

İnsanlarda Özgeci İşbirliğinin Psikolojik ve Beyinsel Temelleri

Şule Güney
İstanbul

Hasan Galip Bahçekapılı
Doğuş Üniversitesi

Özet

İnsanlarda görülen işbirliği klasik evrimsel modeller açısından da, klasik ekonomik modeller açısından da açıklanması güç bir bilmece olarak karşımıza çıkmaktadır. Son yıllarda ekonomik oyunların deneysel prosedür olarak kullanıldığı çalışmalarda insanların akrabaları olmayan kişilerle, anonim ve tek seferlik etkileşimlerinde özgeci işbirliğine (*altruistic cooperation*) giriştikleri, yani kişisel çıkar peşinde koşma dürtüsüyle açıklanamayacak davranışlar sergiledikleri gösterilmiştir. Burada açıklanması gereken insana özgü olduğu düşünülen özgeci işbirliğini ortaya çıkaran psikolojik, beyinsel ve evrimsel mekanizmaların ne olduğudur. Özgeci işbirliğinin altında yatan iki önemli psikolojik mekanizmanın “adalet duygusu” (*sense of fairness*) ve “güven” (*trust*) olduğu düşünülmektedir. Adalet duygusunun incelenmesinde genellikle Ültimatom oyunu kullanılmaktadır. Ültimatom oyunundaki davranışsal bulgulara bakıldığında insanların adil davranışları ödüllendirdiği ve adil olmayan davranışları cezalandırdığı görülürken, beyinsel düzeydeki bulgular insanların bu tür ödüllendirmeden ve cezalandırmadan haz aldığını göstermektedir. Güven duygusunun incelendiği ekonomik oyun ise Güven oyunudur. Sosyal yaklaşmayı arttıran bir nöropeptidin kullanılmasıyla güvenme davranışının artması ve insanların güvenlerini suistimal edenlerin cezalandırılmasından haz aldığının görülmesi ise Güven oyununun oynatıldığı durumlarda elde edilen beyinsel bulgulardır. Bu bulgular insanların ekonomik işbirliği içeren ortamlarda ekonomik tercihler yanında sosyal tercihleri de göz önüne aldıkları ve bu davranışlarının arkasında adalet duygusu ve güven duygusu diyebileceğimiz özel psikolojik mekanizmalar olduğu fikrini destekler niteliktedir. Literatürde özgeci işbirliğini ortaya çıkaran evrimsel mekanizmanın ne olduğu konusunda grup seçilimi ve bireysel seçim savunucuları arasındaki tartışmalar sürmektedir.

Anahtar kelimeler: Özgeci işbirliği, adalet duygusu, güven duygusu, Ültimatom oyunu, Güven oyunu, nöroekonomi, evrim kuramı

Abstract

Cooperation in humans is a puzzle from the perspective of classical economic and evolutionary models. In recent years, laboratory experiments using economic games have revealed that humans show altruistic cooperation towards non-kin in anonymous one-shot encounters. What needs to be explained are the psychological, neural and evolutionary mechanisms that give rise to altruistic cooperation that is thought to be uniquely human. Two psychological mechanisms proposed to explain altruistic behaviour are sense of fairness and trust. Sense of fairness is usually investigated by using the Ultimatum game. Behavioural findings in the Ultimatum game show that humans reward behaviours that conform to fairness norms and that they punish behaviours that violate fairness norms, even if it is not in their self-interest to do so. Activation of reward centres in the brain during such behaviour suggests that they get pleasure from doing so. Trust is investigated by using the Trust game. Behavioural findings in the Trust game show that humans make generous offers at first and they punish their partner if their trust is violated. At the neural level, it has been shown that administration of a neuropeptide that promotes social attachment increases trusting behaviour and that punishing violations of trust activates reward centres in the brain. These findings suggest that in economic exchange situations, humans take into account social, as well as economic, preferences, and that such behaviour is underpinned by special psychological mechanisms. Debate continues between proponents of individual selection and group selection as to how best to explain the evolutionary basis of altruistic cooperation.

Key words: Altruistic cooperation, sense of fairness, trust, Ultimatum game, Trust game, neuroeconomics, evolutionary theory

Yazışma Adresi: Dr. Hasan Galip Bahçekapılı, Doğuş Üniversitesi, Psikoloji Bölümü, Acıbadem, Kadıköy, 34722 İstanbul

E-posta: hbahçekapili@dogus.edu.tr

Yazar Notu: M. Güneş Kutlu'ya, Onur İyilikçi'ye ve iki anonim danışmana makale hakkındaki yorumları ve eleştirileri için teşekkür ediyoruz.

Evrimsel açıdan bakıldığında işbirliği her zaman açıklanması sorunlu bir davranış olmuştur. Evrim kuramı organizmaların hayatta kalma ve üreme şansını azaltan davranışların ya öğrenme yoluyla ya da organizmanın genlerini sonraki kuşaklara aktarmaması yoluyla yok olacağını öngörür. Oysa özellikle gelişmiş bir sosyal hayata sahip olan türlerde organizmaların yaygın olarak özgeci işbirliğinde (*altruistic cooperation*) buldukları, yani kendileri açısından zararlı ama işbirliği içinde oldukları organizmalar açısından yararlı davranışlar sergiledikleri biliniyor (Cosmides ve Tooby, 1992; Wilkinson, 1984). Bu durumda bu davranışın evrimsel ve psikolojik düzeyde nasıl ortaya çıktığının açıklanmasının özel mekanizmalar gerektirdiği açıktır.

1960'lardan beri bu tür davranışların grubun veya türün iyiliği için var olduğu fikri gözden düşmüş, doğal seçilimin temel biriminin birey olduğu fikri ön plana çıkmıştır. Buna göre bir davranışın evrimsel açıklamasını vermek, bu davranışın bireyin üreme başarısını nasıl arttırdığının açıklanmasını gerektirir (Williams, 1966). Bu görüşe uygun olarak önerilen işbirliğini açıklamaya yönelik mekanizmalara örnek olarak akraba seçilimi (*kin selection*) (Hamilton, 1964), karşılıklı özgecilik (*reciprocal altruism*) (Trivers, 1971) ve dolaylı karşılıklık (*indirect reciprocity*) (Nowak ve Sigmund, 2005) verilebilir. Bu mekanizmalardan birincisine göre birey kendi genlerini taşıyan diğer bireylere yardım ettiği için, ikincisine göre daha sonra yardımın karşılığını alacağı için, üçüncüsüne göre ise yardımsever olarak ün saldıği ve bu gelecekte başkalarından yardım görme şansını artırdığı için özgeci davranış sergilemek suretiyle kendi üreme başarısını arttırmaktadır.

Önerilen bu evrimsel mekanizmalar değişik türlerde görülen özgeci işbirliğini kısmen açıklasa da ortada hala çözülmesi gereken sorunlar vardır. Bunların başında özellikle akraba olmayan bireyler arasındaki işbirliği ilişkileri sırasında genel olarak hile yapma (*defection*) veya özel olarak beleşçilik (*free-riding*) ihtimali gelir. Evrimsel açıdan bakıldığında işbirliği sırasındaki en avantajlı davranış karşı taraftan bir yarar sağlamak ama bunun karşılığını vermemektir. Herkes bu şekilde davranmaya başladığında işbirliğinin çökeceği açıktır. Bu duruma çözüm olabilecek davranışlardan biri beleşçi bireylerin cezalandırılması, yani beleşçi davranıştan kar etmelerinin önlenmesi ve böylece bu davranıştan caydırılmasıdır (Henrich ve Boyd, 2001; Sober ve Wilson, 1998). Fakat buradaki sorun da cezalandırmanın kendisinin çoğu zaman bir tür özgeci davranış olmasıdır. Başka bir deyişle, cezalandırma grubun geneli için yararlı bir davranışken cezalandırma yapan birey için genel anlamda masraflı olması nedeniyle karlı değildir. Bu durumda özgeci bireylerin her birinin beleşçileri cezalandırmaı birbirine bırakması beklenir. Diğer bir ifadeyle, beleşçileri cezalandırmaktan kaçınma grup içi

işbirliğini tehdit eden ikinci dereceden bir beleşçilik olarak karşımıza çıkar.

Kuramsal analizin (örn., Nowak, 2006) ortaya koyduğu bu sorunlara rağmen özellikle insan topluluklarında çoğu zaman özgeci işbirliğinin gerçekleştiğini biliyoruz (Fehr ve Henrich, 2003). Bu yazıda bu tür işbirliğinin ortaya çıkmasını sağlayan psikolojik ve beynsel mekanizmalarla ilgili son yıllarda yapılan araştırmaların bir özetini sunacağız. Özetleyeceğimiz araştırmalar bu mekanizmaların analiz edilmesi açısından özellikle elverişli olan, laboratuvar ortamında ekonomik oyunlar kullanılarak yapılan deneyler olacak. Özellikle işbirliğinin ortaya çıkması için gerekli olan davranışlardan özgeci cezalandırmanın (*altruistic punishment*), özgeci ödüllendirmenin (*altruistic reward*) ve özgeci ilk tekliflerin (*altruistic first offer*) bu deney ortamlarında gerçekten görüldüğünü göstereceğiz. Daha sonra bu davranışların altında yatan psikolojik mekanizmalar olarak özellikle adalet duygusu ve güven duygusu üzerinde duracağız ve bu mekanizmaların kendine özgü beynsel temelleri olduğunu göstermeye yönelik araştırmaları özetleyeceğiz. Son olarak bu psikolojik mekanizmaların hangi evrimsel mekanizmalar yoluyla ortaya çıkmış olabileceğiyle ilgili yeni fikirlerden bahsedeceğiz.

