

How did cooperative behavior evolve?

世纪科学之问“合作行为是如何进化的” ——中国学者的回应

王贇^{①②}, 魏子晗^{①②}, 沈丝楚^{①②}, 吴斌^{①②}, 蔡晓红^{①②}, 郭慧芳^{①②}, 周媛^{①*}, 李纾^{①*}

① 中国科学院心理研究所行为科学重点实验室, 北京 100101;

② 中国科学院大学人文学院, 北京 100049

* 联系人, E-mail: zhouyuan@psych.ac.cn; lishu@psych.ac.cn

2015-06-04 收稿, 2015-08-12 修回, 2015-08-13 接受, 2015-08-31 网络版发表

国家自然科学基金(31170976, 31471005)、北京市优秀博士学位论文指导教师人文社科项目(20138012501)、中国科学院重点部署项目(KJZD-EW-L04)、北京市科技新星计划(Z121107002512064)和中国科学院青年创新促进会(2012075)资助

摘要 合作行为普遍存在于动物界和人类社会。然而, 在激烈的生存斗争中, 合作行为的成因是难以被理解的一个谜题。Science在2005年把“合作行为是如何进化的”这一问题列为125个科学前沿问题之一。本文从中国学者的角度出发, 梳理了国内研究者在合作行为这一领域的研究总体态势及研究现状, 进而从理论模型、行为学、神经基础、分子遗传学等角度探讨了合作行为的机制。最后总结并讨论了中国学者在合作领域进行研究所拥有的优势及存在的不足, 并对今后的研究进行展望。

关键词 合作行为, 进化, fMRI, ERP, 遗传, 中国

合作行为普遍存在于动物界和人类社会。合作被看作是进化过程的架构师, 是语言产生的关键因素, 是人类社会的最大成功, 人类社会正是在人帮人的理念之上才能够得以建立^[1,2]。在动物界中, 同一种族内部成员之间(如蜜蜂(*Apoidea*)), 甚至不同种族成员之间(如燕千鸟(*Pluvianus aegyptius*)和鳄鱼(*Crocodylus siamensis*))均有广泛的合作行为。人类社会中, 在具有亲缘关系或熟识的人群内, 以及非亲缘关系的个体或不同群体成员之间均可能存在合作。然而, “合作行为是如何进化的”这一问题一直困扰着众多科学家。正因为该问题如此重要, 而其答案却又如此扑朔迷离, 在纪念Science创刊125周年之际, 科学家们将其列为当今人类125个未解之谜之一, 且列入重中之重的前25个最具挑战性的科学问题之中^[3]。本文试介绍中国学者是如何回应这一世纪科学之问。

总结了目前国内合作领域的研究现状, 以期全面了解国内研究者对这一问题的认识, 进而发现优势及不足, 促进未来研究的发展。

1 研究总体态势

利用汤森路透公司(Thomson Reuters)Web of Science数据库, 尝试对合作领域的研究总体态势做一检索分析。首先, 以“cooperate, compete, team, collaborate, social dilemma, game theory, prosocial behavior”及其对应的不同词性的单词为主题词, 以2005~2015年为检索时间, 在Web of Science核心合集中进行检索。随后将Web of Science类别和研究方向限定在与“生物、经管、人类学、文化研究、心理学、教育学、行为科学、社会学和体育”相关的研究方向上。在上述检索条件下, 共检索出170404条词条。利用

引用格式: 王贇, 魏子晗, 沈丝楚, 等. 世纪科学之问“合作行为是如何进化的”——中国学者的回应. 科学通报, 2016, 61: 20~33

Wang Y, Wei Z H, Shen S C, et al. The response of Chinese scholars to the question of “How did cooperative behavior evolve?” (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 20~33, doi: 10.1360/N972015-00613

Web of Science自带的“分析检索结果”功能,根据“国家/地区”字段排列词条,分析结果显示,美国的词条数最多,共有64922条,占总量的38.1%,远超过其他国家;英国的词条数次之,共有18539条,占总量的10.88%;而中国的词条数位居第3位,共有12784条,占总量的7.5%。词条数最多的10个国家/地区见图1。

为了解国内近年来在合作领域的研究情况,首先在上述检索条件的基础上,将国家/地区限定为中国,对英文文献再进行检索并统计每年的词条数。然后,在Web of Science的中国科学引文数据库中,以“合作、竞争、社会困境、博弈、亲社会”为主题词,以2005~2015年为检索时间,再对中文文献进行检索。相似地,将研究方向限定在与“生物、经管、人类学、文化研究、心理学、教育学、行为科学、社会学和体育”相关的研究方向上。检索后,采用“分析检索结果”功能,根据“出版年”来排列词条,以统计每年的词条数。合并上述中、英文检索条件下的检索结果之后,国内近10年的词条数如图2所示。从图中可以发

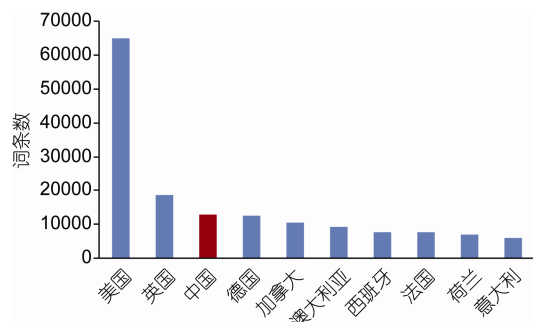


图1 (网络版彩色)近10年合作领域发表文章最多的10个国家/地区的词条数

Figure 1 (Color online) The number of published papers from the top 10 countries/regions in the field of cooperation during the past 10 years

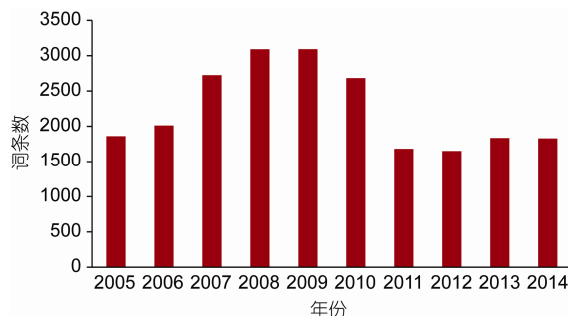


图2 (网络版彩色)2005~2014年国内研究者在合作领域发表文章的词条数

Figure 2 (Color online) The number of published papers from Chinese scholars in the field of cooperation from 2005 to 2014

现,2007~2010年,国内研究者的发文量有大幅度提高,这4年的词条数都超过了2500条;而到2011年后,国内发文量又恢复至2007年前的水平。

2 国家科学布局

为了解合作领域的研究项目所获得的资助情况,利用国家自然科学基金网项目查询系统及教育部人文社会科学研究管理平台提供的历年项目,以“合作”、“竞争”、“社会困境”、“亲社会”、“博弈”、“公平”等作为关键词对1986~2015年合作领域项目的基金资助情况进行检索和统计分析。统计发现,从1986年至今,合作领域的项目数量及资助金额不断增长。其中,1986~2005年,资助项目共9项,资助金额达128万元;“十一五”计划期间(2006~2010年),资助项目共6项,资助金额达249万元;“十二五”计划期间(2011~2015年),资助项目共19项,资助金额达681万元,具体态势见图3。

国家资助力度最大的国家重点基础研究发展计划(“973”计划)同样关注合作行为的研究,并予以基金支持。2010年,北京大学饶毅承担了一项“973”计划课题——“攻击与亲和行为的机理和异常——多学科多层次交叉研究”。这是一个多学科多层次的交叉研究项目,项目本身就充分体现了“合作”的魅力。该项目由北京大学、中国科学院动物研究所、中国科学院心理研究所、北京师范大学、浙江大学、北京生命科学研究等多个科研单位共同合作完成,项目参与者具有生命科学、动物学、心理学、医学等多个学科背景。该项目采用了分子生物、细胞电生理、心理、神经影像、医学基因组学的多种研究手段,对冲突与亲和行为的生物机理进行了跨学科的研究,取得了丰硕的成果。

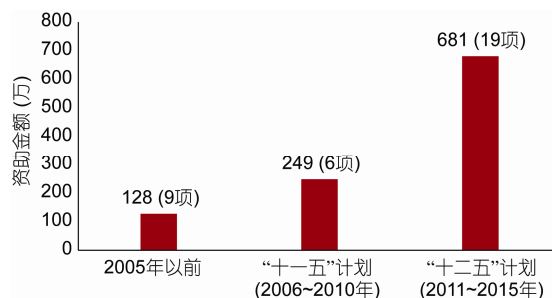


图3 (网络版彩色)国家自然科学基金与人文社会科学基金项目资助金额变化图(1986~2015年)

