



## 论文

## 非对称性有利于合作行为的演化

王瑞武<sup>①†\*</sup>, 贺军州<sup>②†</sup>, 王亚强<sup>①②</sup>, 石磊<sup>①③</sup>, 李耀堂<sup>①②\*</sup>

① 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;

② 云南大学数学与统计学院, 昆明 650091;

③ 云南财经大学统计与数学学院, 昆明 650221

† 同等贡献

\* 联系人, E-mail: wangrw@mail.kiz.ac.cn; liyaotang@ynu.edu.cn

收稿日期: 2009-10-14; 接受日期: 2010-04-01

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, 10961027, 10761010)、云南省自然科学基金(批准号: 2009CD104)和中国科学院西部之光项目资助

**摘要** 解释合作行为的演化一直是社会行为学和进化生物学研究的核心问题之一。经典的亲选择和互惠选择理论认为, 合作双方由于高度的亲缘关系(遗传相似性)或互惠关系而存在合作均衡或进化稳定策略。这些经典合作演化理论都暗含合作双方是对称的前提假设, 即合作双方的实力对等。然而, 在现实的合作系统中, 博弈双方几乎都是实力不对等的非对称性相互关系。运用“鹰鸽博弈”模型及博弈理论发现, 若博弈双方的实力不对等, 博弈双方冲突的频率与博弈双方实力的对比有着密切关系, 即: 博弈双方实力对比越悬殊, 合作的频率越大, 而实力对等时发生冲突的频率最大。该结果表明, 相互作用个体间的非对称性将可能是合作关系演化的关键动力之一, 且非对称性合作系统并不存在稳定的纯策略 Nash 均衡。模型结果有效地解释了为什么在几乎所有的著名合作系统中都观测到了合作双方的冲突行为。该模型同时发现, 博弈双方发生合作频率的大小与冲突的单位成本收益呈负相关, 而合作方冲突行为的单位成本收益可能取决于合作个体从其系统扩散到其他系统的几率或从原有系统退出的成本大小。而扩散到其他系统几率越小, 或退出成本越高, 合作接受方(优势方)对合作方的不合作行为惩罚越可信, 合作系统因而可能越稳定。

**关键词**鹰鸽博弈  
进化稳定策略  
非对称性合作  
混合策略 Nash 均衡

解释合作行为的演化或合作系统稳定性维持机制一直是生物学家和社会、经济学家试图解决的重要问题之一<sup>[1-5]</sup>。尽管自亚当斯密和达尔文以来, 曾经提出过很多理论试图解释合作系统的利他行为, 但这些理论的“悖论”至今仍未得到解决: 若认为选择的单元是个体或假定个体在演化过程中是“自私

的”或“理性的”, 那么为什么在自然界或人类社会里, 无论物种内或物种间都存在着大量的、甚至是普遍的合作行为, 而且这些合作行为在有些系统中完全是利他行为, 而这些合作行为或利他行为明显会部分失掉或完全丢掉自己的利益或直接适合度<sup>[2,6-8]</sup>。

亲选择理论和互惠理论认为, 如果相互作用的

个体之间存在较高的遗传相似性和互惠关系, 采取合作策略比采取不合作策略(投机策略)有更高的适合度, 即利他性合作比竞争有更高的适合度, 因此个体采取合作和自我抑制(self-restraint)竞争的策略是系统中所有个体的优势策略. 在上述经典的合作理论中, 如果博弈双方的亲缘关系或互惠关系系数  $c > C/B$  ( $C$  为合作成本,  $B$  为合作收益), 系统内任何个体采取合作策略的适合度或利益要大于不合作的收益, 因而个体间能够形成一个合作的稳定均衡, 即纳什均衡<sup>[9]</sup>. 但是, 上述模型难以回答这样一个基本的理论问题: 由于合作系统内的个体间存在资源或服务公共资源, 合作双方随着双方的适合度或利益的增长, 双方必然因为公共资源的有限性而转化为冲突, 而这种冲突将会导致合作系统的解体<sup>[10-12]</sup>. 为解释上述理论“悖论”, Hamilton 等人<sup>[2,9,13,14]</sup>认为, 系统内的个体将会自我抑制(self restraint)或者由于合作系统的空间异质性(spatial heterogeneity), 合作系统不会因为公共资源的竞争而解体. 然而, 如果合作系统内个体突变在资源饱和时能利用对方的公共资源, 或在对方合作的情况下采取不合作的投机策略, 这些更“自私”个体或突变将获得更高的适合度或利益, 而这些突变又将可能导致合作系统解体<sup>[15-18]</sup>.

