神经经济学：打开经济行为背后的“黑箱”

余荣军 周晓林*

(北京大学脑科学与认知科学中心, 心理系, 北京 100871. * 联系人, E-mail: xz104@pku.edu.cn)

摘要 神经经济学是利用神经科学手段研究经济行为的心理及神经机制。传统经济学注重对决策的行为描述, 无法揭示经济行为的内在认知机制, 对现实生活中的决策行为缺乏预测。认知神经科学与经济学的结合使得我们有可能揭示经济决策过程的心理和生理机制。本文归纳了有关效用计算神经机制的研究, 指出神经经济学可以从神经水平验证已有经济学理论的可靠性, 并对许多经济学现象提出新的解释; 探讨了后悔等情绪在经济决策中的重要作用及来自神经科学证据, 指出通过测量情绪相关脑区的活动, 神经经济学可以深入考察情绪影响决策的内在机制; 总结了合作、信任等社会行为的神经科学研究, 指出神经经济学的一大趋势是在实验室中模拟真实的社会情境, 以提高经济行为神经机制研究的生态学效度。神经经济学研究不仅为已有的经济学理论, 如前景理论、后悔理论、博弈论等提供神经水平的实验证据, 而且促进了更完善的经济学理论模型的建立。

关键词 神经经济学 脑功能成像 经济行为 效用 后悔 合作

人们为什么会参加成功概率微乎其微的抽奖活动? 为什么难以抵抗眼前的诱惑而荒废长期理财计划? 为什么会花巨大代价去惩罚或报复他人? 这些司空见惯的行为在传统经济学中看来都是“非理性的”, 不符合经济学家的理论预测。现实生活中的经济行为与经济学理论模型的预期不一致体现了传统经济学研究方法的局限性。由于人类心理的复杂性, 经济学家把人脑看作是一个黑箱(black box), 认为打开这个黑箱是不可能的。因此, 研究者只能关注那些可以观察到的外显行为。传统经济学通过定量分析输入和输出的外显信息来建立经济模型。通过这种研究方法, 经济学虽然取得了很大成就, 但却使得理论在一定程度上背离了现实的经济行为。

随着新的技术的出现, 有关大脑活动的研究日益成熟, “黑箱”似乎已变成了“灰箱”。认知神经科学技术的应用可以帮助我们了解这些经济行为背后的“黑箱”, 为探索理性和非理性行为的脑机制提供可能。神经经济学(neuroeconomics)作为一门交叉学科, 其研究手段包括单细胞记录(single-cell recording)、脑损伤病人测验、穿颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation, TMS)及脑功能成像(functional brain imaging)。其中脑功能成像是最常用的研究方法, 包括正电子发射断层显像(position emission computerized

tomography, PET), 功能核磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI), 脑磁图(magnetoencephalography, MEG)和脑电图(electroencephalography, EEG)等。功能核磁共振技术利用磁共振信号的血氧水平依赖性(blood oxygenation level dependent, BOLD), 测量人脑各区域的活动; 事件相关电位(event-related brain potential, ERP)则是从脑电图中提取出与心理活动信息有关的成分。高空间分辨率的 fMRI 和高时间分辨率的 ERP 是神经经济学最常用的技术。

神经经济学是一门新兴的学科, 已有的研究成果已经展示了神经科学与行为经济学结合的巨大优势(请参考相关文献 [1-10])。本文联系经济学的几个主要理论, 如前景理论、后悔理论、博弈论, 总结效用计算、情绪影响决策、社会情境中的决策等 3 个方面的研究。在此基础上, 指出当前神经经济学研究的主要方向以及这些研究对经济学理论的贡献。

1 主要研究方向

1.1 基于效用计算的决策

效用(utility)是经济学的核心概念, 效用最大化是经济学对人类决策的基本假设。经济学认为, 人们会为每种选项赋予一定的效用, 并通过比较这些效用的相对大小从中选择使得效用最大的选项。但人

2006-08-06 收稿, 2007-03-29 接受

国家攀登计划(编号: 95-专-09)、国家自然科学基金(批准号: 30070260, 30470569 和 60435010)和教育部科学技术研究重点项目(编号: 01002 和 02170)资助

脑是如何为各个不同性质的选项计算效用并加以比较的呢?近年来的脑成像研究表明,眶额皮层-杏仁核-纹状体(OFC-Amygdala-NAc)可以看成是一个奖惩加工回路,它们可以加工不同性质的奖励信息。fMRI研究表明,初级奖励如果果汁^[11,12]、食物的气味^[13,14]、美丽面孔^[15,16]、爱情^[17,18]、艺术作品^[19]、幽默^[20,21]、音乐^[22,23]、象征社会身分的跑车^[24]以及社会性合作(将在后面详细讨论)都激活与激励相关的脑区,如眶额皮层、杏仁核、纹状体等。而金钱作为一种已经条件化了的奖励,也得到了大量的研究,其激活的脑区与初级奖励相当类似^[25-29]。这些研究充分表明,不同性质的奖励都是由同一神经回路系统加工,因而使得各种奖励的效用可以直接比较^[30,31]。

