



论文

合作行为的非对称性演化

石磊^①, 王瑞武^{②*}

① 云南财经大学, 统计与数学学院, 昆明 650221;

② 中国科学院昆明动物研究所, 遗传资源与进化国家重点实验室, 昆明 650223

* 联系人, Email: ruiwukiz@hotmail.com

收稿日期: 2009-08-21; 接受日期: 2009-12-17

国家重点基础研究发展计划(批准号: 2007CB411600)、国家自然科学基金(批准号: 30670272, 30770500, 10761010)、云南省自然科学基金(批准号: 2009CD104)、国家哲学社会科学基金(批准号: 08XTJ001)和中国科学院西部之光项目资助

摘要 解释合作行为演化中的“公共地悲剧”一直是生物学和社会科学中重要而又未能有效解决的核心问题之一。现有的合作演化模型中, 描述合作行为演化的模型都是基于对称的思想发展而来, 而现实的合作系统极可能是一个非对称的系统。但遗憾的是, 合作行为的非对称性在现有的合作演化理论中被严重地忽视了。在一个稳定的合作系统中, 合作方的个体数目和各自的收益与合作接受方事实上是高度不对等的。而在个体扩散难以实现的系统中, 密度依赖的干扰性竞争对合作方和合作接受方的效应将会因此存在明显区别。本研究模型及模拟表明, 合作方之间的密度依赖的约束或干扰性竞争将能维持公共资源利用的非饱和状态, 合作系统将会因此维持合作关系局部的稳定, 在公共资源很丰富的状态下, 合作双方就不会发生竞争或冲突行为。增强合作方个体之间的密度依赖的干扰性竞争、合作方对合作接受方的贡献率、以及丰富的公共资源三因素将提高双方的合作频率。合作方和接受方之间的合作关系将会随系统的环境或生态条件的改变而转化为冲突关系, 双方的关系并将随这些影响因素的变化而扰动(混沌)。在非对称系统中, 合作接受方对消极合作者或欺骗者的惩罚而对合作个体的奖赏将提高合作方对合作接受方的贡献率, 即提高了类似于亲缘系数或互惠系数初始关系系数。该初始相关系数将为合作行为的演化提供一个支点, 但该系数不能决定合作行为演化的方向。因此, 本实验模型也有效地解释了为什么几乎所有的合作系统都存在直接的冲突。

关键词合作
利他性
密度依赖性
公共地悲剧
扰动
混沌
非对称相互作用
干扰性竞争

自 Charles Darwin 和 Adam Smith 以来, 解释合作系统的稳定性, 及其维持机制一直是生物学和社会科学的中心问题之一^[1~4]。主流理论认为, 演化过程中合作双方的初始相关系数能够维持合作关系, 这种初始相关系数可以通过基因相似性^[5~7]、互惠互利^[8~10]、群体间竞争而实现^[11,12], 理论上说, 这种正的相关性也可能通过其他类似的机制形成^[2]。然而,

如果系统内公共资源或空间是有限的, 能提高合作接受方适合度的合作者将也可能随着自身数量或收益的增加而导致公共资源的减少, 因而合作方将可能与合作接受方发生竞争或冲突, 从而导致合作系统的解体。这就是至今还未能有效解决的悖论——“公共地的悲剧”^[13~17]。

Hardin 和 Williams 分别在 1968 和 1976 年^[13,14],

以及后来的很多学者都认识到^[18~21]: 当公共资源利用达到饱和后, 随着参与者数目或各自收益的增加将必然会导致合作双方的直接冲突, 而这种因公共资源的减少而发生的冲突即便在具有较强的遗传或互惠相关关系的情况下也会发生. 亲选择和互惠选择理论的奠基人 Hamilton, Trivers 及后来的其他科学家认为: 合作者的自我抑制或空间异质性将会有效阻止由于参与者数目增加产生的直接冲突行为^[7,9,22~25]. 然而, 这些流行的理论受到如下的批评: (1) 基于“多次重复的囚徒困境”原理的 (Iterated Prisoner's Dilemma) 互惠选择理论认为合作双方可通过自我抑制行为而避免由于公共资源紧张而发生的冲突行为. 然而, 当公共资源饱和之后, 合作方增加的个体或者合作方的更多的合作行为将得不到回报^[24,26], 因而该理论无法解释那些得不到任何回报的个体或行为为什么继续采取合作的策略; (2) 空间异质性(约束)理论认为, 合作双方利用的空间资源的分化将阻止双方因资源紧张而发生的竞争. 但该理论难以解释为什么能够克服空间异质性的突变不能在下一代被复制; 显然, 当公共资源饱和之后, 克服了空间异质性的突变将会增加其适合度^[26~28]. 现代理论发展发现: 在一个多人而非两人的博弈中, 空间分化非但不能促进合作行为的演化, 反而将会阻碍合作行为的演化. 这是因为假如空间分化为其形成了一个局部空间, 合作方中的个体间竞争将会加剧, 那么非利他性个人或非合作个体将会有更高的适合度^[27,28]. (3) 最近的实验、观测结果也显示了空间分化或自我抑制可能并不能维持合作关系的稳定性. 在著名的种内合作系统中, 合作系统的合作方, 如蚂蚁、蜜蜂系统的工蜂/蚁, 秃鼻鼠和猴群中的次级个体等, 都可能采用非合作策略而自己繁殖, 而同样在具有高度互惠关系的著名的种间合作系统中, 合作方都会与合作接受方发生直接的竞争或冲突行为, 甚至转化为完全的寄生关系^[29~33]. 这些结果显示了遗传相似性或互惠本身并不足以维持合作关系的稳定性.

包括 Hamilton 定理, “多次重复的囚徒困境”, 群选择理论这些经典合作演化理论在内, 它们的基本假设是合作方和接受方是对称性地相互作用的. 但是包括上述理论的创始人在内很多学者都意识到合作系统中合作双方可能是非对称性地相互作用的^[5,8,9,12,34,35]. 在实际的合作系统中, 实验和观测数据同样也显示了合作方和合作接受方事实上就是非

对称性地相互作用的^[21,30,35~38]. 这种非对称性存在三种形式: (1) 合作双方不平等的收益, 例如, 占主导地位个体的利益或合作系统中宿主的利益大于次级个体或共生体的利益^[17,34,35]; (2) 演化路径或相互之间作用途径彼此不同, 例如, 在互惠互利共生系统中, 共生体的进化速度高于宿主, 占主导地位的个体可能惩罚不合作下属和奖励合作次级个体, 而次级个体要么付出合作成本而采取合作的策略, 或不与占主导地位的个体进行合作而采取投机策略^[30,33,37]; (3) 合作接收方和合作方在信息状态上的不一致性, 宿主或占主导地位的个体(接收方)并不总是知道哪些共生体或次级个体(合作方)是不合作的. 而当共生个体或次级个体在采取合作或不合作策略时, 它们也可能不完全知道宿主或占主导地位的个体何时、以及以怎样的强度对其做出惩罚或奖励^[35,37,39,40]. 由于竞争能力的非对称性和/或合作方和接收方在数目上的非对称性, 处于弱势的合作方可能更容易与其同样处于弱势的个体之间发生竞争, 而较少与优势的合作接受方进行竞争. 在这里, 我们将通过考虑有区别的密度依赖的干扰性竞争, 基于合作方和接收方在数目上的差异, 对合作的稳定维持机制进行模型分析和研究.

