通过整合间接互惠实现合作与多样性的演化

Tatsuya Sasaki[1]*、Satoshi Uchida[2], Isamu Okada[3], 和 Hitoshi Yamamoto[4]

[1] 日本福岛县郡山市郡山女子大学社区发展系

[2] 日本东京伦理研究所伦理文化研究中心

[3] 日本东京八王子市创价大学工商管理系

[4] 日本东京立正大学工商管理学院

* 通信请联系：t.sasaki@koriyama-kgc.ac.jp

摘要

间接互惠是人类社会中合作演化的主要机制之一。间接互惠有两种类型：上游互惠和下游互惠。下游互惠中的合作遵循这样的模式：“你帮助了某人，我就会帮助你。”而在上游互惠中，合作方向恰好相反，遵循的是：“你帮助了我，我就会帮助其他人。”实际上，这两种间接互惠往往会结合出现。然而，上游互惠和下游互惠大多是被孤立地进行理论研究的。在此，我们提出一种整合这两种类型的新模型。我们采用间接互惠的标准给予博弈框架，并运用演化博弈论分析该模型。我们表明，该模型能够使利他互惠者与搭便车者在充分混合种群中稳定共存。我们还发现，在评估规则中考虑注意力缺失，能够增强这种混合均衡的稳定性，甚至使其成为全局吸引子。我们的结果表明，要在社会中创造并维持多样性与包容性，就需要建立转递帮助和回报帮助的循环。

引言

互惠合作是可持续社会不可或缺的一部分。即使距离 Trivers 关于互惠利他主义的开创性研究（1）已近半个世纪，通过互惠实现合作演化的博弈论模型研究，仍处于进化生物学和社会科学的前沿。由于帮助他人需要付出代价，自利的个体会搭他人的便车，因此无条件合作不太可能演化。因此，合作演化领域的标准范式，是一种取决于对方合作倾向程度的合作形式，例如互惠合作。

为了在与搭便车者的竞争中取得成功，合作的互惠者需要具备足够的认知能力，以有效处理信息，区分非搭便车者与搭便车者。当互动由同一对个体之间反复进行的轮次组成时，互惠通常采取直接互惠的形式（1-3）。直接互惠表现为：A 帮助 B，随后 B 帮助 A。直接互惠需要记住共同参与者和自己在之前各轮互动中为彼此做了什么。若不存在此类反复互动——例如广义交换的情况（4）——互惠就应是间接的（5-9）。间接互惠将封闭的两两互动扩展为涉及外部第三方的关系。因此，要实现间接互惠，就需要了解可能参与其中的行动者过去对他人做过什么，或他人曾对他们做过什么，例如直接观察共同参与者，或利用声誉系统。

间接互惠有两种类型：上游和下游（7）。一方面，下游互惠可以表现为：B 帮助 C，随后 A 帮助 B（图 **1b**）。换句话说，对 B 帮助 C 的回应并非 C 直接帮助 B，而是第三方 A 帮助 B；A 观察到 B 帮助 C，因此对 B 作出正面评价。这使得 A 或其他受到 B 的正面评价影响的人帮助 B，例如通过闲话传播或声誉（10-12）。这被称为“奖励声誉”（13）。因此，下游互惠利用声誉来识别可以合作的伙伴。下游互惠中这种声誉机制的动机通常被描述为：“如果我帮助你，那么我就会被认为是好人，之后就会有人帮助我。”这被称为“声誉性给予”（14）。

上游互惠表现为 A 帮助 B，然后 B 帮助 C（图 **1a**），其特点是不选择合作对象。这与下游互惠背后的逻辑不同，后者基于条件性合作。上游互惠是一连串利他行为（15），称为“传递善意”（16-18），它会增强感恩（13,18-22）或亏欠感（22）等驱动力，而非源于对直接或间接回报的期待。然而，在第三方看来，情感行为可以被视为一种声誉行为，反之亦然。在评估时，这些互惠动机很容易相互交织。

尽管上游互惠和下游互惠在实验环境和田野研究中都是常见的行为（23-27），但演化博弈论预测，自然选择可能有利于下游互惠，却不会有利于上游互惠，因为后者不存在支持机制（7,28-30）。值得注意的是，不同类型的互惠机制也常常可以结合起来促进合作（14）。Baker 和 Bulkley（13）提出，奖励声誉与传递善意可以作为互补机制相互强化。近期一项实验研究报告称，在下游互惠者能够以提供帮助作为奖励的情况下，传递善意者更有可能继续传递自己获得的帮助（22）。然而，上游和