关于效用加工的神经经济学研究支持了已有的经济学规律。Kahneman等人^[32,33]在“前景理论”(prospect theory)中提出,效用可以区分为决策效用(decision utility)和体验效用(experience utility)。决策效用指的是人们在作决策时对选项可能的效用的预期,而体验效用指的是人们得到选择结果时的效用。如果决策结果很快就能知道,那么对结果的预期称为预期效用。预期效用、决策效用与体验效用有时并不一致。我们的ERP研究发现,相对于赢钱条件,预期输钱和实际输钱在 270 ms左右都诱发一个反馈相关负波(feedback-related negativity, FRN),但预期输钱比实际输钱诱发的波幅要小得多,表明二者在人脑中的加工是有区别的^[34]。Knutson等人^[35]的研究也发现,预期赢钱激活皮层下的伏核(ventral striatum),而实际赢钱激活的是腹内侧额叶(ventromedial frontal cortex)。进一步的研究表明,内侧边缘系统区域(mesolimbic brain regions)是计算预期效用的神经基础^[44]。Breiter等人^[36]采用轮盘旋转赌博游戏,发现预期效用和体验效用激活的脑区有重合,但也有区别。Tom等人^[37]最近的研究结果表明,当决策结果在实验过程中没有得到反馈时,被试的决策效用只激活奖励相关脑区,表现为预期输钱时该脑区激活减少而预期赢钱时该脑区激活增加。大脑对决策效用的加工模式与对预期效用和体验效用都不同,说明Kahneman等人对不同效用的区别有着重要意义。

大量的决策都是在不确定条件下作出的。预期效用理论认为,每个选择对应的预期效用是将可能的结果及其相应的概率相乘得到的^[38]。神经科学的研究方法使得研究者可以考察与计算这些经济学变

量(如概率和奖励)相关的脑区。Preuschoff等人^[39]研究认为,在预期奖励期间,腹侧纹状体的早期激活及其他的皮层下多巴胺受体结构与预期奖励有高相关,而随后的腹侧纹状体激活与风险有高相关。这些研究表明,风险与奖励由不同的脑区负责加工。Knutson等人^[29]发现,伏核激活与预期奖励成正相关,而内侧前额叶激活与预期奖励的可能性高相关。神经科学研究还发现,根据脑区活动可以预期被试随后的选择。Knutson等人^[40]利用fMRI考察了人们如何根据商品及价格作出购买决策。研究者发现,呈现商品后,伏核激活水平能预期随后的购买决定,而呈现价格后,脑岛及内侧前额叶能预期随后的购买决定。

参照点效应是效用计算中的普遍现象。前景理论指出,个体在决策时,依据的不是决策方案可能结果的绝对效用值,而是以某个参照点(reference point)为基准,把决策结果编码为相对的收益或损失,从而作出决策^[41]。ERP研究发现,被试在可能输大量钱的情况下,输少量的钱时诱发的ERP波与赢钱时诱发的ERP波类似,而在可能赢大笔钱时,只赢小笔钱所诱发的ERP与输钱诱发的ERP波类似^[42]。类似范式的fMRI研究也发现,与奖赏加工相关的脑区对奖励的加工受其他可能的奖励大小的影响^[43]。研究还表明对结果的评价受之前的输赢累积影响^[26,44]。因此,这些研究证实,前景理论中的参照点效应有其相应的神经基础。

时间贴现(time discounting)是一个普遍而重要的经济学现象,指的是效用随着时间而变化。例如,一个人认为,现在得到 100 元与一个月后得到 110 元是等同的,100 元收入由于一个月的时间推延而需要增加 10 元来补偿。经济学理论认为,人们是按照贴现率(discount rate)来把将来的效用兑换成当前的效用^[45]。McClure等人^[46]利用fMRI考察了被试在选择短期效用和长期效用时的神经机制。被试需要在两种选项中作选择:短期内得到小金额奖励或长期等待后得到大金额奖励。结果发现,边缘系统(包括旁边缘系统)在被试选择短期小金额时激活更强,而双侧前额叶和顶叶在所有选择中都有激活;边缘系统与额顶网络的相对激活决定了被试的选择,当额顶网络激活更强时,被试才选择长期等待得到较大金额。该研究表明,选择短期利益和选择长期利益具有不同的神经机制,额顶网络对被试抑制短期利益的诱惑而选择长期利益起着重要作用。