1 概念回顾

在合作演化的经典模型中, 接收方和合作方的适合度是其他非遗传因素的线性函数. 因此, 合作接收方与合作方的适合度的回归系数, 是与环境和生态因素无关的. 关于这一基本假设, 许多科学家都做过特别的证明^[35,6~10,41~43]. 这些模型可以简单地写成:

$$w_i = b_{0i} + \sum_{j=1}^N r_{ij} a_{ij}. \quad (1)$$

假如所有合作方个体的贡献是相同的, 则方程可简化为 $w = b_0 + raN = b_0 + bN$, 其中 $b = ra$, 这表明适合度 w 是合作方数目的线性函数(图 1(A)). 合作接收方的收益与合作方数目的相关系数因此独立于其他非遗传因素, 其回归系数主要是由他们的遗传相似性、互惠程度、或其他类似的机制决定的.

合作行为演化的亲选择理论、互惠选择理论和群选择理论中, 虽然其合作行为产生的机制不同, 但合作方与接收方的适合度具有正相关性(即正的回归系

数), 形成正的适合度回归系数的数学过程是类似的^[10,42,44-46,47]. 在合作系统中, 这种正的适合度回归系数也可以通过其他因素形成^[2]. 在上述模型中, 合作接收方和合作方之间的适合度回归系数独立于合作方个体的数目, 也就是说, 这些理论模型忽视了密度依赖效应(即适合度相关系数等于遗传或互惠相关性, 详见附录).

但是, 如果合作系统中公共资源或空间是有限的, 接受方和合作方的适合度将随着可利用公共资源或空间的减少而出现边际效应^[2,18,19]. 当公共资源的利用达到饱和后, 合作方的增加势必导致接受方适合度的减少(图 1(B)), 合作方和接受方将会因此发生直接的冲突^[14,18,19,21,48]. Hamilton 本人和其他一些科学家认为, 空间分化或自我抑制将阻止由于公共资源的减少而发生的直接冲突^[7,22,24]. 图 1(C)和(D)描述了当空间分化或自我抑制能有效预防直接冲突时,

合作方和接收方适合度的图形.

2 参数假设

在此模型中, 做 4 点基本假设. (1) 合作系统中个体不能自由地向另外一个群体或系统扩散, 合作方的个体数目大于接收方的个体数目. 多个合作方个体利用的公共资源或空间和与一个接收方所利用的公共资源或空间大致相同; (2) 合作方对接收方的贡献(即接收方的适合度)和自身对公共资源的利用(即接收方的成本代价)同时发生; (3) 合作系统中, 可利用的公共资源或空间是有限的. 因此, 合作方和接收方的适合度的增加具有边际效应; (4) 由于可利用的公共资源和空间是有限的, 且系统内的个体不能自由扩散, 合作方个体之间的密度依赖的干扰性竞争将会随着合作方数目的增加而增加. 这种干扰竞

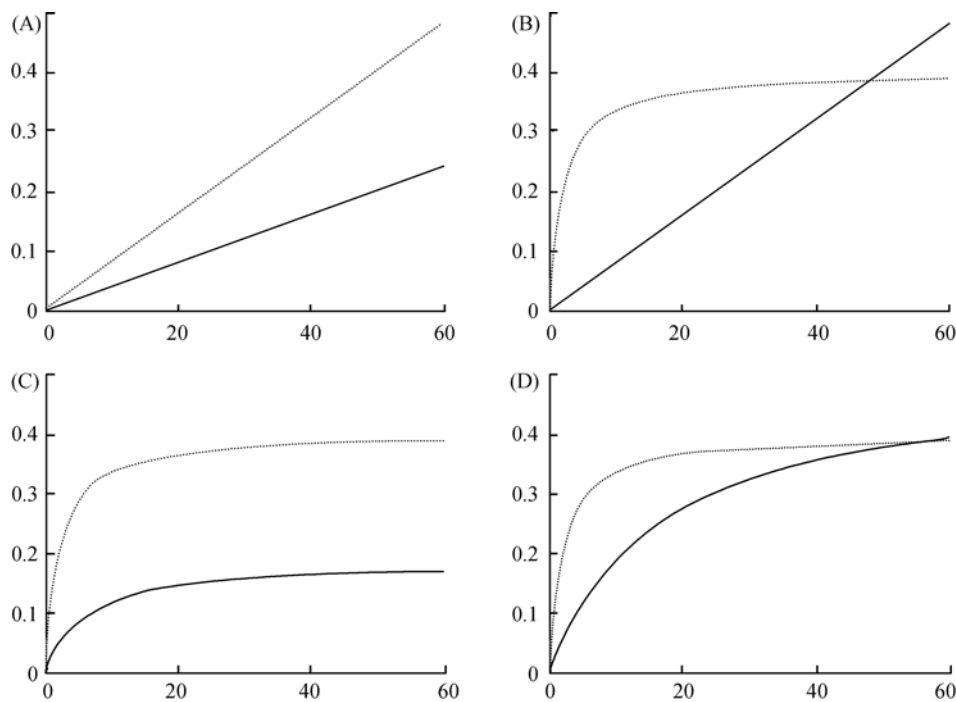


图 1 作为合作方个体数目函数的收益 B 和成本 C 的点图

若 $B > C$, 净收益大于零, 合作关系得以维持; 若 $B < C$, 合作的净收益小于零, 冲突发生, 扰乱合作关系. (A) 方程(2)中的 α 和 β 为零, 收益和成本均为线性函数, 即 $bN + b_0, cN + c_0$. 这里 $b = 0.008, c = 0.004, \alpha_1 = \alpha_2 = 0, \beta_1 = \beta_2 = 0$; (B) 收益函数中的 β_1 为零, 其函数形式为 $\frac{bN + b_0}{1 + \alpha_1 N}$, 其中成本函数为 $cN + c_0$; 这里 $b = 0.20, c = 0.008, \alpha_1 = 0.5, \beta_1 = 0, \alpha_2 = 0, \beta_2 = 0$; (C) 和 (D) 收益函数和成本函数中的 β 均为零, 收益函数和成本函数分别为 $\frac{bN + b_0}{1 + \alpha_1 N}, \frac{cN + c_0}{1 + \alpha_2 N}$, 其中 $b = 0.2, c = 0.03, \alpha_1 = 0.5, \beta_1 = 0, \alpha_2 = 0.16, \beta_2 = 0$; (C) 合作收益支付所占公共资源或空间大于成本的情况; (D) 合作收益支付所占公共资源或空间与成本相等; 这里 $b = 0.2, c = 0.03, \alpha_1 = 0.5, b_1 = 0, a_2 = 0.06, \beta_2 = 0$. 虚线: 收益; 实线: 成本

