

经济决策的神经化学与遗传基础

马庆国^{①②*}, 沈强^{①②}, 李典典^{①②}, 卞军^{①②}

① 浙江大学管理学院, 杭州 310058;

② 浙江大学神经管理学实验室, 杭州 310027

* 联系人, E-mail: maqingguo3669@zju.edu.cn

2010-06-07 收稿, 2010-08-04 接受

国家自然科学基金重大研究计划重点支持项目(90924304)、国家社会科学基金(08BJL054)、教育部哲学社会科学研究重大课题攻关项目(09JZD0006)、浙江省社会科学基金(09CGGL008YBB, 06CGSH06YB)资助

摘要 神经成像技术的快速发展,使得经济决策研究进入了一个新阶段,即在行为决策科学、行为经济学的基础上,借鉴自然科学的研究手段与方法开展跨学科领域的探索,神经经济学在本世纪诞生并迅猛发展.随着该交叉学科研究的进一步深入,遗传学、基因组学等更多自然科学学科也开始与经济决策研究结合,使得研究者从个体的微观视角对经济决策的理论与观点进行更为深入地理解和阐释.最新的研究表明,大脑内的神经递质与人们的包括经济决策在内的决策紧密相关,而决定大脑神经递质的遗传基因又通过影响神经递质的水平与功能,间接地影响人们的决策行为.本文以神经递质多巴胺、5-羟色胺、催产素为例,着重介绍大脑内的3种神经递质及其对应的相关基因与人们经济决策中风险决策、社会决策的密切联系与内在机理.

关键词

经济决策
神经化学
遗传
神经递质

自1849年达尔文发表《物种起源》以来,科学家们便开始尝试从不同的视角对人类的演化历程进行研究.经过长期不懈的努力,如今古生物学家已经提出了相当完整的人类物种发展史.在生命科学领域,1953年沃森和克里克共同提出了DNA分子的双螺旋结构,标志着生物学的发展从此进入了分子生物学阶段.历经半个多世纪的发展,基因学家已经能够从基因与分子的微观水平来解释个体生命活动背后的机理,而生物化学家也通过研究蛋白质和体内激素的变化逐步揭开了人体生理机制的面纱.在神经影像技术方面,小川诚二等人^[1]在20世纪90年代提出利用血氧依赖(blood oxygen-level dependent, BOLD)的方法来观察大脑的神经活动,开创了核磁共振的功能性应用研究,使得科学家利用神经成像技术直接观察大脑进行思考和决策的过程成为可能.在社会科学领域,经济研究的一个重要方面就是对人类经济行为的探索.行为经济学将心理学引入到经济学中,通过一系列的行为实验发现,在实验室或

现实场景中的各种经济行为,存在着种种与新古典经济学理性假设相悖的“异象”(anomaly),而这些异象本身是有规可循的.为了进一步理解这些行为背后的机制,社会科学的研究对自然科学提出了诉求.而自然科学本身的快速发展使其能够应答此项诉求,帮助经济研究揭示人们在具体场景中所反映出的“经济人格”的产生机制,从而为经济学的建模提供更高层次的实证依据.随着神经影像技术发展的突飞猛进,以及经济学、决策科学研究不断的深化,神经科学作为桥梁,跨越了横亘在自然科学与社会科学之间的鸿沟,让科学工作者能够发现隐藏在人类经济活动与决策行为背后的神经机制.由此神经经济学(neuroeconomics)^[2-7]、神经管理学^[8]、神经营销学(neuromarketing)^[9,10]和决策神经科学(decision neuroscience)^[11,12]等新兴交叉学科相继应运而生,开启了用生命科学方法研究社会科学问题的第一幕.如果说神经经济学的开端是试图寻找人类非理性行为——这种系统性偏差背后的“共性”,那么神经化学与遗

英文引用格式: Ma Q G, Shen Q, Li D D, et al. Neurochemical and genetic basis of economic decision-making (in Chinese). Chinese Sci Bull (Chinese Ver), 2010, 55: 3089—3096, doi: 10.1360/972010-1084

传基础层面的研究则是尝试通过探寻社会个体的“个性”特征,来发现决定个体经济与社会行为的神经生理基础.大脑水平的神经系统活动与大脑内神经递质的功能密不可分,因此,研究大脑的神经递质的作用机制,无疑会对人们理解“经济人格”和大脑功能结构的关系,以及探究人们不同的经济偏好、决策特点和行为倾向的背后原因,提供崭新的视角和更加深刻的诠释.另外,与神经递质相关的基因还会影响大脑内神经递质的水平与功能,因此从大脑神经递质基因的角度对大脑活动背后的遗传学机理进行剖析,从基因的微观水平来研究与探讨基因多态性所导致的脑结构差异,进而理解其行为学水平的规律,解释隐藏在人类经济、社会行为背后的个体机理,使得从生命科学层面解读复杂环境中个体决策特征成为可能.从神经化学与遗传学视角,研究人类决策行为的规律与特征,是用生命科学的手段与方法研究社会科学问题又一具有广阔前景的新兴交叉学科领域,短短几年间就取得令人瞩目的成果,展示了用生命科学手段解释社会科学诸多难题的曙光.本文将从神经化学与遗传学的视角,主要介绍多巴胺、5-羟色胺、催产素三种典型的神经递质对经济、社会决策影响的最新成果,并对该领域的未来发展,给出简要评述.