1.2 受情绪影响的决策

虽然研究者普遍认同情绪会影响决策,但情绪由于很难被定量测量,长期以来一直被排除在传统经济学实验研究之外。但行为经济学已经开始重视情绪对决策的影响。Loomes和Sugden^[47]及Bell^[48]提出了后悔理论,认为当决策者意识到自己选择的结果可能不如另外一种选择的结果时,就会产生后悔情绪。如果被试预期到某种决策会导致将来的后悔,他们就会避免选择这些选项。神经科学研究证实了后悔情绪影响决策的理论假设,并进一步探讨了其对应的神经机制。Camille等人^[49]使用了一种简单的轮盘赌博任务,要求健康被试和眶额皮层(orbitofrontal cortex)受损的病人在两个具有不同风险概率的轮盘中作出选择。结果发现,当被试得知自己做出的选择收益不如放弃的选择收益时,正常被试会体验到较为强烈的后悔情绪,而眶额皮层损伤的病人则不会产生后悔情绪,表现为皮肤电反应(skin conductance response, SCR)的缺失。虽然被试有健全的逻辑推理能力,但因不能体验到后悔情绪,不能作出适应性的选择。Coricelli等人^[50]近期的fMRI研究利用相同的实验范式,发现背侧扣带前回(anterior cingulate cortex)、内侧前额叶(medial prefrontal cortex)以及海马(hippocampus)前部在被试体验到后悔情绪时激活,而内侧前额叶和杏仁核在被试预期后悔并选择那些可以避免将来后悔的决策时激活;预期后悔之所以影响决策,很可能是因为激活了与体验后悔相似的神经回路。由于后悔是将事实上已经作出的选择的结果与当初没有选择的结果进行比较,它需要进行反事实思维。对经济决策中反事实思维的神经科学研究表明,在对选择结果进行预期时,眶额皮层活动受其他可能选项的结果的影响,再次表明眶额皮层在后悔情绪中的重要作用^[51]。总之,关于后悔的神经经济学研究不仅从神经水平支持了后悔理论,也证实了预期和体验情绪的能力对于人们作出适应性决策的重要性^[52]。

当然,情绪并不总是有利于人们进行决策;情绪有时会让人作出不理智的行为,如妒忌和愤怒会导致人们激情犯罪。情绪对决策的作用可以看作是“双刃剑”,其影响与具体的决策情境有关。Shiv等人^[53]发现,在一个简单的赌博实验中,毒品使用者(substance use disorder, ISD)比普通的脑损伤病人和正常人表现更好。被试可以选择是否参与“硬币游

戏”。游戏中输1美元或赢2.5美元的概率都是50%。显然,参与游戏是正确的选择。但相对于情绪脑区受损的病人,正常的被试在体验到输钱情绪后,更少参与赌博,获利也更少。该研究结果在情绪脑区受损病人身上得到了很好的重复^[54]。这些研究不仅说明情绪在决策中起着关键作用,而且表明情绪有时不利于我们作出恰当的决策^[55]。

情绪对决策的影响还表现在框架效应中。框架效应是经济行为中普遍的现象,指的是决策者的风险偏爱依赖于选项是如何描述的。当某种行为产生某种结果,如果这个结果以正性的语言描述(如“70%的人会得救”),被试就倾向于选择采取这种行为;如果这个结果以负性的语言描述(如“30%的人会死亡”),被试就倾向于不采取这个行为^[32,40]。关于框架效应的最新研究发现,杏仁核与框架效应有高度相关,理性被试(框架效应较小的被试)的眶额部和内侧额叶比不理性被试激活更强。杏仁核是与情绪密切相关的脑区,而额叶活动与对情绪的控制调节有关^[56]。Kahneman等人^[57]认为,该研究及其他研究说明人们有两种决策模式:依赖直觉的决策和需要较多认知努力的决策;人们需要较多的认知努力才能抑制情绪对决策的影响。Lo等人^[58]的研究进一步表明了控制情绪对决策的重要作用。研究者记录了实际的交易员在进行风险交易时的生理指标,发现有经验的交易员在面对市场变化时情绪反应较少,说明经验使得这些交易员在决策时较少受情绪影响。

经济学较少考察道德在经济决策中的作用。但在现实的经济决策中,道德规范是影响决策的重要因素,道德使得人们不会为了纯粹的经济利益而作出严重损害社会和他人的事。传统的道德心理学注重推理等高级认知过程的作用^[59],但近年来关于道德决策的神经科学研究更关注情绪在道德决策中的作用^[60]。Greene等人^[61]发现,被试在处理个人道德困境时,相对于非个人的道德困境或非道德困境,情感相关脑区(额中回、后部扣带回及角回)激活强烈。情感可能会导致人们在道德困境中作出“非理性”的决策,如在“电车困境”中,被试不愿意将一个陌生人推倒在铁轨上以拯救另外5个人的生命,虽然从经济学角度,牺牲一个人的生命来换取5个人的生命分析是理性的行为。Greene等人^[62]进一步研究发现,负责抽象推理和认知控制的额叶及顶叶区域在被试作出

doi/10.1360/csb2007-52-9-992 理

性决策时激活更强,表明被试在道德困境中的选择是由认知与情绪相互竞争决定的:当认知脑区活动更强时,人们会作出理性选择,即让效用最大化;当情感脑区活动更强时,人们则倾向作出非理性选择。Cohen等研究者^[63,64]认为,大脑中负责情感与理智加工的相关脑区之间的竞争是道德决策的神经基础。

