

社会困境中合作行为的神经机制

孙 鹏

山东财经大学, 应用心理学研究中心, 山东 济南
Email: sunpengsdufe@yeah.net

收稿日期: 2020年10月28日; 录用日期: 2020年12月1日; 发布日期: 2020年12月8日

摘 要

社会困境一针见血的折射出了个体利益与他人或集体利益的冲突本质, 并同时涵盖了现代社会所面临的诸多亟待解决的合作问题, 如环境污染、资源短缺、气候变暖等, 因此, 在近30年成为了众多学科关注的焦点, 激发了大量的研究者对其进行探讨。本文主要回顾既往社会困境中合作行为的脑成像研究, 介绍合作行为涉及到的奖赏加工、认知控制和社会认知三个大脑系统, 并结合相关研究剖析三个系统在合作行为决策过程中各自发挥的作用, 在此基础上, 总结社会困境中合作利他行为的神经机制。

关键词

社会困境, 合作, 神经机制

The Neural Basis of Cooperation in Social Dilemmas

Peng Sun

Applied Psychology Research Center, Shandong University of Finance and Economics, Jinan Shandong
Email: sunpengsdufe@yeah.net

Received: Oct. 28th, 2020; accepted: Dec. 1st, 2020; published: Dec. 8th, 2020

Abstract

The study of social dilemmas reflects the nature of conflict between individual and others' or group interests, and covers many cooperation problems such as environmental pollution, resource shortage and global warming in today's world. So it became a main concern of many disciplines for nearly 30 years, and also attracted a lot of psychologist to explore it. The present reviews will introduce three brain structures involving in cooperation in social dilemmas: the reward system, the cognitive control system, and the social cognition system. Through overviewing relative

brain imaging studies and analyzing the roles of the three systems in the decision-making process of cooperative behavior, the neural mechanism of cooperative altruism in social dilemmas is summarized.

Keywords

Social Dilemmas, Cooperation, Neural Mechanism

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

社会困境(Social Dilemmas)代表着一种个人利益和集体利益存在冲突的情境,在这种情境中,个体的理性行为会最终导致群体的非理性(Kollock, 1998; 刘长江, 郝芳, 2014; 刘长江, 李岩梅, 李纾, 2007)。举例来说,以打鱼为生的渔民为了实现个人利益的最大化,将最大限度的进行捕捞,久而久之,这种个体的理性逐利行为就会最终导致渔业资源的匮乏,进而造成所有渔民的捕捞量下降,使整个渔民群体的利益受损,从群体行为层面来看,这即为非理性。

作为群居型的生物,人类个体总是生活在各种各样的群体之中,无论群体的形式是班级、社区还是国家,有些时候人们总会遭际到个人利益与集体利益的冲突,社会困境即是对这种冲突的抽象与写照(Dawes, 1980; Dawes & Messick, 2000)。传统观点从经济学中关于理性自利人的假设出发,认为当面临个人与集体利益冲突的时候,人们必然会毫不犹豫的选择维护个人利益而做出自私非合作的行为。但是,自早期 Dawes 等人(1980)的研究开始,学者们却近乎一致的发现社会困境中的人们往往能够做出维护集体利益的合作行为(Amir et al., 2012; Fehr & Fischbacher, 2003; Fehr et al., 2002; List, 2011; Mason & Suri, 2012; Paolacci et al., 2010)。

在社会困境中人们为什么愿意以自己的利益为代价而造福于他人和群体,近几十年以来一直是自然科学与社会学领域内多个学科研究的热点。而近些年来,随着功能性核磁共振成像技术在心理学领域的应用日臻广泛和成熟,研究者又试图从脑机制层面揭示社会困境中这种利他合作行为的动力源泉,并逐步揭示出了个体在完成社会困境任务中可能涉及到的三个大脑系统,分别是奖赏加工系统(主要包括纹状体和腹内侧前额叶)、社会认知系统(主要包括颞顶联合区、背内侧前额叶等脑区)以及认知控制系统(主要包括背外侧前额叶等脑区)(Emonds et al., 2011, 2012; Fukui et al., 2006; Gallagher et al., 2002; Rilling et al., 2007; Rilling et al., 2008; Rilling et al., 2002; Rilling & Sanfey, 2011; Rilling et al., 2004a; Winston et al., 2002)。