争可能会减少合作方对接收方的贡献, 同样也会影响自身对公共资源的利用率. 根据这些模型假定, 对接收方的适合度(利益)做如下的模型表示: 接收方的净收益为 $B(\text{net})=B(N)-C(N)$, 其中:

$$B(N) = \frac{bN + b_0}{1 + \alpha_1 N + \beta_1 (N-1)^2},$$

$$C(N) = \frac{cN + c_0}{1 + \alpha_2 N + \beta_2 (N-1)^2}, \quad (2)$$

在该函数中, 当 $\alpha_1 = \beta_1 = 0$ 时, $B(N)$ 就转化为 N 的线性函数. 假如 $\beta_1 = 0$, 且成本是合作方数目的线性函数, 则接收方的净收益可能会减少并逐渐转化为负值(图 1(B)). 然而, 如果存在空间异质性(抑制), 这样合作方个体数量 N 的增加不会导致公共资源的过度利用而产生冲突行为, 接受方和合作方会达到一个稳定的均衡(此时密度依赖的干扰竞争系数 $\beta = 0$), 其适合度的图形可以通过图 1(C)和(D)来描述. 假如合作方个体之间存在密度依赖干扰性竞争 β , 则接收方的适合度如图 2 所示. 这里应注意到合作方数目参数在经

验分析和理论模型中可以用其他变量代替, 比如合作行为投资、时间、或其他变量.

当 $N=1$, $B(N)=B(1)=(b+b_0)/(1+\alpha_1)$, 其中 $B(1)$ 是考虑只有一个合作个体时接收方的初始适合度, 它可以看成是毛收益的内生增长率, 记为 r_m . 因此参数 α_1 可以表述为 $\alpha_1 = \frac{b+b_0}{r_m} - 1$. α_1 是一个描述内生增长率的参数^[48], 当 α_1 较小时, 内生增长率较大. $C(N)$ 的解释类似于 $B(N)$.

假设从基因型到适合度的变化是一个线性过程, 合作方对合作接受方的贡献率等于遗传或互惠关系系数, 在 $N=1$ 时它等价于合作方对合作接收方的内生/禀贡献率(参看附录). 为便于计算, 在下面的讨论中, 假设 $b_0=c_0=0$, 因此我们可以计算出合作方对合作接受方的内生贡献率为 $R = \frac{B(1)}{C(1)} = \frac{b}{c} \left(\frac{1+\alpha_2}{1+\alpha_1} \right) = \frac{b}{c} K^*$, 其中 $K^* = \frac{1+\alpha_2}{1+\alpha_1} = 1 + \frac{\alpha_2 - \alpha_1}{1+\alpha_1}$. 给定 $\frac{b}{c}$, 合

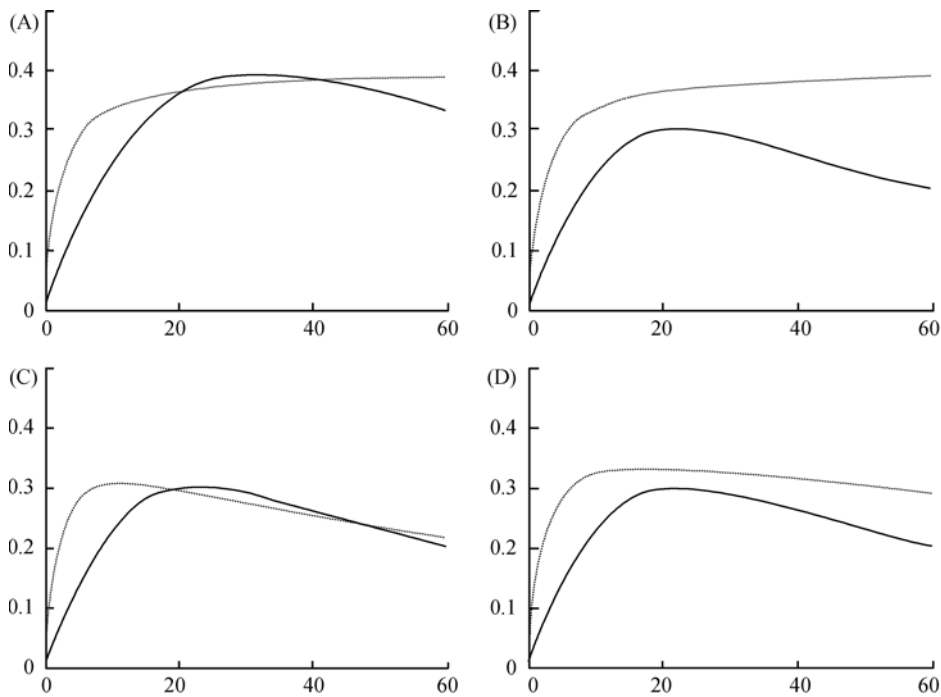


图 2 当合作方个体间存在密度依赖的干扰性竞争时, 收益 B 和成本 C 为合作方个体数目的函数

方程(2)中参数 α 和 β 不为零. 结果表明, 当合作方个体间存在密度依赖的干扰性竞争时, 净收益既可能低于零, 也可能大于零. (A)和(B), 假定干扰性竞争仅存在于合作方个体之间, 而其他参数不变. (A) $b=0.2, c=0.03, \alpha_1=0.5, \beta_1=0, \alpha_2=0.015, \beta_2=0.001$. (B) $b=0.2, c=0.03, \alpha_1=0.5, \beta_1=0, \alpha_2=0.015, \beta_2=0.002$; (C)和(D) 假定合作方个体和接受方个体之间都存在干扰性竞争, 但干扰性竞争程度不同. (C) $b=0.2, c=0.03, \alpha_1=0.5, \beta_1=0.007, \alpha_2=0.015, \beta_2=0.002$; (D) $b=0.2, c=0.03, \alpha_1=0.5, \beta_1=0.003, \alpha_2=0.015, \beta_2=0.002$. 虚线: 收益; 实线: 成本

作方对合作接受方的内生贡献率 R 依赖于 $1+\alpha_1$ 与 $1+\alpha_2$ 的比值. 由于内生贡献率在没有考虑环境和行为约束的条件下主要是由参与个体的内生特征决定的, 因此合作方对合作接受方的贡献率主要由遗传因素或互利互惠性决定.

β 是一个通过合作方的密度影响适合度或成本的参数. 合作方的数目越大, 相互之间的干扰效应越大. 理论上, 该参数既可能是密度依赖的干扰性竞争, 也可能是行为调节机制. 这两种机制都能够减少参与个体的适合度增长率.

3 响应函数和模型机理

参数 α 和 β 决定接收方适合度的变化趋势. 参数 α 描述了合作方对接收方的内生贡献率. 当参数 $\beta=0$, 同时存在空间异质性(抑制)时, $B(N)$ 和 $C(N)$ 将会随着合作方个体数目的增加而渐进于一个常数; 增长率由参数 α 决定(图 1(C)和(D)). 若双方个体之间均存在密度依赖的干扰性竞争, 即 $\beta \neq 0$, 且合作系统中不存在空间异质性, 接受方总适合度或成本将会受到合作方密度的影响, 接收方总收益 $B(N)$ 既可能比成本 $C(N)$ 高, 也可能比成本低, 这依赖于参数 α 和 β 的取值(图 2).