1.3 社会情境中的决策

经济决策一般是在社会情境中进行的。人们常常关注他人的结果,在自己决策时很大程度上也受到他人行为的影响。博弈论认为,决策是根据对他人可能的行为及相应结果的预期而作出的。这涉及到对自己和他人的信念、意图等心理状态的了解以及据此推断他人行为的能力。这种理解和推断能力在心理学上称为“心理理论”^[65]。近年来,认知神经科学研究表明,心理理论是具有领域特殊性(domain specific)的认知加工机制,后颞上沟(posterior superior temporal sulcus)、内侧前额叶(medial prefrontal regions)以及颞顶联合区(temporo-parietal junction)是心理理论加工的神经基础^[66,67]。Rilling等人^[68]让被试分别与他人或电脑进行经济博弈游戏,发现相对于与电脑进行博弈,与他人进行博弈时心理理论相关脑区激活更强烈,表明人在决策时的确在积极地推测他人的想法并预测他人可能的行为。Fukui等人^[69]也发现了这种配对效应。我们在双人赌博的ERP研究中也发现,被试在赌博任务中看到自己和他人的输赢结果会诱发相似的反馈负波,说明人在没有任何利益驱使时仍在关注他人的结果^[70]。事实上,要排除他人的观点对自己行为的影响,是要付出很大努力的。Asch等人^[71,72]发现,人们普遍有从众心理,即被试的决策会跟从群体中大部分人的选择。利用Asch研究从众行为的经典范式,Berns等人^[73]发现,不从众行为激活杏仁核。因为其他研究表明为杏仁核激活是高情绪负载的标志,该研究结果表明,坚持已见的被试在情绪上面临着巨大的压力。

合作行为,包括发生在陌生人之间的合作,是普遍存在却又不容易被经济学解释的现象。如在经典的最后通牒游戏(ultimatum game)中,分配者决定如何分配10美元,如果接收者同意,则交易成功;如果接收者拒绝,那么两人都得不到钱。按照博弈论的观点,博弈双方都是完全追求收益最大化的理性人,因此可以预期,当分配者给接收者最小单位的钱(如1元),接收者总会接受这个分配,因为得到1元钱总比

什么都得不到有利。但行为研究发现,无论可供分配的金钱总额是多少,有2/3的分配者开价在50%左右,有超过半数的接收者对不足20%的开价予以拒绝,这种现象违背了理性人的假设^[74,75]。关于合作的神经经济学研究对该现象提出了新的解释。Decety等人^[76]发现,合作行为激活了左侧内部的眶额皮层,合作行为可以一种社会奖励(social incentive),使该行为得到强化。Rilling等人^[77]发现,相对于与电脑合作,被试与真人合作时会激活奖励相关脑区,表明社会性合作行为本身具有奖励性质。一项关于慈善捐款的神经科学研究发现,捐献行为不仅激活金钱奖励相关脑区,而且激活了社会依恋相关脑区,表明对社会公共事业的依恋触发了被试的捐献行为,捐赠行为本身就是对社会依恋的一种满足^[78]。总之,这些研究似乎表明,合作、信任、捐献等亲社会行为本身就是一种奖励,这种非物质的奖励使得这些行为得到强化。

现实生活中的合作行为远比博弈论等经济学理论所预测的复杂,如普遍存在的不合作行为。某些人总是比其他人更倾向于不合作,这些个体差异成为神经经济学的重要研究内容。McCabe等人^[79]利用fMRI,考察在金钱信任游戏中合作被试与不合作被试大脑激活模式的区别。研究发现,合作被试在与人交易时,相对于电脑交易,前额叶活动明显增强,而不合作被试在两种条件下没有差异。这个结果说明,合作行为需要前额叶皮层来抑制对短期利益的本能追求。Sanfey等人^[80]发现,在最后通牒游戏中,人们会拒绝不公平的分配;不公平的分配结果会激活与认知控制和目标维持相关的背外侧前额叶(dorsolateral prefrontal cortex)和与情绪相关的前脑岛(anterior insula),以及负责冲突解决的前扣带回。前脑岛激活最强的被试更容易拒绝不公平的分配方案。该研究表明,不公平分配引发了认知上追求利益与不愉快情绪之间的冲突,不公平分配在某些被试中引起强烈的不愉快情绪,因而遭到这些被试的拒绝。但关于背外侧前额叶在被试面对不公平分配时激活的解释存在争议。Knoch等人^[81]提出,背外侧前额叶的激活既表达被试对获得利益冲动的抑制,也表达对公平目标的维持。Knoch等研究者利用穿颅磁刺激技术,分别使左右侧的背外侧前额叶暂时失去活动能力。研究发现,当右侧背外侧前额叶功能丧失时,被试更不愿意拒绝不公平的分配,表明被试无法拒