上述经典合作理论是基于对称性的模型发展而来, 但越来越多的证据表明, 合作双方事实上处于一种高度的非对称性关系<sup>[19-21]</sup>. 对称性前提假设可能是亲选择或互惠理论出现困境的本质原因<sup>[15,16,22]</sup>. 本文在博弈双方实力不对等的前提假设下, 依据博弈理论, 结合“鹰鸽博弈”模型, 讨论因博弈双方力量不对等引起的支付非对称性博弈. 利用混合策略 Nash 均衡理论发现, 该混合策略纳什均衡解的大小依赖于博弈双方实力比率(或非对称性程度)的大小, 即当双方力量对等时(比率为 1)发生合作的频率最小; 而当双方力量对比越悬殊时, 即博弈方力量大小的比率越大时, 发生合作的频率越大. 本模型显示, 由于非对称的相互作用, 即通过对投机行为的惩罚, 而回报或奖赏合作个体, 合作双方之间合作的初始关系就可产生. 该模型同时发现了混合策略纳什均衡解依赖于冲突的成本和收益之间的比率, 而 Maynard 在<sup>[23]</sup>《进化和博弈理论》(Evolution and the theory of games)及 Hauert 和 Doebeli<sup>[17]</sup>在 2004 年对称性前提假设的模型中也得到了类似的结果.

## 1 建立模型

博弈理论建立了许多模型, 用这些模型来解释现实中的一些博弈过程, 其中“鹰鸽博弈”、“囚徒困境”等经常被用来研究合作行为. 在“鹰鸽博弈”模型系统中, 假设有两个理性个体(或群体), 它们都有两个策略: 鹰策略简记为  $H$ , 鸽策略简记为  $D$ . 对于两个个体(或种群), 由这两个策略可以组成 4 个策略组合:  $(HH)$ ,  $(HD)$ ,  $(DH)$  和  $(DD)$ . 设博弈方为了获得某一收益  $v$ , 若两博弈方都选择鹰策略, 双方付出冲突的成本为  $c$ , 则双方的纯收益均为  $(v-c)/2$ ; 若博弈方采取的策略不同, 则采取鹰策略的纯收益为  $v$ , 而采取鸽策略的纯收益为 0; 若博弈方都采取鸽策略, 则双方的收益均为  $v/2$ <sup>[23]</sup>(表 1).

经典博弈理论讨论“鹰鸽博弈”时, 假设暗含了系统中博弈双方实力是对等的. 结果, 当  $v > c$  时, 此博弈存在纯策略纳什均衡( $HH$ )且是进化稳定的; 而当  $v < c$  时, 此博弈不存在纯进化稳定策略, 但有一个混合进化稳定策略均衡( $p, (1-p)$ ), 其中  $p=v/c$  为博弈方采取鹰策略  $H$  的频率. 在  $v < c$  时, 此博弈还有两个纯策略纳什均衡( $HD$ )和( $DH$ )<sup>[23,24]</sup>. 而事实上“鹰鸽博弈”的博弈双方实力时常不对等, 在实力不对等的条件下, 博弈双方的收益显然要受双方实力对比的影响. 而在此条件下, 当博弈双方发生冲突时, 受到的伤害程度是不同的, 实力大的一方受到的伤害比实力小的一方要小得多, 尤其从长期考察, 这种伤害的程度对双方来说都要比实际显现的大; 当双方选择合作时, 对收益的分配也应是实力大的一方得到的高. 因此假设双方实力之比(或非对称性程度)为  $k/(1-k)$ , 其中  $k$  及  $1-k$  可定义为博弈方所占据的资源或发生冲突时获胜的几率等变量; 冲突成本  $c$  大于合作收益  $v$ ; 同时假设: 当博弈双方都采取鹰策略即发生冲突时, 实力为  $k$  的一方得到的纯收益为  $(v-c)/4k$ , 实力为  $1-k$  的一方纯收益为  $(v-c)/4(1-k)$ , 其中乘以常数 4 的目的是为了使模型在  $k=0.5$  时能回到经典模

