroimaging and cognitive training. In G. R. Uhl (Hrsg.), *Addiction reviews* (Bd. 1327, S. 62–78). Wiley.
- McClure, S. M., York, M. K., & Montague, P. R. (2004). The neural substrates of reward processing in humans: The modern role of FMRI. *Neuroscientist*, 10(3), 260–268. <https://doi.org/10.1177/1073858404263526>
- McDannald, M. A., Takahashi, Y. K., Lopatina, N., Pietras, B. W., Jones, J. L., & Schoenbaum, G. (2012). Model-based learning and the contribution of the orbitofrontal cortex to the model-free world. *European Journal of Neuroscience*, 35(7), 991–996. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2011.07982.x>
- McKendrick, G., & Graziane, N. M. (2020). Drug-induced conditioned place preference and its practical use in substance use disorder research. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 14, 582147. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2020.582147>
- McTeague, L. M., Huemer, J., Carreon, D. M., Jiang, Y., Eickhoff, S. B., & Etkin, A. (2017). Identification of common neural circuit disruptions in cognitive control across psychiatric disorders. *American Journal of Psychiatry*, 174(7), 676–685. <https://doi.org/10.1176/appi.ajp.2017.16040400>
- Menon, V., & D'Esposito, M. (2022). The role of PFC networks in cognitive control and executive function. *Neuropsychopharmacology*, 47(1), 90–103. <https://doi.org/10.1038/s41386-021-01152-w>
- Menon, V., & Uddin, L. Q. (2010). Saliency, switching, attention and control: A network model of insula function. *Brain Structure & Function*, 214(5–6), 655–667. <https://doi.org/10.1007/s00429-010-0262-0>
- Metcalfe, J., & Mischel, W. (1999). A hot/cool-system analysis of delay of gratification: dynamics of willpower. *Psychological Review*, 106(1), 3–19. <https://doi.org/10.1037/0033-295x.106.1.3>
- Miller, E. K., & Cohen, J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review of Neuroscience*, 24, 167–202. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.24.1.167>
- Mischel, W., Ayduk, O., Berman, M. G., Casey, B. J., Gotlib, I. H., Jonides, J., et al. (2011). 'Willpower' over the life span: decomposing self-regulation. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 6(2), 252–256. <https://doi.org/10.1093/scan/nsq081>
- Moffitt, T. E., Arseneault, L., Belsky, D., Dickson, N., Hancox, R. J., Harrington, H., et al. (2011). A gradient of childhood self-control predicts health, wealth, and public safety. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(7), 2693–2698. <https://doi.org/10.1073/pnas.1010076108>
- Möller, M., Manohar, S., & Bogacz, R. (2022). Uncertainty-guided learning with scaled prediction errors in the basal ganglia. *PLoS Computational Biology*, 18(5), e1009816. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1009816>
- Montague, P. R., Hyman, S. E., & Cohen, J. D. (2004). Computational roles for dopamine in behavioural control. *Nature*, 431(7010), 760–767. <https://doi.org/10.1038/nature03015>
- Müller, J., Dreisbach, G., Goschke, T., Hensch, T., Lesch, K. P., & Brocke, B. (2007). Dopamine and cognitive control: The prospect of monetary gains influences the balance between flexibility and stability in a set-shifting paradigm. *European Journal of Neuroscience*, 26(12), 3661–3668. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2007.05949.x>

- Murayama, K., & Jach, H. (2024). A critique of motivation constructs to explain higher-order behavior: We should unpack the black box. *Behavioral and Brain Sciences*, 1–53. <https://doi.org/10.1017/S0140525X24000025>
- Musslick, S., & Cohen, J. D. (2021). Rationalizing constraints on the capacity for cognitive control. *Trends in Cognitive Sciences*, 25(9), 757–775. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2021.06.001>
- Musslick, S., Bizyaeva, A.S., Agaron, S., Leonard, N.E. & Cohen, J. (2019). Stability-Flexibility Dilemma in Cognitive Control: A Dynamical System Perspective. In A. K. Goel, C.M. Seifert, & C. Freksa (Eds.), *Proceedings of the 41st Annual Conference of the Cognitive Science Society*, 2420–2426. Montreal, QB, Cognitive Science Society.
- Musslick, S., Cohen, J. D., & Goschke, T. (2024). Meta-control. In J. Stein (Hrsg.), *Reference Module in Neuroscience and Biobehavioral Psychology*. Elsevier.