Figure 3 (Color online) Funding from National Natural Science Foundation and Humanities and Social Science Foundation (1986~2015)

对资助项目进行汇总分析发现,从研究机构来看,尽管资助项目数量、资助力度逐年增加,但无论是在项目数量或是资助金额上中国科学院心理研究所、北京大学等都占较大优势.中国科学院心理研究所朱莉琪(2项)、李晶(1项)、李岩梅(1项)、周媛(1项),北京大学饶毅(1项)、周晓林(1项)以及沈阳师范大学刘长江¹⁾(2项)在该领域颇有建树.从研究领域来看,主要呈现以下3个趋势:(i)理解合作行为的认知神经机制成为热门的研究方向;(ii)合作行为的研究呈现基础研究与应用研究并重的局面.基础研究多集中于合作行为的演化机制、合作与博弈的模型、合作产生的条件和影响因素等领域,而应用研究多集中于管理学领域;(iii)学科间的交叉与合作不断加强,从认知、基因、激素等多角度进行的跨学科研究已然兴起.

3 国内研究现状

3.1 合作的理论及模型贡献

(i)为什么产生合作行为?在现有文献中,尝试对合作或亲社会行为进行解释的潜在机制众多.国外研究者探索的机制主要包括:信任程度(degree of belief)(即信任或怀疑^[4])、道德系数 k (coefficient of morality k)^[5]、模仿(mimicry)^[6]、亲缘选择(kin selection)^[7]、种群选择(group selection)^[8,9]、惩罚(punishment)^[10]、顺从(docility)^[11]、学习(learning)^[12]、互惠(reciprocity)^[13,14]、社会与个人准则(social and personal standards)^[15-17]等.

国内研究者对合作行为产生机制的研究也有一定的创新之处.例如,国内有研究者提出个体的标签改变(tag switching)对合作行为的进化起到了至关重要的作用,这里的标签代表了个体所处的社会网络的拓扑结构,也反映了个体所处的自然环境^[18].Wu等人^[18]采用了数学建模的方法,基于囚徒困境游戏框架,分析了标签改变如何影响合作行为的进化过程.在他们的模型中,只有拥有相同标签的个体才能进行互动游戏,当个体遭遇欺骗者(defector)时可以消耗一些资源用以改变自己的标签.通过数学建模他们发现,不管个体能否充分地适应环境,不管欺骗行为的诱惑有多大,也不管改变标签需要消耗的资

源有多少,标签改变总是能够促进合作行为的产生.

基于行为学实验、问卷调查等研究方法,国内心理学研究者则对人类合作是如何产生的给出了自己的解释模型.中国科学院心理研究所行为决策课题组提出“弱势会导致亲社会行为”假说.根据这一假说,在大自然的灾难面前(如地震、洪水、疾病等),个人显得既弱小又无助,而个体间的合作行为则可以增加个体生存的概率.从进化角度看,这种对弱势状态的适应性很有可能遗传给后代.Han等人^[19]发现儿童在感知到劣势的情况下(处于他人的地盘上或处在他人掌控下)会表现出更多的亲社会行为.Rao等人^[20]在地震灾区的研究发现弱势程度越高,人们的亲社会行为水平越高.然而,随着时间的流逝,由地震造成的弱势境况逐渐减缓,居民的亲社会行为水平也随之降低.此外,弱势会导致亲社会行为的假说也得到前人研究结果的支持.有研究表明,受到自然威胁越多的个体会与长期交往的人合作越多^[21].还有研究表明,一旦受到优势或权力的启动,个体会更倾向于独自玩耍,独自工作,更少寻求帮助,也更少帮助他人^[22].从弱势假说的角度来看,这些独立的研究相互印证,支持了弱势会导致亲社会行为的假说.最近,刘长江和郝芳^[23]基于这一假说提出在社会困境中个体的合作行为表现出双重模式,即那些强势个体更可能采取旨在提高个人能力的行为模式,从而做出背叛选择;而那些弱势个体则更可能采取旨在关注群体和谐的行为模式,从而做出合作选择.对于弱势个体而言,原本是次优的合作行为反而成为其最优的策略选择.

(ii)合作行为的产生为物种的生存与进化带来了怎样的影响?为了回答这个问题,国内研究者提出了一些有趣的观点和理论.

有研究者认为,合作促进了动物的性别分化.合作出现在早期生物进化过程中,正是由于合作的产生,才促进了动物的性别分化.植物大多数是雌雄同体,而动物大部分却进化成了雌雄异体.研究者指出,产生这种进化的一个重要原因就是动物的合作行为,单性别的个体必须要依赖与另一种性别的个体的合作才能够将基因传递下去.即最基本最简单的合作行为就是交配行为^[24].此外,也有研究者认为,合作行为对情绪的产生和分化有重要作用.Xie

1) 工作调动至南京师范大学

等人^[25]基于一种基因算法(genetic algorithm)分析了在囚徒困境博弈中情绪的进化过程,其结果发现,随着合作行为的产生,群体产生的情绪会更加丰富化。不过,合作对物种进化的意义也并非全是正性的,有研究者基于经典的沃尔泰拉方程(Lotka-Volterra equations, LVEs)对种群间的合作行为进行分析^[26]。他们发现,当物种资源较为有限,而互助会给物种彼此产生一些负面影响时,过强的合作会导致阿利效应(Allee effect),即个体适合度随居群密度或大小降低而降低的现象。这说明,只有当物种间的合作维持在一个较为适当的程度时,合作才能促进两物种的共存与发展,但当合作超过一定范围时,合作反而会导致一个或两个物种的灭绝。

3.2 合作的行为学研究

(i) 动物的合作行为研究。动物的利他行为得到了一些研究者的关注。例如,众所周知金丝猴(*Rhinopithecus*)群体是以一只雄性猴王和一群母猴为主要的群居单位,但中国科学院昆明动物研究所的科研团队发现,群体间的雄性猴王会有合作和互助行为。这些互助行为包括协同巡逻、合作警戒、协作捕食等,并且这些合作行为在猴子繁殖季节最为频繁。该科研团队的研究表明,猴王之间的合作行为有助于保证其他落单雄猴不能与猴群内的雌猴乱交,保证了每个猴群后代的纯种性。这种存在于群体之间、亲缘关系之外的高层次合作行为有助于理解人类合作行为的进化意义^[27]。

其他动物的合作行为多存在于具有亲缘关系的同伴当中。Wang和Lu^[28]的研究表明,具有血缘关系的鸟类(如地山雀(*Parus humili*)),即便它们因为迁徙而分布在不同的地方,并且繁殖速度非常迅速,但它们仍能识别具有亲缘关系的同类,并且,那些具有亲缘关系的鸟类所筑的鸟巢的空间位置也较为接近,这有助于它们之间保持合作。

(ii) 人类的合作行为研究。人类的合作是如何发展的?表现出怎样的特点?选择合作还是竞争的策略,受到什么因素的影响?为了能够对这些问题做出合理的回答,国内的研究者们使用了多样的范式进行了多角度的探索。

(1) 横断面研究。决策者是否会选择合作?这一问题或可由决策者的个体特征、任务与材料特征以及情境规则等予以揭示。

首先,决策者的人格特质影响了合作行为的表现水平。王娜^[29]使用中国人人格量表(qingnian zhongguo personality scale, QZPS)研究人格对公共物品博弈中合作行为的影响,结果表明,中国人人格特质中的善良和情绪性分别对合作意识具有正向和负向的预测作用,合作行为则受到行事风格与人际关系因素的影响,而外向性人格则在合作意识和合作行为之间起到调节作用。而合作与竞争倾向本身即可表现在决策者的人格特质中。有研究者^[30-32]即指出合作与竞争应为两个独立的维度,并在此基础上编制了合作与竞争人格倾向量表,其结果可以良好地预测个人在社会两难情境中的合作行为以及在管理组织中员工的工作表现。

