

合作行为的产生机制及影响因素 ——基于进化心理学视角下的探讨*

谢文澜¹ 汪祚军¹ 王 霏² 张 林¹

(¹ 宁波大学心理学系暨研究所, 宁波 315211) (² 厦门大学广告系, 厦门 361005)

摘 要 合作普遍存在于动物界和人类社会。研究者在进化心理学视角下提出一系列有关合作起源和进化的机制及影响因素。合作进化机制理论主要包括亲缘选择、直接利益、互惠和文化适应等, 影响因素则主要包括制度设置、群体认同、不对等地位等。未来研究可纳入社会互动、社会变迁, 以及社会地位、经济地位不对等等因素来考察合作的产生和进化。

关键词 合作; 进化; 亲缘选择; 互惠; 劣势

分类号 C934; B849

合作广泛存在于动物界和人类社会。动物界种族内部各成员之间(例如, 蚁群), 甚至不同种族成员之间(如犀牛鸟与犀牛)均有可能存在合作。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也可能存在合作。在人类社会早期, 合作(例如, 合作捕猎)有助于提高群体成员生存和繁衍的机率(Szathmáry, 2011)。人类文明亦是建立于合作的基础之上: 语言是人类文明形成的关键条件之一, 而早期的语言形成有赖于成员之间的合作(Bickerton & Szathmáry, 2011)。在一般社会生产中, 合作可鼓励组织成员更多的投入到创造性和自发性的活动中, 提升组织生产力和经济绩效, 解决群体冲突(Lee, 2011)。

一直以来, 研究者试图从不同角度来对合作行为进行解释(Schuster & Perelberg, 2004; Nowak, 2006; Lehmann & Keller, 2006; van Segbroeck, Santos, Nowé, Pacheco, & Lenaerts, 2008; Leimar & Hammerstein, 2010; Szolnoki & Perc, 2011)。例

如, 早在 300 多年前, Hobbes (1996)就提出中央集权(central authority)理论。该理论认为, 一个强有力的政府(中央集权)对于合作行为的发生是十分必要的, 无政府状态会导致个体间的不信任, 以及社会解体。然而, 很多时候, 合作行为发生在中央集权并不存在的情况下, 例如自然界跨种族之间的合作, 狩猎采集社会形态中的群居合作, 以及现代社会国家与国家之间进行的贸易合作等。要对合作行为进行有效解释, 就需要理解合作行为的起源及进化机制, 即合作行为是如何在“自私”的个体间进化, 并发展成普遍、大范围的群体合作的。研究者指出, 进化心理学为理解合作行为的起源和进化提供了一个良好的理论平台, 能对合作行为做出更简捷、有效的解释(Lehmann & Keller, 2006; Bergmüller, Russell, Johnstone, & Bshary, 2007)。

1 进化心理学视角下合作的发生、进化机制

进化产生于个体间的激烈竞争, 按理自私的行为才有利于个体的繁衍和进化。Nowak (2006)认为, 人类并不是天使, 人类的每个基因、每个细胞、每个组织都被设计成为了自身成功进化, 而不惜以牺牲其他竞争对手为代价的模式。然而, 在生物组织的不同水平上存在合作, 例如, 基因

收稿日期: 2012-10-08

* 国家社会科学基金项目(12BSH055), 国家自然科学基金项目(31200791)及浙江省自然科学基金项目(LQ12G01001)。

通讯作者: 张林, E-mail: zhanglin1@nbu.edu.cn;

汪祚军, E-mail: wangzuojun@nbu.edu.cn

在基因组群中合作,细胞在多细胞组织中合作。动物之间也存在合作,例如黑猩猩之间的合作。人类更是合作的典范:从狩猎采集的社会形态到民族国家,合作都是人类社会关键性的组织原则。Pennisi (2005)指出,迄今为止,理解合作行为的进化依然是最令人兴奋和最具挑战性的课题。

1.1 亲缘选择

Hamilton (1964)提出亲缘选择理论(kin selection)来解释个体间的合作行为。该理论认为,为了更好地使自己的基因得到繁衍,个体会帮助与自己有血缘关系的他人。亲缘选择虽然可能降低“利他者”自身的适合度(fitness)——个体存活和成功繁衍的可能性,但却增加了广义适合度(inclusive fitness)——成功传播自身基因或与自身基因相同的基因的可能性。合作行为的强度与亲缘亲近程度成正比:亲缘关系越近,利他倾向越强。