1 多巴胺与投资行为

多巴胺(dopamine, DA)是大脑内的一种神经递质,与奖赏有着十分密切的关系,因此被认为是大脑的“快乐分子”.脑内的奖赏通路(reward circuit)主要是指存在于大脑内的三条多巴胺通路:第一条通路为中脑边缘通路(mesolimbic pathway),它从腹侧被盖区(ventral tegmental area, VTA)投射到大脑的边缘系统(主要包括伏隔核、杏仁核、海马和内侧前额叶);第二条通路为中脑皮质通路(mesocortical pathway),它从腹侧被盖区投射到额叶及其临近结构;第三条通路为黑质纹状体通路(nigrostriatal pathway),它从黑质投射到纹状体的尾核和壳核.其中前两者与人们的经济决策密切相关:中脑边缘通路调节人对刺激的行为响应和强化学习等功能有关,而中脑皮质通路则与动机和情绪应答有关.其中,中脑(mid-brain)的腹侧被盖区和黑质是多巴胺最为富集的部位.自 Schultz 等人^[13]首次报告多巴胺神经元与风险和不确定(uncertainty)情况下的预测(prediction)相关

以来,多巴胺在决策机制中扮演的角色一直是科学家们研究的热点. Pessiglione 等人^[14]让健康的参与者服用改变脑内多巴胺水平的药物后参加一个赌博游戏,结果发现在获得奖赏的赌博游戏环节中,大脑内多巴胺水平提高的参与者与那些多巴胺水平降低的参与者相比,能够更快地学习到游戏背后的规律.同时利用功能核磁共振(functional magnetic resonance imaging, fMRI)对正在进行游戏的参与者大脑扫描时发现,与奖励有关的学习过程和相关的腹侧纹状体的神经活动受到了多巴胺水平高低的调节,从而证实了多巴胺在整合奖励信息中为下一步的决策起到了关键作用.根据强化学习理论(reinforcement learning theory),多巴胺奖赏系统可以表征人们的预测奖赏偏差(prediction reward error),从而帮助人们在连续决策过程中,根据上一次的失败与成功对下一次的决策行为的改进,即当人们赢得金钱时,大脑的典型反应是脑内多巴胺释放所表征的奖赏过程,该过程促使参与者记住在下一轮应该做出同样的选择,这就是多巴胺影响人们决策学习过程的机制.脑成像技术的引入使得对决策的研究不仅可以人们做出的实际选择(choice)来判断人们的决策机制,还可以研究人们的决策过程,如对决策的表征(representation)、评估(valuation)、动机(motivation)等,从而理解人们决策的机制.例如, Knutson 通过其发明的金钱诱导间歇(monetary incentive delay, MID)任务^[15,16],发现在预期奖赏时——即人们预期自己有希望得到金钱激励时,会自我报告正性的情绪体验,同时大脑奖赏系统通路的重要部位——伏隔核也相应激活. Knutson 等人^[17]认为在预期奖赏中,伏隔核通过释放多巴胺并作用于突触后 D1 受体,改变了突触后膜电位,最终增加了 fMRI 中观察到的血氧依赖的磁共振信号,由此证明了多巴胺在奖赏中所扮演的重要角色.该研究很好的验证了 2002 年诺贝尔经济学奖获得者 Kahneman 等人^[18]所提出的“人们相对于对金钱的体验效用(experienced utility)而言,其预期效用(anticipated utility)也是存在的”论断.

在研究方法上,随着研究的日益深入,行为遗传学(behavioral genetics)——一个探讨人类行为与遗传关系的学科,也开始了与经济学、决策科学的对话与沟通. Cesarini 等人^[19]利用经典的“双生子研究”发现,尽管在同样的环境长大、年龄相同,与异卵双生的参与者相比,同卵双生的参与者在风险偏好与对别人