2. 奖赏系统

在大脑区域方面,奖赏加工系统主要包括腹侧纹状体(Ventral Striatum),腹内侧前额叶皮层(VMPFC)等与中脑腹侧背盖区(Ventral Tegmental Area, VTA)的多巴胺投射通路有关的脑区(Cummings, 1995; Tekin & Cummings, 2002)。这个大脑内侧的多巴胺通路已被广泛的证实与情绪性及渴求性行为的促发(Depue & Morrone-Strupinsky, 2005; Rolls, 2000; Schultz, 2002)、以及动机的形成与加工(Depue & Collins, 1999)等有密切的关系。且在个体接受到奖赏或者预期会受到奖赏时,都会诱发该区域更强的激活(Preusschoff, Bossaerts, & Quartz, 2006; Tricomi, Rangel, Camerer, & O'Doherty, 2010)。

既往研究发现该奖赏系统广泛的参与到各种来源和各种形式的奖赏加工过程中。例如, Fehr 和 Camerer (2007)以及 Izuma, Saito 和 Sadato (2010)的研究发现, 无论是自己获得金钱的奖励还是将金钱捐献给别人, 两种行为均引发了纹状体的激活, 并且激活区域基本重叠, 该结果表明, 在大脑区域上, 对外的物质奖赏与内在的社会情感性奖赏的加工所涉及到的可能是同样的奖赏加工系统。因此, 社会困境领域的研究者推断, 社会困境中的合作结果有可能具有较大的社会奖赏价值, 进而可能会诱发大脑奖赏系统的激活。2002年, Rilling 等人采用重复进行的囚徒困境任务对这一问题展开了最早的探索, 结果发现, 双方合作的结果确实诱发了被试腹侧纹状体以及腹内侧前额叶的更大激活, 而且大部分被试将双方合作评价为其最满意的结果, 而非具有最大金钱利益的单方背叛的结果。此外, 双方合作的结果诱发的与奖赏加工相关脑区的激活仅在与人类被试进行的囚徒困境任务中存在, 而与电脑进行囚徒困境任务时, 双方合作的结果并没有诱发被试奖赏系统脑区的更大激活。在 Rilling 等人(2002)的研究之后, 大量采用囚徒困境任务或信任困境任务的 fMRI 研究均取得了与其较为一致的发现, 即合作的终局结果能够诱发纹状体以及腹内侧前额叶的更大激活(Rilling & Sanfey, 2011; Rilling, Sanfey, Aronson, Nystrom, & Cohen, 2004b)。在这些发现的基础上, 并结合既往神经影像学研究对于纹状体与腹内侧前额叶广泛参与奖赏加工的功能界定(Lieberman, 2007; Zaki & Mitchell, 2013), 研究者们据此认为, 在社会困境中, 合作的终局结果本身即具有抽象的主观价值, 能够诱发奖赏加工相关脑区的激活。