Davranış Stratejileri, Psikolojik Mekanizmalar ve Ekonomik Oyunlar

İki tarafın işbirliğine girdikleri anda kazanç elde etmelerinin mümkün olmadığı durumlarda işbirliği davranışının ortaya çıkabilmesi için hafızayla ve diğer temel bilişsel süreçlerle ilgili bazı yeteneklerin evrimleşmiş olmasının gerektiği ve bu yüzden birçok hayvan türünde karşılıklı özgecilik gibi işbirliği biçimlerinin görülmediği öteden beri bilinmektedir (Stevens ve Hauser, 2004; Trivers, 1971). Son yıllarda temel bilişsel yeteneklerin yanında bazı davranış stratejilerinin de işbirliğinin ortaya çıkabilmesi ve ortaya çıktıktan sonra beleşçilik yüzünden çökmemesi için gerekli olduğu fikri yaygınlık kazanmıştır. Bu davranış stratejileri arasında grup bireylerinin en azından belli bir yüzdesinin özgeci ilk teklifte bulunması ve sonra özgeci ödüllendirmeden ve cezalandırmadan kaçınmaması sayılabilir (Fehr ve Henrich, 2003). İnsanlık tarihinde büyük ölçekli işbirliğini gerektiren durumların (toplu savaşlar, toplu avlanma, yemek paylaşımı vb.) gerçekten var olduğu bilinmekte ve bu türden işbirliğinin ortaya çıkabilmesi için özgeci ödüllendirme ve özgeci cezalandırmanın uygulanmış olması gerektiği savunulmaktadır (Fehr ve Henrich, 2003).

İlk bakışta kişisel çıkarlara aykırı görünen bu davranışların ortaya çıkabilmesi, bazı özel psikolojik mekanizmaların var olmasını gerektirir. Örneğin, Adam Smith (1759; 2002) ekonomik ve sosyal hayatı mümkün

kılan ahlaki duygulardan biri olarak sempatiyi, yani insanların başkalarının mutlu olduğunu görmekten haz almasını ve başkalarının mutluluğunu sağlamak yönünde motivasyona sahip olmasını vurgulamıştır. Bu türden sosyal duygular diyebileceğimiz diğer psikolojik mekanizmalar arasında öfke (Fehr ve Gächter, 2002), adalet duygusu, güven, kin (Pillutla ve Murnighan, 1996) ve empati (Cheng ve ark., 2007) sayılabilir. Ayrıca bu mekanizmaların kendine özgü beyinsel temelleri olması gerekir (Frith ve Singer, 2008).

İşbirliğinin ortaya çıkmasını sağlayan davranış stratejileri ve bunların altında yatan psikolojik ve beynsel mekanizmalar özellikle son yıllarda ağırlıklı olarak laboratuvar şartlarında oynanan ekonomik oyunlar vasıtasıyla incelenmektedir. Bu tür araştırmaların yapıldığı ilk yıllarda en sık kullanılan oyun Mahkumun İkilemi (*Prisoner's Dilemma*) oyunudur (Axelrod, 1984). Bu oyun aslen hipotetik bir ikilemden türetilmiştir: Buna göre iki şüpheli polis tarafından gözaltına alınmıştır. Polis delil yetersizliği sebebiyle bu iki şüpheliyi ayrı hücrelere koymuş ve her ikisine de aynı teklifi sunmuştur. Eğer şüphelilerden biri diğer kişiyi suçlarsa ve diğer kişi sessiz kalırsa, suçlayan serbest kalacak ve suçlanan on yıl hapse mahkum edilecektir; eğer bu iki şüpheli sessiz kalırsa, ikisi de altı ay hapse mahkum edileceklerdir; eğer ikisi de birbirini suçlarsa, birer yıl hapis cezasına çarptırılacaklardır. Şüphelilerin her birinin bu şartlar altında iki seçeneği vardır: Ya diğer kişiyi suçlayacaklardır ya da sessiz kalacaklar, yani işbirliğine gireceklerdir. Karşı taraf ne yaparsa yapsın suçlamak sessiz kalmaktan daha avantajlı olduğu için kişisel düzeyde rasyonel olan seçim iki mahkum için de karşısındakini ele vermektir. Oysa mahkumlar birbirlerine güvenip işbirliğine girişebilseler birbirlerini suçladıkları durumdan daha fazla kazanç sağlayabileceklerdir. Bu da bu hipotetik durumu ikilem (*dilemma*) yapan noktadır.

Literatürde bu hipotetik ikilemin karşılıklı özgeciliğin iyi bir temsili olduğu düşünülmektedir (Axelrod, 1984; Buss, 2007). Özellikle Mahkumun İkilemi oyununun tekrarlı versiyonu (bu oyunun ard arda oynandığı ve oyuncuların oyunun ne zaman biteceğini bilmediği versiyon), gerçek hayattaki karşılıklı özgeciliğe dayanan sosyal ilişkilerin bir modeli olarak düşünülmüşü nedeniyle laboratuvar deneylerinde sıkça kullanılmıştır (Axelrod, 1984; Axelrod ve Hamilton, 1981; Boyd, 1988). Bu deneylerin genel olarak gösterdiği, insanların standart ekonomik modellerin beklediğinin çok üstünde bir düzeyde işbirliğine giriştiği ve karşılıklı işbirliğinden karşı tarafı aldatmaya kıyasla daha fazla haz aldığıdır (Rilling ve ark., 2002). Ancak bu oyunda kişilerin eşit güce sahip olması, oyuncuların istedikleri zaman oyundan çıkamaması ve karşılarındaki oyuncuyla iletişime geçememesi nedeniyle, oyunun aslında

gerçek hayatı çok da iyi temsil edemediği düşünülmüş (Noe, 2006) ve son yıllarda yapılan çalışmalarda bu oyun yerini yeni ekonomik oyunlara bırakmıştır. Benzer sorunlar hemen hemen tüm ekonomik oyunlar için geçerli olsa da, daha basit ve analize elverişli olan oyunlar araştırmacılar tarafından daha çok tercih edilmektedir.

Adalet Duygusu ve Ültimatom Oyunu

Bu yazıda sıkça kullanılacak olan adalet (*fairness*) kavramı, neyin adil olduğu veya olmadığı bağlamında tartışılmayacaktır. İnsanların karar verirken adil buldukları veya bulmadıkları durumlarda nasıl tepkiler verdiği ve bu tepkilerin ne tür zihinsel süreçlerden geçerek ortaya çıktığı irdelenecektir. İşbirliğinin ortaya çıkması ve ortaya çıktıktan sonra devam etmesi için gerekli görülen “adil olanın ödüllendirilmesi ve adil olmayanın cezalandırılması” davranışlarının psikolojik mekanizması olarak değerlendirilen adalet duygusunun (*sense of fairness*) beyinsel temelleri son yıllarda ekonomiden psikolojiye bir çok farklı disiplinin ortak araştırma konusu olmuştur ve bu temeller laboratuvar şartları altında ekonomik oyunlar kullanılarak incelenmiştir (Chaudhuri, 2009).

Ültimatom Oyunu ve Davranış Düzeyindeki Genel Bulgular. 1982 yılında ekonomistler (Güth, Schmittberger ve Schwarze, 1982) tarafından geliştirilen Ültimatom oyunu (*Ultimatum game*), kişisel çıkar (*self-interest*) ve adalet duygusu arasındaki gerilimi açıkça göstermesi ve kolay anlaşılır yapısı nedeniyle işbirliği konusundaki deneysel çalışmalarda sıkça kullanılmaktadır. Ültimatom oyununda iki oyuncu (A ve B oyuncusu) bulunmaktadır. Oyunun başında A oyuncusuna belirli bir miktar para verilmektedir ve kendisine bu miktarın istediği kadarını B oyuncusu ile paylaşabileceği söylenmektedir. A oyuncusu bu paranın nasıl paylaşılacağına karar verecektir ve belirlediği (sıfır da olabilecek) miktarı B oyuncusuna teklif edecektir. B oyuncusunun bu teklif karşısında iki seçeneği vardır: Önerilen miktarı kabul etmek ya da reddetmek. Önerilen miktarı kabul ederse para A oyuncusunun belirlediği şekilde paylaşılacaktır. Önerilen miktarı reddedirse iki oyuncu da hiçbir şey kazanamayacaktır.

Standart ekonomik modellere göre rasyonel bir B oyuncusu teklif edilen miktar sıfır olmadığı sürece bu teklifi reddetmemelidir, çünkü önerilen miktarı kabul ettiği takdirde oyuna başlamadan önceki durumdan daha karlı bir duruma gelecektir (bkz. Binmore, 2007, s. 502-504). Bunu tahmin eden rasyonel bir A oyuncusu da kendi alacağı miktarı maksimize etmek için B'ye sıfırdan farklı en düşük miktarı teklif etmelidir.