的给予方面, 拥有更多的相似之处. 研究发现, 遗传的基因可以解释人们约 20% 的经济行为, 这说明人类有很多的经济行为, 其实有着先天的成分. 例如, Barnea 等人^[20]在 2009 年 9 月发表的报告中, 对超过 40000 对的双生子的研究发现: 约有 45% 的投资行为, 诸如股市参与、证券投资风险选择、资产配置等, 都可由人们潜在的基因来解释. 更加有趣的是, 频繁的社会生活接触确实可以使人们养成相似的投资喜好, 而同卵双生子即使在不同环境里长大, 也会有着类似的投资观念. 这说明了环境与基因都对人们的投资决策起着举足轻重的作用, 而基因在其中扮演的角色不容小觑. 随着分子生物学的发展, 在双生子研究的基础上, 基因水平上的遗传研究使行为遗传学能够更加直接地揭示人们行为的遗传机制. 如前文所述, 大脑内的神经递质水平与人们的经济决策密切相关, 我们有理由相信, 决定大脑神经递质基因的多态性(polymorphism)能够通过影响脑内神经递质的代谢与功能, 影响人们的决策行为. 例如, 与脑内多巴胺代谢密切相关的基因 *DRD4*(多巴胺重摄取相关的多巴胺受体基因, dopamine receptor *D₄* gene)与 *COMT*(儿茶酚胺氧位甲基转移酶, catechol-*o*-methyl transferase)基因等, 就与人们的经济行为关系密切. 事实上, 诸多研究结果为这些假设提供了强有力的支持. 1996 年, Richard Ebstein 与其同事^[21]首先报道了 *DRD4* 基因的多态性与人们的猎奇心理(novelty seeking)有关. 2009 年, Dreber 与 Kuhnen 所在的小组^[22,23]都发现 *DRD4* 基因第 3 外显子的重复序列数目与人们的财务风险选择有关. 他们发现携带此基因 7 个重复片段的人相对于没有携带此重复片段的个体, 表现出更为明显的风险偏好. 在新近的药理遗传学(pharmacogenetics)研究中, Eisenegger 等人^[24]在实验前让参与者口服左旋多巴以提高脑内的多巴胺水平, 在接下来的赌博实验中, 发现与控制组相比, *DRD4* 基因中至少携带一个具有 7 个重复序列的片段的参与者, 在其多巴胺水平升高时, 会导致更大程度的风险偏好. 该实验对具有 7 个重复片段的参与者在风险博弈中具有更大的风险偏好提供了新的支持, 同时也说明了多巴胺在提高风险偏好方面具有人群的易感性. 另外, 该研究也从一个侧面为部分帕金森综合症患者在服用多巴胺药物后, 会增加出现赌博成瘾的风险提供了可能的解释.

另一个与多巴胺代谢密切相关的是儿茶酚胺氧

位甲基转移酶基因. 儿茶酚胺氧位甲基转移酶是一种儿茶酚胺(如多巴胺)的降解酶, 该酶的基因存在 *G₁₉₄₇→A* 的点突变, 这使得其编码的 158 位氨基酸由缬氨酸(Val)变成了甲硫氨酸(Met), 从而导致该酶的活性减低, 致使对多巴胺的降解减少, 进而使突触间的多巴胺水平升高. 最新的研究^[25]表明, *COMT* 基因多态性与风险预期之间存在某种内在的联系. 该报告发现, 在损失预期的情况下, *COMT* 基因的 *G₁₉₄₇→A* 点突变可使得腹侧纹状体与颞极的激活增加, 同时随着预期风险的增加, 颞极与腹侧纹状体之间的功能联结(functional connectivity)会增强. 这说明 *COMT* 借助皮层与纹状体的交互实现对纹状体系统的功能调节, 从而调整人们对预期损失的感知, 使参与者的风险规避增加. 这个结果与 Enoch 等人^[26]有关人格和基因相关性的研究的结论一致, 后者发现 Val/Val 携带者更具有伤害回避性, 感觉寻求和外向性的得分也更低. 此外, *COMT* 基因的多态性还在调节前额叶的多巴胺功能方面有至关重要的作用. Boettiger 等人^[27]的工作发现, *COMT* 基因 Val₁₅₈Met 的多态性与经济学中的跨期效应(inter-temporal effect), 即对即时的奖赏(immediate reward)与未来的奖赏权衡相关. 与 Met/Met 纯合子的携带者相比, Val/Val 携带者更容易表现对即时奖赏的偏好, 而且与即时奖赏相关的脑区背侧前额叶与后顶叶的激活也更加明显, 这说明该基因在“前额叶——纹状体系统”中, 对决策行为有重要的调节作用. 最近 Krugel 等人^[28]的研究报告指出, 人们的动态学习能力与多巴胺 *COMT* 基因的多态性有关. 与 Met/Met 的携带者相比, Val/Val 携带者在决策任务中对预测奖赏偏差, 表现出更强的学习能力. fMRI 扫描发现, 纹状体对预测奖赏偏差信号的应答模式与人们对预测奖赏偏差做出的应答能力有关, Val/Val 携带者的纹状体与前额叶之间的功能联接也更为紧密. 通过科学工作者们多年的努力发现, 多巴胺在人们的经济决策, 特别是在经济奖赏的监测与预测方面, 起到了至关重要的作用. 多巴胺在大脑内的分布、浓度与功能, 影响着大脑内的奖赏机制, 关系着人们在投资决策过程中的学习能力, 从而影响投资的再决策; 多巴胺同样也影响着个体的风险偏好, 这些发现将有助于人们更好的理解现实世界中个体间风险偏好程度的差异.