绝经济利益的诱惑而接受不公平的分配。

合作行为还受决策情境的影响,如对他人的了解及决策者自己的状态都会影响人们是否合作。Singer等人^[82]研究了在连续博弈任务中名声(reputation)的建立。当被试看到那些有意合作的对手的面孔时,脑岛(insula)、杏仁核、腹侧纹状体等奖励相关脑区显著激活,表明人脑能很好地加工交往中他人的名声,以预测将来合作的可能性。King-Casas等人^[83]用fMRI同时扫描两名进行连续博弈的被试,发现尾状核激活与被试认为他人是否合作有高的相关,尾状核激活还可以预测被试在下一轮交易中给予对方的信任程度。Delgado等人^[84]进一步考察了有关实验伙伴社会道德方面的信息对被试经济决策的影响。结果发现,当已有信息表明对方的道德品质很好或很差时,被试更多地选择信任品德好的伙伴而不信任品德坏的伙伴,表明有关对方的道德印象强烈影响着被试的行为;更重要的是,在对方是回馈还是欺骗被试这两种条件下,被试的脑区激活没有显著差异,表明被试在了解到对方品德后就不对反馈信息进行加工了。最新的研究还表明,后叶催产素(oxytocin, OT)与人的合作倾向关系密切。Zak等人^[85]发现,得到他人主动信任的被试的后叶催产素水平几乎是控制条件中被试的后叶催产素水平的两倍,且前者回馈这种信任的可能性是58%,远高于控制组的18%。Kosfeld等人^[86]通过比较接受后叶催产素的实验组和只接受安慰剂的对照组的合作行为,发现实验组表现出更多的信任行为。总之,产生合作行为是个复杂的过程,人们的执行控制能力、当时的生理心理状态、以及对他人名声的了解都会影响合作决策。

合作行为的另一种形式是惩罚那些不合作的人。人们对那些背叛了自己信任的行为会进行惩罚,即使这种惩罚不会带来利益。由于惩罚不合作者可以促进群体成员将来的合作,具有利他性,因此被称为利他性惩罚(altruistic punishment)^[87]。DeQuervain等人^[88]利用PET技术,考察了经济交易中对背叛者进行利他惩罚的神经基础。研究发现,惩罚背叛者时激活了背侧纹状体(dorsal striatum),且背侧纹状体激活强的受试者愿意花费更多的成本来对背叛者进行惩罚。该研究支持了有关人们从惩罚违规者中得到满足的假说。Singer等人^[89]发现,男性和女性被试看到他人受电击时,相应的疼痛相关脑区会激活;但男性被试在看到那些不合作被试接受电击时,其疼痛相

关脑区的活动明显减弱,而奖励相关脑区活动增强,并且这些脑区激活量与被试主观报告的报复欲望有高度相关。女性被试在看到合作和不合作被试接受电击时,脑区激活没有显著变化。研究者提出,男性比女性更喜欢惩罚不合作的他人。

2 展望

心理是人脑的功能,人类的经济行为有其对应的神经机制。从某种意义上,经济学的一些基本假设需要结合神经科学的研究成果而加以修正。也许更完整的经济学模型应该充分考虑到人脑功能的局限性和复杂性。相对于行为经济学,神经经济学的优势之一是可以将情绪等因素考虑进来。神经经济学研究既在一定程度上验证了已有的经济学理论,同时也为建立新的更完善的经济学理论奠定了基础。神经经济学研究将极大促进人们对人类决策行为和人脑功能的了解,从而有助于治疗赌博上瘾、冲动购物等临床症状,也对制定更为有效的广告策略、在商业交往中建立良好合作关系、以及制定更有效的奖惩措施以提高人们的幸福感和工作效率等发挥重要的指导作用。

当然,神经科学研究本身也有其局限性。单细胞记录通常只能用于动物研究,而穿颅磁刺激技术只对大脑的皮层结构起作用,使得这些研究手段应用有限^[90]。脑成像技术,尤其是广泛应用的fMRI技术,并不能直接观察脑区的活动,而是把局部血氧浓度等作为指标来间接测量神经活动。更重要的是,神经科学研究是一种相关研究而不是因果性研究,大脑的活动模式与特定的心理功能和行为之间的高度相关并不表示二者必然具有因果联系。因此,对神经科学研究结果的合理解释相当重要,大量研究结果也有待今后实验的进一步验证。其次,神经科学研究要求被试在特定环境(如高噪声的功能磁共振仪)中进行实验,其实验环境与真实的社会环境还是有差距的,将研究结论推广到现实社会生活中需要谨慎。虽然神经经济学目前的研究并没有完全打开经济行为背后的“黑箱”,但将神经科学应用于经济学研究无疑为深入了解经济行为的内在机制提供无限的可能。

参 考 文 献

- 1 Trepel C, Fox C R, Poldrack R A. Prospect theory on the brain? Toward a cognitive neuroscience of decision under risk. *Cogn Brain Res*, 2005, 23: 34—50[DOI]
- 2 Kenning P, Plassmann. Neuroeconomics: An overview from an