Hamilton (1964)还假想人类具有所谓的超级基因,该类基因(1)具有显著的表型特质(phenotypic trait), (2)具有能识别他人是否具有该特质的能力,以及(3)即使在可能降低自身适合度为代价的情况下也会对具有该特质的个体表现出直接利他倾向。Dawkins (1982)将该类表型特征用一奇异特征——绿胡须(green beard)——来表征,故超级基因又被称为“绿胡须基因”。相应的,“绿胡须效应”是指,如果一个基因可使携带者长出绿胡须,且该基因携带者能对其他长有绿胡须的个体产生利他意识或表现出利他行为,那么该基因在该种群中得到传播的可能性增大。虽然现实生活中没有真的“绿胡须”,然而绿胡须的表现形式可由自我相似性代替。例如, Krupp, DeBruine 和 Barclay (2008)发现,个体更倾向于信任与自己长相相似的人。Sigmund (2009)进一步指出,此种自我相似的线索可被文化所强化,例如,一些群体可能会为自己的组织配备标志性的制服、徽章、纹身、发型等。“绿胡须效应”是亲缘选择的一个特例(Lehmann & Keller, 2006)。

亲缘选择理论可较好地解释具有亲缘关系个体间的合作行为,但却不能较好地解释非亲缘关系个体间的合作行为。随后,研究者提出了直接利益(direct benefits)、互惠(reciprocation)和文化适应(cultural adaptation)理论来解释非亲缘关系个体间的合作行为。

1.2 直接利益

直接利益指个体在交互过程中直接获得的利益。Hammerstein 和 Leimar (2006)认为,直接利益主要通过市场维度(market dimension)、共同利益(common interest)和劳动分工(division of labour) 3种方式来获得。通过市场维度而获取直接利益可体现在消费者和商家的交易过程中,如消费者从商家获取自身所需要的物品,而商家则通过消费者消费获得利益。类似的,生物界中灰蝶幼虫和蚁群共同生存,灰蝶幼虫通过分泌蜜露供蚂蚁取食作为居住在蚂蚁巢穴中获得蚂蚁保护的交换条件(Hammerstein & Leimar, 2006; Leimar & Hammerstein, 2010)。通过多方合作互动才能获得的利益即为“共同利益”。例如,为了使机体正常运作,成千上万的基因共同合作,从而将所携带的基因传递给后代。最后,不同水平的生物组织或个体之间也可以通过劳动分工来获取直接利益。例如,由于每一个基因只能完成有机体的部分工作,要维持机体正常运作就需要基因之间进行劳动分工。早在人类祖先群居生活中就存在为获取直接利益而进行的合作,如早期的集市交易,群居觅食和抵御猛兽攻击。

1.3 互惠

直接利益更多体现在利益交换上,而互惠则是个体试图通过自身的行为(合作/惩罚)来改变对方的行为(合作)。研究者将互惠分为直接互惠(direct reciprocity)、间接互惠(indirect reciprocity)和强互惠(strong reciprocity)等不同形式。直接互惠理论可较好地解释多次重复交往中,无亲缘关系个体间的合作行为(Trivers, 1971; Lehmann & Keller, 2006; Nowak, 2006)。例如, Axelrod (1984)发现,在多次重复博弈中,博弈双方会形成一项稳定的互动策略——以牙还牙(tit-for-tat)。该策略往往始于合作,在随后的每一回合中,博弈双方倾向于复制对手所采取的策略,即对方合作则自己合作,对方背叛则自己背叛。然而,以牙还牙策略会导致一次偶然背叛后的系列背叛,于博弈双方均不利。随后,以牙还牙策略被“宽容性以牙还牙(generous-tit-for-tat)”策略代替,即当对手背叛时,个体也会以一定的概率选择与对手合作。无论是采取以牙还牙策略,还是宽容性以牙还牙策略,个体的合作行为都是为了在随后的互动中获益。

直接互惠可解释个体间长期、多次互动过程中的合作行为，但无法对现实社会单次交互情境中的合作行为做出较好解释，为此，研究者提出间接互惠理论来弥补直接互惠理论的不足。在间接互惠作用机制下，个体提供合作后，其所获得的奖励通过声誉机制（即通过帮助他人获得好名声后，其它个体也更愿意帮助该个体），由群体内其他成员代为实施。虽然动物界也存在简单的间接互惠行为，但复杂的间接互惠行为仅存在于人类社会，因为间接互惠对个体的认知资源有较高的要求，我们不仅要记住自己与他人的互动过程，还要监控群体即时变化的社会网络。此外，我们还需要通过语言来获取信息和传播与间接互惠有关的声誉(Nowak, 2006)。