2 5-羟色胺与决策情感

5-羟色胺(serotonin), 又名血清素, 在进化上起

源古老,在大脑内广泛分布,被认为与人类的冲动行为相关,而冲动行为又与许多经济行为密切相关,因此近来成为了经济决策研究中被重点关注的一个神经递质^[29].Crockett 等人^[30]认为回应者(responder)在最后通牒(ultimatum)博弈中,对提议者(proposer)提出的不公平出价,会经历拒绝不公还是接受经济利益之间的权衡.按照规则,面对不公平的出价(出价即提议者给予回应者的支付(payoff)),回应者选择拒绝就拒绝了自身的收益,而选择接受就接受了不公平.因此假设冲动性格的回应者更容易拒绝提议者提出的不公平出价,即使面临金钱的损失也毫不犹豫.在他们的研究中,将作为回应者的被试分为两组:一组为服用降低 5-羟色胺的药物(急性色氨酸耗竭法)的实验组;另一组为服用安慰剂的控制组.对比两组被试发现,相对于控制组,服用了降低脑内 5-羟色胺的药物的被试更倾向于拒绝别人不公平的出价.而 Emanuele 等人^[31]通过测量血小板中的 5-羟色胺也得到了非常类似的结果,因此 Crockett 等人^[29,30]得出结论:大脑内 5-羟色胺的水平降低会加强人们的冲动行为,进而使其更易对最后通牒博弈中的不公平支付(payoff)做出拒绝行为.

同多巴胺的遗传机制一样,5-羟色胺的基因也决定着脑内 5-羟色胺的水平与功能.在对 5-羟色胺基因与决策行为关系的系列研究中,最先报道的是与 5-羟色胺的转运体相关的一个基因 5-HTTLPR,该基因的多态性有两种:短链与长链.携带长链基因的个体,其突触前膜的转运体能够更多地重摄取突触内的 5-羟色胺,从而使得突触内的 5-羟色胺浓度减低;相反,携带短链基因的个体,由于其突触前膜的转运体对释放到突触间隙内的 5-羟色胺重摄取减少,使得 5-羟色胺在突触间隙内的浓度升高,进而使其对情绪的应答增强.成像遗传学的研究^[32]发现,携带短链 5-HTTLPR 纯合子的个体相对于携带长链的个体而言,在面对情绪刺激时,大脑中杏仁核与其它控制情绪的区域激活更加明显,同时对负性脸谱产生更多的情绪反应.从行为学的表现来看,在面临负性事件时,携带短链者更加容易产生情绪应答,容易做出情绪性的决定,进而在行为学上产生诸如损失规避等行为.Kunhen 等人^[21]报告的风险决策的遗传学研究发现,携带短链 5-HTTLPR 的个体会更倾向于规避风险,印证了上述推论.此外,在 Roiser 等人^[33]的报告中发现,携带短链的参与者更加容易受到框

架效应的影响,即在面对正性框架时更加倾向于选择确定的收益,而在负性框架下更加倾向于风险的决策.同时报告还发现,无论是在正性框架还是负性框架下,相对于未受到框架效应影响的情况,参与者受到框架效应影响时,短链 5-HTTLPR 的携带者有明显的杏仁核激活,而携带长链 5-HTTLPR 纯合子的参与者没有该部位的激活.通过进一步的功能联结分析还发现,携带短链 5-HTTLPR 的参与者在做出背离框架效应的决策时,不能增加杏仁核与前额叶之间的功能耦合.因此作者推测,携带短链基因的参与者在做出决策时,前额叶的理性分析对边缘系统由上至下(top-down)的控制较弱,使得决策更容易受到情绪的影响.而 Crisan 等人^[34]的最新研究报告,利用行为实验为上述的结论提供了新的支持,该研究发现携带短链 5-HTTLPR 参与者更容易受到框架效应的影响,在风险决策中显得更加的风险规避,且该研究还发现,携带短链 5-HTTLPR 的参与者的人格更加具有焦虑的特质,且在情绪传染实验中更容易受到恐惧的感染^[35].从以上的研究结果不难看出,5-羟色胺在大脑内的水平通过直接或间接影响大脑的结构与功能,影响着人们的决策情绪;而 5-羟色胺代谢过程与作用机制相关基因的多态性,又通过影响脑内 5-羟色胺的水平与功能来间接影响人们的“经济人格”,从而在经济决策的利弊权衡中扮演了非常重要的角色.