此外, 既往研究还发现, 奖赏系统中多巴胺的释放与传导对于行为结果与主观奖赏预期一致关系的评估起到至关重要的作用, 与主观奖赏预期一致的结果将诱发多巴胺的释放, 进而使引发这种实际结果的行为得到强化, 使其在未来类似情境下的行为选择中受到青睐(Declerck, Boone, & Emonds, 2013)。这与 Schultz (2002)将多巴胺的释放与预期错误相联系的观点相一致, Schultz 认为, 当实际所获奖赏的程度高于预期奖赏的程度时, 便会出现所谓的积极预期错误, 而当实际奖赏的程度低于预期奖赏的程度时则会出现所谓的消极预期错误, 而多巴胺的释放与传导在前者中程度更强, 因此在发生积极预期错误时便会引发多巴胺投放区域更大的激活, 例如腹侧纹状体以及腹侧前额叶皮层。因此, 也有学者从预期错误的角度对社会困境中合作终局诱发纹状体及腹侧前额叶皮层的结果加以解释。例如, 在 Rilling 等人(2004b)的研究中, 其采用了非重复的囚徒困境任务, 由于被试无法百分之百的预期对手的行为, 因此每次囚徒困境的任务结果均会伴随着积极或消极的预期错误, 研究结果发现, 相较于自己合作对方背叛的结果, 双方合作的结果诱发了纹状体和腹内侧前额叶皮层更大的激活。研究者认为双方合作作为一种积极的预期错误诱发了奖赏脑区的激活, 这种激活可以引导被试的行为选择与策略(Rilling et al., 2004b)。与此观点一致, 相关研究发现, 双方合作的终局所诱发的纹状体的激活程度能够稳定的预期个体在下轮囚徒困境任务中的合作水平, 两者间存在显著的正向关系(Rilling et al., 2002)。

再者, 在采用囚徒困境任务的既往研究中发现, 在囚徒困境任务的决策过程中, 与做出背叛选择相比, 被试在做出合作选择时, 往往伴随着腹内侧前额叶更大的激活(Rilling et al., 2007; Rilling et al., 2002)。而腹内侧前额叶已被证明与远期及抽象利益的评估加工有关, 例如, 腹内侧前额叶受损的被试往往会表现出“缺乏远见”(Myopia for the Future) (Bechara & Damasio, 2005); 据此, 有学者认为腹内侧前额叶对于囚徒困境中合作行为的做出有重要作用, 该脑区能够编码和预期评估双方合作所能带来的远期的和抽象的利益(Li, Xiao, Houser, & Montague, 2009; Rilling & Sanfey, 2011)。

综上所述, 奖赏系统被认为是社会困境中亲社会合作行为的动力机制, 一方面, 双方合作的结果具有较高的社会性奖赏价值, 因而能够激活奖赏系统中的腹侧纹状体、腹内侧前额叶皮层等相关脑区而得到编码和强化; 另一方面, 也正是由于双方合作本身所具有的这种抽象社会奖赏价值, 才使得个体在决策过程中通过奖赏系统中的腹内侧前额叶皮层等脑区产生奖赏预期, 进而做出合作的行为选择。

3. 社会认知系统

社会认知泛指社会互动过程中对他人进行的广泛了解和解读,涉及到一系列的心理加工过程,例如社会知觉、心理理论、面孔再认、特质推理等(Declerck et al., 2013)。基于动物脑损伤、单细胞记录以及神经病学领域的研究, Brothers (2002)最早提出社会认知系统涉及的大脑区域主要包括背内侧前额叶皮层(Dorsal Medial Prefrontal Cortex)、杏仁核(Amygdala)以及颞上沟和颞上回(Superior Temporal Sulcus and Gyrus)等脑区。近期一项基于 200 个 fMRI 实验的元分析研究已经揭示出颞顶联合区(Temporoparietal Junction, 含颞上沟和颞上回)以及背内侧前额叶皮层在对他人心理状态、信念以及道德特质方面的推断过程中起着至关重要的作用(Van Overwalle, 2009, 2011; Van Overwalle & Baetens, 2009),而且,由于颞顶联合区靠近镜像系统(Mirror System),与背内侧前额叶皮层相比,其更多的参与到在知觉水平层面对他人心理状态的推断,而背内侧前额叶皮层能够整合具有抽象认知水平层面的社会性信息(Van Overwalle, 2009)。此外,研究发现,杏仁核则主要与涉及信任判断的加工过程相关,例如,在 Winston 等人(2002)最早探索与信任判断加工相关的脑机制研究中,当被试看到信任感较低的面孔照片时,其杏仁核表现出了更大激活。