下游互惠在理论上大多是分别研究的，两者相互作用对合作演化的影响仍然未知。这正是亟待解答的谜题。

在这里，我们提出了一种整合两种间接互惠的新模型。借助该模型，我们将展示，仅依靠间接互惠、而不结合直接互惠或空间互惠等其他机制（29），也能实现互惠利他者与搭便车者之间的稳定共存。具体而言，我们尝试实现传递善意与奖励声誉的良性循环（13），如下所示（见图 **1c**）。设 B 为模型中的综合互惠者，既可以作为上游互惠者，也可以作为下游互惠者。首先，假设 D 帮助了 E；综合互惠者 B 目睹此事后，便认为 D 是好人，并作为下游互惠者通过帮助 D 来给予奖励。此外，如果另一位综合互惠者 A 已经认定 B 是好人，那么 A 也会尝试通过帮助 B 来给予奖励。随后，B 会作为上游互惠者，将收到的帮助传递给其他人（C）。这又可能使 B 得到另一位目睹这一过程的综合互惠者的奖励。此后，综合互惠者之间传递帮助与给予奖励的反应循环可能会以同样的方式继续下去。

需要注意的是，当上游互惠者遇到搭便车者时，其无条件帮助的链条很容易中断（29）。要重新开始帮助，就必须等待运气降临，盼望出现一条新的链条。与此相反，正如上文所示，在该模型中，由于选择性奖励的介入，帮助更有可能重新出现。将转递与奖励之间的相互作用纳入考量，可作为全面研究上游与下游互惠相互作用的第一步。在下一节中，我们将把转递和奖励行为纳入个体的行动规则，以此建立综合互惠者模型，然后运用演化博弈论分析该模型。

结果

模型设定。我们基于充分混合种群中的给予博弈构建模型。我们假设，在每次互动中，随机从种群中选出两名玩家，双方仅进行一轮互动。由谁扮演给予者或接受者的角色，则通过抛硬币决定。为简化分析，我们假设每一轮中，玩家既扮演给予者，也扮演接受者（31）。作为给予者时，每位玩家可以选择提供帮助（C）或不提供帮助（D）。提供帮助会使接受者获得 b 的收益，同时给予者付出 c 的成本，其中 $b > c > 0$。不提供帮助则不会对给予者或接受者产生任何影响。因此，这构成了一个著名的囚徒困境博弈示例（2）。我们还考虑了未能执行预定行动（无论是否提供帮助）的概率，记为 ϵ（32）。

随后，我们基于给予博弈（33-35）应用标准框架，研究间接互惠的演化。参与者的策略由行动和评估规则描述。行动规则规定参与者是否提供帮助。每轮结束后，每位作为给予者的参与者都会根据评估规则被赋予“好”（G）或“坏”（B）的二元形象。请注意，参与者作为接受者时，其形象假定保持不变。本研究考察公开评估：在这种机制下，一位代表性观察者会监督每场博弈，执行评估规则以更新形象，并向种群广播信息。我们假设每位参与者都能完全了解共同参与者的行动和形象信息。

综合互惠者迈步向前。 为研究上游互惠和下游互惠之间的相互作用，我们建立了转递帮助与得到回报的帮助的循环，如图 **1c** 所示。本研究考察根据

整合行动规则（表1**a**）有条件地提供帮助的综合互惠者，具体如下：上一轮得到帮助的人会帮助潜在接受者，而不论接受者的形象如何；上一轮未得到帮助的人只有在潜在接受者形象良好时才会提供帮助。下文将分析一个极简设定，其中每个个体可以从三种策略中选择一种：无条件合作者（X）、无条件背叛者（Y）和综合互惠者（Z）。无条件合作者和无条件背叛者分别总是打算提供帮助和不提供帮助。这三种策略的相对频率分别记为 x、 y 和 z，其中 $x+y+z=1$。我们假设，在学习过程中，获得较高收益的策略更有可能在种群中被模仿。我们使用复制子动力学（36）研究了这一简单过程（详情见材料与方法）。下文将介绍基础模型（模型 I）及其调整后的版本（模型 II）的结果。

模型 I：善与恶的稳定共存。我们首先通过考虑最简单的评估规则来构建模型 I：帮助他人的人被视为善良，不帮助他人的人被视为邪恶（表1**b**）。这正是众所周知的评分规则（37-39）。如图2所示，模型 I 能够在互惠者与背叛者构成的混合状态中稳定中等水平的合作（图2**a,b**中的 P 点）。在维持这种共存的过程中，尽管行动规则中的上游互惠部分（表1**a**的上行）无条件地转递帮助，因而可能被背叛者利用，但其下游互惠部分（表1**a**的下行）所提供的条件性奖励抵消了这一点。这样一来，上游互惠进化之谜便在间接互惠中得到了解决。