Ültimatom oyununda adil olmayan bir teklif önerilen B oyuncusu kişisel ekonomik çıkarı (oyuncuya, düşük bir miktar olsa da önerilen parayı kabul etmesini öngören özellik) ile adalet duygusu (düşük tekliflerin

reddedilmesini öngören özellik) arasındaki çatışmayla karşı karşıya kalmaktadır. Çünkü A oyuncusunun, elindeki miktarı eşit oranda bölme ve B oyuncusuyla parayı bu şekilde paylaşma imkanı varken bunu yapmamış ve B oyuncusuna elindeki paranın yarısından azını teklif etmiştir. Bu türden bir teklif B oyuncusu açısından adil değildir. Endüstrileşmiş (Güth ve ark., 1982) ve endüstrileşmemiş toplumlarda (Henrich ve ark., 2001) yapılan araştırmalarda, Ültimat oyunundaki düşük tekliflerin (toplam miktarın yaklaşık % 20'si kadarı) reddedilme oranının % 80'e kadar çıktığı görülmüştür. Başka bir deyişle, B oyuncuları ekonomik çıkarlarını gözardı ederek özgeci cezalandırma olarak nitelendirilebilecek bir davranış sergilemektedirler.

Normatif modelden sapan insan davranışı her zaman davranış bilimcilerin ilgisini çekmiş, yeni açıklayıcı mekanizmaların önerilmesine ve yeni araştırma programlarının doğmasına yol açmıştır (örn., Kahneman, Slovic ve Tversky, 1982). Ültimat oyununda düşük tekliflerin neden reddedildiğinin açıklanmasına yönelik olarak da son yıllarda bu tür bir araştırma faaliyeti başlamıştır. Az önce söylediğimiz gibi klasik rasyonellik anlayışına göre teklif edilen miktarın her şekilde kabul edilmesi gerekiyorken, yapılan araştırmalar bu reddin sebebinin genel olarak "duygusal" etkenler olduğunu öne sürmektedir (Pillutla ve Murnighan, 1996). Adil olma normları ihlal edildiğinde bu ihlalden doğan öfke ve intikam duygusu gibi duyguların bireylerin özgeci cezalandırma kullanmalarına (Fehr ve Gächter, 2002) veya adalet normlarını ihlal edenlerin cezalandırılmasını görmekten haz almalarına (Singer ve ark. 2006) sebep olduğu söylenmektedir.

Ültimat oyununda oyuncuların cinsiyetine bağlı bazı davranış farklılıkları ortaya çıkmaktadır. Mesele B oyuncusunun erkek olması A oyuncularının genellikle daha yüksek teklifler yapmalarına, A oyuncusunun kadın olması ise B oyuncularının daha yüksek bir minimum kabul edilebilir oran belirlemelerine yol açmaktadır (Solnick, 2001). Erkek A oyuncuları da kadın B oyuncularına genellikle daha yüksek teklifler yapmaktadırlar (Saad ve Gill, 2001). Yüksek testosteron oranı erkeklerin B oyuncusu olarak düşük teklifleri daha yüksek oranda reddetmelerine sebep olmaktadır (Burnham, 2007; Zak ve ark., 2009). Ancak testosteronun bu etkisi doğum öncesinde maruz kalınan testosteron düzeyine bağlı olarak değişebilmektedir (Van den Bergh ve Dewitte, 2006). Dışarıdan verilen testosteronun kadın oyuncuların davranışı üzerindeki etkisi ise tartışmalıdır (bak. Eisenegger, Naef, Snozzi, Heinrichs ve Fehr, 2010; Zethraeus, Kocoska-Maras, Ellingsen, von Schoultz, Hirschberg ve Johannesson, 2009).

Beyinsel Temeller. Sanfey, Rilling, Aronson, Nystrom ve Cohen (2003) Ültimat oyununda adil olmayan tekliflere karşı B oyuncularında hem kabul etme

hem de reddetme yönünde eğilim ortaya çıkacağını ve bu eğilimlerin beynin farklı bölgelerinde temsil edileceğini düşünmüşler ve bu fikri test etmek amacıyla bütün katılımcıların B oyuncusu rolünde olduğu bir deney tasarlamışlardır. Davranış düzeyindeki bulgular gerçek oyuncuya karşı oynayan B oyuncularının düşük teklifleri reddetme oranının bilgisayara karşı oynayanlardan çok daha yüksek olduğunu göstermiştir. Bu bulgu düşük teklifleri reddetmenin adalet duygusundan kaynaklandığı fikriyle uyumludur: Ne yapacağı önceden programlanmış bir bilgisayarın tekliflerini "adil" veya "adil değil" diye nitelendirmek güç olduğundan bilgisayara karşı oynayan katılımcılar düşük tekliflere karşı diğer gruptaki katılımcılar kadar sert tepki göstermemişlerdir.

Denyde ayrıca fMRI yöntemiyle oyun sırasında katılımcıların hangi beyin bölgelerinin aktivasyon gösterdiği görüntülenmiştir. Bulgular ön insula (*anterior insula*) bölgesinin, dorsolateral prefrontal korteksin (*dorso-lateral prefrontal cortex*) ve ön singülat korteksin (*anterior cingulate cortex*) adil olmayan tekliflerin sunulduğu durumlarda, adil tekliflerin sunulduğu durumlara göre daha fazla aktivasyonu gösterdiğini ve bu durumun özellikle gerçek oyuncuya karşı oynayan katılımcılar için böyle olduğunu göstermiştir. Bu da şu anlama gelmektedir: Bu aktivasyonların derecesini belirleyen şey tek başına önerilen miktarın düşük olması değil, başka birisinin (amaçlı bir varlığın) adil olmayan bir teklif yapmasına gösterilen duyarlılıktır.

Ayrıca bulgular adil olmayan tekliflerde görülen ön insula aktivasyonu ne kadar yüksekse katılımcının bu teklifi reddetme olasılığının o kadar yüksek olduğunu göstermiştir. Önceki araştırmalardan hareketle ön insula bölgesi öfke ve tiksime gibi olumsuz duygusal durumların değerlendirilme bölgesi olarak görülmektedir (Damasio ve ark., 2000; Phillips ve ark., 1997). Bu durumda ön insulanın aktivasyonu adil olmayan tekliflere gösterilen olumsuz duygusal tepkinin yansımaları olarak görülebilir.

Dorsolateral prefrontal korteks (DLPFK) ise amaca yönelik davranışın ve yürütücü (executive) faaliyetlerin kontrolü gibi süreçlerle ilgili bir bölgedir. Olabildiğince para kazanma (ya da karlı çıkma) da bir tür amaca yönelik davranış sayılabileceği için tekliflerin kabul edildiği durumlarda bu bölgede aktivasyon beklenebilir. Fakat Sanfey, Rilling, Aronson, Nystrom ve Cohen (2003) deneylerinde adil olmayan teklifler karşısında aktivasyon gösterdiği görülse de DLPFK'in aktivasyonu ile kabul oranları arasında bir korelasyon bulunmamışlardır.

Son olarak denyde adil olmayan tekliflere karşılaşılan durumlarda, teklifin adillığı azaldıkça ön singülat korteksin aktivasyonunun arttığı gözlemlenmiştir. Ön singülat korteksin bilişsel çatışmanın beyindeki temsili olduğu düşünüldüğünden (Botvinick, Nystrom, Fissell,

Carter ve Cohen 1999; Donald, Cohen, Stenger ve Carter, 2000) bu bulgu adil olmayan teklifle karşılaşıldığında bilişsel bir çatışmanın (kabul etmek ve reddetmek arasındaki çatışma) yaşandığı görüşünü desteklemektedir.

Sanfey, Rilling, Aronson, Nystrom ve Cohen (2003) DLPFK'in adil olma amacıyla ilişkili duygusal itkilerin (*motive*) dizginlenmesini ve kişisel çıkarlara uygun davranışın ortaya çıkmasını sağlayan bilişsel/rasyonel bir beyin bölgesi olduğunu düşünmüşler fakat deneylerinde bu fikri destekleyen bulgular elde edememişlerdir. Bir diğer hipotez ise DLPFK'in tam tersine kişisel çıkar itkilerini dizginlemekle yükümlü olduğunu söylemektedir (Henrich ve ark., 2001). Bu hipotezi test etmeye yönelik bir çalışma Knoch, Pascual-Leone, Meyer, Treyer ve Fehr (2006) tarafından yapılmıştır. Bu çalışmada davranışla beyin aktivasyonu arasında korelasyon kurmanın ötesine geçen, özel bir bölgedeki beyin faaliyetini geçici olarak durdurmaya yarayan TMS (*Transcranial Magnetic Stimulation*) tekniği kullanılmıştır. Araştırmada sorulan soru DLPFK'in aktivasyonunun TMS ile engellenmesi durumunda B oyuncusunun davranışının ne yönde etkileneceğidir.

Araştırmada katılımcılar gene Ültimatoma oyununun B oyuncusu rolündedir. Bulgular sağ DLPFK faaliyeti engellendiğinde adil olmayan tekliflerin reddedilme oranının kontrol gruplarına göre çok daha düşük olduğunu göstermiştir. Buna rağmen katılımcıların teklifleri ne kadar adil olarak gördüğü fikri değişmemiştir. Buradan hareketle Knoch, Pascual-Leone, Meyer, Treyer, ve Fehr'in (2006) düşündüğü gibi, sağ DLPFK'in kişisel çıkar itkilerini dizginleyip özgeci cezalandırma davranışını ortaya çıkarmada rol oynadığı söylenebilir.