基于社会认知系统相关脑区的功能,并结合社会困境中任务的特点,研究者认为,在社会困境任务中,个体将会对对方心理状态等进行推断,进而判断对方的可信赖水平,从而相应地调整自己的行为,而社会认知系统即是参与到这个意图理解过程当中(Acevedo & Krueger, 2005; Boone, Declerck, & Suetens, 2008; Ma, Vandekerckhove, Van Overwalle, Seurinck, & Fias, 2011; Simpson, 2004)。对于这一观点, Rilling (2004a)等人采用囚徒困境任务并结合 fMRI 技术进行了初步的探讨,在其研究中,主要对比了两种不同条件下被试在决策阶段相关的大脑激活情况,一种为社会性条件即被试看到的搭档的面孔照片,另一种为非社会性条件即被试看到的是随机轮盘,结果发现社会性条件下搭档的面孔引发了颞顶联合区和背内侧前额叶皮层更大的激活。与 Rilling 的研究发现相一致, Fukui 等人(2006)采用“斗鸡困境”任务的研究以及 Gallagher 等人(2002)使用“石头-剪刀-布”游戏的研究均揭示出相比于与电脑互动,与人类被试互动均引发了颞顶联合区的更大激活。与此类似,采用信任困境任务的研究发现,相较于信任关系确立阶段,在信任关系建立的初期阶段背内侧前额叶有更大的激活(Krueger et al., 2007)。此外, Singer, Kiebel, Winston, Dolan 和 Frith (2004)采用顺序进行的囚徒困境任务探究个体对不同道德水平搭档进行社会认知加工时的相关脑机制,也揭示出背内侧前额叶皮层以及颞顶联合区参与了上述社会认知加工过程。再者,采用重复囚徒困境的 fMRI 研究同样发现,在终局结果反馈阶段,背内侧前额叶、后扣带回以及颞顶联合区均出现了较大的激活(Rilling et al., 2004a)。

综上所述,在社会困境决策中,社会认知系统相关脑区的卷入,其主要作用在于推断社会困境中其它参与各方的可信任程度,进而为是否做出亲社会合作行为提供依据;而且有些学者认为,相较于做出非合作行为的决定,在做出亲社会合作行为决定时,为了避免被背叛或者说被“搭便车”,社会认知系统相关脑区如颞顶联合区、背内侧前额叶等的卷入程度可能会更高(Declerck et al., 2013)。

4. 认知控制系统

认知控制系统是与大脑内侧多巴胺奖赏系统相平行的一个外侧的多巴胺通路,其起源于中脑腹侧背盖区(Ventral Tegmental Area, VTA)并将中脑黑质区与背侧纹状体以及外侧前额叶皮层相联通(Cummings, 1995; Tekin & Cummings, 2002),该通路的相关大脑区域与依据环境变化的目标导向行为的调节关系密切(Depue & Morrone-Strupinsky, 2005; Previc, 1999; Tekin & Cummings, 2002),能够对行为决策过程施加认知控制。

认知控制系统中与社会困境决策相关的脑区主要包括背外侧前额叶皮层(Dorsolateral Prefrontal Cortex)和背侧前扣带回皮层(Dorsal Anterior Cingulate Cortex)等脑区。既往研究表明,背外侧前额叶与工作记忆以及执行控制过程有密切的关系(Miller & Cohen, 2001),而背侧前扣带回皮层则与冲突监控有关,因此,有学者认为两者可能参与到社会困境中的自我利益和集体利益的冲突监控及调解过程当中(Carter, Botvinick, & Cohen, 1999; Miller & Cohen, 2001; Rilling et al., 2002)。这一观点得到了实证研究的支持,例如, Emonds (2012)等采用功能性磁共振成像技术记录了被试在囚徒困境任务和协调博弈任务(Coordination Game)中个体的大脑活动,两类任务最大的差别在于,囚徒困境任务中个体和群体的利益存在冲突,而协调任务中集体利益和个体利益是协调一致的,结果发现囚徒困境任务决策过程中诱发了被试背外侧前额叶皮层和背侧扣带回皮层的更大激活。

