

# 从竞争进化到合作进化:达尔文自然选择学说的新发展

刘鹤玲

(华中师范大学科学史与科学哲学研究中心,湖北 武汉 430079)

**摘要:** 达尔文自然选择学说强调生物有机体间的竞争,它难以解释有机体的利他行为。亲缘选择理论、互惠利他理论和自私的基因理论揭示了生物有机体利他行为与进化的关系,指出在自然选择中个体的竞争与合作并不相悖,竞争进化与合作进化是生物有机体为适应环境而形成的两种不同的进化路径,从而大大丰富和发展了达尔文自然选择学说。

**关键词:** 竞争进化;合作进化;自然选择学说

**中图分类号:** N031

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1003 - 5680(2005)01 - 0038 - 03

关于生物有机体的竞争进化,145年前达尔文(Charles Robert Darwin, 1809 - 1882)在《物种起源》一书中作了恰当的诠释。<sup>[1]</sup>然而,他对于有机体的合作与利他现象却深感困惑,只能把它们看作是自然选择学说的致命反例。1902年,克鲁泡特金(Peter Kropotkin, 1842 - 1921)研究了个体的合作与利他现象,指出合作才是有机体进化的自然法则<sup>[2]</sup>。或许是他对合作进化的解释过于简单和模糊,或许是生物学家一直把合作误认为适应,20世纪60年代以前,利他与合作现象没有得到应有的重视。1964年,汉密尔顿(William Hamilton, 1936 - 2000)提出亲缘选择理论解释近亲个体间的利他行为<sup>[3]</sup>;1971年,特里弗斯(Robert Trivers, 1943 - )的互惠利他理论进一步解释了非近亲个体间的利他行为<sup>[4]</sup>;1981年,艾克斯罗德(Robert Axelrod)与汉密尔顿合作,运用博弈论研究了策略在合作进化中的性质<sup>[5]</sup>,指出利益部分冲突时个体采取合作而不是背叛,是有机体竞争中的制胜之策。以此为基础,人们建立了各种数学模型对不同情况下的利他行为作出了解释。<sup>[6]</sup>本文通过对生物有机体利他行为的动机、广义适合度与合作的进化以及竞争与合作间微妙平衡的考察,强调合作进化是对自然选择学说的补充和发展,竞争与合作是生物有机体两种不同的生存策略,竞争进化与合作进化是生物有机体为适应环境形成的两种不同的进化路径。

## 一 个体利他与基因利己

达尔文自然选择学说强调种内竞争,以此建立的行为准

则是个体的一切行为;都是为了使自身获得好处,而不是为了它所属的物种和群体的利益。为了实现最大生殖成功率,个体通常自私自利、损人利己。然而,有机体并非都是自私的,从单细胞到多细胞、从植物到动物(包括人类)、从个体到群体、利他与合作随处可见。黏菌的生活史中,一部分黏菌为了使其他黏菌有充足的食物更好地变成孢子扩散,自己甘愿变成干细胞而死亡;根瘤菌从植物体内获取营养和氧气迅速繁殖,植物从根瘤菌那里得到所需的营养物质和水分茁壮成长;胶树为蚂蚁提供蜜汁和住所,蚂蚁为胶树消灭害虫;海葵通过寄居蟹的运动扩大摄食范围,寄居蟹通过海葵的刺细胞防御敌害;白蚁的肠道为鞭毛虫提供生活场所,鞭毛虫帮助白蚁消化其赖以生存的纤维。高等动物之间的合作与利他行为更加令人惊叹,鲸鱼对行动不便的同伴格外关照,它们会背起受伤者在水中游动直到它恢复;雄狮为了领地、性和捕食的要求与另一只到八只雄狮结成终身联盟;狒狒群中,地位显赫的雄性狒狒遇到捕食者,发出狂叫,一边给同伴报警,一边以敢死者的姿态冲向入侵者。即使不敌入侵者,它也会掩护群体撤离,自己陷于危险境地。汤姆森瞪羚发现入侵者,以跳跃方式给同伴发出信息,自己却暴露在捕食者面前。达尔文本人也曾观察到类似现象,尤其对不育的工蚁和工蜂毕生为觅食、筑巢、哺幼、护后等工作勤勤恳恳、默默奉献甚至自我牺牲的行为大惑不解。他说:“必须承认,有特别困难的事例来反对自然选择学说,其中最奇妙的一个就是同一群蚁中有两三种工蚁即不育雌蚁的明确等级<sup>[7]</sup>。”