3 催产素与社会决策

催产素(oxytocin)是由大脑下丘脑(hypothalamus)室上核分泌的一种化学物质,是由 9 个氨基酸组成的神经肽(neuropeptide),既是一种内分泌激素,又是一种神经递质.作为一种激素,催产素在大脑内分泌后进入血液,与孕妇分娩与产妇产乳有着密不可分的联系.而作为一种神经递质,在过去大量的动物和人类的实验研究中被发现:它在社会依附和促进社会交往有着重要影响,并在人类的爱情中起到了重要的作用,因此也被称为“爱情荷尔蒙”.催产素与亲社会行为(pro-social behavior)之间的潜在密切关系,使得神经经济学领域的研究者很早就注意到了这个神经肽.美国克莱蒙特大学经济系教授 Zak 等人^[36]最先报告了催产素与人们的信任行为相关.在 Zak 与瑞士苏黎世大学经济学实证研究学院 Fehr 等人^[37]合作的研究中,将参与者分为控制组与实验组,参加两项

实验: 信任博弈(trust game)实验与风险实验. 他们发现, 经鼻吸入催产素的实验组相对于吸入安慰剂的控制组而言, 在信任博弈中作为投资(investor)愿意投资更多的钱, 但在风险实验中并没有表现出类似的现象; 而控制组的参与者, 在信任博弈与风险实验中的表现没有显著差异. 这说明了催产素能够促进人际之间的信任. 但是, 在信任博弈中, 吸入催产素的受托人(trustee)并没有表现出返还更多金钱给投资人(investor)的倾向, 说明催产素可能只与人们的信任行为有关, 从一个侧面也说明了在信任博弈的过程中投资人与受托人可能扮演着完全不一样的角色, 受托人的行为可能与强互惠和慷慨行为而不是与信任行为有关^[38]. 既然催产素影响着人们的信任行为, 那么催产素增加信任的背后的机理是什么? Fehr 团队将药理学与磁共振(pharmacological MRI, phMRI)结合的研究提供了答案. 在 fMRI 测量的信任博弈中, 该团队的研究发现, 相比于同质的风险实验, 催产素通过促使杏仁核与中脑系统的失活, 减弱了信任行为过程中的恐惧, 从而使得投资人即使在投资没有得到回报的情况下, 也会继续进行投资, 即催产素可能是通过减弱投资人对受托人的背叛厌恶(betrayal aversion), 而增加对受托人的信任的. 新近对催产素的研究发现, 该神经递质不仅与信任行为有关, 可能还与其他社会决策有关. Zak 等人^[39]在研究中让参与者同时参与独裁者博弈(dictator game)与最后通牒博弈, 发现给实验中的独裁者吸入催产素, 没有改变他/她在博弈中给予服从者的分配, 也就是没有改变无条件的慷慨(unconditional generosity)行为, 这也在一定程度上印证了前述中的“信任博弈中吸入催产素的受托人, 相比于对照组, 没有提高他们的返还金额”的结果. 更有趣的是, 在参与最后通牒博弈的过程中, 吸入催产素的提议者会提高他们给予回应者的支付, 作者推测这可能与催产素能够增加参与者的观点采择(perspective-taking)能力、害怕对方作出拒绝的行为有关.

对催产素相关的基因研究发现, 催产素相关基因多态性调节着人们的亲社会行为. Reuter 等人^[40]的最新研究为催产素能够信任行为提供了基因层面的支持. 在他们的研究中, 发现催产素受体(oxytocin receptor, OXTR)基因不同的参与者, 在信任博弈过程中作为投资人时表现不同的信任行为, 而此基因的多态性的差异并不表现为风险决策的改变, 也没

有表现出可信赖性(trustworthiness)的差异. 这不仅与 Kosfeld 等人的实验结论一致, 还第一次从基因水平寻找到了人们信任行为背后的机制, 并证实了前文中所讲述的 Cesarini 等人^[41]双生子研究得出的结论, 即信任是可以遗传的. 另外, Israel 等人^[42]的研究中利用独裁者博弈与社会价值取向任务(social value orientation task)发现, 催产素受体基因的多态性与人们在此两个任务中表现出的利他行为有关, 即催产素也可能在人类的利他行为中扮演着重要的角色. 其中该实验中独裁者的利他行为受到催产素受体基因多态性的调节与前面 Zak^[39]关于吸入催产素的参与者在独裁者博弈并没有表现出明显的利他行为的结果不尽一致, 这有待于未来药理学与遗传学结合的进一步探索. 有趣的是, 催产素不仅与亲社会行为相关, 可能也在反社会行为(anti-social behavior)中扮演着一定的角色, 催产素还可以调节人们在经济活动中的嫉妒与幸灾乐祸心理. 以色列海法大学最新的一项研究发现, 让参与者参与与陌生人竞争赌博的游戏, 与吸入安慰剂的参与者相比, 吸入催产素的参与者报告了更加明显的嫉妒与幸灾乐祸. 作者推测催产素对人们的社会行为可能存在着双向调节作用, 即通过提高个体的社会突显性(salience), 来影响社会情绪应答.

通过以上的诸多实证研究发现, 作为一个古老的神经递质, 催产素在人们的社会决策, 特别是信任决策中扮演着举足轻重的作用. 但是催产素在人们经济活动中所扮演的精确角色, 还没有得到确切的解释, 如上述报告中存在的亲社会与反社会的矛盾, 这有待进一步的研究来探讨与分析.