此外,还有学者认为,背外侧前额叶可能还与社会困境决策中对冲动行为的抑制加工有关,并认为个体本身具有自利的倾向,因此即时利益的诱惑可能会使个体产生非合作行为的冲动,但背外侧前额叶能够抑制这种冲动进而使个体做出更具长远利益价值的亲社会合作行为(McClure, Laibson, Loewenstein, & Cohen, 2004)。这一观点得到了部分相关研究的支持,例如,在一项采用重复性经颅磁刺激技术的研究中(Knoch, Schneider, Schunk, Hohmann, & Fehr, 2009),被试将完成与不同搭档进行的信任游戏(Trust Game),在该游戏中,有委托人和受托人两种角色,委托人将一定量的资金交给受托人,受托人获得的资金会扩大一定的倍数,之后再由受托人决定将多少金额返还给委托人,信任游戏实际为一种单向进行的囚徒困境任务;在 Knoch 等人(2009)的实验中还设置了公开和非公开两种条件,在公开条件下,受托人返还的金额将反馈给其它即将参与信任游戏的被试,而非公开条件则不进行公开反馈。实验结果发现,当被试作为受托人,公开条件下其返还给委托人的金额是非公开条件下的两倍,但当采用重复性经颅磁刺激技术抑制了背外侧前额叶的活动后,即使在公开条件下被试返还给委托人的金额也显著降低了。

然而,与上述观点相反,近来越来越多的学者认为,个体本身具有的直觉倾向可能是亲社会合作的,因此亲社会合作行为的做出无需认知控制相关脑区如背外侧前额叶的介入,其过多的介入可能反而会降低个体的亲社会合作行为。这种观点也得到了部分相关研究的支持,例如, Yamagishi 等人(2016)的研究发现,背外侧前额叶皮层的厚度与被试在独裁者游戏中分配给接受者的金额呈现负相关。在独裁者游戏中,两名被试将围绕一笔金钱的分配进行互动决策,一名被试为分配者(Proposer),另一名被试为接受者(Responder),由分配者提出如何在两人间分配这笔金钱,不论接受者是否愿意,最终都将按照分配者的方案对金钱进行分配。

综上所述,认知控制系统相关的脑区可能是社会困境中行为决策过程的冲突调控机制,主要负责对社会困境中的自我利益和集体利益的冲突进行监控;但其是否必然参与到社会困境决策过程,以及认知控制系统相关脑区的活动与最终行为选择间是否存在必然关系尚待进一步探索。

5. 总结

合作是人类社会发展和进步的基石,也是人类区别于其他物种的典型特征。通过对既往文献的梳理分析,社会困境中的合作行为主要涉及三个大脑系统,分别是奖赏加工系统(主要包括纹状体和腹内侧前额叶)、社会认知系统(主要包括颞顶联合区、背内侧前额叶等脑区)以及认知控制系统(主要包括背外侧前额叶等脑区)。其中,奖赏加工系统是合作行为的动力源泉,通过奖赏预期,形成个体合作行为的驱动力;认知控制系统可能是社会困境中行为决策过程的冲突调控机制,主要负责对社会困境中的自我利益和集体利益的冲突进行监控和调节;而社会认知系统相关脑区的卷入,其主要作用在于推断社会困境中其它参与各方的可信任程度,进而为是否做出亲社会合作行为提供依据。