解方程 $B(\text{net})=B(N)-C(N)=0$ 得到一个均衡解, 即

$$(b-c) + (b\alpha_2 - c\alpha_1)N + (b\beta_2 - c\beta_1)(N-1)^2 = 0. \quad (3)$$

不失一般性, 令 $\alpha_1=\alpha$, $\alpha_2=k\alpha$, $\beta_1=\beta$, $\beta_2=m\beta$, 则上述方程变为:

$$\alpha = \frac{(b-c) + (bm-c)(N-1)^2 \beta}{(c-bk)N}. \quad (4)$$

在一个给定合作系统中, 合作方对接收方的贡献(即接收方的收益)和合作方自己对公共资源利用率之间的差异(即参数 m 和 k)是由内生增长率 α 和干扰竞争 β 决定的. 参数 m 和 k 的生物学特性可能是合作系统的固有特性. 当合作方个体之间存在密度效应, 且环境变化会影响内生增长率 α 和干扰竞争 β 时, 接受方和合作方之间的收益函数在不同环境中也会变化(图 3).

然而, 假如 b, c, α, β 给定, 方程 $B(N)-C(N)=0$ 可解出

$$m = \left(\frac{c}{b}\right) + \left(\frac{\alpha}{\beta}\right) \left(\frac{c}{b} - k\right) \frac{N}{(N-1)^2} - \frac{(1-c/b)}{\beta(N-1)^2}. \quad (5)$$

在不同合作系统中, 这两个参数可能存在比较大的差异. 非对称性更强的合作系统的接收方和合作方将增大参数 m 和 k 之间的差异. 这是因为一个较强的非对称关系更有利于占支配地位的优势个体或宿主对合作方不合作行为的惩罚, 也有利于抑制合作方对公共资源的利用. 非对称性的选择压力将导致内生增长能力和竞争干扰对合作方和合作接受方在适合度增加方面产生不同的效应, 这种区别性选择将有利于合作的演化(图 4).

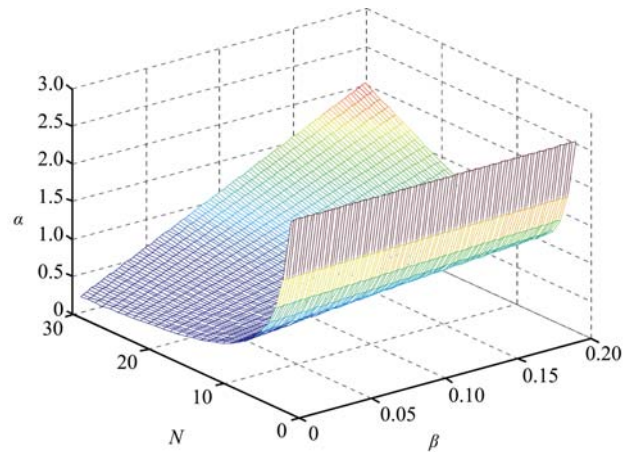


图 3

当接收方的收益等于其成本(合作方的回报)时, 内生增长能力 α , 干扰性竞争 β , 合作方个体数目 N 三者之间的关系. 其中 $b=0.4$, $c=0.1, k=0.1, m=0.3$

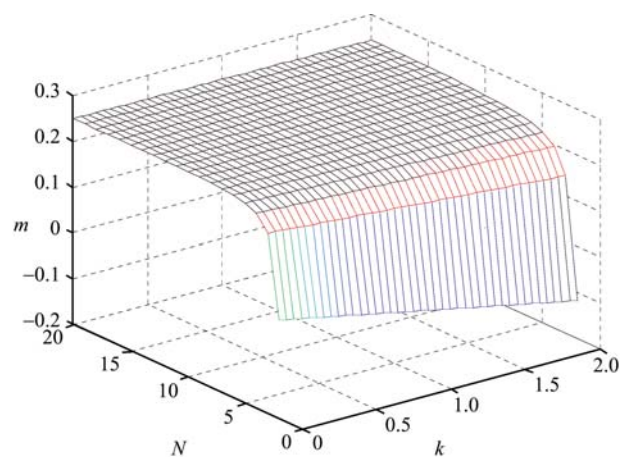


图 4

当接收方的收益等于其成本(合作方的回报)时, 收益 B 和成本 C 的内生增长能力的比率 k , 收益 B 和成本 C 的干扰性竞争比率 m , 合作方个体数目 N 三者之间的关系. 这里 $b=0.4, c=0.1, \alpha=0.1, \beta=3$

4 合作接受方的收益变化

在一个非对称的合作体系中, 如果合作方个体之间存在密度依赖的干扰性竞争, 那么干扰性竞争参数以及合作方对接收方的内生贡献率的大小将直接决定合作双方是合作还是竞争关系(图 2). 当 $B(net) > 0$, 合作方采取合作策略将获得较高的适合度. 然而, 当 $B(net) < 0$, 与合作方的合作将会导致收益的净损失, 此时合作关系不能维持, 并会转化为冲突关系^[24,47]. 合作接收方的净收益通过下列函数计算:

$$B_{net} = \frac{bN + b_0}{1 + \alpha_1 N + \beta_1 (N - 1)^2} - \frac{cN + c_0}{1 + \alpha_2 N + \beta_2 (N - 1)^2} \quad (6)$$

5 合作关系的局部稳定性

本模拟表明, 不同的公共资源利用率(即内生增长率), 以及接收方与合作方之间的不同的密度依赖干扰性竞争将直接决定合作接收方的净效益是否可以维持在零以上. 假定合作的接收方不存在密度依赖干扰性竞争, 而合作方个体之间存在较大的密度依赖干扰性竞争时, 接收方的净收益可以保持在零以上(图 5(C)和(D)). 合作方内生增长率(即公共资源利用)比较低时, 将有利于合作接受方的净效益维持在零以上(图 5(D)). 然而, 这种维持是脆弱的. 如果公共资源可用性, 内生增长能力 α , 或密度依赖的