无论是直接互惠还是间接互惠均无法解释当社会群体面临灭绝或解体的威胁(例如战争、瘟疫或者饥荒)时个体的合作行为(Gintis, 2000)。因为在上述情境下，群体解体机率增加，群体存活一定期限的机率降低。合作者缺乏足够时间等待第三方给予奖励，此时对于自私的个体来说，背叛才是最大化自身利益的行为。然而，一旦群体中背叛行为蔓延，该群体很快也会走向灭亡。为此，Gintis (2000)提出强互惠理论，该理论认为，为了保证群体利益，群体中的个体会付出一定代价去惩罚那些不守规则的人，即使所付出的代价得不到补偿。一方面，群体会由于拥有强互惠者而大大受益，且其受益必然大于个体付出的代价；另一方面，那些由于自己承担成本使群体受益的个体也会因得到群体的偏爱而更易生存，因而强互惠得以进化。

直接互惠、间接互惠，以及强互惠理论之间存在一些明显的共性和差异。首先，直接互惠、间接互惠以及强互惠都是通过个体预先发起的行为来交换对方的合作，然而，直接互惠中个体通过合作交换对方的合作，间接互惠中个体通过合作交换第三方合作，而强互惠中个体通过惩罚交换背叛者合作。其次，直接互惠和间接互惠中的合作行为依赖他人的反馈，而强互惠的惩罚行为则是无条件付出。

1.4 文化适应

直接利益和互惠理论虽然能较好地解释社会性哺乳动物和人类个体之间的合作行为，然而在解释具有非亲缘关系的大范围(large scale)人类合

作时则显得不够顺畅(e.g., Boyd & Richerson, 2009; Boyd, Richerson, & Henrich, 2011)。在社会性哺乳动物之间，合作往往局限于具有亲缘关系的个体之间：不存在劳动分工、贸易，以及大范围冲突；疾病和失能的个体必须自我防卫；强者掠夺弱者无须担心第三方制裁。相比之下，即使在远祖时期，人类也会和非亲缘关系的个体维持经常性的合作：劳动分工、交易和大范围冲突是所有人类社会的显著特征；疾病和失能的个体往往能得到照料；社会生活受到共享的道德系统的调节和制约。大范围人类合作产生的原因一直是进化心理学家试图解答的谜题。

Boyd 和 Richerson (2009)提出文化适应(cultural adaptation)理论来解释具有非亲缘关系的大范围(large scale)人类合作。该理论认为，人类在最近的数百万年间进化了向他人学习的能力，从而使得累积的文化进化成为可能；人类社会的发展，除了基因的进化，还有文化进化。快速的文化适应使得不同群体形成了各自不同的比较稳定的行为模式，而群体间的竞争使得有利于提升群体竞争力的行为模式得到传播和进化。在自然选择条件下，一方面，那些拥有更多合作者或亲社会者的群体会击败那些拥有较少合作者的群体而得到进化。另一方面，社会道德系统(制裁和回报系统)增加了表现良好个体的繁衍机率，并进而导致其他亲社会性动机和情感(例如，同情和羞愧)的进化。相比基因进化而言，文化的适应和进化更快，更有利于群体在混乱多变的环境中生存(另见 Boyd et al., 2011)。

总体而言，进化心理学视角下的合作理论大多基于如下 3 个前提：(1)合作过程中个体需要付出代价；(2)个体选择合作必然是为了自身的付出能得到回报，包括基因层面、个体层面或群体层面等；(3)个体获得的回报需要大于所付出的代价。只有满足上述前提，合作方能成功进化。

2 进化心理学视角下合作的影响因素

2.1 制度设置

要使合作行为成功进化则需有效抑制背叛(defection)和搭便车(free riding)行为。无论是背叛还是搭便车均指个体无需付出成本即可获益的行为。背叛多存在于两人合作情境，背叛者的获益源于对方的合作；而搭便车则多存在于多人合作