图2展示了三种策略进化的更多细节。我们可以看到，相图在单纯形 $\Delta=\{(x,y,z):x+y+z=1\}$ 的内部包含一条连续的不动点集合。沿着由 $x=0$ 给出的边 YZ，可以观察到综合互惠者与背叛者之间引人入胜的二态动力学。在无错误的情况下（图2**a**），边 YZ 通常由线段 RZ 、吸引子 P 的吸引域以及线段 YR 组成，其中 YR 是一条连续的边界不动点集合。吸引子 P：$z=z_0$ 由下式给出

$$z_0=\frac{b-2c}{b-c} \tag{1}$$

随着收益成本比 b/c 增加，吸引子 P 的位置渐近地接近节点 Y（$z=1$）。在吸引子 P 处，帮助的概率的总体平均值取值为$-z_0^2+3z_0-1$。我们看到，曲线 PQ——连接点 P 和 Q 的一系列内部不动点——将单纯形一分为二。再看其他边界，沿边 XZ，综合互惠者与合作者之间的动态是中性的；沿边 XY，合作者与背叛者之间的动态则由背叛者主导。因此，从长远来看，考虑随机波动可能会使种群进入节点 Y 附近，即百分之百背叛者状态。在存在错误的情况下（图2**b**），沿边 YZ 可能出现一个吸引子 P 和一个排斥子 Q。虽然边界不动点的连续统消失了，内部不动点的连续统 PQ 仍然存在。互惠者与合作者之间的动态转而由前者主导。除这些变化外，种群的长期演化命运仍大致相似，并且会更加确定地趋向百分之百背叛者状态（详情见材料与方法）。

虽然模型 I 成功在互惠者和背叛者之间形成了吸引子，但由此产生的均衡对于合作者的入侵并非渐近稳定（36）。因此，无论是否存在错误，考虑到随机扰动，种群长远来看都会离开共存状态。这与

通过评分 实现的间接互惠的演化（32,40,41）类似。共存状态缺乏稳定性，可以从以下方面理解。模型 I 中善的定义仅取决于是否提供帮助，因此会导致臭名昭著的“无正当理由的背叛”问题（9,42,43）：互惠者拒绝帮助被视为坏人的对象。在这种情况下，互惠者的形象会变差，获得其他互惠者回报的机会也会减少。当这种无正当理由的背叛与形象降级形成连锁反应时，作为互惠者而非合作者的优势便不复存在。

模型 II：抵御合作者入侵的稳健性。为了增强共存状态的稳定性，我们提出了采用调整后评估规则的模型 II（表**1c**）。根据新规则，只有实施上游互惠行为的人，才值得遵循行动规则的人奖励。也就是说，模型 II 更准确地体现了传递并奖励合作的良性循环。具体而言，在上一轮得到帮助时，提供帮助的人被视为好人，不提供帮助的人则被视为坏人；而在上一轮没有得到帮助时，无论给予者在当前轮次是否提供帮助，其形象都保持不变（表**1c**中记作 K）。这种新的评估规则属于一种保持规则（44,45），其提出目的正是让奖励专注于上游互惠行为。

模型 II 可以使互惠者与背叛者共存，但合作者无法入侵。事实上，与模型 I 形成鲜明对比的是，无论有无错误，模型 II 的动力学都不存在内部均衡。图 3 显示，所有内部轨道都收敛到单纯形的边界，尤其是边 YZ。这是因为当执行错误率 ϵ足够小时，综合互惠者比合作者更有优势（即 $P_{\mathrm{Z}} - P_{\mathrm{X}} > 0$ 成立）。在无错误的情况下（图 **3a**），边 YZ 上存在唯一的不动点 P：$z = z_0$，其坐标与模型 I 中相同，而节点 Y 是一个鞍点。在吸引子 P 处，种群的合作率（采取 C 行动的概率）为 $-z_0^3 + 2z_0^2$。其他两条边 XZ 和 XY 上的动力学与模型 I 保持不变。因此，P 甚至是全局吸引子。再来看存在错误的情况（图 **3b**），边 YZ 上可能出现一个吸引子 P 和一个排斥子 Q；因此，种群动力学可能呈现双稳态，演化至混合状态 P 或 100% 背叛者状态 Y（详情见材料与方法）。