其次,决策任务和决策时的社会结构特征亦会导致决策者策略的变化,从而导致不同程度的合作行为水平。例如,决策时选项的呈现方式影响了合作行为的决断。在两人囚徒困境博弈中,双方的选择共有4种可能的组合:双方均合作、双方均背叛、甲合作乙背叛和甲背叛乙合作。研究发现双方合作这一选项在矩阵排列中的位置会导致被试选择合作的几率有所差异,即当双方合作选项处于首位时被试选择合作的反应时较短且合作率高,因此先入为主的启发式思维会影响决策中的合作行为^[33]。此外,个体在社会结构中所扮演的社会角色以及所处的地位均可影响他们的合作。研究表明,个体在群体中的社会身份会通过影响其社会责任感从而对社会两难情境中的合作行为造成影响,例如,突显身份的富人在富人占优的群体中,受到责任分散的影响,出现捐赠金额少于在穷人占优的群体中的捐赠数额的情况^[34]。相较于个人地位,群体地位更能预测个体与其所在的小群体合作,即群体地位高的个体会比群体地位低的个体更可能与自己所在的小群体合作;但是,如果个体认同自己的小群体但同时又不认同更上位的集体(即这一集体既包含了个体所在的小群体,也包含了与之相似的其他群体),那么个体在个人地位高时要比在个人地位低时更倾向于与自己所在的小群体合作^[35]。

第三,决策情境中的规则影响了个体的合作行为水平。值得注意的是,惩罚规则因其监督管理作用的存在,可以促使人们做出更加符合社会期待的合作行为。刘谓等人^[36]的研究运用“惩罚撤除”实验范式表明,金钱和社会惩罚均有利于公共物品两难情

境中合作行为水平的提高,其作用机制为改变对合作的归因和对他人合作的预期.而通过第三方博弈这一特殊的博弈范式所进行的研究也表明,在独裁者博弈中引入第三方这样的监察管理系统,可以激活个体的社会规范意识,从而提高个体的合作行为水平^[37].

(2) 纵向研究.从人类成长发展的时间轴来看,随着年龄的增长,个体逐渐表现出更多合作和分享的倾向.对于合作行为的理解之早,可以追溯到婴幼儿时期.源于社会认知和动机技能的发展,婴幼儿已可开始理解合作行为的共享性特征,并能对合作者的行为和意图做出回应^[38].而随着年龄的渐长,儿童的合作倾向逐渐和成人的表现趋同,但处于不同发展阶段的儿童其合作行为存在跨文化的差异.朱莉琪等人^[39]的研究结果表明,从儿童期到成年期的大多数个体在独裁者博弈和最后通牒博弈中均表现出合作与利他的倾向.然而与国外以往研究有所不同的是,中国儿童在博弈游戏中的出价随着年龄增长而降低,这或是受到文化因素的影响.除了教育和价值观等文化因素外,儿童合作行为的倾向与父母的价值观、家庭经济水平亦有所关联.谢晓非等人^[40]的研究发现,父母的工作价值观,如管理价值、经济价值、审美价值,对儿童的合作行为倾向有所影响.而家庭收入则会影响贫困地区儿童在独裁者游戏中的利他行为,即家庭收入越低,越倾向于给他人较高的分配份额^[41].

国内研究者不仅关注儿童合作行为水平的发展趋势和影响因素,也对如何提高儿童的合作能力提出了有效的训练与培养方法.例如,张丽玲和白学军^[42]通过“两人游戏”和“三人游戏”的形式对学前儿童进行训练,这显著提高了学前儿童的合作行为水平.而通过表情识别、看图说话、主题故事的形式培养幼儿园儿童的同情心,从而显著促进了儿童的典型亲社会行为的发展^[43].此外,王磊等人^[44]通过冲突解决“六步法”的干预训练提高了小学儿童的策略水平,有效培养了儿童的合作性.通过提高社会能力以及模拟生活中合作情境的方式可以有效提高儿童的合作水平.

而在毕生发展的进程中,老年人或更倾向于追求平和、避免争端,因此可能表现出程度更高的合作倾向.王芹等人^[45]的研究结果表明,在负性情绪抑制的情境下,面对最后通牒博弈中极端不公平的提

议时,60~70岁老年人的接受率显著高于青年人.

(3) 文化差异研究.文化背景因素通过影响个体的价值取向进而影响其决策偏好.Chen和Li^[46]在设有正式或非正式惩罚体系的混合动机博弈中,对集体主义的中国人和个体主义的澳大利亚人的表现进行对比,结果发现,中国人所表现出的合作程度远低于澳大利亚人.在国外时,中国人更倾向于与当地生活的中国同胞合作,澳大利亚人则采取对同胞与非同胞一视同仁的态度.这两组跨国实验数据支持并解释了陈晓萍和李纾^[47]关于“中国人更不愿意与陌生人合作”的观点.俞湘艳等人^[48]的研究则表明,存在文化价值差异的中国和印度尼西亚大学生在合作水平上也存在显著差异,例如,印尼的宗教宽恕文化导致了印尼被试对于最后通牒博弈中分配方案的接受度高于中国被试.

(4) 特殊人群研究.合作行为是一种重要的亲社会行为,对人类的社会适应具有重要意义.然而,对于抑郁症及孤独症谱系障碍患者等特殊群体来说,其典型特征是社会功能存在缺陷,从而导致合作行为的缺乏.具有较高生态效度的博弈任务范式已经成为研究这些特殊群体的合作行为的一个重要工具.目前,国内已有研究者发现了某些特殊人群异常的合作行为特征.Wang等人^[49]采用最后通牒博弈这一经典博弈任务范式对抑郁症患者的合作行为进行了研究.研究发现,抑郁症患者社会决策功能异常,具体表现为:抑郁症患者的接受率显著低于健康对照;与健康对照更多地接受计算机随机产生的不公平方案不同,患者在人和机两种情境下对不公平方案的接受率之间没有显著差异,即患者不能区分来自不同提议者的不公平分配方案.抑郁症患者的这种社会决策功能异常可能与其对不公平的敏感性增加、消极的情绪状态以及受损的情感认知等有关.该研究将博弈论的方法引入到抑郁症研究中,为寻找抑郁症诊断和预后评估的生物学标记、理解抑郁症病理生理机制提供了新的视角^[49].李晶和朱莉琪^[50]采用经典的囚徒困境博弈和合作性工具任务比较了6~12岁的高功能孤独症儿童和正常发展儿童在不同任务中的合作行为.结果显示,高功能孤独症儿童和正常儿童在囚徒困境中的合作行为没有显著差异,然而,他们在工具性任务中表现出比正常儿童更低水平的合作行为.此外,他们采用心理理论任务(包括错误信念任务及表情识别任务)和执行功能任务(威斯康星

卡片分类任务)分别考察了高功能孤独症儿童的社会性及非社会性缺陷,结果发现高功能孤独症儿童存在心理理论障碍及执行功能障碍^[51]。这说明高功能孤独症儿童在对认知能力有不同要求的合作任务中的表现不同。

3.3 合作行为的神经基础研究

心理学和认知神经科学研究对人类合作行为的神经生理机制做出了有益的探索,尤其是脑成像技术的成熟,使研究者可以运用功能性磁共振成像技术(functional magnetic resonance imaging, fMRI)、事件相关电位(event-related potentials, ERP)等检测手段,直接观察大脑“黑箱”来研究人们进行合作等经济决策的神经基础^[52],从而对决策行为的成因给出完全不同于传统经济学的解释。该领域的进展使对合作行为的研究不再只停留在行为水平的讨论上,而是能在神经机制水平对这一行为做出明确的解释和预测。国内研究者在公平和合作领域已开展了丰富的神经机制研究。这类研究依然主要借助于经济学中的各种博弈范式,包括最后通牒博弈、独裁者博弈、信任博弈和囚徒困境博弈等。这里试综述国内研究者在该领域的新近研究成果。

(i) fMRI研究。2003年,美国学者Sanfey等人^[53]首次创造性地使用fMRI研究了最后通牒博弈中回应者的公平及合作行为的神经基础。该研究发现,与公平的提议相比,当回应者面对不公平的提议时,双侧前脑岛、前扣带皮层和背外侧前额叶皮层的激活显著增强。后续大量国外研究一致证实,在与公平及合作相关的脑区之中,最重要的区域有脑岛、前额叶皮层和前扣带皮层;此外,国外研究者还对这些脑区具体的功能提出了相应的解释(具体参见综述文章[54,55])。基于国外研究者的开创性研究结果,国内学者在此领域进一步探索了影响公平和合作行为的各种情境因素及其神经基础。下面对这些脑区在公平和合作行为中所起的作用进行简单描述,并着重介绍国内研究者所开展的工作,具体如下。