**【基金项目】** 本文得到华中师范大学“生物利他理论研究”课题的资助。

**【收稿日期】** 2004 - 10 - 14

**【作者简介】** 刘鹤玲(1958 - ),女,湖北罗田人,副教授,科学技术哲学专业硕士研究生导师,主要研究方向为生物学哲学。

生物学意义上的利他是指个体牺牲自身的适合度而提高其他个体适合度的行为。一个利他的个体由于降低了自己的适合度容易被自然选择淘汰,那么利他行为如何进化并且在世代交替中保留下来呢?亲缘选择理论和互惠利他理论解决了自然选择学说面临的困境<sup>[8]</sup>。亲缘理论认为,利他行为一般出现在亲族之间,并且与亲近程度成正比。也就是说,个体之间的亲缘关系越近,彼此之间的利他倾向就越强。关系越近,相同基因就越多,利他行为有利于相同基因在自然选择中的保存和进化。因此,亲缘选择也就是自然选择在血缘关系层次(即基因层次)上的一种表现形式。互惠理论则进一步揭示了非近亲个体间的利他行为,指出这种利他是互惠性的,即一个个体冒着降低自己适合度的风险帮助另一个与自己无血缘关系的个体,是因为在日后与受益者再次相遇时得到回报,期待更大利益回报才是互惠利他者的真正目的。互惠利他是一种交换,本质上是自私自利,不过是聪明的自私自利而已。道金斯(Richard Dawkins)的自私基因理论进一步揭示了利他行为背后的动机。该理论认为,自然选择的基本单位是基因。基因不仅是自然选择的基本单位,也是保护自我利益的基本单位。有机体只是基因的载体、被基因控制的机器。个体的行为,“不管是利他的或自私的,都是在基因的控制之下。”<sup>[9]</sup>成功基因的一个突出特征是无情的自私性,基因的自私性通常会导致个体行为的自私性。因为环境的影响有时会通过个体的利他行为来达到基因自私的目的。个体在行为表现上可以利他,但基因上必须利己;表面利他,实质利己。亲缘利他,是为了保存和繁殖大量与利他者相同的基因;互惠利他,是为了日后更好的利己。在自然选择过程中,有时利己不一定得损人,两个或更多个体之间的合作反而能给每个个体带来好处。在这种情况下,合作比竞争更有利于有机体的进化。可见,利他与合作的背后隐藏着自私自利的动机。亲缘选择理论、互惠利他理论以及自私的基因理论与达尔文进化理论并不相悖,而是对自然选择学说的发展。道金斯甚至把自己的理论看作是新达尔文主义,认为它不是另一个完全相异的理论,不过是从基因的角度看待个体。他说:“人类对‘自然选择’的认识有两种方式:从基因的角度或个体的角度。假如我们正确地理解的话,它们是等价的,是一个真理的两个不同认识角度。你可以从一个角度转换到另一个角度,但它们仍然是新达尔文主义。”<sup>[10]</sup>

从基因的角度看,所谓进化就是指基因库中的某些基因变多了,而另一些基因变少了的过程,即基因频率发生变化的过程。<sup>[11]</sup>生物有机体在某些情况下表现出的利他、合作乃至自我牺牲的行为,表面上看似降低了自己的适合度,实际上增加了广义适合度,更有利于自身或与自身相同的基因在世代交替中的传播和进化。

## 二 广义适合度与合作的进化

适合度(fitness)是个体存活和生殖成功机会的一种尺度。个体适合度越大,该个体存活和生殖成功率就越高。汉密尔顿认为,近亲间的利他行为虽然降低了利他者的适合度,却增加了广义适合度。广义适合度(inclusive fitness)是个

体在后代中(不一定是自己繁殖的后代)成功传播自身基因或与自身相同基因的能力。自然选择会保留那些能最大限度地把自己基因或与自身相同基因传递给后代的个体,即广义适合度最大的个体,而不管这些个体的行为是否利己。汉密尔顿解释了利他行为在世代交替中的保留和进化,强调只有当利他者以降低自己的适合度换取其亲属的适合度大于 $1/r$ 时,支配利他者利他行为的基因在种群基因库中的频率才会增加,利他者才甘愿为此做出牺牲。 $r$ 是亲缘系数,汉密尔顿进一步给出了 $r$ 的计算方法。<sup>[12]</sup>