情境,获益源于公共物品。研究发现,可以通过适当的制度设置(如沟通、奖惩机制等)来抑制背叛和搭便车行为。Balliet(2010)对以往有关沟通机制在社会两难困境中如何影响合作的研究进行了元分析(meta-analysis),结果发现,沟通可以促进合作,且面对面的沟通效果优于间接传递信息的沟通效果。Sutter 和 Strassmair (2009)发现,团队内成员之间的沟通可减少“搭便车”现象而加强团队合作,而团队间成员的沟通会导致团队间成员的彼此勾结,从而减少团队内合作。Baldassarri 和 Grossman (2011)发现,设立惩罚或社会制裁机制有助于抑制搭便车行为,从而促进群体合作。然而,也有研究表明,在重复博弈环境下,奖赏比惩罚能更有效地维持合作关系,以及促进个体的捐赠行为(Rand, Dreber, Ellingsen, Fudenberg, & Nowak, 2009)。

由于人类社会的道德系统,包括制裁系统和回报系统,能够有效地抑制背叛和搭便车行为,并且该系统能随着人类社会的发展而进化(参见上文“文化适应”理论),从而保证了具有非亲缘关系的个体间的大范围合作得以形成和进化,使得人类的合作成为生物界的典范。

2.2 群体认同

Sober 和 Wilson (1998)认为,群体也是自然选择的载体,在群体层面上也进行着个体特质的选择:群体倾向于选择可以提升群体竞争力的个体特质,例如,对所属群体的认同感以及帮助同一群体内其他成员的意愿。Eaton, Eswaran 和 Oxoby (2011)发现,个体对“内部人员(insiders)”和“外部人员(outsiders)”进行不同划分的内在倾向,即个体认同感,会影响合作:对“我们(us)”的知觉可以促进群体或团队在狩猎大型猎物或部落防御中的积极性。反方面的证据也表明,群体异质性,如群体成员属于不同种族、宗教,会不利于合作。例如, Khwaja (2009)发现,宗教、政治的多样性不利于集体设施维护。Baldwin 和 Huber (2010)亦认为,种族异质性会导致公共物品低生产、糟糕的经济增长,以及高水平的腐败、暴乱和国内冲突。

研究者提出目标转换假说(goal-transformation hypothesis)和目标扩大假说(goal-amplification hypothesis)来解释群体认同对合作行为的影响(De Cremer, van Knippenberg, van Dijk, & van Leeuwen, 2008)。目标转换假说认为,随着认同感增强,人

们会在个体目标和集体目标之间转换,从关注个体利益转向关注集体利益。合作行为虽然会降低个体适合度,但可以提升群体适合度(可参见“亲缘选择”理论或“绿胡须效应”),那些拥有更多合作者或亲社会者的群体会击败那些拥有较少合作者的群体而得到进化。目标扩大假说则认为,认同可引起个体对他人合作行为的积极预期,从而导致自身采取合作行为。该假说与互惠理论相一致,个体认同感越高,越相信群体成员会在随后的交往中与其合作,即个体是为了能在随后的交往中获益而采取合作行为。总之,无论是为了提升群体适合度,还是为了能在随后的交往中获益,个体认同感越高,合作倾向越强。

2.3 地位

自然选择通过竞争实现。竞争的双方会产生实力强弱对比,从而形成不同支配等级(dominance hierarchy)。支配等级的形成可使一部分个体比其他个体拥有更多机会去获得有助于个体生存和繁衍的资源,处于支配地位的个体和被支配个体间不可避免的存在冲突(Cummins & Allen, 1998)。研究发现,资产、收益、权力等不平等会阻碍群体合作。例如, Bardhan (2000)发现,土地持有不平等程度和灌溉系统的维护程度呈显著负相关。然而,另有研究表明,一定程度上的不平等反而会促进合作。例如, Olson (1965)发现,部分人群在合作中获得足够大的收益时,该类人群(占优势者)更乐意去承担合作的成本。Ostrom (1990)发现,当富有者与其群体存在共同利益时能够促进该群体合作和集体行为的发生。Massen, van den Berg, Spruijt 和 Sterck (2010)发现,处于领导地位的长尾猕猴更有可能提供食物给非亲缘个体,而处于被支配地位的长尾猕猴则会保留自己的食物。Rao 等人(2011)同样发现不平等地位有利于促进合作。然而,与 Olson (1965)以及 Massen 等人(2010)的研究结论——优势地位的个体更合作——不同, Rao 等人(2011)对遭受汶川地震的灾区居民进行研究,结果发现,灾区居民(劣势地位)比非灾区居民(优势地位)更合作,且受灾程度更重的居民(劣势地位)比受灾程度较轻的居民(优势地位)更合作。类似的, Han, Li 和 Shi (2009)采用最后通牒游戏(Ultimatum Game)和独裁者游戏(Dictator Game)考察了处于自己地盘(优势地位)和他人地盘(劣势地位)的儿童之间的合作行为,