(1) 脑岛。脑岛在参与公平及合作行为中起着重要的作用,国外已有研究揭示了脑岛的不同亚区存在着功能分离。在最后通牒博弈任务中,前脑岛与主观的不公平感知紧密相连,方案越不公平其激活程度越强,其主要涉及处理消极的情绪体验^[53];后脑岛与方案客观的公平性有关,方案越公平其激活程

度越强,其主要负责编码初级的数量信息^[56];而中脑岛主要负责将身体的生理状态或感觉与意识相关的线索相整合^[56]。国内研究者也发现,在最后通牒博弈中脑岛的活动会受到分配额度、得失情境、个人贡献和群体意见等多种情境因素的调节。2014年,Zhou等人^[57]借助最后通牒博弈范式独立操纵了公平和分配金钱总额两个变量以考察金钱对公平和合作行为的调节作用及其神经机制。结果发现,金钱对公平准则起到显著调节作用的脑区有双侧脑岛,并且脑岛的3个亚区(背侧前脑岛,腹侧前脑岛,中后脑岛)表现出不一致的调节模式。这也进一步验证了脑岛不同亚区之间截然不同的功能作用。2013年,Guo等人^[58]考察了得失情境对公平和合作行为的调节作用及其神经机制。在此类研究中,获益情境下的设置和经典的最后通牒博弈任务一样;但在损失情境下,提议者和回应者需要共同损失一笔钱。结果发现,与公平相关的双侧前脑岛的活动受到了得失情境的调节。具体来说,损失情境下人们的拒绝行为和接受行为相比双侧前脑岛存在显著激活,但在获益情境下没有发现相应的结果。此外,Guo等人^[59]在最后通牒博弈任务之前通过一个猜球游戏操纵提议者和回应者对待分配金额的贡献大小,进而考察了这一因素对回应者公平和合作行为的调节作用。结果发现,随着个人贡献的提升,面对不公平方案,前脑岛区域有显著的激活。Wei等人^[60]考察了最后通牒博弈中群体意见对回应者决策时脑功能活动的影响。在该研究中,研究者首先让被试选择接受还是拒绝提议者的分配方案,随后告知被试4个同伴的选择(可能与被试选择不一致、中等不一致或一致),然后给被试二次机会让其对相同的方案再次做出选择。结果发现,与没有任何信息的基线条件相比,个体意见与群体意见冲突的条件下激发了双侧脑岛的显著激活。这些研究不仅丰富了关于违反社会准则行为的神经基础的研究,也为进一步了解脑岛在公平及合作行为中的作用提供了依据。

(2) 前额叶皮层。前额叶皮层,特别是背外侧前额叶皮层,在公平及合作行为中可能反映了一种整合和选择(integration and selection)的功能^[61]。国外研究者在对社会决策过程的研究中发现,前额叶皮层可能负责表征长远的、全局性的目标和奖赏,这些表征以及所有的选项和相应后果被传达到其他相关脑区。这些脑区的协同工作,使个体能够根据与情景相

符的规则,整合双方(或多方)的责任、自己行为可能造成的伤害等各方面信息,从而做出在当前社会情境下最适合的行为^[61]。国内研究者发现,最后通牒博弈中前额叶皮层的活动同样会受到分配额度、得失情境、个人贡献和群体意见等多种情境因素的调节。Zhou等人^[57]的研究发现分配额度对公平准则起到显著调节作用的脑区有右侧前额叶皮层。此外,左侧额下回的活动强度被调节的程度与拒绝率被调节的程度显著负相关,即个体越倾向于违背公平准则,左侧额下回的激活程度越强。这些研究结果说明在社会互动情境中,面对高额金钱刺激,前额叶皮层对人们做出与公平合作相关的规范性决策起着重要的作用。Guo等人^[58]发现与公平及合作相关的左侧背外侧前额叶皮层的激活受到了得失情境的调节。损失情境下人们的拒绝行为和接受行为相比存在显著激活的脑区有左侧背外侧前额叶皮层,但在获益情境下没有发现相应的结果。此外,相比于获益情境,在损失情境下方案公平性和背外侧前额叶皮层激活程度的负相关有所上升。该研究揭示了得失情境对公平相关前额叶皮层脑功能活动的重要影响。此外,Guo等人^[59]还发现在最后通牒博弈中,随着个人贡献的提升,面对不公平方案,背外侧前额叶皮层也有显著的激活。此外,在个人做出贡献的条件下,不公平方案所引起的右侧背外侧前额叶皮层的激活和拒绝率存在正相关。在Wei等人^[60]的研究中,发现个体意见与群体意见的冲突激发了涉及决策行为转变和心理理论的内侧前额叶皮层的激活。这一结果提示,面对不公平提议下的冲突选择,个体会揣测群体其他成员的意图并进而改变行为以期与群体保持一致。

(3) 前扣带皮层。前扣带皮层主要负责处理认知冲突相关的信息。国外有研究发现,在最后通牒博弈中回应者面对不公平提议,抵制不公平的情感动机和积聚金钱的认知动机之间的冲突,则体现为前扣带皮层的激活^[53]。关于调节最后通牒博弈中前扣带皮层脑功能活动的情境因素,国内研究者发现得失情境和个人贡献在其中的作用。Guo等人^[58]的研究发现损失情境下人们的拒绝行为和接受行为相比存在显著激活的脑区有前扣带皮层,但在获益情境下没有发现相应的结果。这表明在损失情境下人们有着更强烈的认知冲突。此外,Guo等人^[59]在探索个人贡献对合作及公平行为的影响及其神经基础的研究中发现,随着个人贡献的提升,面对不公平方案,前扣

带皮层亦有显著的激活。这表明在个人做出重要贡献的前提下,面对接下来的不平等待遇,人们会体验到更强烈的认知冲突。此外,也有研究从最后通牒博弈提议者角度对合作行为的神经基础进行了考察。Zheng和Zhu^[62]采用最后通牒博弈和独裁者博弈考察了这两种博弈中提议者合作行为的神经活动模式差异。结果发现,与独裁者博弈中的公平提议相比,最后通牒博弈中的公平提议引起了左侧扣带回更强的激活。结果提示,在最后通牒博弈中提议者进行合作时在想要获利和担心对方拒绝之间有着强烈的认知冲突。

综合上文可知,国内研究者主要针对最后通牒博弈开展了相关研究。在最后通牒博弈过程中,脑岛与负性情感有关,前额叶皮层有对信息进行整合选择的功能,而前扣带主要参与认知冲突。除了这3个被重点强调的区域之外,研究者们也逐步发现了其他脑区在公平行为中的作用。Feng等人^[63]汇总了20篇研究,并对回应者公平行为的神经基础进行了元分析。结果发现,当回应者面对公平提议的时候,与奖赏有关的双侧腹内侧前额叶皮层、后部脑岛、以及左侧后扣带有显著激活。当回应者面对不公平提议的时候,前脑岛、杏仁核、前扣带皮层和背外侧前额叶皮层有显著激活。不公平的分配方案能引起杏仁核的激活,考虑到杏仁核在多种基本情绪加工中的重要作用,杏仁核的激活被认为反映了对违反公平准则的早期且短暂的情绪反应。

(ii) ERP研究。事件相关电位(ERP)是一种特殊的脑诱发电位,它反映认知过程中大脑的神经电生理改变。ERP技术得益于其高度的时间分辨率,为研究大脑认知活动过程提供了新的方法和途径。研究者们发现,参与公平及合作的主要ERP成分包括反馈相关负波(feedback-related negativity, FRN)、P300和晚期正成分(late positive potential, LPP)。这些成分参与并代表了行为加工的不同阶段,具有不同的心理含义。

(1) FRN。FRN是人类对行为结果进行评价时诱发的一个重要的ERP成分。该成分大约在反馈呈现后250~300 ms内达到峰值,其源定位在前扣带回区域。国内研究者已经发现FRN对社会预期或社会规则的违反十分敏感,并且在经济交易博弈中,不公平提议引起的FRN波幅要大于公平提议引起的FRN波幅^[64~67]。此外,FRN还会受到各种情境因素的调节,