基金项目

此文受“教育部人文社会科学青年基金项目(18YJC190020)”资助。

参考文献

- 刘长江, 郝芳(2014). 社会困境问题的理论架构与实验研究. *心理科学进展*, 22(9), 1475-1484.
- 刘长江, 李岩梅, 李纾(2007). 实验社会心理学中的社会困境. *心理科学进展*, 15(2), 379-384.
- Acevedo, M., & Krueger, J. I. (2005). Evidential Reasoning in the Prisoner's Dilemma. *American Journal of Psychology*, 118, 431-457.
- Amir, O., Rand, D. G., & Gal, Y. A. K. (2012). Economic Games on the Internet: The Effect of \$1 Stakes. *PLoS ONE*, 7, e31461. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031461>
- Bechara, A., & Damasio, A. R. (2005). The Somatic Marker Hypothesis: A Neural Theory of Economic Decision. *Games and Economic Behavior*, 52, 336-372. <https://doi.org/10.1016/j.geb.2004.06.010>
- Boone, C., Declerck, C. H., & Suetens, S. (2008). Subtle Social Cues, Explicit Incentives and Cooperation in Social Dilemmas. *Evolution and Human Behavior*, 29, 179-188. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2007.12.005>
- Brothers, L. A. (2002). The Social Brain: A Project for Integrating Primate Behavior and Neurophysiology in a New Domain. *Concepts in Neuroscience*, 1, 27-51.
- Carter, C. S., Botvinick, M. M., & Cohen, J. D. (1999). The Contribution of the Anterior Cingulate Cortex to Executive Processes in Cognition. *Reviews in the Neurosciences*, 10, 49-57. <https://doi.org/10.1515/REVNEURO.1999.10.1.49>
- Cummings, J. L. (1995). Anatomic and Behavioral Aspects of Frontal-Subcortical Circuits. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 769, 1-13. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1995.tb38127.x>
- Dawes, R. M. (1980). Social Dilemmas. *Annual Review of Psychology*, 31, 169-193. <https://doi.org/10.1146/annurev.ps.31.020180.001125>
- Dawes, R. M., & Messick, D. M. (2000). Social Dilemmas. *International Journal of Psychology*, 35, 111-116. <https://doi.org/10.1080/002075900399402>
- Declerck, C. H., Boone, C., & Emonds, G. (2013). When Do People Cooperate? The Neuroeconomics of Prosocial Decision Making. *Brain and Cognition*, 81, 95-117. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2012.09.009>
- Depue, R. A., & Collins, P. F. (1999). Neurobiology of the Structure of Personality: Dopamine, Facilitation of Incentive Motivation, and Extraversion. *Behavioral and Brain Sciences*, 22, 491-569. <https://doi.org/10.1017/S0140525X99002046>
- Depue, R. A., & Morrone-Strupinsky, J. V. (2005). A Neurobehavioral Model of Affiliative Bonding: Implications for Conceptualizing a Human Trait of Affiliation. *Behavioral and Brain Sciences*, 28, 313-395. <https://doi.org/10.1017/S0140525X05000063>
- Emonds, G., Declerck, C. H., Boone, C., Vandervliet, E. J. M., & Parizel, P. M. (2011). Comparing the Neural Basis of Decision Making in Social Dilemmas of People with Different Social Value Orientations, a fMRI Study. *Journal of Neuroscience, Psychology, and Economics*, 4, 11-24. <https://doi.org/10.1037/a0020151>
- Emonds, G., Declerck, C. H., Boone, C., Vandervliet, E. J. M., & Parizel, P. M. (2012). The Cognitive Demands on Cooperation in Social Dilemmas: An fMRI Study. *Social Neuroscience*, 7, 494-509. <https://doi.org/10.1080/17470919.2012.655426>
- Fehr, E., & Camerer, C. F. (2007). Social Neuroeconomics: The Neural Circuitry of Social Preferences. *Trends in Cognitive Sciences*, 11, 419-427. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.09.002>
- Fehr, E., & Fischbacher, U. (2003). The Nature of Human Altruism. *Nature*, 425, 785-791. <https://doi.org/10.1038/nature02043>
- Fehr, E., Fischbacher, U., & Gächter, S. (2002). Strong Reciprocity, Human Cooperation, and the Enforcement of Social Norms. *Human Nature: An Interdisciplinary Biosocial Perspective*, 13, 1-25. <https://doi.org/10.1007/s12110-002-1012-7>
- Fukui, H., Murai, T., Shinozaki, J., Aso, T., Fukuyama, H., Hayashi, T., & Hanakawa, T. (2006). The Neural Basis of Social Tactics: An fMRI Study. *Neuroimage*, 32, 913-920. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.03.039>
- Gallagher, H. L., Jack, A. I., Roepstorff, A., & Frith, C. D. (2002). Imaging the Intentional Stance in a Competitive Game. *Neuroimage*, 16, 814-821. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1117>
- Izuma, K., Saito, D. N., & Sadato, N. (2010). Processing of the Incentive for Social Approval in the Ventral Striatum during Charitable Donation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22, 621-631. <https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21228>
- Knoch, D., Schneider, F., Schunk, D., Hohmann, M., & Fehr, E. (2009). Disrupting the Prefrontal Cortex Diminishes the