从理论上讲,亲代与子代以及亲兄弟姐妹之间 $r$ 为 $1/2$ ;爷孙之间为 $1/4$ ;表/堂兄弟姐妹之间为 $1/8$ 。亲缘关系越远,具有相同基因的概率就越小。除非救助的是2个以上的亲兄弟姐妹,4个以上的爷孙以及8个以上的表/堂兄弟姐妹,否则利他行为的基因在种群基因库中的频率就不会增加。亲缘关系指数对社会性昆虫中利他行为的解释十分有效,工蚁/工蜂一般不育,毕生照顾母后和兄弟姐妹,在蚁/蜂族群类,工蚁/工蜂是蚁王/蜂王的女儿,它们同姐妹的关系比兄弟的关系更为亲密,与前者的亲缘系数是0.75,后者则为0.25,所以它们会给姐妹更多的食物和更好的照顾。工蚁/工蜂并没有完全丧失生育能力,偶尔会产下少量未受精的卵,这些卵注定为雄性,因此它们爱自己的儿子无疑胜过兄弟。任何一只工蚁/工蜂对待侄儿也会超过兄弟,因为当姐妹之间的亲缘系数是0.75时,它与侄儿的亲缘系数是姐妹的一半,也就是0.375。当然,如果母后与多个雄性交配,产下的是同母异父姐妹,工蚁/工蜂间的亲缘关系是0.25,与其侄儿的亲缘关系是异父姐妹的一半,也就是0.125,这时,它们更爱的是母后的儿子而不再是异父姐妹的儿子。<sup>[13]</sup>亲缘关系越近,拥有相同基因就越多,为了相同基因的利益,它们甘愿牺牲自己的利益甚至生命。

非亲缘关系个体之间利他行为的动机是期待回报,只有建立在相互识别和存在大量相互交换适合度机会的基础上,互惠利他才会产生。因此,这类利他行为实质上是一种合作。为了分析合作如何在个体利益部分冲突情况下产生,又是如何在一个自私的世界里获得竞争中的优势,特里弗斯运用囚徒困境分析了个体的策略选择。指出在重复囚徒困境中,合作之所以能够出现,是因为双方可能再次相遇。<sup>[14]</sup>在此基础上,艾克斯罗德先后两次组织了计算机策略竞赛,两次都是程序最简单的一报还一报(Tit-for-Tat)策略获胜。艾克斯罗德对一报还一报进行了分析,指出善良性、报复性、宽容性和清晰性是该策略获胜的关键。<sup>[15]</sup>在同其他策略的对垒中,一报还一报第一步从不首先背叛,它的善良避免了不必要的冲突;以后每一步策略都是根据对手上一步策略给予回报,对背叛报以背叛显示它的报复性,以防止骗子和强盗的欺侮;对合作报以合作显示其宽容性,以巩固善良建立起来的继续合作的基础;该策略很容易被对手了解,其清晰性会诱导对手继续合作下去。

如果一种行为策略既能被种群大多数成员所采用,又能抵制其他任何可选策略的侵入,那么它就是进化稳定策略(ESS—evolutionary stable strategy)。<sup>[16]</sup>史密斯(Maynard

Smith)和普赖斯(G. George Price)给出了 ESS 的精确定义,以  $E(i, j)$  表示策略  $i$  与  $j$  相遇时  $i$  所获得的适合度,当同时满足 (1)对任意  $j, E(i, i) \geq E(j, i)$ ; (2)如果  $E(i, i) = E(j, i)$ , 则  $E(i, i) > E(j, j)$  这两个条件时,  $i$  就是 ESS。如果你的对手采用  $i$ , 则你用任何可选策略所获得的适合度都超不过用  $i$ ; 如果你用  $j$  对付对手的  $i$  时所获得的适合度与用  $i$  一样高, 则对手采用  $j$  时, 你用  $i$  更好。也就是说不存在单一的最佳策略, 某个策略是否最佳, 要看种群中其他个体所采取的策略。