- economic perspective. *Brain Res Bull*, 2005, 67: 343—354[DOI]
- 3 Glimcher P W, Rustichini A. Neuroeconomics: The consilience of brain and decision. *Science*, 2004, 306: 447—452[DOI]
- 4 Braeutigam S. Neuroeconomics-From neural systems to economics behaviour. *Brain Res Bull*, 2005, 67: 355—360[DOI]
- 5 Zak P J. Neuroeconomics. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2004, 359: 1737—1748[DOI]
- 6 Sanfey A G, Loewenstein G, McClure S M, et al. Neuroeconomics: Cross-currents in research on decision-making. *Trends Cogn Sci*, 2006, 10(3): 108—116[DOI]
- 7 Camerer C, Loewenstein G, Prelec D. Neuroeconomics: How neuroscience can inform economics. *J Econ Lit*, 2005, 43(1): 9—64[DOI]
- 8 Camerer C F, George L, Drazen P. Neuroeconomics: Why economics needs brains. *J Econ*, 2004, 106(3): 555—579
- 9 Lee N, Broderick A, Chamberlain L. What is 'neuromarketing'? A discussion and agenda for future research. *Int J Psychophysiol*, 2006, 63(2): 199—204[DOI]
- 10 Lee D. Neuroeconomics: Making risky choices in the brain. *Nat Neurosci*, 2005, 8(9): 1129—1130[DOI]
- 11 McClure S M, Berns G S, Montague P R. Temporal prediction errors in passive learning task activation human striatum. *Neuron*, 2003, 38: 339—346[DOI]
- 12 O'Doherty J, Dayan P, Friston K J, et al. Temporal difference models and reward-related learning in the human brain. *Neuron*, 2003, 38: 329—337[DOI]
- 13 Gottfried J A, O'Doherty J, Dolan R J. Appetitive and aversive olfactory learning in humans studied using event-related functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci*, 2002, 22: 10829—10837
- 14 Anderson A K, Christoff K, Stappen I, et al. Dissociated neural representations of intensity and valence in human olfaction. *Nat Neurosci*, 2003, 6: 196—202[DOI]
- 15 Aharon I, Etcoff N, Ariely D, et al. Beautiful faces have variable reward value: fMRI and behavioral evidence. *Neuron*, 2001, 32: 527—551[DOI]
- 16 Kawabata H, Zeki S. Neural correlates of beauty. *J Neurophysiol*, 2004, 91: 1699—1705[DOI]
- 17 Bartels A, Zeki S. The neural correlates of maternal and romantic love. *Neuroimage*, 2004, 21: 1155—1166[DOI]
- 18 Aron A, Fisher H, Mashek DJ, et al. Reward, motivation, and emotion systems associated with early-stage intense romantic love. *J Neurophysiol*, 2005, 94: 327—337[DOI]
- 19 Vartanian O, Goel V. Neuroanatomical correlates of aesthetic preference for paintings. *Neuroreport*, 2004, 15: 893—897[DOI]
- 20 Azim E, Mobbs D, Jo B, et al. Sex differences in brain activation elicited by humor. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 16496—16501[DOI]
- 21 Mobbs D, Hagan C C, Azim E, et al. Personality predicts activity in reward and emotional regions associated with humor. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 16502—16506[DOI]
- 22 Menon V, Levitin D J. The rewards of music listening: Response and physiological connectivity of the mesolimbic system. *Neuroimage*, 2005, 28: 175—184[DOI]
- 23 Steven B, Michael M, Lawrence P. Passive music listening spontaneously engages limbic and paralimbic systems. *Neuroreport*, 2004, 15(13): 2033—2037[DOI]
- 24 Erk S, Spitzer M, Wunderlich A P, et al. Cultural objects modulate reward circuitry. *Neuroreport*, 2002, 13: 2499—2503[DOI]