Sanfey, Rilling, Aronson, Nystrom, ve Cohen (2003) ve Knoch, Pascual-Leone, Meyer, Treyer, ve Fehr (2006) araştırmalarının bulgularını beraberce ele alırsak şunları söyleyebiliriz: Sanfey, Rilling, Aronson, Nystrom ve Cohen (2003) beyinde bir rasyonel sistemin, bir de itkiyel sistemin var olduğunu ve rasyonel sistemi kişiyi sadece kişisel çıkar peşinde koşmaya, yani Ültimatoma oyununda kendisine önerilen miktar ne olursa olsun kabul etmeye yönlendirdiğini varsayımıştır. Buradaki rasyonelite tanımı standart ekonomik modellerin de öngördüğü tanımdır. Bu varsayımdan ve rasyonel sistemin DLPFK'te temsil edildiği hipotezinden hareketle DLPFK ve kabul oranları arasında pozitif korelasyon olacağı beklenmiş fakat bulunamamış ve dolayısıyla DLPFK'in aktivasyonunun neye işaret ettiği tam olarak anlaşılamamıştır. Knoch, Pascual-Leone, Meyer, Treyer ve Fehr (2006) ise rasyonelliği "amaca ulaştırma yolu seçebilme" olarak tanımlamış ve kişinin amaçları arasına "adalet normlarının ihlalinin cezalandırılması" gibi sosyal tercihleri de katmıştır. Bu rasyonellik tanımını ve DLPFK'in beyinde rasyonelliğin temsil edildiği böl-

ge olduğunu kabul ederse bu bölgenin aktivasyonunun engellenmesinin neden adil olmayan tekliflerin reddedilmesinde düşüğe sebep olduğu da anlaşılır hale gelir.

Güven Duygusu ve Güven Oyunu

Güven duygusunun insan toplulukları içindeki önemi çok büyüktür. Güven arkadaşlıkta, romantik ilişkilerde, aile içi dinamiklerde ve özellikle ekonomik ve politik ilişkilerde önemli bir rol oynar (Arrow, 1972; Simpson, 2007). Son yıllarda yapılan çalışmalar gösteriyor ki güven bireylerin ve toplumların ekonomik, politik ve sosyal başarıya ulaşmalarına büyük katkı sağlamaktadır (Knack ve Keefer, 1997; Zak ve Knack, 2001). Güven duygusunun bireysel ve toplumsal ilişkiler üzerinde bu kadar önemli bir rolü olmasına rağmen bu duygunun biyolojik/nörolojik temeli çok iyi bilinmemektedir. Özellikle son yıllarda yoğunlaşan araştırmalarda güvenme davranışının psikolojik ve beyinsel temelleri yine ekonomik oyunlar kullanılarak laboratuvar şartları altında incelenmektedir.

Güven Oyunu ve Davranış Düzeyindeki Genel Bulgular.

Güven oyunu (*Trust game*) Joyce Berg, John Dickhaut ve Kevin McCabe adlı üç deneysel ekonomist tarafından geliştirilmiştir (Berg, Dickhaut ve McCabe, 1995). Bu oyunda bir yatırımcı (*investor*) bir de güvenilen (*trustee*) olmak üzere iki oyuncu bulunmaktadır. Bu iki oyuncu oyunda anonim olarak ve tek seferli etkileşime geçmektedir. Öncelikle yatırımcı karşısındaki oyuncuya kendisine oyun başında verilen paranın bir kısmını gönderip göndermeyeceğine karar verir. Eğer yatırımcı karşısındaki oyuncuya para göndermeye karar verirse gönderilen miktar belli bir sayıyla çarpılır ve o şekilde güvenilen kişiye aktarılır. Güvenilenin bu yükselmiş miktarın bir kısmını yatırımcıyla paylaşabilme imkanı olduğu gibi tüm parayı kendi elinde tutma hakkı da vardır. Eğer güvenilen kişi eline geçen parayı yatırımcıyla paylaşırsa her iki oyuncu da oyuna başladıkları durumdakinden daha fazla paraya sahip olarak oyunu bitirebilirler. Ancak az önce de söylediğimiz gibi, güvenilen oyuncunun tüm parayı elinde tutarak yatırımcının güvenini sarsma seçeneği de bulunmaktadır. Klasik ekonomik modellerin öngördüğü şekliyle, rasyonel bir güvenilen kişi elindeki parayı yatırımcıyla paylaşmamalıdır. Çünkü oyun tek seferlik olduğundan aynı yatırımcıyla bir daha başka bir oyun oynamayacaktır ve oyun anonim oynandığından bu yatırımcı onun kim olduğunu asla bilmeyecektir. Dolayısıyla güvenilen konumundaki oyuncunun eline geçen parayı paylaşmakla kazanacağı bir şey yoktur. Bu durumda yatırımcı bir ikileme karşılaşmaktadır: Eğer yatırımcı karşısındaki güvenilen ve güvenilen kişi parayı onunla paylaşırsa oyunun başlangıcına göre daha fazla paraya sahip olacak ve bu durumdan karlı çıkacaktır. Ancak aynı zamanda karşısındaki kişinin onun

güvenini suistimal etme riski de bulunmaktadır. Bu yüzden yatırımcının karşısındakine güvenmeyip para göndermemesi de makul bir tercih olabilir.

Farklı kültürlerde ve farklı sosyal gruplarda yapılan araştırmalarda, yatırımcıların risk almaktan kaçınmadıkları fakat güvenlerinin bir kişi tarafından suistimali riskine karşı korku ve kaçınma davranışı sergiledikleri görülmüştür (Bohnet ve Zeckhauser, 2004). Güven ortamının sağlanabilmesi için yatırımcıların bu türden bir kaçınma davranışından kurtulmaları gerekmektedir.

Berg, Dickhaut ve McCabe'in (1995) yaptığı çalışmada yatırımcıların ortalama % 50'sinin en azından bir miktar parayı, % 16'sının ise kendilerine verilen paranın tamamını karşısındakine gönderdiği ve güvenilen kişilerin de tamamının en azından bir miktar parayı geri gönderdiği, geri gönderilen ortalama paranın da ilk gönderilen paranın % 95'i olduğu gösterilmiştir.

Literatürdeki davranışsal bulgular Güven oyununda erkeklerin kadınlardan daha fazla yatırım yaptığını ve kadınların erkeklerden daha fazla geri aktarım gerçekleştirdiğini göstermektedir (Bunchan, Croson ve Solnick, 2008; Chaudhuri ve Gangadharan, 2002). Cinsler arasındaki bu davranış farklılığında cinsiyet hormonlarının rolü ise henüz kesin olarak belirlenebilmiş değildir. Örneğin Zak, Borja, Matzner ve Kurzban'ın (2005) yaptığı çalışmada hem kadınlarda hem de erkeklerde var olduğu bilinen ve olumsuz sosyal etkileşimle ilgili olduğu düşünülen DHT (*dihydrotestosterone*) hormonunun seviyesinin, oyun sırasında güven-sizlik sinyali (*distrust signal*) alan erkek oyunculara yükseldiği görülürken kadınlarda bu türden bir hormon seviyesi değişikliği gözlemlenmemiştir. Diğer taraftan Zethraeus ve arkadaşlarının (2009) menopoz sonrası dönemlerinde olan kadınlarla yaptığı araştırma ise testosteron ve östrojen hormonlarının Ültimatòm oyununda olduğu gibi Güven oyunu oynayan kadınların davranışları üzerinde de herhangi bir etkisinin bulunmadığını göstermiştir.

Beyinsel Temeller. Kosfeld, Heinrichs, Zak, Fischbacher, ve Fehr (2005), Güven oyununda yatırımcının karşı tarafa duyduğu güven duygusunun biyolojik mekanizmasında oksitosinin rolü olabileceği fikrinden yola çıkmıştır. Oksitosinin hayvanlarda fiziksel yakınlaşmadan kaçınmamayı sağladığı bilinmektedir. Oksitosin ve diğer nöropeptitler burundan alındıktan sonra kan-beyin engelini aşip ön singülat, hipotalamus (*hypothalamus*), nükleus akkumbens (*nucleus accumbens*) gibi beyin bölgelerindeki reseptörleri uyarırlar. Bu bölgelerin de orta beyinde dopamin salgılanması suretiyle duyguları ve sosyal davranışı kontrol ettiği bilinmektedir (Zak, 2008).

Kosfeld, Heinrichs, Zak, Fischbacher, ve Fehr'in (2005) yaptığı deneyde tek seferli ve anonim Güven oyunu oynatılmıştır. Oyunda burunlarına oksitosin sıkı-

lan yatırımcıların kontrol grubundaki yatırımcılara göre karşı tarafa daha fazla para aktardıkları görülmüştür. Yatırımcılar oyunu başka bir insana karşı değil bir bilgisayara karşı oynadıklarında, yani karşı taraftan geri gönderilen paranın miktarı güvenilecek bilinçli bir insan tarafından değil rastgele bir mekanizma tarafından belirlendiğinde ise yatırımcıların oksitosin alıp almaması transfer ettikleri para miktarını etkilememiştir. Benzer şekilde, oksitosin alıp almamak güvenilen komundaki kişilerin geri para aktarımı davranışında bir farklılık yaratmamıştır. Bu bulgular oksitosinin genel olarak risk alma eğilimini veya sosyal normlara uygun davranma eğilimini arttırmadığı, özel olarak sosyal etkileşim sırasında güvenme duygusunu arttırdığı fikrini desteklemektedir.