表 1 对称鹰鸽博弈支付矩阵<sup>a)</sup>

| 策略 | 鹰                      | 鸽              |
|----|------------------------|----------------|
| 鹰  | $S=(v-c)/2, S=(v-c)/2$ | $T=v, P=0$     |
| 鸽  | $P=0, T=v$             | $R=v/2, R=v/2$ |

a)  $S$  为策略组合( $HH$ )时双方的收益,  $T$  为策略组合( $HD$ )时采取  $H$  策略方的收益,  $P$  为策略组合( $HD$ )时采取  $D$  策略方的收益,  $R$  为策略组合( $DD$ )时双方的收益

型; 当博弈方都采取鸽策略时, 实力为  $k$  的一方纯收益为  $kv$ , 实力为  $1-k$  的一方纯收益为  $(1-k)v$ ; 当双方采取不同的策略时, 假设收益与经典模型相同. 根据以上假设, 可以把实力之比(或非对称性程度)为  $k/(1-k)$  两博弈方 A, B 关于“鹰鸽博弈”采取不同策略时的收益对应的支付矩阵修改如表 2.

由以上支付矩阵及博弈理论可知, 在上述前提下假设下博弈双方都没有纯严格占优策略 Nash 均衡, 因此要研究此博弈的均衡结果需考虑双方的混合策略. 设博弈方 A, B 采取鸽策略的频率分别为  $x, y$ , 则相应采取鹰策略的频率为  $1-x, 1-y$ , 由此可计算出 A, B 双方选择不同策略时对应的期望收益以及平均期望收益. 对于博弈方 A 来说, 选取鹰、鸽策略时的期望收益分别为:

$$U_A^H = (1-y)\frac{v-c}{4k} + yv, \quad U_A^D = (1-y) \cdot 0 + ykv,$$

则 A 选取鹰、鸽两策略的平均期望收益:

$$\overline{U}_A(x, y) = (1-x)U_A^H + xU_A^D. \quad (1)$$

同理可得博弈方 B 选择鹰、鸽两策略的平均期望收益:

$$\overline{U}_B(x, y) = (1-y)U_B^H + yU_B^D, \quad (2)$$

其中,

$$U_B^H = (1-x)\frac{v-c}{4(1-k)} + xv, \quad U_B^D = (1-x) \cdot 0 + x(1-k)v.$$

按照 Nash 均衡定义, 在给定博弈方 B 的混合策略  $(y, 1-y)$  条件下, 博弈方 A 的目标是寻求  $x$  的值以使其平均期望  $\overline{U}_A$  达到极大, 故对公式①关于  $x$  求导并令其为零, 则有:

$$\frac{\partial \overline{U}_A(x, y)}{\partial x} = U_A^D - U_A^H = 0.$$

$$\text{即 } ykv - (1-y)\frac{v-c}{4k} - yv = 0,$$

表 2 非对称鹰鸽博弈支付矩阵<sup>a)</sup>

|       |          | 博弈方 B   |                |
|-------|----------|---|----------------|
|       |          | 鹰策略(1-y)  | 鸽策略(y)         |
| 博弈方 A | 鹰策略(1-x) | $\left(\frac{v-c}{4k}, \frac{v-c}{4(1-k)}\right)$ | $(v, 0)$       |
|       | 鸽策略(x)   | $(0, v)$  | $(kv, (1-k)v)$ |

a) 在上述支付矩阵中, 记博弈双方为 A(纵向策略者), B(横向策略者); 双方的收益  $(\cdot, \cdot)$ : 前者为博弈方 A 的收益, 后者为博弈方 B 的收益

$$\text{得: } y_0 = \frac{c-v}{c-v+4kv-4k^2v}.$$

$$\text{同理由 } \frac{\partial \overline{U}_B(x, y)}{\partial y} = U_B^D - U_B^H = 0,$$

$$\text{可得: } x_0 = \frac{c-v}{c-v+4kv-4k^2v}.$$

根据混合策略 Nash 均衡理论可知,

$$\begin{aligned} & ((x_0, 1-x_0), \\ & (y_0, 1-y_0)) = \left( \left( \frac{c-v}{c-v+4kv-4k^2v}, 1 - \frac{c-v}{c-v+4kv-4k^2v} \right), \right. \\ & \left. \left( \frac{c-v}{c-v+4kv-4k^2v}, 1 - \frac{c-v}{c-v+4kv-4k^2v} \right) \right), \end{aligned}$$