例如, 社会距离、社会排斥、许诺、面孔吸引力、焦虑特质及群体身份等因素的调节。具体而言, Wu等人^[68]采用独裁者博弈任务发现, 当提议者为朋友时, 相比于公平方案, 不公平方案引起了FRN的更大负向反应; 然而在提议者为陌生人时没有发现这一不同。Qu等人^[64]采用最后通牒博弈研究了社会排斥对公平及合作行为的调节作用, 结果发现与融入过他们的提议者和陌生的提议者相比, 被试与排斥过他们的提议者进行互动时面对不公平方案引发的FRN更为负性。在Ma等人^[69]的研究中, 研究者采用信任博弈任务考察了被信任者对投资者的许诺如何影响投资者结果加工阶段脑功能活动。结果发现, 与无许诺相比, 许诺引发了后续奖赏和无奖赏之间较大的FRN差异。Ma等人^[70]还探讨了面孔吸引力对公平及合作行为的调节作用。结果发现, 漂亮面孔条件下, 公平方案和不公平方案所引发的FRN没有显著差异; 然而在不漂亮面孔条件下, 不公平方案比公平方案引发了较大的FRN。此外, Luo等人^[71]发现高焦虑特质的人面对不公平提议诱发了其更大的FRN。王益文等人^[72]发现来自组内成员的中等和极端不公平提议比公平提议引起更负的FRN, 但来自组外成员的不同提议则没有导致FRN波幅的变化。

(2) P300. P300是与结果评价有关的另一个ERP成分, 其波峰出现在反馈后200~600 ms之间。研究者发现在公平及合作行为中, 公平提议引起的P300波幅要显著大于不公平提议引起的P300^[64,65]。此外, 国内研究者还发现P300会受到得失框架、社会排斥及面孔吸引力的影响和调节。例如, Wu等人^[73]从最后通牒博弈提议者角度考察了得失框架对其公平及合作行为的影响。研究者通过操纵待分配金额的所有权从而营造出提议者提议后回应者将“失”钱或“得”钱的不同感受。结果发现, 在“得”框架下P300成分的振幅显著高于“失”框架下。Qu等人^[64]发现与社会排斥条件相比, 最后通牒博弈回应者与陌生人互动时面对不公平方案引发的P300更为正性。Ma等人^[70]探讨了面孔吸引力对公平及合作行为的调节作用。结果发现, 漂亮面孔条件下, 公平方案和不公平方案所引发的P300没有显著差异; 然而在不漂亮面孔条件下, 不公平方案比公平方案引发了较大的P300。

(3) LPP. LPP是在P300之后出现的正波。一般认为LPP与动机有关, 较强的LPP意味着更强的动机卷入。研究者发现在公平及合作行为中, 公平提议引起

的LPP波幅要显著大于不公平提议引起的LPP^[67]。此外, 国内研究者还发现LPP会受到社会比较、社会地位的影响和调节。在最后通牒博弈任务中, Wu等人^[65]不仅给被试呈现其所对应的提议者所提的方案, 同时还提供其他配对玩家的平均分配结果。结果发现, 当其他回应者所分数额少于参与者时, 与超不公平方案相比, 中等不公平方案引起了LPP的更大正向反应; 但当其他回应者所分数额多于或与参与者一样时, 这一效应消失了。Hu等人^[74]通过操纵参与者自身的社会地位考察了最后通牒博弈中社会地位对回应者决策时大脑的神经电生理的影响。结果发现, 高社会地位条件下面对不公平方案时ERP的LPP成分比低社会地位条件下更为活跃, 表明人们处于高社会地位时对不公平的觉醒水平有所提升, 即对不公平的敏感性更高。

3.4 合作行为的神经生化基础及遗传学研究

神经递质或激素影响着人们的行为, 合作行为也不例外。目前国内研究者在人类(*Homo sapiens*)、果蝇(*Drosophila melanogaster*)和小鼠(*Mus musculus*)中已经发现了一些相关神经递质或激素可对合作行为产生重要影响, 如催产素、5-羟色氨酸、罍胺等, 并探究了其中一些神经递质或激素的分子遗传学基础。

(i) 催产素。北京大学韩世辉课题组发现认知策略决定了催产素对亲社会行为的影响。国外有研究发现催产素作为神经递质和激素可增强对他人的共情和亲社会行为, 并能够调节大脑相关的神经活动^[75,76]。韩世辉课题组^[77]基于双加工模型研究直观和反思认知风格是否调控催产素对于群体间合作行为的影响。实验采用双盲法, 一组被试接受催产素, 另一组接受安慰剂, 之后要求被试分别与内群体和外群体成员完成公共物品博弈任务。实验发现, 对于被启动采用直观认知风格的被试或在日常生活中偏好直观认知风格的被试, 催产素(与安慰剂相比)增强了被试对内群体的偏好, 使他们在与内群体成员的合作任务中给公共基金捐更多的钱(尽管这样会减少自己的利益)。但是, 对于被启动采用反思认知风格的被试或在日常生活中偏好反思认知风格的被试, 催产素(与安慰剂相比)却降低了被试对内群体的偏好, 导致在与内群体成员的合作任务中给公共基金捐更少的钱。这些发现的重要意义在于揭示出催产素对人类行为甚至大脑活动的影响, 显著受到人类

认知风格的限制,这一研究为理解认知风格与生物学因素的相互作用提供了实验证据。

(ii) 5-羟色氨酸. 中国科学院动物研究所的张健旭研究团队^[78]发现, 5-羟色氨酸可能影响小鼠对同性别小鼠的攻击行为以及对异性小鼠的亲和行为. 正常小鼠在与大鼠(*Rattus norvegicus*)共同饲养之后, 或长期暴露在大鼠气味中会减少对同性老鼠的攻击行为和对异性老鼠的亲和行为. 而利用基因敲除技术敲除了小鼠的5-羟色氨酸有关基因(*Tph2*)后, 无论是否与大鼠共同饲养, 都不影响其攻击行为和亲和行为。

(iii) 其他. 基础生物学的研究常用果蝇作为模式动物, 对果蝇的研究同样发现了类似的动物合作与竞争行为的分子遗传学基础. 例如, 饶毅实验室揭示了一种叫螯胺的神经递质对果蝇之间争斗和攻击行为的作用. 螯胺是一种去甲肾上腺素的同类物, 缺乏螯胺的果蝇突变个体变得不再会攻击其他果蝇, 变得更加具有亲本性^[79]. 此外, 他们还发现信息素Or65a的嗅觉神经受体对果蝇的攻击行为起到调节作用^[80].

4 总结和展望

从繁衍后代的人类发展进程到如今的“大科学”时代都让人们更清晰地认识到合作带来的裨益. 合作的产生促进了动物的性别分化, 并通过交配这样的合作行为将基因传递下去. 当人们面对灾难时显得如此无助, 弱势的人们通过合作行为保护自己和所属群体. 国内关于合作行为的研究受到了高度关注, 从国家的政策导向、基金支持到国内学者发表合作行为的研究成果都可见一斑. 这些也是中国学者对科学之问“合作行为是如何进化”所做出的回应。

通过本文的回顾可以发现, 国内研究者在合作领域开展的研究涉及范围广泛, 覆盖了当前国际前沿研究的各个方面, 包括进化机制、心理机制、神经基础及分子遗传学基础等, 可以说是与国际研究者同行. 值得一提的是, 对于人们“为什么要合作”的疑问, 中国学者开创性地提出“弱势导致亲社会行为”这一潜在机制来解释合作行为的产生, 丰富了当前国际上关于合作产生机制的理论探索. 此外, 在合作行为相关fMRI研究方面, 国内学者顺应当前国际研究态势及磁共振技术在国内心理学领域逐渐推广的契机, 积极开展了一系列的探索性研究工作, 从而在

神经层面对合作行为做出了阐释。

在未来的研究中, 国内学者亦或可结合中国传统文化对合作行为进行研究. 我国是一个集体主义文化的国家, 团结协作的精神向来根植于传统文化之中. 因此, 应该利用集体主义文化土壤的天然优势, 在这一文化背景之中开展更多具有良好生态效度的合作领域的研究。