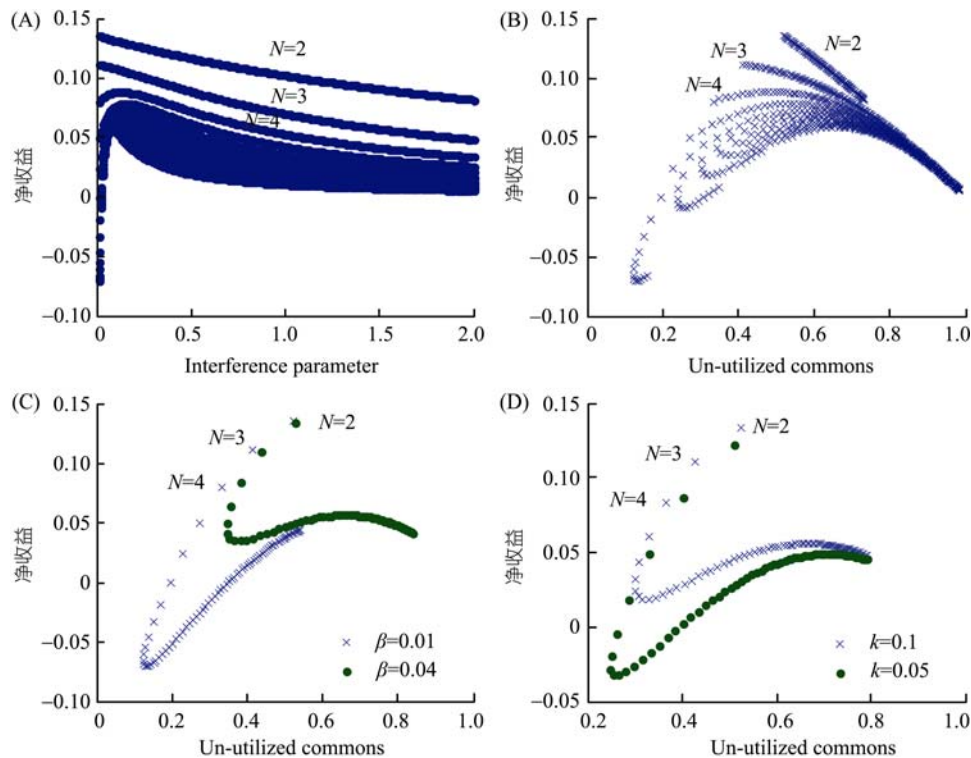


图 5 不同情况下接收方的净收益

当干扰性竞争 β , 内生增长能力 α , 或公共资源利用能力 $[1 - B(N) - C(N)]$ 变化时, 接收方的净收益可能由正转变为负. (A) 当 $\alpha = 0.8, k = 0.1, m = 0.5$ 时, 净收益与干扰竞争参数的点图; 只有当密度依赖干扰性竞争较弱时, 净收益才可能为负值; (B) 当 $\alpha = 0.8, \beta = 0.01, k = 0.1, m = 0.5$ 时, 净收益与可利用(未使用)的公共资源的点图; 当未被利用的公共资源非常低时, 净收益可能为负值; (C) 当 $\alpha = 0.8, k = 0.1, m = 0.5$ 时, 对不同的 β , 其他参数保持不变, 净收益与可利用(未被利用的)的公共资源的点图; 密度依赖的干扰性竞争的变化可能导致接收方不同的收益; (D) 对不同的接收方收益和成本的内生增长能力, 净收益与可利用公共资源的点图, 这里 $\alpha = 0.8, \beta = 0.01, m = 0.5$; 结果显示了具有较高贡献的接收方对合作方的歧视性选择, 而对公共资源的未充分利用有利于合作关系的维持, $b = 0.4, c = 0.1$, 合作方个体数目从 2~60 变化

干扰性竞争 β 发生变化, 净收益率可能会降低到零以下(图 5(B)~(D)). 在自然条件下, 这种可能性是存在的. 这是因为密度依赖的干扰性竞争参数 β , 内生增长能力 α , 公共资源和空间可能随不同的生态或环境条件而改变.

无论是内生增长能力 α 或密度依赖的干扰性竞争 β 发生变化, 都可能导致接收方的净收益小于零, 并且当公共资源饱和之后, 竞争关系(冲突)将会发生. 对给定的内生增长率周期 α 或密度依赖的干扰性竞争 β , 当可利用的公共资源或空间短缺时, 竞争关系(冲突)也会发生.

直接影响总收益和成本的内生增长能力 α 将会对合作或冲突关系产生较大的影响. 这里, 合作方对合作接受方的内生贡献率 $R=B/C$ 等价于合作双方之间适合度的初始关系系数, 它类似于互惠选择或亲选择理论中互惠相关或亲缘系数^[2,10](附录). 本实验模拟显示, 比较高的初始相关系数能够增加合作的概率, 从而减低冲突的概率(图 6). 但是较高的初始相关系数仅仅有利于合作行为的演化, 而不能充分维持合作关系整体稳定.

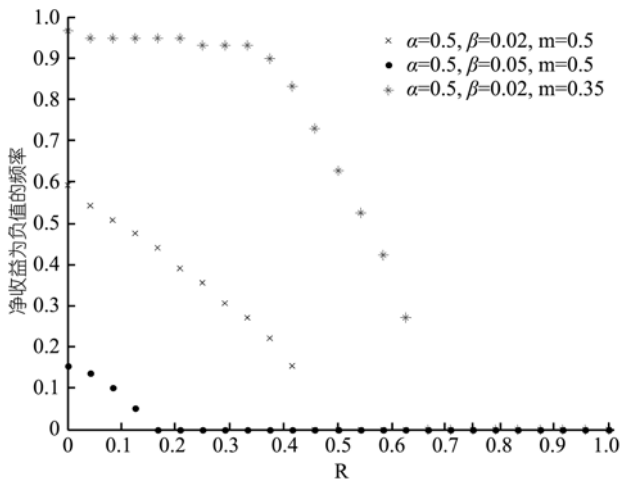


图 6

在不同合作方与接收方初始相关系数水平上, 合作接受方收益为负值的频率(注: 在非对称系统中, 这样的初始相关可能是由于接收方对合作方中非合作个体或弱合作个体施加歧视性惩罚但奖励合作个体形成的, 参看 Rui-Wu Wang 等人在 *Ecology* 上已接受发表的论文和未发表的模型). 该图显示合作方和接收方较高的初始相关系数会减少出现负收益的概率, 负收益的频率同时受到合作方个体间干扰性竞争强度等其他环境因素的影响. 合作方个体数目从 2~60 变化, $b=0.4$, $c=0.1$. 初始相关系数为 $R=(B)/(C)$ 在 $N=1$ 时的数值, 该值等价于遗传或互惠相关系数(见附录), 图中是标准化后的数值, k 从 0.0001~ c/b 变化

6 讨论

在当前占主导地位的合作演化理论中, 假设了更多的合作个体或合作行为并没有对收益或成本产生边际效应, 所研究的合作问题是基于 2 人博弈, 而非多人博弈. 当遗传或互惠相关性较高时, 能够形成稳定的合作均衡. 然而, 当考虑合作行为的边际收益时, 这些经典理论认为合作系统内的自我抑制、空间异质性或类聚效应能够维持合作的稳定均衡状态^[5,8~10,49,50]. 显然, 这种合作的纳什均衡仅当合作个体采取纯合作策略时能够维持^[2,10,25,50~53].

然而, 当考虑多人博弈以及收益与成本的边际效应时, 这样的纯策略将可能是不可信的^[27,28,52,53]. 当公共资源饱和或合作的成本大于收益时, 欺骗或非合作策略将会获得适合度优势, 因此, 合作的纳什均衡不可能形成^[26,52,53]. 实际的实验、观察数据也证实了: 无论是在种间共生还是种内合作系统中, 合作方通常采取混合策略, 即要么与合作接收方合作, 要么欺骗合作接收方^[29,31,33,37,54]. 此外, 在大多数合作系统中, 合作接收方和合作方之间的直接冲突也已经被广泛的观测到^[26,30,35,55].