4 不同神经递质之间的协同与交互

各种递质的水平影响着人们的经济决策, 如风险决策、社会偏好等. 但是正如上文所述, 每个神经递质在经济决策所起的作用并不是单一的, 同样多个神经递质可能也对人们的决策共同起着作用. 我们以损失决策为例进行说明. Kahneman 和 Tversky^[43]的前景理论(prospect theory)认为人们面对损失和获益的心理效用并不相同, 客观上的损失比等量获益有更大的心理效用, 并将这种现象命名为损失规避(loss aversion). 但之前研究中, 相对于获益的神经机制, 对失去时的神经机制研究一直得不到较为圆满的结果. 上文所提到的 Pessiglione 等人^[14]的工作发

现, 奖赏环节受到了多巴胺水平的调控, 但是在受到惩罚的赌博环节中, 脑内多巴胺的高低并没有影响到实验的表现. 而且在该实验的安慰剂组中发现, 惩罚环节相比于奖赏环节而言, 参与者在决策时花费了更长的时间, 而且有着明显的决策轮次之间的不一致性, 这提示得到与失去的生理机制可能不同. 如前文所述, 得到奖赏被认为与多巴胺系统有关. 而与损失相关的脑神经机制, 还存在着争议. Fox 等人^[44]撰文报告发现了损失规避的神经学机制: 在各50%概率的赌博游戏中, 人们在做出决策时, 潜在收益(gain)激活了大脑的奖赏系统, 而潜在的损失(loss)则使得大脑的奖赏系统失活. 作者推论, 损失规避行为在神经上的差异可能与个体在多巴胺功能上的差异有关. 而在 Zhong 等人^[45]的神经遗传学的研究中, 发现携带 9 个重复序列的 *DAT1* 等位基因(一种多巴胺转运体基因)的参与者, 相对于携带 10 个重复序列的参与者而言, 在面对获利的决策时显示出更大的风险偏好; 而 5-羟色胺转运体基因 *STin2* 的功能多态性则与面对失去金钱时的态度不同有关, 携带有 10 个重复序列的 *STin2* 等位基因的人, 与携带有 12 个重复序列等位基因的个体相比, 在面对损失的情况下更加具有风险偏好. 因此作者推测, 面对金钱获得时的不同感受与多巴胺通路有关, 而失去金钱的感受的差异则与 5-羟色胺通路有联系. 两个研究都对行为决策的先驱 Kahneman 和 Tversky 提出的前景理论做出了进一步的注解, 但是关于进一步的神经机制解释, 两个报告存在分歧, 这有待于未来的研究来解决.

5 结语

过去短短数年间, 经济决策在神经化学与遗传层面的研究得到了迅猛发展, 使研究者们有机会了

解不同个体迥异的决策行为背后的生理机理, 了解各种神经递质在人们进行经济决策时所起到的调节作用. 除前文所述几种神经递质的研究之外, 更多递质与遗传基因在这一领域的作用也陆续被科学家发现, 如与尼古丁相关的基因同人类风险决策的关系^[46]、精氨酸加压素与利他行为^[42]的关系、雄性激素与不公平厌恶^[47,48]和信任^[49]之间的关系等. 个体的神经递质和其固有基因的差异在人们的经济生活中到底扮演了怎样的角色, 正被人们逐渐了解. 而随着相关研究进一步的拓展和深化, 人类将会逐步解开神经化学和遗传机制对社会个体与群体作用的奥秘, 更加深入地理解个性与共性的关系. 进而这些研究成果也可能为社会生活的改善和个性化政策的制定, 提供一定的理论依据和科学支撑. 由此可见, 将神经化学与遗传科学同经济学和其他社会科学相结合进行研究, 可以加深微观水平上对人们的社会经济、社会行为的剖析与解释. 正如 Benjamin 等人^[50]在基因经济学(geneconomics)的开山之作中所提出的: 经济学为基因如何影响人类的经济行为提供了理论与实证框架; 同时, 基因和神经递质的调节作用作为一个外生变量引入到经济学领域, 将使得经济学家对个体的经济偏好进行重新定义, 从而重塑经济学的理论框架与规范基础. 值得期待的是, 多种自然科学学科的交叉, 行为遗传学、成像遗传学、神经遗传学的相继诞生, 将为社会科学的研究提供全新的研究理念. 研究者们在对社会经济科学进行更客观、更为深入的理解和阐释时, 将有可能进一步跨越科学思想与人类实际活动的鸿沟, 构建更加符合现实生活的经济理论. 同时, 对社会科学的全新诠释, 也将帮助人类了解社会诸多元素, 包括科学和技术的发展规律, 从而为自然科学的研究方向提供指引.