结果发现,当儿童处在他人地盘(劣势)时表现出较多合作行为,而当其处于自己地盘(优势)时则表现出较少的合作行为。

互惠理论似乎能较好地解释处于不同地位个体的合作原因:处于优势地位的个体之所以愿意帮助处于劣势地位的个体,其原因可能是为了获得“好名声”,从而在以后的交往中获益(间接互惠理论);亦或是为了避免第三方制裁而选择合作(强互惠理论)。一旦合作不能给自己带来收益,或使自身的优势地位受损,则优势地位的个体甚至会阻碍合作。例如,Maner 和 Mead (2010)发现,一般情况下,领导者的行为与群体目标相一致;然而,当领导者的权力在领导层变得不稳定,权力受到削弱时,领导者将会把自己的权力凌驾于集体利益之上,并会阻碍集体中有能力的个体发挥作用。类似的,处于劣势地位的个体之所以合作的原因可能是为了通过自身的合作来换取他人合作(直接互惠或间接互惠理论),从而有利于其提高自身生存和繁衍机会。

3 总结与展望

进化心理学为深入理解合作行为的起源和进化提供了一个良好的、整合性平台。然而,如下问题仍值得研究者进一步关注。

首先,以往进化心理学视角下有关合作的研究多集中于个体的合作结果是否会获益(例如,提高适合度),而现实生活中的合作行为不仅受到合作行为结果的影响,而且还会受到其发生的社会背景的影响(Schuster & Perelberg, 2004)。Ehrenreich (2007)认为,群体成员之间的合作主要是因为这些群体成员要经常完成同步性活动(synchronous activity),如部队集体行军、教会集体合唱等。这些同步性活动往往会产生积极的情绪,从而减少个人与群体之间的分界线。Wiltermuth 和 Heath (2009)认为,同步性行为并不一定会产生积极情绪,群体成员之间的合作主要是因为这些任务增强了群体成员之间的联系。随着社会生产力的快速发展,社会结构以及社会成员之间的关系也有了新变化。一方面,群体融合的范围变大,速度加快;另一方面,社会发展中形成,以及分化出不同的新群体(如国际移民、外来务工人员、留守儿童群体等)。未来的研究可纳入社会互动、社会变迁等因素来考察现实情境中

的合作行为。

其次,以往研究大多探讨双方在资源、地位、机会等对等条件下的合作行为,而现实情境中的合作行为大多是在双方不对等条件下发生的(Wang, He, Wang, Shi, & Li, 2010)。目前有关资源、地位、机会的不对等是促进合作还是阻碍合作,以及不对等条件下是优势地位的个体(或群体)更合作还是劣势地位的个体(或群体)更合作的研究相对较少,且结论不尽一致。我们认为,这种不一致的研究结果可能源于某些中介或调节因素的作用。例如,刘长江和郝芳(2011)发现,在初始资源处于相对劣势位置时,亲社会者比亲自我者表现出更高的合作水平。这一研究结果意味着,处于劣势地位是否更合作取决于个体的人格特质(价值取向)。除人格因素外,一些情境因素同样可能会影响(资源、地位、机会)不对等条件下的合作行为。例如,当个体的优势地位不可逆转或合作会维持或增强其优势地位时,处于优势地位的个体更愿意帮助弱势个体(e.g., Massen et al., 2010);而一旦其优势地位会受到合作的威胁,则优势个体可能会拒绝、甚至破坏合作(e.g., Maner & Mead, 2010)。未来的研究可以考察不同类型的优/劣势(例如,残疾/非残疾等不可逆转的优/劣势;受灾/未受灾、经济水平上暂时的优劣等可逆转的优/劣势)对不对等条件下个体合作行为的影响。