- Myrseth, K. O. R., Fishbach, A., & Trope, Y. (2009). Counteractive self-control. *Psychological Science*, 20(2), 159–163. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2009.02268.x>
- Nassar, M. R., Wilson, R. C., Heasly, B., & Gold, J. I. (2010). An approximately Bayesian delta-rule model explains the dynamics of belief updating in a changing environment. *Journal of Neuroscience*, 30(37), 12366–12378. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0822-10.2010>
- Nassar, M. R., Rumsey, K. M., Wilson, R. C., Parikh, K., Heasly, B., & Gold, J. I. (2012). Rational regulation of learning dynamics by pupil-linked arousal systems. *Nature Neuroscience*, 15(7), 1040–1046. <https://doi.org/10.1038/nn.3130>
- Navon, D. (1984). Resources – A theoretical soup stone? *Psychological Review*, 91(2), 216–234. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.91.2.216>
- Neumann, O. (1987). Beyond capacity: A functional view of attention. In H. Heuer & A. F. Sanders (Hrsg.), *Perspectives on perception and action* (S. 361–394). Erlbaum.
- Nguyen, D., Naffziger, E. E., & Berridge, K. C. (2021). Positive affect: Nature and brain bases of liking and wanting. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 39, 72–78. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2021.02.013>
- Nielsen, K. S., Gwozdz, W., & De Ridder, D. (2019). Unraveling the relationship between trait self-control and subjective well-being: The mediating role of four self-control strategies. *Frontiers in Psychology*, 10, 706. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/30971998>
- Niendam, T. A., Laird, A. R., Ray, K. L., Dean, Y. M., Glahn, D. C., & Carter, C. S. (2012). Meta-analytic evidence for a superordinate cognitive control network subserving diverse executive functions. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 12(2), 241–268. <https://doi.org/10.3758/s13415-011-0083-5>
- Niv, Y. (2019). Learning task-state representations. *Nature Neuroscience*, 22(10), 1544–1553. <https://doi.org/10.1038/s41593-019-0470-8>
- Nutt, D. J., Lingford-Hughes, A., Erritzoe, D., & Stokes, P. R. (2015). The dopamine theory of addiction: 40 years of highs and lows. *Nature Reviews: Neuroscience*, 16(5), 305–312. <https://doi.org/10.1038/nrn3939>
- O’Connell, G., Hsu, C. T., Christakou, A., & Chakrabarti, B. (2018). Thinking about others and the future: Neural correlates of perspective taking relate to preferences for delayed rewards. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 18(1), 35–42. <https://doi.org/10.3758/s13415-017-0550-8>
- O’Doherty, J. P., Dayan, P., Friston, K., Critchley, H., & Dolan, R. J. (2003). Temporal difference models and reward-related learning in the human brain. *Neuron*, 38(2), 329–337. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(03\)00169-7](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(03)00169-7)
- O’Neal, T. J., Bernstein, M. X., MacDougall, D. J., & Ferguson, S. M. (2022). A conditioned place preference for heroin is signaled by increased dopamine and direct pathway activity and decreased indirect pathway activity in the Nucleus accumbens. *Journal of Neuroscience*, 42(10), 2011–2024. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1451-21.2021>
- Olds, J. (1958). Self-stimulation of the brain; its use to study local effects of hunger, sex, and drugs. *Science*, 127(3294), 315–324. <https://doi.org/10.1126/science.127.3294.315>
- Olds, J., & Milner, P. (1954). Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and other regions of rat brain. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 47(6), 419–427. <https://doi.org/10.1037/h0058775>
- Overmeyer, R., Berghäuser, J., Dieterich, R., Wolff, M., Goschke, T., & Endrass, T. (2020). The error-related negativity predicts self-control failures in daily life. *Frontiers in Human Neuroscience*, 14, 614979. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2020.614979>
- Padoa-Schioppa, C., & Conen, K. E. (2017). Orbitofrontal cortex: A neural circuit for economic decisions. *Neuron*, 96(4), 736–754. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2017.09.031>
- Pappens, M., Smets, E., Vansteenwegen, D., Van Den Bergh, O., & Van Diest, I. (2012). Learning to fear suffocation: a new paradigm for interoceptive fear conditioning. *Psychophysiology*, 49(6), 821–828. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2012.01357.x>
- Parro, C., Dixon, M. L., & Christoff, K. (2018). The neural basis of motivational influences on cognitive control. *Human Brain Mapping*, 39(12), 5097–5111. <https://doi.org/10.1002/hbm.24348>
- Parvizi, J., Rangarajan, V., Shirer, W. R., Desai, N., & Greicius, M. D. (2013). The will to persevere induced by electrical stimulation of the human cingulate gyrus. *Neuron*, 80(6), 1359–1367. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.10.057>
- Paschke, L. M., Walter, H., Steimke, R., Ludwig, V. U., Gaschler, R., Schubert, T., & Stelzel, C. (2015). Motivation by potential gains and losses affects control processes via different mechanisms in the attentional network. *Neuroimage*, 111, 549–561. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.02.047>
- Passingham, R. E. (2021). *Understanding the prefrontal cortex. Selective advantage, connectivity, and neural operations*. Oxford University Press.