- 25 Delgado M R, Nystrom L E, Fissell C, et al. Tracking the hemodynamic responses to reward and punishment in the striatum. *J Neurophysiol*, 2001, 84: 3072—3077
- 26 Elliott R, Friston K J, Dolan R J. Dissociable neural responses in human reward systems. *J Neurosci*, 2000, 20: 6159—6165
- 27 O'Doherty J P, Kringelbach M L, Rolls E T, et al. Abstract reward and punishment representations in the human orbitofrontal cortex. *Nat Neurosci*, 2001, 4: 95—102[DOI]
- 28 Knutson B, Adams C M, Fong G W, et al. Anticipation of increasing monetary reward selectively recruits nucleus accumbens. *J Neurosci*, 2001, 21: RC159(1-5)
- 29 Knutson B, Taylor J, Kaufman M, et al. Distributed neural representation of expected value. *J Neurosci*, 2005, 25: 4806—4812[DOI]
- 30 Shizgal P. Neural basis of utility estimation. *Curr Opin Neurobiol*, 1997, 7: 198—208[DOI]
- 31 Montague P R, Berns G S. Neural economics and the biological substrates of valuation. *Neuron*, 2002, 36: 265—84[DOI]
- 32 Kahneman D, Tversky A. Prospect theory: An analysis of decision under risk. *Econometrica*, 1979, 47: 263—291
- 33 Kahneman D, Wakker P P, Sarin R. Back to Bentham? Explorations of experienced utility. *Q J Econ*, 1997, 112: 375—405[DOI]
- 34 Yu R J, Zhou X L. Brain potentials associated with outcome expectation and outcome evaluation. *Neuroreport*, 2006, 17(15): 1649—1653[DOI]
- 35 Knutson B, Fong G W, Adams C M, et al. Dissociation of reward anticipation and outcome with event-related fMRI. *Neuroreport*, 2001, 12: 3683—3687[DOI]
- 36 Breiter H C, Aharon I, Kahneman D, et al. Functional imaging of neural responses to expectancy and experience of monetary gains and losses. *Neuron*, 2001, 30 (2): 619—639[DOI]
- 37 Tom S M, Fox C R, Trepel C, et al. The neural basis of loss aversion in decision-making under risk. *Science*, 2007, 315(26): 515—518[DOI]
- 38 von Neumann J, Morgenstern O. Theory of games and economic behavior. Princeton: Princeton University Press, 1944
- 39 Preuschoff K, Bossaerts P, Quartz S R. Neural differentiation of expected reward and risk in human subcortical structures. *Neuron*, 2006, 51: 381—390[DOI]
- 40 Knutson B, Rick S, Wimmer E, et al. Neural predictors of purchases. *Neuron*, 2007, 53: 147—156[DOI]
- 41 Tversky A, Kahneman D. The framing of decisions and the psychology of choice. *Science*, 1981, 211: 453—458[DOI]
- 42 Holroyd C B, Larsen J T, Cohen J D. Context dependence of the event-related brain potential to reward and punishment. *Psychophysiology*, 2004, 41: 245—253[DOI]
- 43 Nieuwenhuis S, Heslenfeld D J, von Geusau N J A, et al. Activity in human reward-sensitive brain areas is strongly context dependent. *Neuroimage*, 2005, 25: 1302—1309[DOI]
- 44 Akitsuki Y, Sugiura M, Watanabe J, et al. Context-dependent cortical activation in response to financial reward and penalty: An event-related fMRI study. *Neuroimage*, 2003, 19: 1674—1683[DOI]
- 45 Frederick S, Loewenstein G, O'Donoghue T. Time discounting and time preference: A critical review. *J Econ Lit*, 2002, 40: 351—401[DOI]
- 46 McClure S M, Laibson D I, Loewenstein G, et al. Separate neural systems value immediate and delayed monetary rewards. *Science*, 2004, 306: 503—507[DOI]
- 47 Loomes G, Sugden R. Regret theory: An alternative of rational