未来研究也需要注重具体社会情境对合作行为的影响. 合作/竞争行为可以在不同任务情境和面对不同对象时不同程度地表现出来. 本文回顾的相关合作行为研究有些是在有特定对象下进行的, 有些则是无特定对象的研究(如某些亲社会行为). 可以预期的是, 有无明确对象或者对象不同时, 人的竞争/合作行为会有所差别. 例如, 上文中提到最后通牒博弈中公平及合作行为会受到社会距离、社会排斥、许诺、面孔吸引力及群体身份等因素的调节, 而这些因素正是体现了互动对象的不同特征. 这些研究说明在公平及合作相关社会行为中, 互动对象自身所拥有的独特特征等这些情境因素会影响人们的决策行为. 此外, 这些研究也提示将公平及合作相关的决策行为置于特定的社会情境之下进行考察, 可能有助于丰富现有的理论和发现, 使研究者对个体执行与遵守公平准则所涉及的动机以及心理机制和神经基础有更全面的理解。

同时, 对于合作行为的神经机制, 研究者可以借助新的分析方法深入考察合作相关的多个脑区之间的功能交互, 以及这种功能交互与合作行为之间的关系. 在前文中提到了许多在公平及合作相关任务中被激活的脑区(如前脑岛、背外侧前额叶皮层、前扣带皮层、杏仁核等), 然而这些研究均只是孤立地考察这些脑区的功能. 后续的研究应该注重对公平行为相关脑区整体性的探讨, 而不是对单个脑区的活动进行解释. 近年来得到广泛应用的多体素模式分析(multi-voxel pattern analysis, MVPA)^[81]、心理生理交互(psychophysiological interaction, PPI)分析^[82]及动态因果模型(dynamic causal modeling, DCM)分析^[83]技术为这一研究思路的实现提供了可能性. MVPA可以同时结合多个脑区的激活信息以及这些脑区之间的连接信息, 并且利用这些整合性的信息来预测个体的行为表现. PPI分析允许研究者衡量任务是如何调控一个脑区对另一脑区的影响. DCM分析可以同时确定实验刺激输入至脑网络的关键脑区,

网络中脑区之间的因果关系,以及任务对脑区之间的效应连接的调节作用.将这些数据分析方法应用于合作行为的神经机制研究中无疑将有助于理解合作行为产生的生物学基础.

人类合作行为的遗传学基础仍需进一步探索.国内外学者业已提供了如螯胺和5-羟色氨酸这些和合作相关的神经递质的分子遗传学证据.未来研究需要探索是否还存在其他影响合作行为的神经递质或激素等物质,并从基因层面对合作行为的遗传学基础进行研究.

此外,对于临床精神疾病患者及神经发育障碍者这些特殊群体而言,社会功能的缺陷是其显著、普遍的特征.社会功能障碍不仅对其生活质量有着深远的影响,并且可能成为评估其治疗和康复效果的关键因素^[84].鉴于社会功能在个人社会生活中的重要性,对患者的治疗要注意到患者所经历的严重的认知和社会功能障碍,而不能仅以主要临床症状为目标.基于博弈论范式的社会决策行为是社会功能的重要表现.因此,运用博弈论的范式以及加强博弈实验范式在神经精神疾病诊断和评估中的应用^[85],研究精神疾患的社会决策行为特点和神经基础将为

了解患者的病理生理机制进而改善其社会功能提供新的视角.

正如爱因斯坦所言:“提出一个问题往往比解决一个问题更重要”.在《心理科学》创刊50周年之际,众多中国心理学界学者从心理科学未来发展的角度提出了中国心理学所面临的50个重大问题,其中第25个问题亦是与*Science*的世纪科学之问“合作行为是如何进化的”遥相呼应.在结束本文之际,谨引用《心理科学研究50题》第25题作为结语,以强调研究合作行为的重要性与前景.《心理科学研究50题》第25题之问以“个体亲社会和反社会行为的发展历程及其心理机制”为题,其重要的问题包括:个体亲社会和反社会行为有何年龄特点和发展历程?亲社会和反社会行为的生物和遗传基础是什么?亲社会行为的认知机制是什么?它与个体的一般认知能力、心理理论、观点采择等社会技能以及动机、情绪等存在怎样的关系?社会文化因素(个体主义和集体主义文化、家庭教养方式、社会规则、情境特征等)如何影响亲社会和反社会行为?如何促进亲社会行为,如何预防和矫正反社会行为?而要想解答所有这些与合作有关的科学问题,在未来研究中需要中国学者加强合作.

参考文献

- 1 Nowak M, Highfield R. SuperCooperators: Altruism, Evolution, and Why We Need Each Other to Succeed. New York: Simon and Schuster, 2011
- 2 Nowak M A. Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, 2006, 314: 1560–1563
- 3 Kennedy D, Norman C. What don't we know? *Science*, 2005, 309: 75–75
- 4 Hashimoto H. Beliefs and choice behavior at Prisoner's Dilemma Game. *J Hum Dev*, 1987, 23: 48–52
- 5 Sheng C. A note on the prisoner's dilemma. *Theory Decis*, 1994, 36: 233–246
- 6 Van Baaren R B, Holland R W, Kawakami K, et al. Mimicry and prosocial behavior. *Psychol Sci*, 2004, 15: 71–74
- 7 Hamilton W. The genetical evolution of social behaviour. *J Theor Biol*, 1964, 7: 1–52
- 8 Eshel I. On the neighbourhood effect and evolution of altruistic traits. *Theor Popul Biol*, 1972, 3: 258–277
- 9 Wilson D S, Sober E. Reintroducing group selection to the human behavioral sciences. *Behav Brain Sci*, 1994, 17: 585–608
- 10 Gächter S, Renner E, Sefton M. The long-run benefits of punishment. *Science*, 2008, 322: 1510–1510
- 11 Simon H A. A mechanism for social selection and successful altruism. *Science*, 1990, 250: 1665–1668
- 12 Grusec J, Davidov M, Lundell L. Prosocial and helping behavior. In: Smith P, Hart C, eds. *Blackwell Handbook of Childhood Social Development*. Oxford: Blackwell, 2002. 457–474
- 13 Axelrod R, Hamilton W D. The evolution of cooperation. *Science*, 1981, 211: 1390–1396
- 14 Trivers R L. The evolution of reciprocal altruism. *Q Rev Biol*, 1971, 46: 35–57
- 15 Dovidio J F. Helping behavior and altruism: An empirical and conceptual overview. *Adv Exp Soc Psychol*, 1984, 17: 361–427
- 16 Omoto A M, Snyder M. Sustained helping without obligation: Motivation, longevity of service, and perceived attitude change among AIDS volunteers. *J Pers Soc Psychol*, 1995, 68: 671–686
- 17 Schwartz S H, Howard J A. Helping and cooperation: A self-based motivational model. In: Derlega V J, Janusz G, eds. *Cooperation and Helping Behavior: Theories and Research*. New York: Academic Press, 1982. 327–353