- Paulus, M. P. P., Flagan, T., Simmons, A. N., Gillis, K., Kotturi, S., Thom, N., et al. (2012). Subjecting elite athletes to inspiratory breathing load reveals behavioral and neural signatures of optimal performers in extreme environments. *PloS One*, 7(1), e29394. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22276111>
- Pecina, S., Smith, K. S., & Berridge, K. C. (2006). Hedonic hot spots in the brain. *Neuroscientist*, 12(6), 500–511. <https://doi.org/10.1177/1073858406293154>
- Pelley, M., Haselgrove, M., & Esber, G. (2012). Modeling attention in associative learning: Two processes or one? *Learning & Behavior*, 40, 292–304. <https://doi.org/10.3758/s13420-012-0084-4>
- Perin, C. T. (1942). Behavior potentiality as a joint function of the amount of training and the degree of hunger at the time of extinction. *Journal of Experimental Psychology*, 30(2), 93–113. <https://doi.org/10.1037/h0058987>
- Pessoa, L., & Adolphs, R. (2010). Emotion processing and the amygdala: From a ‘low road’ to ‘many roads’ of evaluating biological significance. *Nature Reviews: Neuroscience*, 11(11), 773–783. <https://doi.org/10.1038/nrn2920>
- Peters, J., & Büchel, C. (2010a). Episodic future thinking reduces reward delay discounting through an enhancement of prefrontal-midtemporal interactions. *Neuron*, 66(1), 138–148. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.03.026>
- Peters, J., & Büchel, C. (2010b). Neural representations of subjective reward value. *Behavioural Brain Research*, 213(2), 135–141. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.04.031>

- Piray, P., & Daw, N. D. (2021). A model for learning based on the joint estimation of stochasticity and volatility. *Nature Communications*, 12(1), 6587. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26731-9>
- Pizzagalli, D. A., & Roberts, A. C. (2022). Prefrontal cortex and depression. *Neuropsychopharmacology*, 47(1), 225–246. <https://doi.org/10.1038/s41386-021-01101-7>
- Preuss, T. M., & Wise, S. P. (2021). Evolution of prefrontal cortex. *Neuropsychopharmacology*. <https://doi.org/10.1038/s41386-021-01076-5>
- Rac-Lubashevsky, R., & Frank, M. J. (2021). Analogous computations in working memory input, output and motor gating: Electrophysiological and computational modeling evidence. *PLoS Computational Biology*, 17(6), e1008971. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1008971>
- Raio, C. M., & Glimcher, P. W. (2021). Quantifying the subjective cost of self-control in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(35), e2018726118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2018726118>
- Rangel, A., & Clithero, J. A. (2014). The computation of stimulus values in simple choice. In P. W. Glimcher & E. Fehr (Hrsg.), *Neuroeconomics. Decision making and the brain* (2. Aufl., S. 125–148). Academic Press.
- Razmi, N., & Nassar, M. R. (2021). Adaptive learning through temporal dynamics of state representation. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2020.08.03.231068>
- Redish, A. D., Jensen, S., & Johnson, A. (2008). A unified framework for addiction: Vulnerabilities in the decision process. *Behavioral and Brain Sciences*, 31(4), 415–437; discussion 437–487. <https://doi.org/10.1017/S0140525X0800472X>
- Rescorla, R. A., & Wagner, A. R. (1972). A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. In A. H. Black & W. F. Prokasy (Hrsg.), *Classical conditioning II: Current research and theory* (S. 64–99). Appleton-Century-Crofts.
- Richter, M., Gendolla, G. H. E., & Wright, R. A. (2016). Three decades of research on motivational intensity theory: What we have learned about effort and what we still don't know. In A. J. Elliot (Hrsg.), *Advances in motivation science* (Bd. 3, S. 149–186). Academic Press.