为此博弈的混合策略 Nash 均衡解. 因为对于博弈方 A 来说, 当博弈方 B 选择鸽策略的频率为  $y_0$  时, 博弈方 A 选择何种策略都是无差别的, 即:

$$\overline{U}_A(x_1, y_0) = \overline{U}_A(x_2, y_0), \quad (0 \leq x_1, x_2 \leq 1).$$

同样, 对于博弈方 B 来说, 当博弈方 A 选择鸽策略的频率为  $x_0$  时, 博弈方 B 选择何种策略也都是无差别的. 此时, 对于博弈双方都有,

$$\begin{aligned} \overline{U}_A(x_0, y_0) & \geq \overline{U}_A(x, y_0), \overline{U}_B(x_0, y_0) \geq \overline{U}_B(x_0, y), \\ & (0 \leq x, y \leq 1), \end{aligned}$$

其中, 由 Nash 均衡定义, 混合策略  $((x_0, 1-x_0), (y_0, 1-y_0))$  即为此博弈的混合策略 Nash 均衡解, 其中  $x_0, y_0$  分别为博弈方 A, B 选择合作的频率<sup>[23,25,26]</sup>.

## 2 结果与讨论

现在讨论均衡点,

$$x_0 = \frac{c-v}{c-v+4kv-4k^2v},$$

关于各参量的性质. 令  $m=v/c$ (定义为冲突的单位成本收益),  $h=k/(1-k)$ (定义为博弈双方实力之比或非对称性程度), 则有

$$x_0 = \frac{(1-m)(1+h)^2}{(1+h)^2 - m(h-1)^2}.$$

由假设  $v \leq c$  知  $0 \leq m \leq 1$ ; 另由  $0 < k < 1$  可得  $h > 0$ . 由  $x_0$  的表达式可知决定  $x_0$  大小的是  $h$  和  $m$  两个参数. 为便于讨论可分别取其中一个参数为常量, 考察另一参数的变化对  $x_0$  的影响, 因此有如下两种情形: (1) 取定非对称性程度(或两博弈方实力之比)  $h$  值, 得博弈方 A 的混合策略 Nash 均衡解中合作频率  $x_0$  关于冲

突的单位成本收益  $m$  的变化如图 1. 由图 1 可知在非对称性程度  $h$  一定时,  $m$  值越大对应  $x_0$  越小, 即混合策略均衡解的合作频率  $x_0$  与冲突的单位成本收益负相关. 冲突的单位成本收益越大博弈双方越倾向于选择冲突的结论与个体(或群体)的趋利本性相符. 图 1 中,  $h=1$  对应的结论与 Maynard<sup>[23]</sup> 及 Hauert 和 Doebeli<sup>[17]</sup> 的模型结果相同. Hauert 和 Doebeli 研究的是实力对等的情况即博弈支付对称, 但结论与本文图 1 星形曲线对应的结论相似. 当  $k$  取不同值时, 即博弈双方的非对称性程度(或力量之比)  $h$  取不同值时, 模型对应的结果会有显著变化: 图 1 的星形曲线(博弈双方实力之比为 1:1)、‘+’形曲线(博弈双方实力之比为 10:1)和实曲线(博弈双方实力之比为 100:1)表明, 当单位成本收益一定时, 博弈双方实力越接近, 博弈方选择合作的频率  $x_0$  越小.

(2) 取冲突的单位成本收益  $m$  值, 则混合策略均衡解  $x_0$  关于非对称性程度(或两博弈方实力之比)  $h$  的变化如图 2. 由图 2 可知, 在取定  $m$  时,  $h$  值越大,  $x_0$  值越大, 即冲突的单位成本收益一定时, 双方实力对比越悬殊, 博弈双方合作的频率越大, 尤其是在两个极端的情况,  $k=0$  和  $1-k=1$  或  $k=1$  和  $1-k=0$  时双方产生合作的频率  $x_0$  能达到 1. 另外, 由图 2 可知, 当博弈双方实力对等即非对称性程度  $h=0.5:0.5=1$  时, 发生合作的频率  $x_0$  最小, 此结果与经典的“鹰鸽”博弈模型相对应. 同时, 由图 2 所示的空心圆形曲线