- 18 Wu T, Fu F, Zhang Y, et al. Adaptive tag switching reinforces the coevolution of contingent cooperation and tag diversity. *J Theor Biol*, 2013, 330: 45–55
- 19 Han R, Li S, Shi J N. The territorial prior-residence effect and children's behavior in social dilemmas. *Environ Behav*, 2009, 41: 644–657
- 20 Rao L L, Han R, Ren X P, et al. Disadvantage and prosocial behavior: The effects of the Wenchuan earthquake. *Evol Hum Behav*, 2011, 32: 63–69
- 21 De Vos H, Smaniotto R, Elsas D A. Reciprocal altruism under conditions of partner selection. *Rational Soc*, 2001, 13: 139–183
- 22 Vohs K D, Mead N L, Goode M R. The psychological consequences of money. *Science*, 2006, 314: 1154–1156
- 23 Liu C J, Hao F. Decision making in asymmetric social dilemmas: A dual mode of action (in Chinese). *Advan Psychol Sci*, 2015, 23: 1–10 [刘长江, 郝芳. 不对称社会困境中的决策: 行为的双重模式. *心理科学进展*, 2015, 23: 1–10]
- 24 Xu Y, Yang J N. Cooperation promotes the evolution of separate sexes from hermaphrodites with unitary growth. *J Theor Biol*, 2014, 341: 102–110
- 25 Xie N G, Zhen K X, Wang C, et al. Evolution of cooperation driven by the diversity of emotions. *Connect Sci*, 2015, 27: 89–101
- 26 Wang Y, Wu H. A Cooperative system of two species with bidirectional interactions. *Bull Math Biol*, 2014, 76: 1396–1415
- 27 Xiang Z F, Yang B H, Yu Y, et al. Males collectively defend their one-male units against bachelor males in a multi-level primate society. *Am J Primatol*, 2014, 76: 609–617
- 28 Wang C, Lu X. Dispersal in kin coalition throughout the non-breeding season to facilitate fine-scale genetic structure in the breeding season: Evidence from a small passerine. *Ethology*, 2014, 120: 1003–1012
- 29 Wang N. The influence mechanism of Chinese personality structure on cooperation (in Chinese). *Stud Psychol Behav*, 2012, 10: 92–97 [王娜. 中国人人格特质结构对合作的影响机制. *心理与行为研究*, 2012, 10: 92–97]
- 30 Chen X P, Xie X, Chang S. Cooperative and competitive orientation among Chinese people: Scale development and validation. *Manage Organ Rev*, 2011, 7: 353–379
- 31 Lu S, Au W T, Jiang F, et al. Cooperativeness and competitiveness as two distinct constructs: Validating the cooperative and competitive personality scale in a social dilemma context. *Int J Psychol*, 2013, 48: 1135–1147
- 32 Xie X F, Yu Y Y, Chen X, et al. The measurement of cooperative and competitive personality (in Chinese). *Acta Psychol Sin*, 2006, 38: 116–125 [谢晓非, 余媛媛, 陈曦, 等. 合作与竞争人格倾向测量. *心理学报*, 2006, 38: 116–125]
- 33 Liu J T, Zhou X L. The influence of heuristic preconceptions on cooperation behavior in the prisoner's dilemma game (in Chinese). In: Chinese Psychological Society, ed. *Proceedings of the 12th National Academic Congress of Psychology*. Jinan: Shandong Normal University Press, 2009 [刘金婷, 周晓林. 先入为主启发式对囚徒困境中合作行为的影响. 中国心理学会编. 见: 第十二届全国心理学学术大会论文摘要集. 济南: 山东师范大学出版社, 2009]
- 34 Hu H M, Ma J H. The impact of social identity on cooperation behavior in the social dilemmas (in Chinese). In: Chinese Psychological Society, ed. *Proceedings of the 12th National Academic Congress of Psychology*. Jinan: Shandong Normal University Press, 2009 [胡华敏, 马剑虹. 社会两难情景中身份差异性对合作行为的影响. 中国心理学会编. 见: 第十二届全国心理学学术大会论文摘要集. 济南: 山东师范大学出版社, 2009]
- 35 Liu C J. Behavioral decision-making in social dilemmas: The impact of social identity and status (in Chinese). Doctor Dissertation. Beijing: Chinese Academy of Sciences, 2008 [刘长江. 社会困境中的行为决策: 社会身份与地位的影响. 博士学位论文. 北京: 中国科学院, 2008]
- 36 Liu X, Ma J H, Zhu Y. The influence of sanction system on cooperation in public goods game from attributional perspective (in Chinese). *Chin J Appl Psychol*, 2011, 16: 332–340 [刘谓, 马剑虹, 朱玥. 从归因视角探讨公共物品两难中惩罚系统对合作的影响. *应用心理学*, 2011, 16: 332–340]
- 37 Chen S J, Ma J H. Third-party punishment and social norm activation—The influence of social responsibility and emotion (in Chinese). *J Psychol Sci*, 2011, 34: 670–675 [陈思静, 马剑虹. 第三方惩罚与社会规范激活——社会责任感与情绪的作用. *心理科学*, 2011, 34: 670–675]
- 38 Xu X H, Li J, Zhu L Q. Infants and toddlers' understanding of sharing characteristics in cooperative activities (in Chinese). *Advan Psychol Sci*, 2014, 22: 1404–1412 [徐晓惠, 李晶, 朱莉琪. 婴幼儿对合作行为共享性特征的理解. *心理科学进展*, 2014, 22: 1404–1412]
- 39 Zhu L Q, HuangFu G, Keller M, et al. The development of Chinese children's decision-making in ultimatum and dictator game (in Chinese). *Acta Psychol Sin*, 2008, 40: 402–408 [朱莉琪, 皇甫刚, Keller M, 等. 从博弈游戏看儿童经济决策行为的发展. *心理学报*, 2008, 40: 402–408]
- 40 Xie X F, Kong R F, Chen X, et al. Children's cooperative tendency and parents' values (in Chinese). *Psychol Sci*, 2000, 23: 699–702 [谢晓非, 孔瑞芬, 陈曦, 等. 儿童合作倾向与家长价值观. *心理科学*, 2000, 23: 699–702]
- 41 Chen Y, Zhu L, Chen Z. Family income affects children's altruistic behavior in the dictator game. *PLoS One*, 2013, 8: e80419

-
- 42 Zhang L L, Bai X J. Experimental research on effect of training of cooperative play on cooperation behavior of young children (in Chinese). *Stud Psychol Behav*, 2010, 8: 218–222 [张丽玲, 白学军. 合作游戏训练对学前儿童合作行为的影响. *心理与行为研究*, 2010, 8: 218–222]
- 43 Li Y S, Zhou K. A research on cultivating sympathy and its effects on prosocial behaviors of preschoolers (in Chinese). *Psychol Sci*, 2010, 33: 341–345 [李幼穗, 周坤. 同情心培养对幼儿典型亲社会行为影响的研究. *心理科学*, 2010, 33: 341–345]
- 44 Wang L, Tan C, Kou Y. The effect of peer conflict-resolution intervention on pupils' cooperation behavior (in Chinese). *Psychol Dev Edu*, 2005, 4: 83–88 [王磊, 谭晨, 寇彧. 同伴冲突解决的干预训练对小学儿童合作的影响. *心理发展与教育*, 2005, 4: 83–88]
- 45 Wang Q, Bai X J, Guo L J, et al. The effect of suppressing negative emotion on economic decision-making (in Chinese). *Acta Psychol Sin*, 2012, 44: 690–700 [王芹, 白学军, 郭龙健, 等. 负性情绪抑制对社会决策行为的影响. *心理学报*, 2012, 44: 690–700]
- 46 Chen X P, Li S. Cross-national differences in cooperative decision-making in mixed-motive business contexts: The mediating effect of vertical and horizontal individualism. *J Int Bus Stud*, 2005, 36: 622–636
- 47 Chen X P, Li S. Why Chinese people are less willing to cooperate with strangers? (in Chinese). *Chin Manage Insights*, 2013, 7: 1–3 [陈晓萍, 李纾. 为什么中国人更不愿意与陌生人合作? *中国管理新视野*, 2013, 7: 1–3]
- 48 Yu X Y, Zhang Q H, Ma J H. The effect of cultural values and social value orientation on the cooperation and tolerance behaviors in Chinese and Indonesia students (in Chinese). In: Chinese Psychological Society, ed. *Proceedings of the 17th National Academic Congress of Psychology*. Beijing: Chinese Psychological Society Press, 2014 [俞湘艳, 张琼寒, 马剑虹. 文化价值差异, 社会价值取向差异对中国和印尼大学生合作水平和容忍度的影响研究. 中国心理学会编. 见: 第十七届全国心理学学术会议论文摘要集. 北京: 中国心理学会出版社, 2014]
- 49 Wang Y, Zhou Y, Li S, et al. Impaired social decision making in patients with major depressive disorder. *BMC Psychiatry*, 2014, 14: 18
- 50 Li J, Zhu L Q. Cooperation in children with high-functioning autism (in Chinese). *Acta Psychol Sin*, 2014, 46: 1301–1316 [李晶, 朱莉琪. 高功能孤独症儿童的合作行为. *心理学报*, 2014, 46: 1301–1316]
- 51 Li J, Zhu L, Liu J, et al. Social and non-social deficits in children with high-functioning autism and their cooperative behaviors. *RASD*, 2014, 8: 1657–1671
- 52 Camerer C F, Loewenstein G, Prelec D. Neuroeconomics: Why economics needs brains. *Scand J Econ*, 2004, 106: 555–579
- 53 Sanfey A G, Rilling J K, Aronson J A, et al. The neural basis of economic decision-making in the ultimatum game. *Science*, 2003, 300: 1755–1758
- 54 Declerck C H, Boone C, Emonds G. When do people cooperate? The neuroeconomics of prosocial decision making. *Brain Cogn*, 2013, 81: 95–117
- 55 Sanfey A G. Social decision-making: Insights from game theory and neuroscience. *Science*, 2007, 318: 598–602
- 56 Wright N D, Symmonds M, Fleming S M, et al. Neural segregation of objective and contextual aspects of fairness. *J Neurosci*, 2011, 31: 5244–5252
- 57 Zhou Y, Wang Y, Rao L L, et al. Money talks: Neural substrate of modulation of fairness by monetary incentives. *Front Behav Neurosci*, 2014, 8: 150
- 58 Guo X, Zheng L, Zhu L, et al. Increased neural responses to unfairness in a loss context. *Neuroimage*, 2013, 77: 246–253
- 59 Guo X, Zheng L, Cheng X, et al. Neural responses to unfairness and fairness depend on self-contribution to the income. *Soc Cogn Affect Neurosci*, 2014, 9: 1498–1505
- 60 Wei Z, Zhao Z, Zheng Y. Neural mechanisms underlying social conformity in an ultimatum game. *Front Hum Neurosci*, 2013, 7: 896
- 61 Buckholz J W, Marois R. The roots of modern justice: Cognitive and neural foundations of social norms and their enforcement. *Nat Neurosci*, 2012, 15: 655–661
- 62 Zheng H, Zhu L. Neural mechanism of proposer's decision-making in the ultimatum and dictator games. *Neural Regen Res*, 2013, 8: 357
- 63 Feng C, Luo Y J, Krueger F. Neural signatures of fairness-related normative decision making in the ultimatum game: A coordinate-based meta-analysis. *Hum Brain Mapp*, 2015, 36: 591–602
- 64 Qu C, Wang Y, Huang Y. Social exclusion modulates fairness consideration in the ultimatum game: An ERP study. *Front Hum Neurosci*, 2013, 7: 505
- 65 Wu Y, Zhou Y, van Dijk E, et al. Social comparison affects brain responses to fairness in asset division: An ERP study with the ultimatum game. *Front Hum Neurosci*, 2011, 5: 131
- 66 Wang Y W, Wang Y, Lin C D, et al. Modulation of conscientiousness on medial frontal negativity in negative emotions: An ERP study on ultimatum game (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2011, 41: 320–331 [王益文, 王钰, 林崇德, 等. 内侧额叶负波受负性情绪下责任感影响: 最后通牒任务的ERP研究. *中国科学: 生命科学*, 2011, 41: 320–331]
- 67 Wu Y, Zhou X L. The context-dependency of fairness processing: Evidence from ERP study (in Chinese). *Acta Psychol Sin*, 2012, 44: 797–806 [吴燕, 周晓林. 公平加工的情境依赖性: 来自ERP的证据. *心理学报*, 2012, 44: 797–806]
- 68 Wu Y, Leliveld M C, Zhou X. Social distance modulates recipient's fairness consideration in the dictator game: An ERP study. *Biol Psychol*, 2011, 88: 253–262