- Rideout, H. J., & Parker, L. A. (1996). Morphine enhancement of sucrose palatability: Analysis by the taste reactivity test. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 53(3), 731–734. [https://doi.org/10.1016/0091-3057\(95\)02077-2](https://doi.org/10.1016/0091-3057(95)02077-2)
- Riggall, A. C., & Postle, B. R. (2012). The relationship between working memory storage and elevated activity as measured with functional magnetic resonance imaging. *Journal of Neuroscience*, 32(38), 12990–12998. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1892-12.2012>
- Rive, M. M., van Rooijen, G., Veltman, D. J., Phillips, M. L., Schene, A. H., & Ruhe, H. G. (2013). Neural correlates of dysfunctional emotion regulation in major depressive disorder. A systematic review of neuroimaging studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 37, 2529–2553. <https://doi.org/10.1016/j.neubio-rev.2013.07.018>
- Robinson, T. E., & Berridge, K. C. (2008). Review. The incentive sensitization theory of addiction: some current issues. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 363(1507), 3137–3146. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0093>
- Rodriguez-Nieto, G., Seer, C., Sidlauskaitė, J., Vleugels, L., Van Roy, A., Hardwick, R., & Swinnen, S. (2022). Inhibition, Shifting and Updating: Inter and intra-domain commonalities and differences from an executive functions activation likelihood estimation meta-analysis. *Neuroimage*, 264, 119665. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2022.119665>
- Routtenberg, A., & Lindy, J. (1965). Effects of the availability of rewarding septal and hypothalamic stimulation on bar pressing for food under conditions of deprivation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 60(2), 158–161. <https://doi.org/10.1037/h0022365>
- Rudebeck, P. H., & Murray, E. A. (2014). The orbitofrontal oracle: Cortical mechanisms for the prediction and evaluation of specific behavioral outcomes. *Neuron*, 84(6), 1143–1156. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.10.049>
- Rudebeck, P. H., & Rich, E. L. (2018). Orbitofrontal cortex. *Current Biology*, 28(18), R1083–R1088. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.018>
- Ruel, A., Devine, S., & Eppinger, B. (2021). Resource-rational approach to meta-control problems across the lifespan. *Wiley Interdisciplinary Reviews-Cognitive Science*, 12(5), e1556. <https://doi.org/10.1002/wcs.1556>
- Salamone, J. D., & Correa, M. (2024). The neurobiology of motivational aspects of motivation: Exertion of effort, effort-based decision making, and the role of dopamine. *Annual Review of Psychology*, 75, 1–32. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-020223-012208>
- Salamone, J. D., Arizzi, M. N., Sandoval, M. D., Cervone, K. M., & Aberman, J. E. (2002). Dopamine antagonists alter response allocation but do not suppress appetite for food in rats: Contrast between the effects of SKF 83566, raclopride, and fenfluramine on a concurrent choice task. *Psychopharmacology*, 160(4), 371–380. <https://doi.org/10.1007/s00213-001-0994-x>
- Salamone, J. D., Correa, M., Yang, J. H., Rotolo, R., & Presby, R. (2018). Dopamine, effort-based choice, and behavioral economics: Basic and translational research. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 12, 52. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/29628879>
- Santens, E., Claes, L., Dierckx, E., & Dom, G. (2020). Effortful control – A transdiagnostic dimension underlying internalizing and externalizing psychopathology. *Neuropsychobiology*, 79(4–5), 255–269. <https://doi.org/10.1159/000506134>
- Schacter, D. L., Benoit, R. G., & Szpunar, K. K. (2017). Episodic future thinking: Mechanisms and functions. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 17, 41–50. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.06.002>
- Scherbaum, S., Fischer, R., Dshemuchadse, M., & Goschke, T. (2011). The dynamics of cognitive control: Evidence for within-trial conflict adaptation from frequency-tagged EEG. *Psychophysiology*, 48(5), 591–600. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2010.01137.x>
- Schmidt, J. R. (2019). Evidence against conflict monitoring and adaptation: An updated review. *Psychonomic Bulletin and Review*, 26(3), 753–771. <https://doi.org/10.3758/s13423-018-1520-z>
- Schoenbaum, G., Roesch, M. R., Stalnaker, T. A., & Takahashi, Y. K. (2009). A new perspective on the role of the orbitofrontal cortex in adaptive behaviour. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(12), 885–892. <https://doi.org/10.1038/nrn2753>
- Scholtz, S., Goldstone, A. P., & le Roux, C. W. (2015). Changes in reward after gastric bypass: The advantages and disadvantages. *Current Atherosclerosis Reports*, 17(10), 61. <https://doi.org/10.1007/s11883-015-0534-5>
- Scholz, C., Chan, H. Y., Poldrack, R. A., de Ridder, D. T. D., Smidts, A., & van der Laan, L. N. (2022). Can we have a second helping? A preregistered direct replication study on the neurobiological mechanisms underlying self-control. *Human Brain Mapping*, 43(16), 4995–5016. <https://doi.org/10.1002/hbm.26065>
- van Schouwenburg, M., Aarts, E., & Cools, R. (2010). Dopaminergic modulation of cognitive control: Distinct roles for the prefrontal cortex and the basal ganglia. *Current Pharmaceutical Design*, 16(18), 2026–2032. <https://doi.org/10.2174/138161210791293097>

- Schuck, N. W., Cai, M. B., Wilson, R. C., & Niv, Y. (2016). Human orbitofrontal cortex represents a cognitive map of state space. *Neuron*, 91(6), 1402–1412. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2016.08.019>
- Schuck, N. W., Wilson, R., & Niv, Y. (2018). A state representation for reinforcement learning and decision-making in the Orbitofrontal Cortex. In R. Morris, A. Bornstein, & A. Shenhav (Hrsg.), *Goal-Directed Decision Making* (S. 259–278). Academic Press.