Oksitosinin etkisine bakılan bir diğer araştırmada Baumgartner, Heinrichs, Vonlanthen, Fischbacher ve Fehr (2008) oksitosin verilen yatırımcıların güvenlerinin suistimal edildiğini gördüklerinde de davranışlarını değiştirmediklerini, karşı tarafa güvenmeye ve para aktarmaya devam ettiklerini göstermişlerdir. Kontrol grubunda, yani yatırımcılara oksitosin verilmeyen durumda ise yatırımcılar güvenleri suistimal edildiğinde para aktarmayı kesmişlerdir.

Normal şartlar altında, yani oksitosin gibi bir hormonun verilmediği durumlarda, karşı tarafa güvenip para aktaran yatırımcı güveninin suistimal edildiğini, yani karşı taraftan kendisine geri para aktarımı yapılmadığını gördüğünde ne olur? Buna yanıt vermek amacıyla De Quervain ve arkadaşları (2004) cezalı Güven oyunu oynatmışlardır. Bu oyunda standart Güven oyunundan farklı olarak yatırımcının, kendisine yeterli geri para aktarımı yapılmadığını düşündüğü durumlarda karşı tarafı cezalandırma, yani kendi parasından harcayarak karşı tarafın parasını azaltma imkanı vardır. Standart ekonomik modele göre rasyonel bir yatırımcının hiçbir şekilde cezalandırma yapmaması gerekir. Zira cezalandırma yatırımcıya para kazandırmamakta, tam tersine para kaybettirmektedir. Bu yüzden bu tür bir cezalandırma özgeci cezalandırma niteliğindedir. Araştırma yatırımcıların özgeci cezalandırma kullanıp kullanmadıklarını ve kullanıyorlarsa bunun beyinsel temelini ne olduğunu görmek amacıyla yapılmıştır.

Deneyin davranış düzeyindeki verileri, güvenilen kişinin kararının rastgele bir mekanizma tarafından belirlendiği durumda yatırımcının özgeci cezalandırmaya daha az başvurduğunu göstermiştir. Güvenilen kişinin kendi isteğiyle yatırımcıya geri para aktarımı yapmadığı durumda ise yatırımcının çok daha fazla özgeci cezalandırma kullandığı görülmüştür. Diğer bir deyişle, yatırımcılar özgeci cezalandırmayı kendilerine geri para aktarımı yapılmayan her durumda aynı düzeyde kullanmamakta, özel olarak güvenlerinin suistimal edildiğini düşündükleri durumlarda

daha fazla kullanmaktadırlar.

Ayrıca karar verirken yatırımcıların beyinleri PET cihazıyla görüntülenmiştir. Beyin düzeyindeki veriler, özgeci cezalandırma uyguladıklarında yatırımcıların dorsal striatum bölgesinde aktivasyon olduğunu göstermiştir. Önceki araştırmalardan dorsal striatumun verilen bir karar sonucunda alınan hazzın işlendiği bölge olduğu bilinmektedir (örn., O’Doherty ve ark., 2004). Diğer bir değişle bu tarz bir oyunda norm ihlallerini cezalandırmak insanlara haz vermektedir ve kendileri için maliyetli olan bu davranıştan kaçınmalarının sebebi budur.

Daha önce de belirtildiği gibi bu tür oyunların özelliği tek seferli ve anonim olarak oynanmasıdır. King-Casas, Tomlin, Anen, Camerer, Quartz, ve Montague (2005) ise gerçek hayatta karşılıklı güvenin tek seferlik etkileşimler sonucu kurulmadığı fikrinden hareketle Güven oyununu 10 el tekrarlı oynatmıştır. Deneyde güvenilen oyuncu beklenenden az geri para aktarımı yaptığı halde bir sonraki elde yatırımcı oyuncu kendisine yüksek miktarda para aktarımı yapmaya devam ettiği takdirde, güvenilen oyuncunun beyninin özellikle kaudat nükleus (*caudate nucleus*) bölgesinde aktivasyon görülmüştür. Aynı zamanda kaudat nükleustaki aktivasyonun şiddetiyle güvenilen kişideki güven artışı, yani güvenilen kişinin geri ödediği para miktarının artışı, korelasyon göstermiştir. Bu durumda kaudat nükleusun beyinde “güvenme niyeti”ni temsil ettiği düşünülebilir. Ayrıca 10 ellik oyun boyunca her elde güvenilen konumundaki oyuncunun kaudat aktivasyonu biraz daha öne gelmiş ve gene bu eller boyunca güvenilen oyuncu karşı taraftan aktarılacak paranın miktarıyla ilgili daha doğru tahminler yapmaya başlamıştır. Bu da güvenilen oyuncunun oyun boyunca karşı tarafın niyetleriyle ilgili giderek gelişen bir zihinsel model oluşturduğu ve kaudat nükleusun bu modelin oluşturulmasında önemli bir rol oynadığı fikriyle uyumludur.

Gerçek hayattaki etkileşimler laboratuvar oyunlarının çoğunluğu gibi tek seferli olmadığı gibi genellikle birbirlerini daha önceden hiç tanımayan insanlar arasında da gerçekleşmez. İnsanların etkileşime girecekleri kişilerin güvenilirlik düzeyi hakkında genellikle önceden bilgileri vardır. Bu tür bir durumu laboratuvar da tekrarlı Güven oyunu ortamında yaratmak isteyen Delgado, Frank ve Phelps (2005) yatırımcıların önceden hakkında olumlu bilgi aldığı partnere daha cömert tekliflerde bulunduğunu göstermiştir. Ayrıca bu araştırmada kaudat nükleusun yatırımcının önceden hakkında olumlu bilgi aldığı partnerle oynadığı durumda beklenenden az aktivasyon gösterdiği saptanırken, yatırımcının önceden hakkında herhangi bir bilgi edinmediği partnerle oynadığında diğer durumlara göre daha fazla aktivasyon gösterdiği görülmüştür. Araştırmacıların buradan çıkardığı sonuç, kişinin karşısındaki hak-

kında önceden edindiği sosyal ve ahlaki izlenimin deneme-yanılma yoluyla öğrenme sırasında ihtiyaç duyulan geri besleme mekanizmasına olan gerekliliği azalttığı yönündedir.

Benzer bir deney ortamında fakat farklı bir oyunda Boudreau, McCubbins ve Coulson (2009) katılımcıların para kazanmaya yönelik bir tahmin yapmaları gerektiğinde çıkarları kendileriyle örtüşen oyunculardan gelen bilgiye daha çok güvendiklerini ortaya koymuştur. Ayrıca ERP (*event-related potential*) cihazıyla yapılan ölçümler katılımcıların beyinlerinin güvendikleri oyuncudan gelen bilgiye daha büyük bir P3 tepkisi verdiğini göstermiştir. Bu da katılımcının bu bilgiye daha büyük önem verdiği ve bu bilgiyi daha dikkatli değerlendirdiği anlamına gelmektedir.

Özetle bu araştırmalar sosyal yakınlaşmayı sağlayan bir nöropeptidin güven duygusunu artırdığını ve artan güvenin işbirliğini de beraberinde getirdiğini; güvenleri suistimal edilenlerin karşısındakini cezalandırmaktan kaçınmadıklarını ve güvenlerini suistimal edenlerin cezalandırılmasından haz aldıklarını; bireylerin birden fazla defa etkileşime girdikleri kişilerin davranışlarından yola çıkarak onlar hakkında birer zihinsel model geliştirdiğini ve bu modelin işbirliğine girip girmeme kararlarında önemli bir rol oynadığını göstermektedir. Genel olarak ise bu araştırmaların işaret ettiği birkaç nokta vardır: Güven duygusunun genel olarak sosyal ilişkilerin devam ettirilmesinde, özel olarak da işbirliğinin ortaya çıkışında hayati bir önemi vardır. Bireylerin etkileşime geçtikleri kişilere olan güveni ve bu etkileşimde güvenlerinin suistimal edilip edilmediği, bireylerin davranışsal ve beynsel düzeyde verdikleri tepkilerin oluşmasında belirleyici birer etkidir.

Sonuç: İşbirliğinin Evrimi

Ekonomik oyunlar kullanılarak yapılan işbirliği deneylerinin davranış düzeyindeki bulgularına baktığımızda insanların sıkça özgeci tekliflerde bulduklarını, ayrıca adalet normlarına uygun davranışlarda özgeci ödüllendirme, uygun olmayan davranışlarda özgeci cezalandırma kullandıklarını görüyoruz. Bu deneylerin psikolojik düzeydeki ve beyin düzeyindeki bulguları ise insanların ekonomik açıdan karlı olmamasına rağmen özgeci ödüllendirme ve özgeci cezalandırmadan haz aldıklarını gösteriyor. Bu bulgular insanların ekonomik işbirliği içeren ortamlarda ekonomik tercihler yanında sosyal tercihleri de göz önüne aldıkları ve bu davranışlarının arkasında adalet duygusu ve güven duygusu diyebileceğimiz özel psikolojik mekanizmalar olduğu fikrini destekler niteliktedir.