最后,以往合作的研究大多集中于同一群体内个体间的合作,而从进化心理学视角探讨群体间(例如,多个部落、种族、国家之间)合作的研究则相对较少。已有研究表明,人们存在普遍的内群体偏私现象(e.g., Masuda, 2012),即相比于外群体,个体更偏爱和内群体成员合作。内群体偏私有利于群体内成员之间的合作,但却显然不利于群体间合作。群体内合作易于通过亲缘选择、绿胡须效应、互惠来进行解释,因为个体帮助群体内成员可提高个体及所处群体适合度,且个体更愿意相信群体内成员会对自己的合作行为作出回报。相比之下,直接利益理论似乎可以更好地解释不同种族或群体之间的合作(Hammerstein & Leimar, 2006)。Hammerstein 和 Leimar (2006)亦指出,由于以往研究对亲缘选择、绿胡须效应的过分关注,反而阻碍了关于直接利益的研究。鉴于群体内和群体间合作可能存在不同的心理机制,而以往研究更多地关注群体内成员之间的合作,

未来的研究可着重考察群体间合作的进化机制。

致谢：感谢匿名审稿专家对本文提出建设性修改意见！感谢中国科学院心理研究所李纾研究员对本文英文摘要的修改！感谢宁波大学心理学系暨研究所刘志方博士在本文挑剔性阅读阶段给予的帮助！

参考文献

- 刘长江, 郝芳. (2011). 不对称社会困境中社会价值取向对合作的影响. *心理学报*, 43(4), 432–441.
- Axelrod, R. (1984). *The evolution of cooperation*. New York: Basic Books.
- Baldassarri, D., & Grossman, G. (2011). Centralized sanctioning and legitimate authority promote cooperation in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(27), 11023–11027.
- Baldwin, K., & Huber, J. D. (2010). Economic versus cultural differences: Forms of ethnic diversity and public goods provision. *American Political Science Review*, 104(4), 644–662.
- Balliet, D. (2010). Communication and cooperation in social dilemmas: A meta-analytic review. *Journal of Conflict Resolution*, 54(1), 39–57.
- Bardhan, P. (2000). Irrigation and cooperation: An empirical analysis of 48 irrigation communities in South India. *Economic Development and Cultural Change*, 48, 847–865.
- Bergmüller, R., Russell, A. F., Johnstone, R. A., & Bshary, R. (2007). On the further integration of cooperative breeding and cooperation theory. *Behavioural Processes*, 76, 170–181.
- Bickerton, D., & Szathmáry, E. (2011). Confrontational scavenging as a possible source for language and cooperation. *BMC Evolutionary Biology*, 11, 261.
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (2009). Culture and the evolution of human cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364, 3281–3288.
- Boyd, R., Richerson, P. J., & Henrich, J. (2011). Rapid cultural adaptation can facilitate the evolution of large-scale cooperation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(3), 431–444.
- Cummins, D. D., & Allen, C. (1998). *The evolution of mind*. New York: Oxford University Press.
- Dawkins, R. (1982). *The extended phenotype*. Oxford: Oxford University Press.
- De Cremer, D., van Knippenberg, D. L., van Dijk, E., & van Leeuwen, E. (2008). Cooperating if one's goals are collective-based: Social identification effects in social dilemmas as a function of goal transformation. *Journal of Applied Social Psychology*, 38, 1562–1579.
- Eaton, B. C., Eswaran, M., & Oxoby, R. J. (2011). 'Us' and 'Them': The origin of identity, and its economic implications. *Canadian Journal of Economics*, 44(3), 719–748.
- Ehrenreich, B. (2007). *Dancing in the streets: A history of collective joy*. New York: Metropolitan.
- Gintis, H. (2000). Strong reciprocity and human sociality. *Journal of Theoretical Biology*, 206, 169–179.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1–52.
- Hammerstein, P., & Leimar, O. (2006). Cooperating for direct fitness benefits. *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 1400–1402.
- Han, R., Li, S., & Shi, J.-N. (2009). The territorial prior-residence effect and children's behavior in social dilemmas. *Environment and Behavior*, 41, 644–657.
- Hobbes, T. (1996). *Leviathan*. J. C. A. Gaskin. (ed.). London: Oxford University Press.
- Khwaja, A. I. (2009). Can good projects succeed in bad communities? *Journal of Public Economics*, 93(7-8), 899–916.
- Krupp, D. B., DeBruine, L. M., & Barclay, P. (2008). A cue of kinship promotes cooperation for the public good. *Evolution and Human Behavior*, 29, 49–55.
- Lee, S. (2011, July). *Different gender-based roles on cooperation: Integrating differentiated leader member exchanges, communication, and trust in hotel organizations*. Paper presented at the meeting of International CHRIE Conference, Denver, Colorado USA.
- Lehmann, L., & Keller, L. (2006). The evolution of cooperation and altruism—a general framework and a classification of models. *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 1365–1376.
- Leimar, O., & Hammerstein, P. (2010). Cooperation for direct fitness benefits. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 2619–2626.
- Maner, J. K., & Mead, N. (2010). The essential tension between leadership and power: When leaders sacrifice group goals for the sake of self-interest. *Journal of Personality and Social Psychology*, 99, 482–497.
- Massen, J. J. M., van den Berg, L. M., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. M. (2010). Generous leaders and selfish underdogs: Pro-sociality in despotic macaques. *PLoS ONE*, 5(3), e9734.
- Masuda, N. (2012). Ingroup favoritism and intergroup cooperation under indirect reciprocity based on group