参考文献

- Ogawa S, Lee T M, Kay A R, et al. Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on blood oxygenation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990, 87: 9868—9872
- Glimcher P W, Rustichini A. Neuroeconomics: The consilience of brain and decision. *Science*, 2004, 306: 447—452
- Camerer C, Loewenstein G, Prelec D. Neuroeconomics: How neuroscience can inform economics. *J Econ Lit*, 2005, 43: 9—64
- Loewenstein G, Rick S, Cohen J D. Neuroeconomics. *Annu Rev Psychol*, 2008, 59: 647—672
- Sanfey A G, Loewenstein G, McClure S M, et al. Neuroeconomics: Cross-currents in research on decision-making. *Trends Cogn Sci*, 2006, 10: 108—116
- Zak P J. Neuroeconomics. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2004, 359: 1737—1748
- Yu R J, Zhou X L. Neuroeconomics: Opening the "Black Box" behind the economic behavior. *Chinese Sci Bull*, 2007, 52: 992—998

- 8 马庆国, 王小毅. 认知神经科学、神经经济学与神经管理学. 管理世界, 2006, 10: 139—149
- 9 Neuromarketing: Beyond branding. *Lancet Neurol*, 2004, 3: 71
- 10 Ariely D, Berns G S. Neuromarketing: The hope and hype of neuroimaging in business. *Nat Rev Neurosci*, 2010, 11: 284—292
- 11 Shiv B, Bechara A, Levin I, et al. Decision neuroscience. *Market Lett*, 2005, 16: 375—386
- 12 Sanfey A G. Decision neuroscience: New directions in studies of judgment and decision making. *Curr Dir Psychol Sci*, 2007, 16: 151—155
- 13 Schultz W, Dayan P, Montague P R. A neural substrate of prediction and reward. *Science*, 1997, 275: 1593—1599
- 14 Pessiglione M, Seymour B, Flandin G, et al. Dopamine-dependent prediction errors underpin reward-seeking behaviour in humans. *Nature*, 2006, 442: 1042—1045
- 15 Knutson B, Greer S M. Anticipatory affect: Neural correlates and consequences for choice. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2008, 363: 3771—3786
- 16 Knutson B, Taylor J, Kaufman M, et al. Distributed neural representation of expected value. *J Neurosci*, 2005, 25: 4806—4812
- 17 Knutson B, Gibbs S E. Linking nucleus accumbens dopamine and blood oxygenation. *Psychopharmacology (Berl)*, 2007, 191: 813—822
- 18 Kahneman D, Wakker P P, Sarin R. Back to Bentham? Explorations of experienced utility. *Q J Econ*, 1997, 112: 375—406
- 19 Cesarini D, Dawes C T, Johannesson M, et al. Genetic variation in preferences for giving and risk taking. *Q J Econ*, 2009, 124: 809—842
- 20 Barnea A, Cronqvist H, Siegel S. Nature or nurture: What determines investor behavior? Working Paper. Robert Day School of Economics and Finance, Claremont McKenna College, 2009
- 21 Malhotra A K, Virkkunen M, Rooney W, et al. The association between the dopamine D4 receptor (D4DR) 16 amino acid repeat polymorphism and novelty seeking. *Mol Psychiatry*, 1996, 1: 388—391
- 22 Kuhnen C M, Chiao J Y. Genetic determinants of financial risk taking. *PLoS One*, 2009, 4: e4362
- 23 Anna D, Coren L A, Dan T A E, et al. The 7R polymorphism in the dopamine receptor D4 gene (*DRD4*) is associated with financial risk taking in men. *Evol Hum Behav*, 2009, 30: 85—92
- 24 Eisenegger C, Knoch D, Ebstein R P, et al. Dopamine receptor D4 polymorphism predicts the effect of L-DOPA on gambling behavior. *Biol Psychiatry*, 2009, 67: 702—706
- 25 Schmack K, Schlagenhaut F, Sterzer P, et al. Catechol-*O*-methyltransferase val158met genotype influences neural processing of reward anticipation. *Neuroimage*, 2008, 42: 1631—1638
- 26 Enoch M A, Xu K, Ferro E, et al. Genetic origins of anxiety in women: A role for a functional catechol-*O*-methyltransferase polymorphism. *Psychiatr Genet*, 2003, 13: 33—41
- 27 Boettiger C A, Mitchell J M, Tavares V C, et al. Immediate reward bias in humans: Fronto-parietal networks and a role for the catechol-*O*-methyltransferase 158(Val/Val) genotype. *J Neurosci*, 2007, 27: 14383—14391
- 28 Krugel L K, Biele G, Mohr P N, et al. Genetic variation in dopaminergic neuromodulation influences the ability to rapidly and flexibly adapt decisions. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 17951—17956
- 29 Crockett M J. The neurochemistry of fairness: Clarifying the link between serotonin and prosocial behavior. *Ann N Y Acad Sci*, 2009, 1167: 76—86
- 30 Crockett M J, Clark L, Tabibnia G, et al. Serotonin modulates behavioral reactions to unfairness. *Science*, 2008, 320: 1739
- 31 Emanuele E, Brondino N, Bertona M, et al. Relationship between platelet serotonin content and rejections of unfair offers in the ultimatum game. *Neurosci Lett*, 2008, 437: 158—161
- 32 Hariri A R, Mattay V S, Tessitore A, et al. Serotonin transporter genetic variation and the response of the human amygdala. *Science*, 2002, 297: 400—403
- 33 Roiser J P, de Martino B, Tan G C, et al. A genetically mediated bias in decision making driven by failure of amygdala control. *J Neurosci*, 2009, 29: 5985—5991
- 34 Crisan L G, Pana S, Vulturar R, et al. Genetic contributions of the serotonin transporter to social learning of fear and economic decision making. *Soc Cogn Affect Neurosci*, 2009, 4: 399—408
- 35 Olsson A, Nearing K I, Phelps E A. Learning fears by observing others: The neural systems of social fear transmission. *Soc Cogn Affect Neurosci*, 2007, 2: 3—11
- 36 Zak P J, Kurzban R, Matzner W T. The neurobiology of trust. *Ann N Y Acad Sci*, 2004, 1032: 224—227
- 37 Kosfeld M, Heinrichs M, Zak P J, et al. Oxytocin increases trust in humans. *Nature*, 2005, 435: 673—676
- 38 Boyd R, Gintis H, Bowles S, et al. The evolution of altruistic punishment. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 3531—3535
- 39 Zak P J, Stanton A A, Ahmadi S. Oxytocin increases generosity in humans. *PLoS One*, 2007, 2: e1128
- 40 Reuter M C, Montag S, Altmann F, et al. Genetically Determined Differences in Human Trust Behavior: The Role of the Oxytocin Receptor Gene. Working paper, Department of Economics, University of Bonn. 2009