- 69 Ma Q, Meng L, Shen Q. You have my word: Reciprocity expectation modulates feedback-related negativity in the trust game. *PLoS One*, 2015, 10: e0119129
- 70 Ma Q, Hu Y, Jiang S, et al. The undermining effect of facial attractiveness on brain responses to fairness in the Ultimatum Game: An ERP study. *Front Neurosci*, 2015, 9: 77
- 71 Luo Y, Wu T, Broster L S, et al. The temporal course of the influence of anxiety on fairness considerations. *Psychophysiology*, 2014, 51: 834–842
- 72 Wang Y W, Zhang Z, Zhang W, et al. Group membership modulates the recipient's fairness consideration in ultimatum game (in Chinese). *Acta Psychol Sin*, 2014, 46: 1850–1859 [王益文, 张振, 张蔚, 等. 群体身份调节最后通牒博弈的公平关注. *心理学报*, 2014, 46: 1850–1859]
- 73 Wu Y, Hu J, van Dijk E, et al. Brain activity in fairness consideration during asset distribution: Does the initial ownership play a role? *PLoS One*, 2012, 7: e39627
- 74 Hu J, Cao Y, Blue P R, et al. Low social status decreases the neural salience of unfairness. *Front Behav Neurosci*, 2014, 8: 402
- 75 Bartz J A, Zaki J, Bolger N, et al. Oxytocin selectively improves empathic accuracy. *Psychol Sci*, 2010, 21: 1426–1428
- 76 Domes G, Heinrichs M, Gläscher J, et al. Oxytocin attenuates amygdala responses to emotional faces regardless of valence. *Biol Psychiatry*, 2007, 62: 1187–1190
- 77 Ma Y, Liu Y, Rand D G, et al. Opposing oxytocin effects on intergroup cooperative behavior in intuitive and reflective minds. *Neuropsychopharmacology*, 2015, doi: 10.1038/npp.2015.87
- 78 Huo Y, Fang Q, Shi Y L, et al. Chronic exposure to a predator or its scent does not inhibit male-male competition in male mice lacking brain serotonin. *Front Behav Neurosci*, 2014, 8: 116
- 79 Zhou C, Rao Y, Rao Y. A subset of octopaminergic neurons are important for *Drosophila* aggression. *Nat Neurosci*, 2008, 11: 1059–1067
- 80 Liu W, Liang X, Gong J, et al. Social regulation of aggression by pheromonal activation of Or65a olfactory neurons in *Drosophila*. *Nat Neurosci*, 2011, 14: 896–902
- 81 Norman K A, Polyn S M, Detre G J, et al. Beyond mind-reading: Multi-voxel pattern analysis of fMRI data. *Trends Cogn Sci*, 2006, 10: 424–430
- 82 Friston K, Buechel C, Fink G, et al. Psychophysiological and modulatory interactions in neuroimaging. *Neuroimage*, 1997, 6: 218–229
- 83 Friston K J, Harrison L, Penny W. Dynamic causal modelling. *Neuroimage*, 2003, 19: 1273–1302
- 84 Lam R W, Filteau M J, Milev R. Clinical effectiveness: The importance of psychosocial functioning outcomes. *J Affect Disord*, 2011, 132: S9–S13
- 85 Wang Y, Wu B, Li S, et al. Neural basis of fairness (in Chinese). *Sci Tech Rev*, 2015, 33: 83–92 [王赞, 吴斌, 李纾, 等. 公平的神经基础. *科技导报*, 2015, 33: 83–92]

The response of Chinese scholars to the question of “How did cooperative behavior evolve?”

WANG Yun^{1,2}, WEI ZiHan^{1,2}, SHEN SiChu^{1,2}, WU Bin^{1,2}, CAI XiaoHong^{1,2}, GUO HuiFang^{1,2}, ZHOU Yuan¹ & LI Shu¹

¹Key Laboratory of Behavioral Science, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

²School of Humanities, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Cooperation has been observed in several levels of biological organization and among animals and humans. However, in a competitive world, cooperation is a conundrum. In 2005, editors from *Science* suggested 125 questions facing science for *Science*'s 125th anniversary, which include the question of “How Did Cooperative Behavior Evolve?”. From the perspective of Chinese scholars, we summarized the research trends and present research situation in the field of cooperative behavior. Furthermore, we discussed the mechanism of cooperative behavior from a variety of levels, including theories and models, behavioral patterns, neural bases, and molecular genetics. Finally, we briefly introduced the advantages and disadvantages of Chinese scholars in the field of cooperation research, and addressed the future research directions.

cooperative behavior, evolution, fMRI, ERP, genetics, China

doi: 10.1360/N972015-00613



李纾

博士，中国科学院心理研究所研究员，博士生导师。中国科学院“引进国外杰出人才”百人计划入选者，国务院特殊津贴专家。现为中国科学院心理研究所学术委员会主任、中国科学院大学人文学科群学位评定委员会副主席，中国科学院大学岗位教授，中国心理学会决策心理学专业委员会创会主任，*Judgment and Decision Making* 期刊顾问编辑，《心理学报》《心理科学进展》副主编。在 *Journal of Behavioral Decision Making*, *Organizational Behavior and Human Decision Processes*, *Judgment & Decision Making*, *Thinking and Reasoning* 等期刊发表与行为决策相关论文近 200 篇。



周媛

博士，中国科学院心理研究所副研究员，博士生导师，中国科学院青年创新促进会会员，北京市科技新星计划入选人员，中国心理学会决策专业委员会委员。主要研究方向是运用脑功能成像技术，研究认知功能以及认知功能障碍的神经机制。先后主持国家自然科学基金项目 2 项、北京市科委项目 1 项，参与国家重点基础研究计划项目、国家高技术研究发展规划项目、国家自然科学基金项目多项。已在 *SCI/SSCI* 检索杂志上发表论文 43 篇，其中以(共同)第一/通讯作者身份发表论文 20 篇。