- Human Ability to Build a Good Reputation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*, 20895-20899.
- Kollock, P. (1998). Social Dilemmas: The Anatomy of Cooperation. *Annual Review of Sociology*, *24*, 183-214. <https://doi.org/10.1146/annurev.soc.24.1.183>
- Krueger, F., McCabe, K., Moll, J., Kriegeskorte, N., Zahn, R., Strenziok, M., Grafman, J. et al. (2007). Neural Correlates of Trust. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *104*, 20084-20089. <https://doi.org/10.1073/pnas.0710103104>
- Li, J., Xiao, E., Houser, D., & Montague, P. R. (2009). Neural Responses to Sanction Threats in Two-Party Economic Exchange. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*, 16835-16840. <https://doi.org/10.1073/pnas.0908855106>
- Lieberman, M. D. (2007). The X- and C-Systems: The Neural Basis of Automatic and Controlled Social Cognition. In E. Harmon-Jones, P. Winkielman, E. Harmon-Jones, & P. Winkielman (Eds.), *Social Neuroscience: Integrating Biological and Psychological Explanations of Social Behavior* (pp. 290-315). New York: Guilford Press.
- List, J. A. (2011). The Market for Charitable Giving. *Journal of Economic Perspectives*, *25*, 157-180. <https://doi.org/10.1257/jep.25.2.157>
- Ma, N., Vandekerckhove, M., Van Overwalle, F., Seurinck, R., & Fias, W. (2011). Spontaneous and Intentional Trait Inferences Recruit a Common Mentalizing Network to a Different Degree: Spontaneous Inferences Activate Only Its Core Areas. *Social Neuroscience*, *6*, 123-138. <https://doi.org/10.1080/17470919.2010.485884>
- Mason, W., & Suri, S. (2012). Conducting Behavioral Research on Amazon's Mechanical Turk. *Behavior Research Methods*, *44*, 1-23. <https://doi.org/10.3758/s13428-011-0124-6>
- McClure, S. M., Laibson, D. I., Loewenstein, G., & Cohen, J. D. (2004). Separate Neural Systems Value Immediate and Delayed Monetary Rewards. *Science*, *306*, 503-507. <https://doi.org/10.1126/science.1100907>
- Miller, E. K., & Cohen, J. D. (2001). An Integrative Theory of Prefrontal Cortex Function. *Annual Review of Neuroscience*, *24*, 167-202. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.24.1.167>
- Paolacci, G., Chandler, J., & Ipeirotis, P. G. (2010). Running Experiments on Amazon Mechanical Turk. *Judgment and Decision Making*, *5*, 411-419.
- Preusschoff, K., Bossaerts, P., & Quartz, S. R. (2006). Neural Differentiation of Expected Reward and Risk in Human Subcortical Structures. *Neuron*, *51*, 381-390. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.06.024>
- Previc, F. H. (1999). Dopamine and the Origins of Human Intelligence. *Brain and Cognition*, *41*, 299-350. <https://doi.org/10.1006/brcg.1999.1129>
- Rilling, J. K., & Sanfey, A. G. (2011). The Neuroscience of Social Decision-Making. *Annual Review of Psychology*, *62*, 23-48. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.121208.131647>
- Rilling, J. K., Glenn, A. L., Jairam, M. R., Pagnoni, G., Goldsmith, D. R., Elfenbein, H. A., & Lilienfeld, S. O. (2007). Neural Correlates of Social Cooperation and Non-Cooperation as a Function of Psychopathy. *Biological Psychiatry*, *61*, 1260-1271. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2006.07.021>
- Rilling, J. K., Goldsmith, D. R., Glenn, A. L., Jairam, M. R., Elfenbein, H. A., Dagenais, J. E., Pagnoni, G. et al. (2008). The Neural Correlates of the Affective Response to Unreciprocated Cooperation. *Neuropsychologia*, *46*, 1256-1266. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.11.033>
- Rilling, J. K., Gutman, D. A., Zeh, T. R., Pagnoni, G., Berns, G. S., & Kilts, C. D. (2002). A Neural Basis for Social Cooperation. *Neuron*, *35*, 395-405. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(02\)00755-9](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(02)00755-9)
- Rilling, J. K., Sanfey, A. G., Aronson, J. A., Nystrom, L. E., & Cohen, J. D. (2004a). The Neural Correlates of Theory of Mind within Interpersonal Interactions. *Neuroimage*, *22*, 1694-1703. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.04.015>
- Rilling, J. K., Sanfey, A. G., Aronson, J. A., Nystrom, L. E., & Cohen, J. D. (2004b). Opposing BOLD Responses to Reciprocated and Unreciprocated Altruism in Putative Reward Pathways. *Neuroreport*, *15*, 2539-2543. <https://doi.org/10.1097/00001756-200411150-00022>
- Rolls, E. T. (2000). The Orbitofrontal Cortex and Reward. *Cerebral Cortex*, *10*, 284-294. <https://doi.org/10.1093/cercor/10.3.284>
- Schultz, W. (2002). Getting Formal with Dopamine and Reward. *Neuron*, *36*, 241-263. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(02\)00967-4](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(02)00967-4)
- Simpson, B. (2004). Social Values, Subjective Transformations, and Cooperation in Social Dilemmas. *Social Psychology Quarterly*, *67*, 385-395. <https://doi.org/10.1177/019027250406700404>
- Singer, T., Kiebel, S. J., Winston, J. S., Dolan, R. J., & Frith, C. D. (2004). Brain Responses to the Acquired Moral Status of Faces. *Neuron*, *41*, 653-662. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(04\)00014-5](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(04)00014-5)