如果考虑密度依赖的干扰性竞争, 公共资源的使用能够保持在非饱和状态, 因此局部的合作关系得以维持. 这种密度依赖的干扰性竞争在种群生物学中已经得到广泛证实. 在演化稳定的合作体系中, 合作方个体的数目通常大于接收方个体的数目, 合作方和接收方有区别的密度依赖的干扰性竞争将会发生. 由于公共资源和空间是有限的, 当合作方个体数目增加时, 合作方个体之间的干扰性竞争将会增加, 这将减少合作方对公共资源的利用效率, 从而使公共资源或空间维持非饱和状态; 在这种情况下, 接收方的净收益能够维持为正, 此时可能破坏合作系统的冲突或竞争将不会出现.

这种合作双方不同的密度依赖的干扰性竞争可能随着不同的年龄阶段、可利用性食物或公共资源大小而发生变化. 在高度社会性系统中, 比如蜜蜂、蚂蚁的合作方个体(工蜂/蚁)会表现出强烈的相互监督现象, 并且其监督的强度在不同化学激素水平或不同物种间有很大的差异^[33]. 这种相互监督在很大程度上能减轻个体与雌王在繁殖(reproduction)上的冲突^[33]. Buss 的实验同样表明^[56], 生活在苔藓虫(*Bugula turrei*)上的种群个体之间存在强烈的密度依

赖的干扰性竞争,其干扰性竞争的强度在很大程度上取决于其种群规模的大小,一些个体在高密度时可能会丧失遗传能力,这将减少个体之间对公共资源的竞争.有差异的干扰性竞争也可能存在于南非海岛猫鼬(*meeekates*)的雄性和雌性之间,并且在雄性和雌性个体内部的干扰性竞争强度在不同发育阶段表现出很大的变化^[57].在物种间的互利合作系统,这种有差异(非对称性)的干扰性竞争同样存在.Wang等人^[58]报告了在共生体(榕小蜂)中的干扰性竞争可以使得公共资源的使用维持在非饱和状态,从而维持了榕小蜂互利互惠的合作关系.而榕小蜂之间这种密度依赖干扰性竞争在不同季节是明显不同的,这是因为在不同的温度和湿度下授粉蜂的寿命周期不同^[58,59].

由于内生增长能力 α 和密度依赖的干扰竞争参数 β 对净收益的影响很敏感,密度依赖的干扰性竞争效应在不同生态或环境条件下的变化可能会导致合作关系转化为冲突关系.在现实合作系统中,内生增长能力 α 和密度依赖干扰竞争参数 β 均会在不同环境条件下发生较大的变化.在生存条件较好时,由 α 描述的内生增长率会增加,而当生存条件变坏时,其会急剧减少.内生增长率的弹性在许多有机体中具有较宽的变化范围.给定相同的密度依赖干扰性竞争,合作方较高的内生增长率更容易导致适合度的直接冲突(图 3(D)).而密度依赖的干扰性竞争,在不同自然条件下将存在较大差异.如果合作关系中的个体按顺序进入系统,或合作方个体的后代没有明显的重叠,密度依赖干扰性竞争可能会减弱.显然,接收方和合作方对公共资源或空间的可利用性在不同自然条件下的变化,可能同时导致参数 α 和 β 的变异,从而能够引发接收方和合作方之间不同的收益函数.

因为决定合作接收方和合作方之间不同收益的因素在不同自然条件下有较大的变化,合作系统中可能存在合作接收方和合作方之间的直接竞争.这就很好地解释了为什么几乎所有合作系统中都观测到了接收方和合作方之间的直接竞争行为^[26,30,33,37,39].本实验组也解释了为什么在许多实际实验或观测的数据中,会存在合作个体之间的关系在不同情况下会极大的不同,甚至相反^[26,37,55,58-61].合作方与合作接收方进行竞争时,采取非合作策略应该是合作方占主导地位的策略.此时,诚实的合作方个体可能会

转化为非合作个体,寄生在合作系统中.因此,共生体或下属(合作方)能够采取混合策略,即作为寄生在合作系统中的合作方或非合作方个体.这种现象在种群间和种群内已被广泛观测到^[26,29,30,33,37,39].

虽然在大多数合作系统中,人们已经观测到竞争现象,但是竞争关系如何被压制从而维持合作关系稳定的呢?并且谁来支付压制竞争所产生的额外成本呢?这些对经验和理论科学家来说仍然是个问题.本模型表明,通过减少内生增长率、减少公共资源或空间的利用效率(通过密度依赖干扰性竞争)、或减少合作方数目的增加形成的对公共资源利用的压制有利于维持接收方和合作方之间的合作.

在一个非对称合作系统中,用于压制合作方数目的增加或公共资源或空间的利用效率所需要的额外成本能够被拥有公共资源或空间的宿主或占主导地位的个体支付.显然,当非对称合作系统中合作关系得以维持,宿主或占主导地位的个体得到的收益将远高于次级个体或共生者的收益,这时就演化为“智猪博弈”.在“智猪博弈”中,获得收益较高的个体必然支付额外成本提供公共服务以维持合作关系,而收益较少的个体就不会为这样的公共服务支付成本,而采取投机策略.在这样的一个支付矩阵中,博弈双方就可以实现一种稳定状态^[10].

从理论上说,密度依赖的降低合作双方对公共资源利用效率的反映函数既可能是合作方个体之间的消极干扰性竞争,也可能是合作方个体间的密度依赖的主动调节机制,但被动的干扰性竞争似乎更可信.这是因为更多的合作个体将导致公共资源或空间的减少.假如公共资源和空间有限,并且参与者之间存在扩散障碍,合作方个体之间的竞争或干扰则可能会出现.然而,源于合作方和接收方之间的遗传相似性或互惠关系而产生的密度依赖的自我调节机制可能是不可信的^[24].当合作方个体数目的增加必然导致可利用公共资源或空间减少时,如果合作方个体在公共资源和空间饱和后采取自我抑制策略,更多的合作个体或重复的合作行为将不会得到任何收益.因此这样的密度依赖机制,在合作系统中可能是被动的相互干扰性竞争而非积极主动的自我调节行为.而这种被动的密度依赖干扰性竞争维持合作系统稳定性的调节机制,可能是一个普遍的机制,而非一个特例^[26,56,62].

7 结论

结果表明, 在非对称系统中合作个体间的密度依赖干扰性竞争能够维持合作关系的局部稳定. 合作方和合作接收方之间合作或竞争的概率将取决于合作方对合作接受方的内生贡献率的大小、合作方个体间的密度依赖干扰性竞争的强度, 以及可利用率公共资源或空间的大小. 这些参数单一的或几个同时的改变, 都将可能导致合作方和接受方不同的相互作用状态. 由于这些决定合作双方适合度或收益的因素能够在不同环境下发生变化^[63,64], 合作方和接收方的适合度或收益将可能在不同环境显示出极大的差异, 因而表现出不同的相互关系.