Ekonomik literatürde özgeci ödüllendirme ve özgeci cezalandırmaya beraberce bir davranış stratejisi olarak güçlü karşılıklılık (*strong reciprocity*) adı ve-

ılmaktadır (Gintis, Boyd, Bowles ve Fehr, 2003). Son yıllarda bir grup ekonomist ve antropolog tarafından güçlü karşılıklılığın sosyal normların korunması ve insanlarda geniş çaplı işbirliğinin ortaya çıkması için vazgeçilmez olduğu ve bu açıdan adaptif bir strateji olduğu (Fehr ve Gächter, 2002; Fehr ve Henrich, 2003), ayrıca bütün kültürlerde görüldüğü (Henrich ve ark., 2005), insana özgü olduğu (Fehr ve Fischbacher, 2003; fakat bkz. Brosnan ve de Waal, 2003) ve ortaya çıkışının açıklanması için bilinen evrimsel mekanizmaların yetersiz kaldığı, yeni mekanizmaların ortaya atılmasının gerekli olduğu savunulmaktadır (Gintis ve ark., 2003). Yazının bu son kısmında ekonomik oyunlar sırasında görülen türden işbirliğinin evrimiyle ilgili tartışmalardan kısaca bahsedeceğiz.

Yazının başında işbirliğinin evrimini açıklamak amacıyla ortaya atılan mekanizmalar arasında akraba seçimini, karşılıklı özgeciliği ve dolaylı karşılıklılığı saymıştık. “Güçlü karşılıklılık kuramcıları” adını verebileceğimiz grup tarafından, özetlediğimiz ekonomik oyunlarda insanlar akrabalık ilişkilerinin olmadığı oyuncularla oynadıkları için akraba seçimiminin, oyunlar genellikle tek seferli oynandığı ve yapılan davranışın karşılığını almak mümkün olmadığı için karşılıklı özgeciliğin, ve oyunlar genellikle anonim oynandığı ve kullanılan stratejiyle ilgili ün salmak mümkün olmadığı için de dolaylı karşılıklılığın açıklayıcı olamayacağı iddia edilmektedir (Fehr ve Gächter, 2002). Bunların yerine önerilen evrimsel mekanizma grup seçimidir (*group selection*). Özgeci işbirliği sergileyen bireyler grup içi rekabette bencil bireylere karşı evrimsel açıdan dezavantajlı durumda olsalar da gruplar arası rekabetin şiddetli olduğu durumlarda özgeci bireylerden oluşan gruplar evrimsel açıdan bencil bireylerden oluşan gruplardan daha avantajlı olabilirler (Gintis, 2000). İnsanlık tarihinde savaş, kıtlık, doğal afet gibi grup içi işbirliğini gerektiren ve gruplar arası rekabetin şiddetli olduğu durumların sık sık yaşanmış olduğu düşünülebileceğine göre özgeci işbirliğinin (ve onu mümkün kılan psikolojik mekanizmaların) grup seçilimi yoluyla evrimleşmiş olması düşünülebilir (Fehr ve Henrich, 2003; Gintis ve ark., 2003).

Grup seçilimi evrimsel biyolojide popüler bir görüş olmadığı için işbirliğinin grup seçilimi yoluyla evrimleşmiş olduğu fikri çeşitli yönlerden eleştirilmiştir (Burnham ve Johnson, 2005; Hagen ve Hammerstein, 2006). Bunlardan birine göre kişinin tek seferlik ve anonim olarak etkileşime girdiği biri grup kavramının tanımlı gereği kişinin grubunun bir üyesi değildir. Dolayısıyla güçlü karşılıklılık şeklindeki özgeci işbirliği grup seçilimi yoluyla evrimleşmiş olsa bile tek seferlik/anonim oyunlarda görülen işbirliği buna destek olarak sunulamaz (Burnham ve Johnson, 2005; Johnson, Price ve Takezawa, 2008).

Ayrıca tekrarsız ve anonim etkileşimlerin insanların evrimsel tarihte sık karşılaştığı durumlar olması da muhtemel değildir. Bu yüzden insanlar alışık olmadıkları bu gibi durumlarla laboratuvar ortamında karşılaştıklarında adaptif davranmayı başaramadıkları için işbirliği davranışı gösteriyor olabilirler. Diğer bir ifadeyle güçlü karşılıklılık başka amaçla evrimleşmiş psikolojik bir mekanizmanın bu değişik ortamda ortaya çıkan maladaptif bir tezahürü olabilir. Haley ve Fessler (2005) bu yorumu destekler nitelikteki deneylerinde katılımcıların anonim oynanan bir oyunda bilgisayar ekranlarında göz şekli bulunduğu zaman daha cömert teklifler yaptığını göstermiştir. Diğer bir ifadeyle, oyun anonim olmasına rağmen oyuncularda izledikleri hissi yaratan bir uyarı daha özgeci davranmalarına yol açmıştır. Bu da bu tür deneylerde bir rolü olamayacağı düşünülen iyi ün salma isteğinin bir yansıması olabilir. Dolayısıyla bireysel seçimin ürünü olan psikolojik mekanizmaların deneyler farketmeden devreye girip özgeci davranışı ortaya çıkarıyor olması mümkündür.

Sonuç olarak, özgeci işbirliğinin hangi psikolojik mekanizmalara dayandığı ve bunların hangi yolla evrimleşmiş olabileceğiyle ilgili araştırmaların ve tartışmaların devam ettiği söylenebilir. Burada özel olarak vurgulanması gereken davranışsal, psikolojik ve beyinsel süreçleri belirlemeye yönelik araştırmaların evrim kuramına dayalı bir kavramsal çerçeve içinde yürütülüyor oluşudur. Bu çerçeve hem davranış ve beyin düzeyinde daha verimli araştırma sorularının ortaya çıkmasını sağlaması bakımından, hem de Charles Darwin’in zamanından beri sorulan işbirliğinin nasıl evrimleştiği sorusuna yanıt verme potansiyeli taşıması açısından (Pennisi, 2005, 2009) özellikle faydalıdır. İşbirliğinin çok disiplinli olarak ve evrimsel perspektif içinde incelendiği bu sürece psikologların da artan oranlarda katılmaları ve modern bilimin bu en heyecan verici alanlarından birinde kendilerine ön saflarda yer bulmaları psikolojinin bilim dünyasında daha görünür hale gelmesine de katkı sağlayacaktır.

Kaynaklar

- Arrow, K. (1972). Gifts and exchanges. *Philosophy and Public Affairs*, 1, 343-362.
- Axelrod, R. ve Hamilton, W. D. (1981). The evolution of cooperation. *Science*, 211, 1390-1396.
- Axelrod, R. (1984). *The evolution of cooperation*. New York: Basic Books.
- Baumgartner, T., Heinrichs, M., Vonlanthen, A., Fischbacher, U. ve Fehr, E. (2008). Oxytocin shapes the neural circuitry of trust and trust adaptation in humans. *Neuron*, 58, 639-650.
- Berg, J., Dickhaut, J. ve McCabe, K. (1995). Trust, reciprocity and history. *Games and Economic Behavior*, 10, 122-142.
- Binmore, K. (2007). *Playing for real: A text on game theory*. New York: Oxford University Press.