- 41 Cesarini D, Dawes C T, Fowler J H, et al. Heritability of cooperative behavior in the trust game. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 3721—3726
- 42 Israel S, Lerer E, Shalev I, et al. Molecular genetic studies of the arginine vasopressin 1a receptor (AVPR1a) and the oxytocin receptor (OXTR) in human behaviour: From autism to altruism with some notes in between. *Prog Brain Res*, 2008, 170: 435—449
- 43 Kahneman D, Tversky A. Prospect theory-analysis of decision under risk. *Econometrica*, 1979, 47: 263—291
- 44 Tom S M, Fox C R, Trepel C, et al. The neural basis of loss aversion in decision-making under risk. *Science*, 2007, 315: 515—518
- 45 Zhong S, Israel S, Xue H, et al. A neurochemical approach to valuation sensitivity over gains and losses. *Proc Biol Sci*, 2009, 276: 4181—4188
- 46 Roe B E, Tilley M R, Gu H H, et al. Financial and psychological risk attitudes associated with two single nucleotide polymorphisms in the nicotine receptor (CHRNA4) gene. *PLoS One*, 2009, 4: e6704
- 47 Burnham T C. High-testosterone men reject low ultimatum game offers. *Proc Biol Sci*, 2007, 274: 2327—2330
- 48 Zak P J, Kurzban R, Ahmadi S, et al. Testosterone administration decreases generosity in the ultimatum game. *PLoS One*, 2009, 4: e8330
- 49 Bosa P A, Terburga D, van Honk J. Testosterone decreases trust in socially naïve humans. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 9991—9995
- 50 Benjamin D J, Christopher F C, Glaeser E, et al. Genoeconomics. In: Weinstein M, Vaupel J W, Wachter K W, et al, eds. *Biosocial Surveys*. Washington D C: The National Academies Press, 2007. 304—335

Neurochemical and genetic basis of economic decision-making

MA QingGuo^{1,2}, SHEN Qiang^{1,2}, LI DianDian^{1,2} & BIAN Jun^{1,2}

¹ *School of Management, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China;*

² *Neuromanagement Laboratory, Zhejiang University, Hangzhou 310027, China*

With rapid advances in neuroimaging techniques, research on economic decision-making has entered into a new phase. A new field named ‘neuroeconomics’ has emerged, based on behavioral decision science and behavioral economics. Neuroeconomics has rapidly advanced in the last decade, utilizing natural science approach. As this interdisciplinary field has developed, researchers have incorporated aspects of genetics and genomics to further extend theoretical research in economic decision-making from the micro-perspective of individuals. Recently, a growing body of evidence has suggested a close relationship between decision-making (e.g. economic decisions) and neurotransmitter systems in the brain. Moreover, the genes involved in neurotransmitter function have been found to influence decision-making behavior indirectly by regulating the level and function of neurotransmitters. This review focuses on three of the most exhaustively examined neurotransmitters, dopamine, serotonin and oxytocin, to elucidate the complex relationship between these neurotransmitters, the corresponding genes and risk as well as social decision-making.

economic decision making, neurochemistry, genetics, neurotransmitters

doi: 10.1360/972010-1084