在亲选择或互惠选择理论中被称为遗传相关性或互惠关系的初始关系系数, 在非对称性的合作系

统就是合作方对合作接受方的内生贡献率. 初始关系系数越高, 将越有利于合作关系的演化, 但这个初始关系系数仅仅是一个支点, 而不能决定合作演化的方向^[65]. 而密度依赖的干扰性竞争也仅仅只能维持一个合作关系的局部稳定. 因此, 合作系统内合作双方的关系将会随双方的内生增长率、密度依赖干扰性竞争强度、以及可利用公共资源大小的变化而出现周期性扰动^[22,66]. 当合作系统中能够存在直接竞争行为, 合作方的非合作行为、欺骗或寄生就可能存在于合作系统了. 这样就能解释为何在大多数合作系统中都能观测到合作方和接收方之间的直接竞争或冲突现象. 同样, 也就可以解释无论种间还是种群合作系统中为什么都存在次级个体或共生体的欺骗性、甚至寄生行为.

致谢 感谢 University of Oxford 的 Stuart A. West, University Paris-Sud 的 Jacqui A. Shykoff, University of Leeds 的 Stephen Compton, 中国科学院昆明动物研究所的 Douglas W. Yu, 南京理工大学的贾爱群、云南大学的李耀堂等对部分结果或结论做了有意义的讨论; 中国科学院北京动物研究所孙宝发、浙江大学的郑琪提供了部分实验结果. 江苏大学的张弛宇、中国科学院北京植物研究所的吕晓涛、中国科学院昆明动物研究所的刘闯等对论文中部分中文表达做了修正.

参考文献

- 1 Axelrod R. The evolution of cooperation. New York: Basic Books Press, 1984
- 2 Frank S A. Foundations of social evolution. New Jersey: Princeton University Press, 1998
- 3 Dopfer K. Evolutionary economics: program and scope. New York: Springer, 2004
- 4 West S A, Griffin A S, Gardner A. Evolutionary explanations for cooperation. *Curr Biol*, 2007, 7: 661—672
- 5 Hamilton W D. The genetical evolution of social behavior. *J Theor Biol*, 1964, 17: 1—52
- 6 Hamilton W D. Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model. *Nature*, 1970, 228: 1218—1219
- 7 Hamilton W D. Altruism and related phenomena: mainly in social insects. *Ann Rev Ecol Syst*, 1972, 3: 193—232
- 8 Trivers R. The evolution of reciprocal altruism. *Q Rev Bio*, 1971, 146: 35—57
- 9 Axelrod R, Hamilton W D. The evolution of cooperation. *Science*, 1981, 11: 1390—1396
- 10 Maynard S J. Evolution and the theory of games. Cambridge: Cambridge university Press, 1982
- 11 Wynne-Edwards V C. Intergroup selection in the evolution of social systems. *Nature*, 1964, 200: 623—626
- 12 Michod R E, Nedelcu A M, Moya A, et al. In *Evolution: from Molecules to Ecosystems*. Oxford: Oxford university Press, 2003
- 13 Hardin G. The Tragedy of the Commons. *Science*, 1968, 162: 1243—1248
- 14 Williams G C. *Adaptation and Natural Selection*. New Jersey: Princeton University Press, 1976
- 15 West S A, Pen I, Griffin A S. Cooperation and competition between relatives. *Science*, 2002, 296: 72—75
- 16 Frank S A. Perspective: repression of competition and the evolution of cooperation. *Evolution*, 2003, 57: 693—705
- 17 Kiers E T, Rousseau R A, West S A, et al. Host sanctions and the legume-rhizobium mutualism. *Nature*, 2003, 425: 78—81
- 18 Taylor P D. Altruism in viscous populations—an inclusive fitness model. *Evol Ecol*, 1992, 6: 352—356
- 19 Wilson D S, Pollock G B, Dugatkin L A. Can altruism evolve in purely viscous populations. *Evol Ecol*, 1992, 6: 331—341
- 20 Queller D C. Genetic relatedness in viscous populations. *Evol Ecol*, 1994, 8: 70—73
- 21 West S A, Cunningham J P. A general model for host plant selection in phytophagous insects. *J Theor Biol*, 2002, 214: 499—513