- Bohnet, I. ve Zeckhauser, R. (2004). Trust, risk and betrayal. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 55, 467-484.
- Botvinick, M., Nystrom, L., Fissell, K., Carter, C. ve Cohen, J. (1999). Conflict monitoring vs. selection-for-action in anterior cingulate cortex. *Nature*, 402, 179-181.
- Boudreau, C., McCubbins, M. D. ve Coulson, S. (2009). Knowing when to trust others: An ERP study of decision making after receiving information from unknown people. *Social, Cognitive, and Affective Neuroscience*, 4, 23-34.
- Boyd, R. (1988). Is the repeated Prisoner's Dilemma game a good model of reciprocal altruism? *Ethology and Sociobiology*, 9, 211-221.
- Brosnan, S. F. ve de Waal, F. B. M. (2003). Monkeys reject unequal pay. *Nature*, 425, 297-299.
- Burchan, N. R., Croson, R. T. A. ve Solnick, S. (2008). Trust and gender: An examination of behavior and beliefs in the Investment Game. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 68, 466-476.
- Burnham, T. C. (2007). High-testosterone men reject low ultimatum game offers. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 2327-2330.
- Burnham, T. C. ve Johnson, D. D. P. (2005). The biological and evolutionary logic of human cooperation. *Analyse & Kritik*, 27, 113-135.
- Buss, D. M. (2007). *Evolutionary psychology: The new science of the mind*. Boston, MA: Allyn & Bacon.
- Chaudhuri, A. (2009). *Experiments in economics: Playing fair with money*. Londra: Routledge.
- Chaudhuri, A. ve Gangadharan, L. (2002). An experimental analysis of trust and trustworthiness. *Southern Economic Journal*, 73, 959-985.
- Cheng, Y., Lin, C. P., Liu, H. L., Hsu, Y. Y., Lim, K. E., Hung, D. ve ark. (2007). Expertise modulates the perception of pain in others. *Current Biology*, 17, 1708-1713.
- Cosmides, L. ve Tooby, J. (1992). Cognitive adaptations for social exchange. J. Barkow, L. Cosmides ve J. Tooby, (Ed.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture* içinde (163-228). New York: Oxford University Press.
- Damasio A. R., Grabowski T. J., Bechara A., Damasio, H., Ponto L. L. B., Parvizi J. ve ark. (2000). Subcortical and cortical brain activity during the feeling of self-generated emotions. *Nature Neuroscience*, 3, 1049-1056.
- De Quervain, D. J. F., Fischbacher, U., Treyer, V., Schellhammer, M., Schnyder, U., Buck, A. ve ark. (2004). The neural basis of altruistic punishment. *Science*, 305, 1254-1258.
- Delgado, M. R., Frank, R. H. ve Phelps, E. A. (2005). Perceptions of moral character modulate the neural systems of reward during the trust game. *Nature Neuroscience*, 8, 1611-1616.
- Eisenegger, C., Naef, M., Snozzi, R., Heinrichs, M. ve Fehr, E. (2010). Prejudice and truth about the effect of testosterone on human bargaining behaviour. *Nature*, 463, 356-359.
- Fehr, E. ve Fischbacher, U. (2003). The nature of altruism. *Nature*, 425, 785-791.
- Fehr, E. ve Gächter, S. (2002). Altruistic punishment in humans. *Nature*, 415, 137-140.
- Fehr, E. ve Henrich, J. (2003). Is strong reciprocity a maladaptation? On the evolutionary foundations of human altruism. P. Hammerstein, (Ed.), *Genetic and cultural evolution of cooperation* içinde (55-82). Cambridge, MA: MIT Press.
- Frith, C. D. ve Singer, T. (2008). The role of social cognition in decision making. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 3875-3886.
- Gintis, H., Boyd, R., Bowles, S. ve Fehr, E. (2003). Explaining altruistic behavior in humans. *Evolution and Human Behavior*, 24, 153-172.
- Gintis, H. (2000). Strong reciprocity and human sociality. *Journal of Theoretical Biology*, 206, 169-179.
- Güth, W., Schmittberger, B. ve Schwarze, J. (1982). An experimental analysis of ultimatum bargaining. *Journal of Economic Behavior and Organization*, 3, 367-388.
- Haley, K. J. ve Fessler, D. M. T. (2005). Nobody's watching? Subtle cues affect generosity in an anonymous economic game. *Evolution and Human Behavior*, 26, 245-256.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-52.
- Hagen, E. H. ve Hammerstein, P. (2006). Game theory and human evolution: A critique of some recent interpretations of experimental games. *Theoretical Population Biology*, 69, 339-348.
- Henrich, J. ve Boyd, R. (2001). Why people punish defectors. *Journal of Theoretical Biology*, 208, 79-89.
- Henrich, J., Boyd, R., Bowles, S., Camerer, C., Fehr, E., Gintis, H. ve ark. (2001). In search of Homo economicus: Behavioral experiments in 15 smallscale societies. *American Economic Review*, 91, 73-78.
- Henrich, J., Boyd, R., Bowles, S., Camerer, C., Fehr, E., Gintis, H. ve ark. (2005). "Economic man" in cross-cultural perspective: Behavioral experiments in 15 small-scale societies. *Behavioral and Brain Sciences*, 28, 795-855.
- Johnson, D. D. P., Price, M. E. ve Takezawa, M. (2008). Renaissance of the individual: Reciprocity, positive assortment, and the puzzle of human cooperation. C. Crawford ve D. Krebs, (Ed.), *Foundations of evolutionary psychology* içinde (331-352). Mahwah: Lawrence Erlbaum.
- Kahneman, D., Slovic, P. ve Tversky, A. (1982). *Judgement under uncertainty: Heuristics and biases*. New York: Cambridge University Press.
- King-Casas, B., Tomlin, D., Anen, C., Camerer, C. F., Quartz, S. R. ve Montague, P. R. (2005). Getting to know you: Reputation and trust in a two-person economic exchange. *Science*, 308, 78-83.
- Knack, S. ve Keefer, P. (1997). Does social capital have an economic payoff? A cross-country investigation. *Quarterly Journal of Economics*, 112, 1251-1288.
- Knoch, D., Pascual-Leone, A., Meyer, K., Treyer, V. ve Fehr, E. (2006). Diminishing reciprocal fairness by disrupting the right prefrontal cortex. *Science*, 314, 829-832.
- Kosfeld, M., Heinrichs, M., Zak, P. J., Fischbacher, U. ve Fehr, E. (2005). Oxytocin increases trust in humans. *Nature*, 435, 673-676.
- MacDonald III, A. W., Cohen, J. D., Stenger, V.A. ve Carter, C.S. (2000). Dissociating the role of dorsolateral prefrontal and anterior cingulate cortex in cognitive control. *Science*, 288, 1835-1838.
- Noe, R. (2006). Cooperation experiments: Coordination through communication versus acting apart together. *Animal Behavior*, 71, 1-18.
- Nowak, M. A. ve Sigmund, K. (2005). Evolution of indirect reciprocity. *Nature*, 437, 1291-1298.
- Nowak, M. A. (2006). Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, 314, 1560-1563.
- O'Doherty, J., Dayan, P., Schultz, J., Deichmann, R., Friston, K. ve Dolan R. J. (2004). Dissociable roles of ventral and dorsal striatum in instrumental conditioning. *Science*, 304, 452-454.
- Pennisi, E. (2005). How did cooperative behavior evolve?

- Science*, 309, 93.
- Pennisi, E. (2009). Origins: On the origin of cooperation. *Science*, 325, 1196-1199.
- Poldrack, R. A., Clark, J., Pare-Blagoev, J., Shohamy, D., Creso Moyano, J., Myers, C. ve Gluck, M. A. (2001). Interactive memory systems in the human brain. *Nature*, 414, 546-550.
- Phillips, M. L., Young, A. W., Senior, C., Brammer, M., Andrew, C., Calder ve ark. (1997). A specific neural substrate for perceiving facial expressions of disgust. *Nature*, 389, 495-498.
- Pillutla, M. M. ve Murnighan, J. K. (1996). Unfairness, anger, and spite: Emotional rejections of ultimatum offers. *Organizational Behavior and Human Decision Processes*, 68, 208-224.
- Rilling, J. K., Gutman, D. A., Zeh, T. R., Pagnoni, G., Berns, G. S. ve Kilts, C. D. (2002). A neural basis for social cooperation. *Neuron*, 35, 395-405.
- Saad, G. ve Gill, T. (2001). Sex differences in the Ultimatum Game: An evolutionary psychology perspective. *Journal of Bioeconomics*, 3, 171-193.
- Sanfey, A. G., Rilling, J. K., Aronson, J. A., Nystrom, L. E. ve Cohen, J. D. (2003). The neural basis of economic decision-making in the ultimatum game. *Science*, 300, 1755-1758.
- Simpson, J. A., (2007). Psychological foundations of trust. *Current Directions in Psychological Science*, 16, 264-268.
- Smith, A. (1759/2002). *The theory of moral sentiments*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J. P., Stephan, K. E., Dolan, R. J. ve Frith, C. D. (2006). Empathic neural responses are modulated by the perceived fairness of others. *Nature*, 439, 466-469.
- Sober, E. ve Wilson, D. S. (1998). *Unto others: The evolution and psychology of unselfish behavior*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Solnick, S. J. (2007). Gender differences in the ultimatum game. *Economic Inquiry*, 39, 189-200.
- Stevens, J. R. ve Hauser, M. D. (2004). Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends in Cognitive Science*, 8(2), 60-65.
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, 46, 35-57.
- Van den Bergh, B. ve Dewitte, S. (2006). Digit ratio (2D:4D) moderates the impact of sexual cues on men's decisions in ultimatum games. *Proceedings of the Royal Society B*, 273, 2091-2095.
- Wilkinson, G. W. (1984). Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, 308, 181-184.
- Wilkinson, N. (2008). *An introduction to behavioral economics*. New York: Palgrave Macmillan.
- Williams, G. C. (1966). *Adaptation and natural selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Zak, P. J. (2008, Haziran). The neurobiology of trust. *Scientific American*, 298(6), 88-95.
- Zak, P. J., Borja, K., Matzner, W. T. ve Kurzban, R. (2005). The neuroeconomics of distrust: Sex differences in behavior and physiology. *The American Economic Review*, 95, 360-363.
- Zak, P. J. ve Knack, S. (2001). Trust and growth. *Economic Journal*, 111, 295-321.
- Zak, P. J., Kurzban, R., Ahmadi, S., Swerdloff, R. S., Park, J., Efremidze, L. ve ark. (2009). Testosterone administration decreases generosity in the Ultimatum Game. *PLoS ONE*, 4(12), 1-7.
- Zethraeus, N., Kocoska-Maras, L., Ellingsen, T., von Schoultz, B., Hirschberg, A. L. ve Johannesson, M. (2009). A randomized trial of the effect of estrogen and testosterone on economic behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 6535 - 6538.

Summary

Psychological and Neural Bases of Altruistic Cooperation in Humans

Şule Güney
İstanbul

Hasan Galip Bahçekapılı
Doğuş University

Human cooperation presents a puzzle from an evolutionary point of view because it involves some characteristics that are difficult to reconcile with the predictions of standard evolutionary analysis. The revolutionary changes in evolutionary theory beginning in the 1960's solved some aspects of this puzzle by positing mechanisms (i.e., kin selection, reciprocal altruism, indirect reciprocity, and costly signalling) that could explain how cooperative behaviour can evolve. However, in the last decade new evidence, largely based on experiments involving economic games (e.g., Prisoner's Dilemma, Ultimatum game, Dictator game, Trust game, Public Goods game), presents a new puzzle: Apparently humans cooperate in an altruistic manner (by using altruistic first offers, altruistic rewarding and altruistic punishment) when they are interacting with non-kin (thus eliminating kin selection as an explanatory mechanism) in anonymous (eliminating indirect reciprocity and costly signalling) and one-shot (eliminating reciprocal altruism) encounters. What needs to be explained is the proximate (psychological and neural) and ultimate (evolutionary) mechanisms underlying the altruistic behaviour pattern seen in human cooperation.