- Schultz, W. (2016). Dopamine reward prediction error coding. *Dialogues in Clinical Neuroscience*, 18(1), 23–32. <https://doi.org/10.31887/DCNS.2016.18.1/wschultz>
- Schultz, W. (2017). Reward prediction error. *Current Biology*, 27(10), R369–R371. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.02.064>
- Schultz, W. (2024). A dopamine mechanism for reward maximization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 121(20), e2316658121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2316658121>
- Schultz, W., & Dickinson, A. (2000). Neuronal coding of prediction errors. *Annual Review of Neuroscience*, 23, 473–500. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.23.1.473>
- Schultz, W., Dayan, P., & Montague, P. R. (1997). A neural substrate of prediction and reward. *Science*, 275(5306), 1593–1599. <https://doi.org/10.1126/science.275.5306.1593>
- Schultz, W., Tremblay, L., & Hollerman, J. R. (1998). Reward prediction in primate basal ganglia and frontal cortex. *Neuropharmacology*, 37(4–5), 421–429. [https://doi.org/10.1016/s0028-3908\(98\)00071-9](https://doi.org/10.1016/s0028-3908(98)00071-9)
- Schultz, W., Stauffer, W. R., & Lak, A. (2017). The phasic dopamine signal maturing: From reward via behavioural activation to formal economic utility. *Current Opinion in Neurobiology*, 43, 139–148. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2017.03.013>
- Schulz, E., & Gershman, S. J. (2019). The algorithmic architecture of exploration in the human brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 55, 7–14. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2018.11.003>
- Seger, C. A. (2018). Corticostriatal foundations of habits. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 20, 153–160. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2018.01.006>
- Seymour, B., O'Doherty, J. P., Dayan, P., Koltzenburg, M., Jones, A. K., Dolan, R. J., Friston, K. J., & Frackowiak, R. S. (2004). Temporal difference models describe higher-order learning in humans. *Nature*, 429(6992), 664–667. <https://doi.org/10.1038/nature02581>
- Shallice, T., & Cipolotti, L. (2018). The prefrontal cortex and neurological impairments of active thought. *Annual Review of Psychology*, 69, 157–180. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010416-044123>
- Shenhav, A., Botvinick, M. M., & Cohen, J. D. (2013). The expected value of control: An integrative theory of anterior cingulate cortex function. *Neuron*, 79(2), 217–240. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.07.007>
- Shenhav, A., Cohen, J., & Botvinick, M. (2016). Dorsal anterior cingulate cortex and the value of control. *Nature Neuroscience*, 19, 1286–1291. <https://doi.org/10.1038/nn.4384>
- Shenhav, A., Musslick, S., Lieder, F., Kool, W., Griffiths, T. L., Cohen, J. D., & Botvinick, M. M. (2017). Toward a rational and mechanistic account of mental effort. *Annual Review of Neuroscience*, 40, 99–124. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-072116-031526>
- Shenhav, A., Fahey, M. P., & Grahek, I. (2021). Decomposing the motivation to exert mental effort. *Current Directions in Psychological Science*, 30(4), 307–314. <https://doi.org/10.1177/09637214211009510>
- Shettleworth, S. J. (1975). Reinforcement and the organization of behavior in golden hamsters: Hunger, environment, and food reinforcement. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 1(1), 56–87. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.1.1.56>
- Silvestrini, N., Musslick, S., Berry, A. S., & Vassena, E. (2023). An integrative effort: Bridging motivational intensity theory and recent neurocomputational and neuronal models of effort and control allocation. *Psychological Review*, 130(4), 1081–1103. <https://doi.org/10.1037/rev0000372>
- Simoens, J., Verguts, T., & Braem, S. (2024). Learning environment-specific learning rates. *PLoS Computational Biology*, 20(3), e1011978. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1011978>
- 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(Pt 9), 1720–1733. <https://doi.org/10.1093/brain/124.9.1720>
- Soltani, A., & Izquierdo, A. (2019). Adaptive learning under expected and unexpected uncertainty. *Nature Reviews: Neuroscience*, 20(10), 635–644. <https://doi.org/10.1038/s41583-019-0180-y>
- Soltani, A., & Koehlin, E. (2022). Computational models of adaptive behavior and prefrontal cortex. *Neuropsychopharmacology*, 47(1), 58–71. <https://doi.org/10.1038/s41386-021-01123-1>
- Soutschek, A., Ruff, C. C., Strombach, T., Kalenscher, T., & Tobler, P. N. (2016). Brain stimulation reveals crucial role of overcoming self-centeredness in self-control. *Sci Adv*, 2(10), e1600992. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600992>