-
- Tekin, S., & Cummings, J. L. (2002). Frontal-Subcortical Neuronal Circuits and Clinical Neuropsychiatry—An Update. *Journal of Psychosomatic Research*, *53*, 647-654. [https://doi.org/10.1016/S0022-3999\(02\)00428-2](https://doi.org/10.1016/S0022-3999(02)00428-2)
- Tricomi, E., Rangel, A., Camerer, C. F., & O'Doherty, J. P. (2010). Neural Evidence for Inequality-Averse Social Preferences. *Nature*, *463*, 1089-1109. <https://doi.org/10.1038/nature08785>
- Van Overwalle, F. (2009). Social Cognition and the Brain: A Meta-Analysis. *Human Brain Mapping*, *30*, 829-858. <https://doi.org/10.1002/hbm.20547>
- Van Overwalle, F. (2011). A Dissociation between Social Mentalizing and General Reasoning. *Neuroimage*, *54*, 1589-1599. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.09.043>
- Van Overwalle, F., & Baetens, K. (2009). Understanding Others' Actions and Goals by Mirror and Mentalizing Systems: A Meta-Analysis. *Neuroimage*, *48*, 564-584. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.06.009>
- Winston, J. S., Strange, B. A., O'Doherty, J., & Dolan, R. J. (2002). Automatic and Intentional Brain Responses during Evaluation of Trustworthiness of Faces. *Nature Neuroscience*, *5*, 277-283. <https://doi.org/10.1038/nn816>
- Yamagishi, T., Takagishi, H., Fermin, A. D. R., Kanai, R., Li, Y., & Matsumoto, Y. (2016). Cortical Thickness of the Dorsolateral Prefrontal Cortex Predicts Strategic Choices in Economic Games. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *113*, 5582-5587. <https://doi.org/10.1073/pnas.1523940113>
- Zaki, J., & Mitchell, J. P. (2013). Intuitive Prosociality. *Current Directions in Psychological Science*, *22*, 466-470. <https://doi.org/10.1177/0963721413492764>