一报还一报在与众多不同策略的对峙中, 能使合作逐渐形成、繁荣, 最终取代其他策略。合作一旦固定下来, 就不会受到任何突变策略的侵入而成为一种进化稳定策略。生物学家们的野外考察和实验室研究证实了这一结果<sup>[17-18]</sup>, 当两个个体再次相遇的机会足够大时, 即使在没有亲缘关系的个体或群体中, 基于回报的合作同样能够形成、繁荣, 并且具有进化上的稳定性。

### 三 竞争与合作间的微妙平衡

既然竞争与合作是有机界普遍存在的现象, 那么, 个体在什么情况下竞争, 在什么情形下又会合作呢? 个体的一切行为方式和对策都完全受基因控制吗? 一些生物学家并不赞同基因决定论, 他们认为基因对个体的复杂行为有重要影响, 但是, 个体所处的环境对个体行为特征的形成同样重要。因为自然选择会保留那些对个体或家族有利的行为方式, 并决定这类行为特征扩散的速度。即使某些行为方式是一些不同基因和不同环境因素互动的产物, 自然选择的作用同样不可忽视。

老虎和狮子是最大的两类肉食动物, 前者独居后者群居。幼虎长大具有生存能力后离群索居。母虎在怀孕和哺乳期, 公虎也不会帮助觅食。老虎善于在丛林中隐蔽, 出其不意地从后面攻击猎物, 成为森林中最优秀的捕食者。因此, 它们不需要求助同伴, 这种生活方式和竞争策略更有利于老虎的自身利益。生活在平原上的狮子需要集体围猎, 为了捕获野牛、斑马等难以制服的猎物, 它们通常成群结队。即使是几只孤零零的狮子为了资源和求偶的需要, 彼此也会结盟。猎物出现时, 一群训练有素的狮子从隐蔽处一跃而起将猎物团团围住。为了适应恶劣的自然环境, 老虎和狮子选择了两种完全不同的生存策略和进化路径。老虎采用的竞争策略有利于提高自身适合度, 狮子的合作策略同样是为了自身的利益。当然, 狮群中的合作是有条件和限度的, 它取决于合作者获得的利益是否大于所付出的代价。当猎物大到足以使每一个合作者分享美餐时, 合作就会出现, 反之, 就会拒绝合作。狮群的合作中潜伏着竞争和冲突, 尽管集体围猎, 但分享猎物的多少和顺序由狮子在狮群中的地位而定。第一个享受猎物的是贡献最少或根本不出猎, 但威武强壮的公狮, 其次是母狮。体弱、未成年的幼狮只能吃剩下的, 有时甚至会饿死。<sup>[19]</sup>

鸟类的合作受到动物学家的赞美。但是, 进一步的研究发现鸟类家族中存在许多意想不到的内部冲突。山雀是由双亲共同抚养, 但参与抚养时, 雄雀不如雌雀尽职尽责, 它只

愿意喂养那些发育快体格健壮的雏鸟, 待它们自理后雄雀立即离去, 为日后的生存能力做准备。那些发育较慢、个体弱小的山雀只好由雌雀照料, 为此会降低雌雀的适合度。为提高自身利益, 雌雀待产下最后一枚蛋再一起孵化, 这种使幼雀同龄化的方法避免了雄雀过早离开, 确保了合作的继续。

合作与冲突不仅同时存在鸟类、哺乳类等合作性很强的脊椎动物中, 同样存在共生有机体、细菌及社会性昆虫中。在这些合作的群体中不仅存在竞争和冲突, 并且通过惩罚不合作者来保持竞争与合作间的细微平衡。<sup>[20]</sup>如前所述, 植物与根瘤菌共生既有利于植物的生长, 也有利于根瘤菌的繁殖, 但互惠合作中暗藏杀机。一旦根瘤菌没有固氮或很少固氮, 植物立即停止供氧导致根瘤菌的繁殖力急剧下降。虽然黏菌细胞愿意牺牲自己使同伴有更好的生存环境, 但如果种群内存在遗传上不相关的细胞, 它们不再变成干细胞而是孢子, 并随时以此欺骗对方。蜜蜂社会里, 看上去生活和谐、分工细致、等级森严。但是, 蜂王与工蜂之间、工蜂与工蜂之间同样存在竞争和冲突。工蜂喂给姐妹的食物多于兄弟, 还偷偷以自己的儿子或侄儿替换其兄弟以获得更多利益。蜂王会报复, 她会吃掉工蜂的卵, 与许多雄蜂交配产生大量异父姐妹, 在工蜂之间制造摩擦。尽管工蜂喜欢侄儿胜过兄弟, 但它们并不喜欢异父姐妹的儿子。在这种情况下, 工蜂会吃掉彼此的卵, 导致在相同时间内, 工蜂产下的卵成活率只有 0.7%, 而蜂王卵的成活率高达 45.2%, 工蜂彼此之间竞争和冲突的结果使蜂王受益。此外, 蜂王还会采取使工蜂残障、感染疾病、分泌抑制工蜂卵巢发育的化学物质等方法, 遏制其竞争和冲突的升级, 确保蜜蜂社会的长期合作与和谐的群居生活。<sup>[21]</sup>