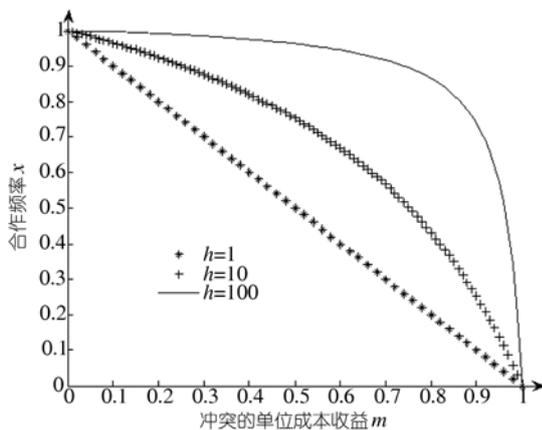


图 1 冲突的单位成本收益  $m$  的变化对混合策略均衡解中合作频率  $x_0$  的影响

参数  $h=k/(1-k)$  为博弈双方的实力之比或非对称性程度. 星形曲线对应的是  $h=1$  时混合策略均衡解中合作频率  $x_0$  关于冲突的单位成本收益  $m$  的变化; ‘+’形曲线及实曲线对应的是  $h=10$  及  $h=100$  时的变化

( $m=0.3$ ) 在 ‘+’ 形曲线 ( $m=0.7$ ) 上方及 ‘+’ 形曲线又在菱形曲线 ( $m=0.9$ ) 上方还可知, 在非对称性程度  $h$  一定的条件下, 合作频率  $x_0$  随冲突的单位成本收益  $m$  的增大而减小.

尽管经典的 Hamilton 定理(即通常熟知的亲选择理论)和多次重复的“囚徒困境”原理(即互惠选择理论)认为, 合作系统存在合作的纯策略 Nash 均衡<sup>[9,27,28]</sup>. 然而, Boyd 和 Lorberbaum 博弈模型发现, 如果合作系统中合作双方形成了一个合作的均衡, 合作系统的突变或某些个体如果采取投机的不合作策略或能够克服空间分化的制约, 这样的个体或突变显然能提高自己的适合度(利益), 合作的纳什均衡将会由于这些“投机”个体的扩散而解体<sup>[15]</sup>. 亲选择理论和互惠选择理论中维持合作系统稳定的自我抑制机制或空间异质机制可能是不可信的<sup>[8,13,18]</sup>. 而 Hauert 和 Doebel 在 2004 年的论文进一步证明了, 如果合作系统存在空间分化, 合作方将会由于空间的局域性而导致个体间的竞争更大. 能够突破局域空间限制的突变或行为在具有空间异质性的系统更能提高其适合度, 空间异质性非但不能维持合作系统的稳定, 反而会抑制合作行为的演化, 因而合作系统中可能不存在合作的纯 Nash 均衡<sup>[17]</sup>.

事实上, 无论是人类社会还是其他具有合作行为的生命系统, 越来越多的证据显示, 合作系统并不

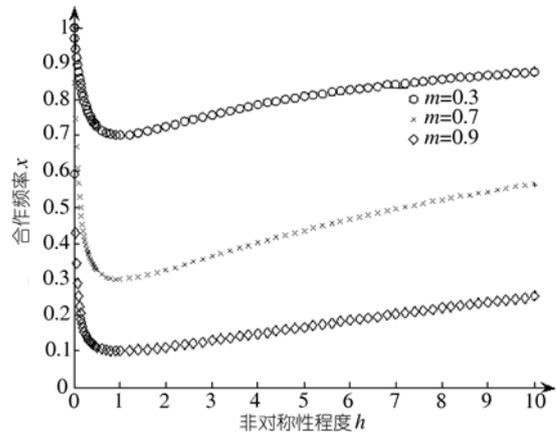


图 2 非对称性程度  $h$  的变化对混合策略均衡解中合作频率  $x_0$  的影响

参数  $m$  为冲突的单位成本收益  $vc$ , 空心圆形曲线为在  $m=0.3$  的条件下, 非对称性程度或博弈双方实力对比  $h=k/(1-k)$  的变化所引起的混合策略均衡解中合作频率  $x_0$  变化; ‘+’形曲线和菱形曲线分别对应的是  $m=0.7$  和  $m=0.9$  条件下  $x_0$  关于  $h$  的变化