- reputation. *Journal of Theoretical Biology*, 311, 8–18.
- Nowak, M. A. (2006). Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, 314, 1560–1563.
- Olson, M. (1965). *The logic of collective action*. New York: Schocken.
- Ostrom, E. (1990). *Governing the Commons: The evolution of institutions for collective action*. New York: Cambridge University Press.
- Pennisi, E. (2005). How did cooperative behavior evolve? *Science*, 309, 93.
- Rand, D. G., Dreber, A., Ellingsen, T., Fudenberg, D., & Nowak, M. A. (2009). Positive interactions promote public cooperation. *Science*, 325, 1272–1275.
- Rao, L. L., Han, R., Ren, X. P., Bai, X. W., Zheng, R., Liu, H.,..... Li, S. (2011). Disadvantage and prosocial behavior: The effects of the Wenchuan earthquake. *Evolution and Human Behavior*, 32, 63–69.
- Schuster, R., & Perelberg, A. (2004). Why cooperate? An economic perspective is not enough. *Behavioural Processes*, 66, 261–277.
- Sigmund, K. (2009). Sympathy and similarity: The evolutionary dynamics of cooperation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 8405–8406.
- Sober, E., & Wilson, D. S. (1998). *Unto others: The evolution and psychology of unselfish behavior*. Cambridge: Harvard University Press.
- Sutter, M., & Strassmair, C. (2009). Communication, cooperation and collusion in team tournaments—an experimental study. *Games and Economic Behavior*, 66, 506–525.
- Szathmáry, E. (2011). To group or not to group. *Science*, 334, 1648–1649.
- Szolnoki, A., & Perc, M. (2011). Group-size effects on the evolution of cooperation in the spatial public goods game. *Physical Review E*, 84, 047102.
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, 46(4), 35–57.
- van Segbroeck, S., Santos, F. C., Nowé, A., Pacheco, J. M., & Lenaerts, T. (2008). The evolution of prompt reaction to adverse ties. *BMC Evolutionary Biology*, 8, 287–294.
- Wang, R. W., He, J. Z., Wang, Y. Q., Shi, L., & Li, Y. T. (2010). Asymmetric interaction will facilitate the evolution of cooperation. *Science China Life Sciences*, 53, 1041–1046.
- Wiltermuth, S. S., & Heath, C. (2009). Synchrony and cooperation. *Psychological Science*, 20, 1–5.

A Review on Cooperation from the Point of View of Evolutionary Psychology

XIE Wenlan¹; WANG Zuojun¹; WANG Fei²; ZHANG Lin¹

(¹ Department of Psychology, Ningbo University, Ningbo 315211, China)

(² Department of Advertising, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

Abstract: Cooperation means that selfish individuals help one another at the cost of some of their own reproductive potential. However, cooperation has been observed in several levels of biological organization and among animals and humans. From the point of view of evolutionary psychology, a series of theories was proposed to account for the evolution of cooperation, such as kin selection, direct benefits, reciprocation, and culture adaption. To avoid free riding or defection, some systems, such as communication channels and social sanctioning, need to be set. Furthermore, strong group identification could promote cooperation, while dominance hierarchy formed in selection had complex effects on cooperation. Future research could further investigate the effects of social status of an individual within a group, social interaction of individuals within a group or between groups, or changing social norms on the evolution of cooperation.

Key words: Cooperation; evolution; kin selection; reciprocity; disadvantage