This paper summarizes the recent literature on altruistic cooperation in humans where the Ultimatum game and the Trust game are used in laboratory experiments. The altruistic behaviour pattern seen in these games is assumed to stem from sense of fairness and sense of trust, respectively, and each is assumed to depend on specific neural systems. Finally, debates regarding the possible evolutionary bases of altruistic cooperation are briefly discussed.

Sense of Fairness and the Ultimatum Game

Sense of fairness is considered a psychological mechanism responsible for the behaviour patterns of "rewarding fairness" and "punishing unfairness" and these behaviour patterns are thought to be necessary

conditions for the emergence and the maintenance of altruistic cooperation (Chaudhuri, 2009). Recently, the neural basis of sense of fairness has been investigated by researchers from various disciplines under laboratory conditions using economic games as experimental tasks. Sense of fairness is usually investigated by using the Ultimatum game. In this game, there are two players (Proposer and Responder) where the Proposer is asked to distribute a sum of money by offering a portion of this amount to the Responder. If the Responder accepts the offered distribution, the sum is split in accordance with the proposal; if the Responder rejects, both players receive nothing. According to standard economic models, a rational Responder should never reject the offered amount unless it is zero. In actual one-shot, anonymous Ultimatum games, however, Responders generally reject offers less than 25 % of the total amount (Güth, Schmittberger, & Schwarze, 1982). This rejection can be seen as a kind of altruistic punishment since the Responder ignores his/her self-interest by rejecting the offer and since both parties receive nothing at the end of the game. Some researchers claim that when fairness norms are violated, resulting emotions (e.g., anger; Fehr & Gächter, 2002) lead individuals to use altruistic punishment and to get pleasure from seeing their opponents get punished.

Behavioural findings of a study done by Sanfey, Rilling, Aronson, Nystrom, and Cohen (2003) demonstrated that Responders in the Ultimatum game reject unfair offers more when their opponents are humans than when their opponents are computers. Furthermore, neural findings of this study showed that greater activation for unfair offers, compared with fair offers, from human opponents was observed in some brain regions, namely, anterior insula, dorsolateral prefrontal cortex (DLPFC), and anterior cingulate cortex (ACC). Since previous studies showed that the activity of the anterior insula is involved in the evaluation and representation of specific negative emotional states

(e.g., anger and disgust), this region can get activated as an emotional reaction towards unfair offers in the Ultimatum game and hence a positive correlation between the activation of the anterior insula and rejection rates for unfair offers can be expected. Indeed, it was seen in this study that participants with stronger anterior insula activation to unfair offers rejected more. On the other hand, since DLPFC is known to be a brain region responsible for some cognitive processes such as goal maintenance and executive control, a similar correlation could be expected between the activation of DLPFC and acceptance rates for unfair offers. However such a correlation was not observed in this study.

Sanfey and his colleagues assumed that the activity of DLPFC is involved in the cognitive inhibition of emotional impulses associated with fairness concerns and represents the cognitive/rational aspect of the brain that elicits behaviours that favour the self-interest of an individual. On the contrary, another hypothesis suggests that DLPFC is responsible for the inhibition of self-interest motives. To test this hypothesis, Knoch, Pascual-Leone, Meyer, Treyer, and Fehr (2006) conducted a study in which the activity of DLPFC was disrupted by TMS while participants played the Ultimatum game as Responders. Results showed that the rejection rates of unfair offers were much lower when the activity of DLPFC was inhibited as compared to the control groups.

In their study Sanfey et al. (2003) assumed that if a brain region (in this particular case DLPFC) represents “rationality”, then it necessarily promotes self-interest motives, which means accepting any kind of offer in the Ultimatum game regardless of the amount offered as standard economic models predict. However, they couldn't find any correlation between the acceptance rates and the activation of DLPFC. On the other hand, Knoch and her colleagues redefined rationality as “the ability to choose the best way to attain our goals” and they considered social preferences, such as punishing norm violations, rewarding fairness etc., as parts of rationality. This new definition of rationality, together with the assumption that the activity of DLPFC represents rationality, enables us to understand why the rejection rates of unfair offers decrease when the activity of DLPFC is disrupted.

Trust and the Trust Game

Although it is known that trust plays a major role in the relationships of individuals and societies, its neural basis is not known in depth. Recently, both the psychological and neural bases of trust have been investigated by using the Trust game developed by Berg, Dickhaunt, and McCabe (1995) under laboratory conditions. The Trust game is played by two players (Investor and Trustee) in anonymous and one-shot

settings. In the beginning of the game, both the Investor and the Trustee are given an equal amount of money. The Investor has the right to keep all of that money and if s/he does so, then the game will end. If s/he wants to send a part or all of the money to the Trustee, then the experimenter will triple the amount sent by the Investor, and give that tripled amount to the Trustee. At this point, the Trustee can keep the entire amount and leave the game. If s/he does so, then the game will end there. However, the Trustee can also send some of this tripled money back to the Investor (but this time, that amount is not tripled). Whatever happens, the game ends with the Trustee's decision. In their study, Berg, Dickhaunt and McCabe (1995) showed that 50 % of the Investors sent at least a part of their money, and 16 % sent all their money to the Trustees and that almost all Trustees sent a part of the tripled amount back to the Investors. Also it was observed that the average amount sent back to the Investors was 95 % of the initial amount sent by the Investors.

The starting point of the study of Kosfeld, Heinrichs, Zak, Fischbacher, and Fehr (2005) was the idea that it might be possible to boost trust artificially by using a neuropeptide called oxytocin since it is known that oxytocin reduces the anxiety/avoidance over physical interaction with strangers. Indeed, results showed that intranasal administration of oxytocin led the Investors in the Trust game to send more money to the Trustees than the Investors in the control group did. However, it was observed that oxytocin had no effect on the Investors' behaviours when the Trustee was a computer or on the Trustees' behaviours at all. Overall, these results demonstrate that oxytocin does not boost general risk-taking attitude or complying with social norms, but that it specifically increases the level of trust in social interactions.

To see what would happen when the Trustee didn't send any money back to the Investor, De Quervain et al. (2004) conducted a study in which the participants played the Trust game where punishment was possible. In this version of the Trust game, the Investor was able to punish the Trustee by spending some of his/her own money to reduce the Trustee's money. According to standard economic models, a rational Investor should never punish the Trustee since this punishment leads the Investor to lose his/her own money. This study was conducted to understand whether the Investor would use altruistic punishment and if so, which neural mechanisms were involved in this process of punishment. Behavioural data showed that the Investors were more likely to use altruistic punishment when the decision of not sending money back was the Trustees' own decision. In other words, the Investor didn't use altruistic punishment that much as long as s/he knew that the decision of the

Trustee was randomly generated by a computer. This result implies that people care about real intentions of their partners in this game. Also De Quervain and his colleagues used PET scan to see which brain regions got activated when the Investors decided to use altruistic punishment. Neural findings demonstrated that the dorsal striatum in the Investors' brains got activated in this punishment process. According to the previous studies, the activation of this region is seen in the processing of rewards received as a result of goal-directed actions (O'Doherty, Dayan, Schultz, Deichmann, Friston, & Dolan, 2004). So these findings suggest that people get pleasure from punishing norm-violators and that this pleasure is the real reason behind the "costly" altruistic punishment they use. Overall, these studies show that trust is an important factor in the maintenance of social relationships in general, and in the emergence of cooperation in particular.

Conclusion

Behavioural findings in cooperation experiments using economic games indicate that humans frequently engage in altruistic offers; furthermore, they altruistically reward behaviours that conform to fairness norms and altruistically punish behaviours that violate fairness norms. Findings at the psychological and neural levels

indicate that humans get pleasure from altruistic rewarding and punishment although these behaviours are economically costly. These findings are consistent with the view that humans consider social, as well as economic, preferences in situations involving economic cooperation, and that special psychological mechanisms, like sense of fairness and trust, underlie such behaviour.

In the economic literature, altruistic rewarding and altruistic punishment considered together as a behavioural strategy is called strong reciprocity (Gintis, Boyd, Bowles, & Fehr, 2003). In recent years, a group of economists and anthropologists have claimed that strong reciprocity is an adaptive strategy that is essential for the maintenance of social norms and the establishment of large scale cooperation, is universal, is unique to humans, and is likely to have evolved through a cultural group selection mechanism (Fehr & Fischbacher, 2003). On the other hand, some theorists claim that there is nothing special about strong reciprocity and that individual selection mechanisms (e.g., some combination of reciprocal altruism and indirect reciprocity) are sufficient to explain its evolution (Johnson, Price, & Takezawa, 2008). This debate between the two theoretical positions continues to produce interesting research in the forefront of science. Psychologists are well-advised to find themselves a prominent place in this multidisciplinary endeavour to elucidate the origins of cooperation.