存在纯策略的合作均衡<sup>[29]</sup>. 在人类社会的合作系统中, 投机行为随处可见, 如监察博弈合作系统中的委托人与代理人, 代理人常有投机行为发生<sup>[24,30]</sup>; 在熟知的合作社的合作系统中, 在合作社大生产运动的中晚期, 大部分社员采取偷懒行为, 并最终导致其解体等<sup>[31]</sup>. 生物学观测和实验也同样发现, 合作系统中的自我抑制或空间异质性并不能维持合作系统的稳定. 无论是在具高度亲缘关系的蚂蚁、蜜蜂或鼯鼠(mole rodent)等种内合作系统, 还是相互作用的个体没有直接亲缘关系的高度互惠的种间合作系统, 合作方中(如蜜蜂或蚂蚁的工蜂、工蚁, 植物的传粉昆虫)都存在投机的不合作个体. 在蚂蚁、蜜蜂和鼯鼠的合作系统中, 都发现了有些工蚁(蜂)或次级个体会倾向于偷懒而自己繁殖<sup>[19,32,33]</sup>. 而在最著名的 fig/fig wasp 和 Yuccas/yuccas moth 种间合作系统中, 也同样发现有些传粉个体完全不为植物传粉而选择纯粹寄生策略<sup>[22,34,35]</sup>. 本实验室<sup>[18,36]</sup>甚至发现, 诚实合作的个体也会在资源紧张时与植物过度竞争, 导致合作的接受方(植物)的收益减少, 甚至导致植物完全丢失其适合度(种子), 诚实合作的传粉者事实上演变为植物的寄生者. 显然, 在合作系统中, 合作方事实上采取的是混合策略(既可能是合作策略, 也可能是竞争策略), 而不是经典理论中合作系统合作方采取的合作纯策略<sup>[19,22,24,32]</sup>.

本模型显示, 合作双方将可能采取混合策略, 而混合策略中具体采取何种策略的频率强烈依赖于博弈双方的实力对比程度或非对称性程度. 双方实力之比越悬殊即或非对称性程度  $h=k/(1-k)$  越大, 合作的频率越大; 而当合作双方实力对等, 即  $h=k/(1-k)=1$  时发生冲突的频率最大(图 2). 在合作系统中, 通过对投机不合作行为的惩罚, 奖励或回报那些采取诚实合作策略的个体事实上也可以提高双方的关系系数. 通过上述非对称性相互作用而提高合作双方的关系系数在种间的合作系统中得到精确的验证<sup>[37]</sup>, 而从事种内合作研究的学者也曾明确做过类似推理<sup>[33]</sup>. 源于非对称性演化而来的合作系统中, 合作双方的相互作用将也是非对称性. 在非对称性合作系统中, 合作方(弱的一方)个体之间更容易发生竞争或相互抑制行为, 抑制了公共资源的利用, 从而减少了与合作接受方(优势方)因为公共资源紧张而导致的竞争. 通过这种非对称的相互作用方式, 合作系统将可能维持一个相对稳定的状态, 即合作系统维持较高的

合作频率<sup>[21]</sup>.

同 Hamilton 定理和多次重复的囚徒困境模型中的遗传相似性或互惠程度  $r$  相似, 本文模型中的博弈双方实力之比  $k/(1-k)$  也将可能提高合作双方的适合度或利益. 因此, 在合作系统中合作双方实力之比或非对称性程度  $h=k/(1-k)$  的增大 ( $h \geq 1$ ) 将有利于提高合作的频率. 而当  $0 < k \leq 0.5$  与  $0.5 \leq k < 1$  时,  $x_0$  对应的值对称且  $k/(1-k)$  值互为倒数, 所以不妨考察  $0.5 \leq k \leq 1$  对应  $x_0$  的变化情况, 此时  $h \geq 1$ . 令

$$B = \frac{C-v}{4k} + v - kv, \quad C = v - kv,$$

则冲突型博弈可以等价转化为仅相差一常量支付的合作型博弈, 此时,

$$r' = \frac{C}{B} = \frac{4hm}{(1-m)(1+h)^2 + 4hm}, \quad \text{其中 } h = \frac{k}{1-k}, \quad m = \frac{v}{c},$$

$C$  是合作的成本,  $B$  是合作的收益, 并且有合作的频率  $x_0 = 1 - r'$ , 这里的  $r'$  为合作的单位收益成本<sup>[17]</sup>. 从  $r'$  的表达式可以看出, 非对称性程度  $h$  是除冲突的单位成本收益  $m=v/c$  外的又一影响其变化的重要因素(图 3). 由图 3 可知, 合作系统的维持可以通过扩大合作双方的实力对比或非对称性程度来实现, 也就是说, 非对称性相互关系有利于促进合作行为的演化.