蚂蚁社会同蜜蜂一样, 蚁王完全控制工蚁, 它们被封锁在社会阶层中。即便如此, 为了各自的利益, 在蚁王和工蚁、工蚁和工蚁之间竞争和冲突从未停止。与蜂王一样, 为保社会的安定、合作的继续, 蚁王会用吃掉工蚁的卵、产生大量的异父姐妹、分泌化学物质等方法阻止工蚁在竞争中获胜。有些种类的蚂蚁从卵中孵出后带有一种芽体, 芽体在交配中起重要作用。带有芽体的蚂蚁个性强悍、野心勃勃如同蚁王。为避免它们篡权, 蚁王在它们孵化后立即切断所有的芽体使它们变成个性温顺的工蚁。为维系社会的稳定, 寻求竞争与合作之间的平衡点, 正是群居动物生存策略的基本特征。

自然界中, 种内竞争比种间竞争更为激烈, 同一物种为了相同的资源和性的需要进行残酷的斗争。但斗争是要付出代价的, 如果争斗的结果两败俱伤, 那么竞争就不是一种最佳策略。在这种情况下, 个体宁愿选择虚张声势威慑对方或和平相处乃至合作的策略, 而不是铤而走险。

### 【参 考 文 献】

- [1][7]达尔文. 物种起源[M]. 周建人, 叶笃庄, 方宗熙译. 北京: 商务印书馆, 1995. 145, 527.
- [2]克鲁泡特金. 互助论: 进化的一个要素[M]. 李平沅译. 北京: 商务印书馆, 1997.

- [3][12]William D Hamilton, The Genetical Evolution of Social Behavior[J]. I and II. *Journal of Theoretical Biology*, 7 (1964) :1 ~ 52.
- [4][14]R L Trivers. The Evolution of Reciprocal Altruism[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 46 (1971) :35 ~ 57.
- [5]Axelrod, Robert, and Hamilton. William D., The Evolution of Cooperation[J]. *Science*, 211 (1981), 1390 ~ 6.
- [6]刘鹤玲. 互惠利他主义的博弈论模型及其形而上学预设[J]. *自然辩证法通讯*, 1999(6) :6 ~ 13.
- [8]刘鹤玲. 亲缘、互惠与驯顺:利他理论的三次突破[J]. *自然辩证法研究*, 2000(3) :7 ~ 11.
- [9][10]理查德·道金斯. 自私的基因[M]. 卢允中等译. 长春:吉林人民出版社, 1998. 74、2.
- [11]尚玉昌. 行为生态学[M]. 北京:北京大学出版社, 2001. 19.
- [13]Robert L. Trivers and Hope Hare. Haplodiploidy and the evolution of the social insects[J]. *Science* 191(1976) :249 ~ 263.
- [15]罗伯特·艾克斯罗德. 对策中的制胜之道——合作的进化[M]. 吴坚忠译. 上海:上海人民出版社, 1996.
- [16]J. Maynard Smith and G. R. Price. The Logic of Animal Conflicts[J]. *Nature*, 246(1973) :15 ~ 18.
- [17]Gerald S. Wilkinson. Food Sharing in Vampire Bats[J]. *Scientific American*, 2(1990) :76 ~ 82.
- [18]L. Dugatkin and M. Alfieri Tit - for - Tat in Guppies[J]. *Evolutionary Ecology*, 5(1991a) :300 ~ 309.
- [19]张数义, 万玉玲. 动物行为的奥秘[M]. 北京:科学技术文献出版社, 1999. 90.
- [20][21]S. 加德卡尔. 合作与冲突:动物社会的生存策略[M]. 简素珍译. 台北:环宇出版股份有限公司, 1999. 137、154.

(责任编辑 董 华)