- Soutschek, A., Ugazio, G., Crockett, M. J., Ruff, C. C., Kalenscher, T., & Tobler, P. N. (2017). Binding oneself to the mast: Stimulating frontopolar cortex enhances precommitment. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 12(4), 635–642. <https://doi.org/10.1093/scan/nsw176>
- Soutschek, A., Kang, P., Ruff, C. C., Hare, T. A., & Tobler, P. N. (2018). Brain stimulation over the frontopolar cortex enhances motivation to exert effort for reward. *Biological Psychiatry*, 84(1), 38–45. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2017.11.007>
- Speranza, L., di Porzio, U., Viggiano, D., de Donato, A., & Volpicelli, F. (2021). Dopamine: The neuromodulator of long-term synaptic plasticity, reward and movement control. *Cells*, 10(4), 735. <https://doi.org/10.3390/cells10040735>
- Stalnaker, T. A., Cooch, N. K., & Schoenbaum, G. (2015). What the orbitofrontal cortex does not do. *Nature Neuroscience*, 18(5), 620–627. <https://doi.org/10.1038/nn.3982>
- Starkweather, C. K., & Uchida, N. (2021). Dopamine signals as temporal difference errors: Recent advances. *Current Opinion in Neurobiology*, 67, 95–105. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2020.08.014>
- Starkweather, C. K., Babayan, B. M., Uchida, N., & Gershman, S. J. (2017). Dopamine reward prediction errors reflect hidden-state inference across time. *Nature Neuroscience*, 20(4), 581–589. <https://doi.org/10.1038/nn.4520>
- Strack, F., & Deutsch, R. (2004). Reflective and impulsive determinants of social behavior. *Personality and Social Psychology Review*, 8(3), 220–247. [https://doi.org/10.1207/s15327957pspr0803\\_1](https://doi.org/10.1207/s15327957pspr0803_1)
- Strombach, T., Weber, B., Hangebrauk, Z., Kenning, P., Karipidis, I. I., Tobler, P. N., & Kalenscher, T. (2015). Social discounting involves modulation of neural value signals by temporoparietal junction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(5), 1619–1624. <https://doi.org/10.1073/pnas.1414715112>
- Studer, B., Koch, C., Knecht, S., & Kalenscher, T. (2019). Conquering the inner couch potato: Precommitment is an effective strategy to enhance motivation for effortful actions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 374(1766), 20180131. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0131>
- Stürmer, B., Leuthold, H., Soetens, E., Schröter, H., & Sommer, W. (2002). Control over location-based response activation in the

- Simon task: Behavioral and electrophysiological evidence. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 28(6), 1345–1363. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.28.6.1345>
- Stuss, D. T., & Knight, R. T. (2013). *Handbook of frontal lobe function* (2. Aufl.). Oxford University Press.
- Suddendorf, T., & Corballis, M. C. (2007). The evolution of foresight: What is mental time travel, and is it unique to humans? *Behavioral and Brain Sciences*, 30(3), 299–313; Diskussion: 313–251. <https://doi.org/10.1017/S0140525X07001975>
- Sutton, R. S., & Barto, A. G. (1998). *Reinforcement learning: An introduction*. MIT Press.
- Szpunar, K. K., Spreng, R. N., & Schacter, D. L. (2014). A taxonomy of prospection: Introducing an organizational framework for future-oriented cognition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(52), 18414–18421. <https://doi.org/10.1073/pnas.1417144111>
- Tang, Y. Y., Posner, M. I., Rothbart, M. K., & Volkow, N. D. (2015). Circuitry of self-control and its role in reducing addiction. *Trends in Cognitive Sciences*, 19(8), 439–444. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2015.06.007>
- 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(2), 271–324. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3506.2004.00263.x>
- Teffer, K., & Semendeferi, K. (2012). Human prefrontal cortex: Evolution, development, and pathology. *Progress in Brain Research*, 195, 191–218. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53860-4.00009-X>
- Thomson, K. S., & Oppenheimer, D. M. (2022). The “effort elephant” in the room: What is effort, anyway? *Perspectives on Psychological Science*, 17(6), 1633–1652. <https://doi.org/10.1177/17456916211064896>
- Thorndike, E. L. (1898). Animal intelligence: An experimental study of the associative processes in animals. *The Psychological Review: Monograph Supplements*, 2(4), i–109. <https://doi.org/10.1037/h0092987>
- Timberlake, W. (2001). Motivational modes in behavior systems. In R. R. Mowrer & S. B. Klein (Hrsg.), *Klein Handbook of contemporary learning theories* (S. 155–209). Lawrence Erlbaum Associates Publishers.
- Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, 55(4), 189–208. <https://doi.org/10.1037/h0061626>
- Tolman, E. C. (1949). There is more than one kind of learning. *Psychological Review*, 56(3), 144–155. <https://doi.org/10.1037/h0055304>
- Tomov, M. S., Truong, V. Q., Hundia, R. A., & Gershman, S. J. (2020). Dissociable neural correlates of uncertainty underlie different exploration strategies. *Nat Commun*, 11(1), 2371. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15766-z>
- Trope, Y., & Fishbach, A. (2000). Counteractive self-control in overcoming temptation. *Journal of Personality and Social Psychology*, 79(4), 493–506. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.79.4.493>
- Turner, B. M., Rodriguez, C. A., Liu, Q., Molloy, M. F., Hoogendijk, M., & McClure, S. M. (2019). On the neural and mechanistic bases of self-control. *Cerebral Cortex*, 29(2), 732–750. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhx355>
- Ullsperger, M., Bylsma, L. M., & Botvinick, M. M. (2005). The conflict adaptation effect: It's not just priming. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 5(4), 467–472. <http://cabn.psychonomic-journals.org/content/5/4/467.full.pdf>
- Ullsperger, M., Danielmeier, C., & Jocham, G. (2014a). Neurophysiology of performance monitoring and adaptive behavior. *Physiological Reviews*, 94(1), 35–79. <https://doi.org/10.1152/physrev.00041.2012>
- Ullsperger, M., Fischer, A. G., Nigbur, R., & Endrass, T. (2014b). Neural mechanisms and temporal dynamics of performance monitoring. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(5), 259–267. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.02.009>
- Urmitsky, O. (2017). The role of psychological connectedness to the future self in decisions over time. *Current Directions in Psychological Science*, 26(1), 34–39. <https://doi.org/10.1177/0963721416668810>
- Van Hamme, L. J., & Wasserman, E. A. (1994). Cue competition in causality judgments: The role of nonpresentation of compound stimulus elements. *Learning and Motivation*, 25, 127–151.
- Volkow, N. D., & Baler, R. D. (2015). NOW vs LATER brain circuits: Implications for obesity and addiction. *Trends in Neurosciences*, 38(6), 345–352. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2015.04.002>
- de Vries, R., de Vet, E., de Graaf, K., & Boesveldt, S. (2020). Foraging minds in modern environments: High-calorie and savory-taste biases in human food spatial memory. *Appetite*, 152, 104718. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2020.104718>
- de Vries, R., Boesveldt, S., & de Vet, E. (2022). Human spatial memory is biased towards high-calorie foods: A cross-cultural online experiment. *The International Journal of Behavioral Nutrition and Physical Activity*, 19(1), 14. <https://doi.org/10.1186/s12966-022-01252-w>
- Walter, H., Kausch, A., Dorfschmidt, L., Waller, L., Chinichian, N., Veer, I., et al. (2020). Self-control and interoception: Linking the neural substrates of craving regulation and the prediction of aversive interoceptive states induced by inspiratory breathing restriction. *Neuroimage*, 215, 116841. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.116841>
- Walton, M. E., & Bouret, S. (2019). What is the relationship between dopamine and effort? *Trends in Neurosciences*, 42(2), 79–91. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2018.10.001>
- Wang, K. S., Smith, D. V., & Delgado, M. R. (2016). Using fMRI to study reward processing in humans: Past, present, and future. *Journal of Neurophysiology*, 115(3), 1664–1678. <https://doi.org/10.1152/jn.00333.2015>
- Waszak, F., Cardoso-Leite, P., & Hughes, G. (2012). Action effect anticipation: Neurophysiological basis and functional consequences. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 36(2), 943–959. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.11.004>
- Watts, T. W., Duncan, G. J., & Quan, H. (2018). Revisiting the Marshmallow test: A conceptual replication investigating links between early delay of gratification and later outcomes. *Psychological Science*, 29(7), 1159–1177. <https://doi.org/10.1177/0956797618761661>
- van der Wel, P., & van Steenbergen, H. (2018). Pupil dilation as an index of effort in cognitive control tasks: A review. *Psychon Bull Rev*, 25(6), 2005–2015. <https://doi.org/10.3758/s13423-018-1432-y>
- Westbrook, A., & Braver, T. S. (2015). Cognitive effort: A neuroeconomic approach. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 15(2), 395–415. <https://doi.org/10.3758/s13415-015-0334-y>