- 22 Nowak A M, May M R. Evolutionary games and spatial chaos. *Nature*, 1992, 359: 826—829
- 23 Nowak A M, Bonhoeffer S, May R. Spatial games and the maintenance of cooperation. *Proc Nat Acad Sci USA*, 1994, 91: 4877—4881
- 24 Doebeli M, Knowlton N. The evolution of interspecific mutualisms. *Proc Nat Acad Sci USA*, 1998, 95: 8676—8680
- 25 Galliard J F L, Ferriere R, Dieckmann U. The adaptive dynamics of altruism in spatially heterogeneous populations. *Evolution*, 2003, 57: 1—17
- 26 Wang R W, Shi L, Ai S M, et al. Trade-off between the reciprocal mutualists: local resource availability oriented interaction in fig/fig wasp mutualism. *J Anim Ecol*, 2008, 77: 616—623
- 27 Hauert C, Doebeli M. Spatial structure often inhibits the evolution of cooperation in the snowdrift game. *Nature*, 2004, 428: 643—646
- 28 Doebeli M, Hauert C. Limits of Hamilton's rule. *J Evol Bio*, 2006, 19: 1386—1388
- 29 Wiebes J T. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Ann Rev Ecol Syst*, 1979, 10: 1—12
- 30 Reeve H K. Queen activation of lazy workers in colonies of the eusocial naked mole-rat. *Nature*, 1992, 358: 147—149
- 31 Pellmyr O, Leebens-Mack J. Reversal of mutualism as a mechanism for adaptive radiation in Yuccas Moths. *Amer Nat*, 2000, 156: S62—S76
- 32 Clutton-Brock T H. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Nature*, 2002, 296: 69—72
- 33 Ratnieks F L W, Wenseleers T. Policing insect societies. *Science*, 2005, 307: 54—56
- 34 Frank S A. Policing and group cohesion when resource vary. *Anim Behav*, 1996, 52: 1163—1169
- 35 Clutton-Brock T H, Parker G A. Punishment in animal societies. *Nature*, 1995, 373: 209—216
- 36 Pellmyr O, Huth C J. Evolutionary stability of mutualism between Yuccas and Yucca moths. *Nature*, 1994, 372: 257—260
- 37 Heinsohn R, Packer C. Complex cooperative strategies in group-territorial African lions. *Science*, 1995, 269: 1260—1262
- 38 Denison R F. Legume sanctions and the evolution of symbiotic cooperation by rhizobia. *Amer Nat*, 2000, 156: 567—576
- 39 Huth C J, Pellmyr O. Pollen mediated selective abortion in yuccas and its consequences for the plant-pollination mutualism. *Ecology*, 2000, 81: 1100—1107
- 40 Weirich P. Equilibrium and rationality (Chinese Edition). Beijing: Economic Science Press, 2000
- 41 Price G R. Selection and covariance. *Nature*, 1970, 227: 520—521
- 42 Queller D C. A general model for kin selection. *Evolution*, 1992, 46: 376—380
- 43 Brembs B. Hamilton's theory. In: Brenner S, Miller J, eds. *Encyclopedia of Genetics*. London: Academic press, 2001. 906—910
- 44 Frank S A. Genetics of mutualism: the evolution of altruism between species. *J Theor Biol*, 1994, 170: 393—400
- 45 Sachs J L. Cooperation within and among species. *J Evol Biol*, 2006, 9: 1414—1418
- 46 West S A, Griffin A S, Gardner A. Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *J Evol Biol*, 2007, 20: 415—432
- 47 Fletcher J A, Zwick M. Unifying the theories of inclusive fitness and reciprocal altruism. *Amer Nat*, 2006, 168: 252—262
- 48 Holland J N, DeAngelis D L, Bronstein J L. Population dynamics and mutualism: functional response of benefits and costs. *Amer Nat*, 2002, 159: 231—244
- 49 Sun R Y. *Fundamentals of Animal Ecology*. Beijing: Beijing Normal University Press, 1992
- 50 Sachs J L, Mueller U G, Wilcox T P, et al. The evolution of cooperation. *Q Rev Biol*, 2004, 79: 135—160
- 51 Lehmann L, Keller L. The evolution of cooperation and altruism—a general framework and a classification of models. *J Evol Biol*, 2006, 19: 1365—1376
- 52 Boyd R, Lorberbaum J P. No pure strategy is evolutionarily stable in the repeated prisoner's dilemma game. *Nature*, 1987, 327: 58—59
- 53 Boyd R. Reciprocity: you have to think different. *J Evol Biol*, 2006, 19: 1380—1382
- 54 Segaves K A, Pellmyr O. Testing the out of Florida hypothesis on the origin of the cheating in the yuccas-yuccas moth mutualism. *Evolution*, 2004, 58: 2266—2279
- 55 Anstett M G, Bronstein J L, Hossasert-McKey M. Resource allocation: a conflict in the fig-fig wasp mutualism. *J Evol Biol*, 1996, 9: 417—428
- 56 Buss L W. Group living, competition, and the evolution of cooperation in a sessile invertebrate. *Science*, 1981, 213: 1012—1014
- 57 Clutton-Brock T H, Hodge S J, Spong G, et al. Intrasexual competition and sexual selection in cooperative mammals. *Nature*, 2006, 444: 1065—1068
- 58 Wang R W, Ridley J, Sun B F, et al. Interference competition and high temperatures reduce the virulence of fig wasps and stabilize a fig-wasp mutualism. *PLoS ONE*, 2009, 4: e7802
- 59 Wang R W, Yang J X, Yang D R. Seasonal changes in the trade-off among the fig-supported wasps and viable seeds in figs and their

- evolutionary implications. *J Integr Plant Bio*, 2005, 47: 144—155
- 60 Dunn D W, Yu D W, Ridley J, et al. Longevity, early emergence and body size in a pollinating fig wasp—implications for stability in a fig–pollinator mutualism. *J Anim Ecol*, 2008
- 61 Bronstein J L. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends Ecol Evol*, 1994, 9: 214—217
- 62 Ratnieks F L W, Wenseleers T. Altruism in insect societies and beyond: voluntary or enforced? *Trends Ecol Evol*, 2007, 23: 45—52
- 63 Brockhurst M A, Buckling A, Racey D, et al. Resource supply and the evolution of public-goods cooperation in Bacteria. *BMC Biology*, 2008, 6: 20
- 64 Andras P, Lazarus J, Roberts G. Environmental adversity and uncertainty favour cooperation. *BMC Evolutionary Biology*, 2007, 7: 240
- 65 Nowak A M, Sigmund K. Tit for tat in heterogeneous populations. *Nature*, 1992, 355: 150—253
- 66 May M R. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, 1976, 162: 459—469

附录: 当 $N=1$ 时, 适合度相关或合作方对接收方的贡献率与遗传或互惠相关的关系证明. 假设合作演化的参与者从它们的基因型到适合度的演化是一个线性过程, 接收方和合作方之间的适合度相关(相依系数)将等价于它们的遗传相关. 这一逻辑关系在合作演化的 Queller 方程中已有表述^[42]. 图 7 说明了这种合作的线性演化过程的路径图.

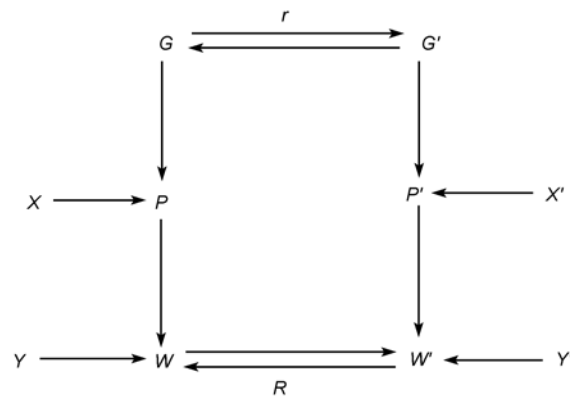


图 7 个体及其合作伙伴的基因型(G 和 G')通过表现型(P 和 P')影响其适合度(W)的路径图

X 和 X' 表示影响表现型的其他因素, Y 表示影响适合度的其他因素. X, X', Y, Y' 与合作双方基因型之间的关系系数无关, 这个数学逻辑只能当个体基因型到表现型再到适合度是线性进化时才成立

假设 w_1 和 w_2 是两个参与者的适合度, 其基因型分别为 g_1 和 g_2 . 在本实验系统中, $w_1=B(N)$. $C(N)$ 是参与者 1 的成本, 它可以转化为参与者 2 的适合度: $w_2=kC(N)$, 其中 k 是一个常数; 当 $N=1$ 时, 即不考虑密度效应. 假设 w_1 和 w_2 与 g_1 和 g_2 具有线性关系, 则根据 Fisher 定理或 Price 方程, $dw_1=c_1dg_1$, $dw_2=c_2dg_2$, 故

$$\frac{dw_1}{dw_2} = c \frac{dg_1}{dg_2} = cr$$

其中 r 是两个参与者的遗传相关系数, $c=c_1/c_2$ 是一个常数. 由此可得:

$$w_1 = a_1w_2r + a_0.$$

假如 $w_1=0$, 则 $w_2=0$; 因此有 $a_0=0$. 从而, $\frac{w_1}{w_2} = a_1r$, $\frac{w_1}{w_2} = \left(\frac{1}{k}\right) \frac{B(1)}{C(1)}$, 故 $\frac{B(1)}{C(1)}$ 等价于 r . 这表明: 线性演化过程中, 合作方和接收方之间的遗传相似性(相关性)等价于适合度相似性或接收方多合作方的贡献率.

互惠选择的数学过程和逻辑原理与 Hamilton 定理是相同的^[47,51].