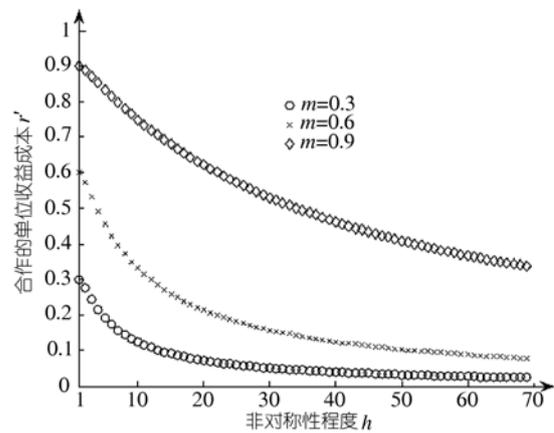


图 3 非对称性程度  $h$  的变化对合作的单位收益成本  $r'$  的影响图

$m$  为冲突的单位成本收益  $v/c$ . 空心圆形曲线为在  $m=0.3$  的条件下, 非对称性程度或博弈双方实力之比  $h=k/(1-k)$  的变化所引起的合作的单位收益成本  $r'$  的变化图; ‘+’形曲线和菱形曲线分别对应的是  $m=0.6$  和  $m=0.9$  情况下  $r'$  关于  $h$  的变化图

在非对称的合作系统中, 合作频率的提高可由系统中实力大的个体通过强迫来实现. 合作的接受方采取强迫策略去惩罚不合作的个体而奖励合作的个体; 而合作方的个体则要么选择付出一定的成本参与合作, 要么采取投机策略<sup>[18,33]</sup>. 显然, 如果合作的接受方(实力大的个体)能够对合作方的不合作个体实施有效惩罚, 那么合作方个体采取合作策略将是它们的优势策略<sup>[18,33,38]</sup>. 然而由于合作系统信息的不对称性, 合作双方都不清楚对方实际上会采取何种策略, 即优势个体不能适时观察到合作的接受方是否采取合作策略. 同样, 合作的接受方也不可能完全清楚优势个体何时及何程度的惩罚加于自己的不合作行为, 因此合作双方都倾向于选择混合策略<sup>[18,19,20]</sup>. 合作系统的个体向

其他系统扩散能力越弱(limited dispersal ability)或个体从原有系统退出成本(exit cost)越高, 对合作方而言, 冲突的成本与收益之比就可能越高<sup>[7,9,39,40]</sup>, 而系统内优势方对合作方投机行为的惩罚或压制就越可信, 合作方的个体就越容易被迫采取合作的行为. 这种被迫的合作机制近年来在许多生物合作系统已有报道<sup>[19,20,33,37]</sup>. 社会学研究也有类似讨论, 处于强优势地位的统治者可以建立和实行有效规则, 使得被控制者和控制者之间的关系是重复的自愿服从, 而这有利于社会关系的稳定<sup>[41]</sup>. 事实上, 经济学研究也发现有类似结论: “寡头主导, 大中小共生”的企业共生网络将有效改变产业组织结构、提高资源配置效率, 增强本国产业在国际市场上的竞争力<sup>[42]</sup>.

致谢 感谢 Oxford University 的 Stuart A West、云南大学的李朝迁、中国科学院北京动物研究所孙宝发对本文的帮助.