- Westbrook, A., Kester, D., & Braver, T. S. (2013). What is the subjective cost of cognitive effort? Load, trait, and aging effects revealed by economic preference. *PLoS One*, 8(7), e68210. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23894295>
- Westbrook, A., Lamichhane, B., & Braver, T. (2019). The subjective value of cognitive effort is encoded by a domain-general valuation network. *Journal of Neuroscience*, 39(20), 3934–3947. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3071-18.2019>
- Westbrook, A., Frank, M. J., & Cools, R. (2021). A mosaic of cost-benefit control over cortico-striatal circuitry. *Trends in Cognitive Sciences*, 25(8), 710–721. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2021.04.007>

- White, N. M., Packard, M. G., & Hiroi, N. (1991). Place conditioning with dopamine D1 and D2 agonists injected peripherally or into nucleus accumbens. *Psychopharmacology*, 103(2), 271–276. <https://doi.org/10.1007/BF02244216>
- Wise, R. A., & Robble, M. A. (2020). Dopamine and addiction. *Annual Review of Psychology*, 71, 79–106. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010418-103337>
- Wisniewski, D., Goschke, T., & Haynes, J. D. (2016). Similar coding of freely chosen and externally cued intentions in a frontoparietal network. *Neuroimage*, 134, 450–458. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.04.044>
- de Wit, S., Kindt, M., Knot, S. L., Verhoeven, A. A. C., Robbins, T. W., Gasull-Camos, J., Evans, M., Mirza, H., & Gillan, C. M. (2018). Shifting the balance between goals and habits: Five failures in experimental habit induction. *Journal of Experimental Psychology: General*, 147(7), 1043–1065. <https://doi.org/10.1037/xge0000402>
- Wolff, M., Krönke, K. M., Venz, J., Kräplin, A., Bühlinger, G., Smolka, M. N., & Goschke, T. (2016). Action versus state orientation moderates the impact of executive functioning on real-life self-control. *Journal of Experimental Psychology: General*, 145(12), 1635–1653. <https://doi.org/10.1037/xge0000229>
- Wood, W., & Runger, D. (2016). Psychology of habit. *Annual Review of Psychology*, 67(1), 289–314. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-122414-033417>
- Xue, G. (2018). The neural representations underlying human episodic memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 22(6), 544–561. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2018.03.004>
- Yagishita, S. (2020). Transient and sustained effects of dopamine and serotonin signaling in motivation-related behavior. *Psychiatry and Clinical Neurosciences*, 74(2), 91–98. <https://doi.org/10.1111/pcn.12942>
- Yagishita, S. (2023). Cellular bases for reward-related dopamine actions. *Neuroscience Research*, 188, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.neures.2022.12.003>
- Yan, C., Su, L., Wang, Y., Xu, T., Yin, D. Z., Fan, M. X., et al. (2016). Multivariate neural representations of value during reward anticipation and consummation in the human orbitofrontal cortex. *Scientific Reports*, 6, 29079. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/27378417>
- Yee, D. M., & Braver, T. S. (2018). Interactions of motivation and cognitive control. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 19, 83–90. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.11.009>
- Yee, D. M., Crawford, J. L., Lamichhane, B., & Braver, T. S. (2021). Dorsal anterior cingulate cortex encodes the integrated incentive motivational value of cognitive task performance. *Journal of Neuroscience*, 41(16), 3707–3720. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2550-20.2021>
- Yeung, N. (2014). Conflict monitoring and cognitive control. *The Oxford handbook of cognitive neuroscience: The Cutting Edges*, 2, 275–299. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199988709.013.0018>
- Yonelinas, A. P., Ranganath, C., Ekstrom, A. D., & Wiltgen, B. J. (2019). A contextual binding theory of episodic memory: systems consolidation reconsidered. *Nature Reviews Neuroscience*, 20(6), 364–375. <https://doi.org/10.1038/s41583-019-0150-4>
- Yu, R. (2015). Choking under pressure: The neuropsychological mechanisms of incentive-induced performance decrements. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 9, 19. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2015.00019>
- Zauberman, G., Kim, B. K., Malkoc, S. A., & Bettman, J. R. (2009). Discounting time and time discounting: Subjective time perception and intertemporal preferences. *Journal of Marketing Research*, XLVI, 543–556.
- Zhou, J., Gardner, M. P. H., & Schoenbaum, G. (2021). Is the core function of orbitofrontal cortex to signal values or make predictions? *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 41, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2021.02.011>