- choice under uncertainty. *Econ J*, 1982, 92: 805—824[DOI]
- 48 Bell D E. Regret in decision making under uncertainty. *Oper Res*, 1982, 30: 961—981
 - 49 Camille N, Coricelli G, Sallet J, et al. The involvement of the orbitofrontal cortex in the experienced of regret. *Science*, 2004, 304: 1167—1170[DOI]
 - 50 Coricelli G, Critchley H D, Joffily M, et al. Regret and its avoidance: A neuroimaging study of choice behavior. *Nat Neurosci*, 2005, 8: 1255—1262[DOI]
 - 51 Ursu S, Carter C S. Outcome representations, counterfactual comparisons and the human orbitofrontal cortex: Implications for neuroimaging studies of decision-making. *Cogn Brain Res*, 2005, 23: 51—60[DOI]
 - 52 Bechara A, Damasio H, Tranel D, et al. Deciding advantageously before knowing the advantageous strategy. *Science*, 1997, 275: 1293—1295[DOI]
 - 53 Shiv B, Loewenstein G, Bechara A, et al. Investment behavior and the negative side of emotion. *Psychol Sci*, 2005, 16: 435—439
 - 54 Shiv B, Loewenstein G F, Bechara A. The dark side of emotions in decision making: When individuals with decreased emotional reactions make more advantageous decisions. *Cogn Brain Res*, 2005, 23(1): 85—92[DOI]
 - 55 Mellers B, Schwartz A, Ritov I. Emotion-based choice. *J Exp Psychol: General*, 1999, 128: 332—345[DOI]
 - 56 de Martino B, Kumaran D, Seymour B, et al. Frames, biases, and rational decision-making in the human brain. *Science*, 2006, 313: 684—687[DOI]
 - 57 Kahneman D, Frederick S. Frames and brains: Elicitation and control of response tendencies. *Trends Cogn Sci*, 2007, 11: 45—46[DOI]
 - 58 Lo A W, Repin D V. The psychophysiology of real-time financial risk processing. *J Cogn Neurosci*, 2002, 14(3): 323—39[DOI]
 - 59 Kohlberg L. Stage and sequence: The cognitive-developmental approach to socialization. In: Goslin D A, ed. *Handbook of Socialization Theory and Research*. Chicago: Rand McNally, 1969. 347—480
 - 60 Greene J D, Haidt J. How (and where) does moral judgment work? *Trends Cogn Sci*, 2002, 6(12): 517—523[DOI]
 - 61 Greene J D, Sommerville R B, Nystrom L E, et al. An fMRI investigation of emotional engagement in moral judgment. *Science*, 2001, 293: 2105—2108[DOI]
 - 62 Greene J D, Nystrom L E, Engell A D, et al. The neural bases of cognitive conflict and control in moral judgment. *Neuron*, 2004, 44: 389—400[DOI]
 - 63 Cohen J D. The vulcanization of the human brain: A neural perspective on interactions between cognition and emotion. *J Econ Perspect*, 2005, 19(4): 3—24
 - 64 Montague P R, King-Casas B, Cohen J D. Imaging valuation models in human choice. *Annu Rev Neurosci*, 2006, 29: 417—448[DOI]
 - 65 Premack D, Woodruff G. Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behav Brain Sci*, 1978, 1(4): 515—526
 - 66 Frith C D, Frith U. Interacting minds: A biological basis. *Science*, 1999, 286(5445): 1692—1695[DOI]
 - 67 Gallagher H L, Frith C D. Functional imaging of 'theory of mind'. *Trends Cogn Sci*, 2003, 7: 77—83[DOI]
 - 68 Rilling J K, Sanfey A G, Aronson J A, et al. The neural correlates of theory of mind within interpersonal interactions. *Neuroimage*, 2004, 22: 1694—1703[DOI]
 - 69 Fukui H, Murai T, Shinozaki J, et al. The neural basis of social tactics: An fMRI study. *Neuroimage*, 2006, 32: 913—920[DOI]
 - 70 Yu R J, Zhou X L. Brain responses to outcomes of one's own and the other's performance in a gambling task. *Neuroreport*, 2006, 17(16): 1747—1751[DOI]
 - 71 Asch S E. Effects of group pressure upon the modification and distortion of judgments. In: Guetzkow H S, ed. *Group, Leadership and Men Research in Human Relations*. Pittsburgh: Carnegie Press, 1951. 177—190
 - 72 Asch S E. *Social Psychology*. New York: Prentice-Hall, 1952
 - 73 Berns G S, Chappelow J, Zink C F, et al. Neurobiological correlates of social conformity and independence during mental rotation. *Biolog Psychiatry*, 2005, 58: 245—253[DOI]
 - 74 Bolton G E, Zwick R. Anonymity versus punishment in ultimatum games. *Games Econ Behav*, 1995, 10(1): 95—121[DOI]
 - 75 Henrich J, Boyd R, Bowles S, et al. In search of homo economicus: Behavioral experiments in 15 small scale societies. *Am Econ Rev*, 2001, 91(2): 73—78
 - 76 Decety J, Jackson P L, Sommerville J A, et al. The neural bases of cooperation and competition: An fMRI investigation. *Neuroimage*, 2004, 23: 744—751[DOI]
 - 77 Rilling J, Gutman D, Zeh T, et al. A neural basis for social cooperation. *Neuron*, 2002, 35(2): 395—405[DOI]
 - 78 Moll J, Krueger F, Zahn R, et al. Human fronto-mesolimbic networks guide decisions about charitable donation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 15623—15628[DOI]
 - 79 McCabe K, Houser D, Ryan L, et al. A functional imaging study of cooperation in two-person reciprocal exchange. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 11832—11835[DOI]
 - 80 Sanfey A G, Rilling J K, Aaronson J A, et al. Probing the neural basis of economic decision making: An fMRI investigation of the ultimatum game. *Science*, 2003, 300: 1755—1758[DOI]
 - 81 Knoch D, Pascual-Leone A, Meyer K, et al. Diminishing reciprocal fairness by disrupting the right prefrontal cortex. *Science*, 2006, 314: 829—832[DOI]
 - 82 Singer T, Kiehl S J, Winston J S, et al. Brain responses to the acquired moral status of faces. *Neuron*, 2004, 41(4): 653—662[DOI]
 - 83 King-Casas B, Tomlin D, Anen C, et al. Getting to know you: Reputation and trust in a two-person economic exchange. *Science*, 2005, 308: 78—83[DOI]
 - 84 Delgado M R, Frank R H, Phelps E A. Perceptions of moral character modulate the neural systems of reward during the trust game. *Nat Neurosci*, 2005, 8: 1611—1618[DOI]
 - 85 Zak P J, Kurzban R, Matzner W T. The neurobiology of trust. *Annu N Y Acad Sci*, 2004, 1032: 224—227[DOI]
 - 86 Zak P J, Fischbacher U, Fehr E, et al. Oxytocin increases trust in humans. *Nature*, 2005, 435: 673—676[DOI]
 - 87 Fehr E, Rockenbach B. Detrimental effects of sanctions on human altruism. *Nature*, 2003, 422: 137—140[DOI]
 - 88 de Quervain D J F, Fischbacher U, Treyer V, et al. The neural basis of altruistic punishment. *Science*, 2004, 305: 1254—1258[DOI]
 - 89 Singer T, Seymour B, O'Doherty J P, et al. Empathic neural responses are modulated by the perceived fairness of others. *Nature*, 2006, 439: 466—469[DOI]
 - 90 Shiv B, Bechara A, Levin I, et al. Decision neuroscience. *Mark Lett*, 2005, 16: 375—386[DOI]