## 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. Princeton: Princeton University Press, 1998
- 3 Dopfer K, Foster J, Potts J. Micro-meso-macro. J Evol Econ, 2004, 14: 263—279
- 4 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
- 5 叶航, 汪丁丁, 罗卫东. 作为内生偏好的利他行为及其经济学意义. 经济研究, 2005, 8: 84—94
- 6 Hirschman A. Exit, Voice and Loyalty. Cambridge: Harvard University Press, 1970
- 7 张军. 合作团队的经济学: 一个文献综述. 上海: 上海财经大学出版社, 1999. 88—149
- 8 Bronstein J L. The costs of mutualism. Am Zool, 2001, 41: 825—839
- 9 Hamilton W D. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. Ann Rev Ecol Syst, 1972, 3: 193—232
- 10 Williams G C. Adaptation and Natural Selection. Princeton: Princeton University Press, 1966
- 11 Taylor P D. Altruism in viscous populations—an inclusive fitness model. Evol Ecol, 1992, 6: 352—356
- 12 West S A, Pen I, Griffin A S. Cooperation and competition between relatives. Science, 2002, 296: 72—75
- 13 Doebeli M, Knowlton N. The evolution of interspecific mutualisms. Proc Nat Acad Sci USA, 1998, 95: 8676—8680
- 14 Galliard J F L, Ferriere R, Dieckmann U. The adaptive dynamics of altruism in spatially heterogeneous populations. Evolution, 2003, 57: 1—17
- 15 Boyd R, Lorberbaum J P. No pure strategy is evolutionarily stable in the repeated prisoner's dilemma game. Nature, 1987, 327: 58—59
- 16 Boyd R. Reciprocity: you have to think different. J Evol Biol, 2006, 19: 1380—1382
- 17 Hauert C, Doebeli M. Spatial structure often inhibits the evolution of cooperation in the snowdrift. Nature, 2004, 428: 643—646
- 18 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
- 19 Reeve H K. Queen activation of lazy workers in colonies of the eusocial naked mole-rat. Nature, 1992, 358: 147—149
- 20 Heinsohn R, Packer C. Complex cooperative strategies in group-territorial African lions. Science, 1995, 269: 1260—1262
- 21 Wang R W, Ridley J, Sun B F, et al. Interference competition and high temperature reduce the 'virulence' of fig wasps and contribute to the ecological and evolutionary stability of a fig-wasp mutualism. PLoS ONE, 2009, 4: e7802
- 22 Kiers E T, Rousseau R A, West S A, et al. Host sanctions and the legume-rhizobium mutualism. Nature, 2003, 425: 78—81
- 23 Maynard Smith J. Evolution and the Theory of Games. Cambridge: Cambridge University Press, 1982
- 24 朱·弗登博格, 让·梯若尔. 博弈论. 黄涛, 郭凯, 龚鹏, 等译. 北京: 中国人民大学出版社, 2002. 14—110

- 25 施锡铨. 博弈论. 上海: 上海财经大学出版社, 2000. 13—42
- 26 费尔南多·维加-雷东多. 经济学与博弈理论. 毛亮, 叶敏, 李双菊, 等译. 上海: 上海人民出版社, 2006. 351—367
- 27 Hamilton W D. Selfish and spiteful behavior in an evolutionary model. *Nature*, 1970, 228: 1218—1219
- 28 Hamilton W D. The genetical evolution of social behavior. *J Theor Biol*, 1964, 7: 1—52
- 29 石磊, 王瑞武. 合作行为的非对称性演化. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40: 62—72
- 30 张维迎. 法律制度的信誉基础. *经济研究*, 2002, 1: 1—13
- 31 林毅夫. 制度、技术与中国农业发展. 上海: 上海人民出版社, 2005. 1—29
- 32 Ratnieks F L W, Wenseleers T. Policing Insect societies. *Science*, 2005, 307: 54—56
- 33 Ratnieks F L W, Wenseleers T. Altruism in insect societies and beyond: voluntary or enforced. *Trends Ecol Evol*, 2007, 23: 45—52
- 34 Pellmyr O, Leebens-Mack J. Reversal of mutualism as a mechanism for adaptive radiation in Yuccas Moths. *Amer Nat*, 2000, 156: S62—S76
- 35 Pellmyr O, Huth C J. Evolutionary stability of mutualism between Yuccas and Yucca moths. *Nature*, 1994, 372: 257—260
- 36 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
- 37 Wang R W, Sun B F, Zheng Q. Diffusive co-evolution and mutualism maintenance mechanisms in a fig-fig wasp system. *Ecology*, 2010, 91: 1308—1316
- 38 Frank S A. Policing and group cohesion when resource vary. *Anim Behav*, 1996, 52: 1163—1169
- 39 Macleod W. Equity, Efficiency, and incentives in cooperative teams. *Ad Econ Anal Par Lab Man Firms*, 1988, 3: 5—23
- 40 Zheng D F, Yin H P, Chan C H. Cooperative behavior in a model of evolutionary snowdrift games with N-person interactions. *EPL*, 2007, 80: 18002
- 41 Hobbes T. *Leviathan*. New York: Collier Books edition, 1962
- 42 孙天琦. 产业组织结构研究——寡头主导, 大中小共存. 北京: 经济科学出版社, 2002. 94—129