吸引子 P 对合作者入侵的稳定性可以这样理解。假设综合互惠者在上一轮没有得到帮助，即使他们与一名形象不佳的共同参与者互动，互惠者的形象也不会改变，这是因为模型 II（表**1c**）评估规则中的保持元素（K）。因此，不可辩解的背叛得以避免。这意味着，形象良好的互惠者能够保持其形象，从而继续值得其他互惠者给予奖励。

讨论

本研究为间接互惠演化领域一片尚未探索的区域开辟了新的起点。迄今为止，解释上游互惠演化的理论采用的模型都结合了直接互惠或空间互惠等其他机制，同时排除了下游互惠。我们的模型表明，即使不假设存在错误，也可以通过将上游互惠行为与下游互惠行为相结合，建立一个能够维持高水平上游互惠行为的全局吸引子。令人惊讶的是，在该吸引子中，所研究的综合互惠者能够与彻底背叛者共存，同时阻止无条件合作者入侵。事实上，在严峻的

充分混合种群中的囚徒困境博弈中，先前的间接互惠模型无一能使利他互惠者与搭便车者稳定共存。相反，研究者一直在深入探讨条件合作者与无条件合作者之间吸引子的存在（33,46-50）。

这些结果可以与四种策略——无条件合作者、无条件背叛者、上游互惠者和下游互惠者——演化时的情形进行比较。事实上，我们的研究表明，四种策略的复制子动力学只能使种群走向双稳态命运，这与下游互惠的演化情形相同。由 $z = c/(1-\epsilon)b$ (其中 $c/(1-\epsilon)b < 1$) 所给出的稳定与不稳定不动点连续体（即平面集合，见图4）将状态空间划分为两个不同区域。因此，考虑随机扰动会使种群最终走向100%背叛者状态。这表明，仅仅将策略空间简单扩展至包含上游互惠者，并不能改善合作的稳定性（详情见材料与方法）。

在此，我们来讨论错误的作用。已有研究表明，旨在建立合作的条件策略可能会被无条件合作策略侵蚀——具有讽刺意味的是，这种情况会在完全合作建立之后发生。在完全合作状态下，条件合作者与无条件合作者无法区分，因此被视为中性突变体。一旦无条件合作者扩散到一定程度，彻底背叛者就会入侵。因此，大多数关于条件性合作演化的模型都考虑了这样的错误：条件合作者因此拒绝帮助无条件合作者。这样一来，条件合作者的处境就可能优于无条件合作者。迄今为止，考虑错误一直是稳定条件性合作的关键（34,48,51-53）。因此，在间接互惠的演化过程中，维持合作对错误的依赖仿佛是一种必要之恶。就此而言，我们的结果并非基于对错误因子的牵强外推。本研究的意义在于证明，利他者与搭便车者的共存能够通过进化过程内生形成。这种共存的渐近稳定性，得益于上游互惠与下游互惠的整合，而非仅仅考虑下游互惠。

我们遗漏的一个重要问题是，模型 II 中建立的稳定共存可能会因“纯”上游互惠的入侵而变得不稳定（表 2**a**）。纯上游互惠者是指那些能够搭便车，享受综合互惠者付出高昂代价所提供的奖励的人。为应对这一问题，一个有力的对策是更新评估规则，从而降低对纯上游互惠者的评价。我们还注意到另一类搭便车者，即仅采用下游互惠者（表 2**b**）的个体，因此能够搭便车，享受无条件传递帮助所付出的高昂代价。我们的分析表明，已建立的共存能够抵御纯下游互惠者的入侵（详情请参见材料与方法）。

其他有待解决的重要问题包括：系统探索综合评估规则；扩展到负互惠或传递贪婪（54,55）；将上游互惠与更复杂的下游互惠相结合，例如领先八规范（35,56,57）；在规范生态系统中应用私人评估（58-64）；或进一步与其他类型的互惠（29,65,66）或制裁系统（67,68）相结合

在人类社会中，具有不同合作倾向的个体共存十分常见，而维护包容性与多样性是实现可持续发展的关键因素之一。以往关于互惠促进合作演化的研究，大多只关注如何建立完全合作的单态，而对于高合作与低合作并存的多态在什么条件下

能够演化而来，鲜有研究揭示（69-71）。我们认为，本研究可为后续研究铺平道路，助力促进并增强社会多样性。

材料与方法

演化动力学与形象动力学。我们将运用演化博弈论分析该模型，并研究所考虑的一组策略的复制子动力学。因此，我们假设种群规模无限大且演化缓慢，从而可以认为种群构成在连续各轮中保持不变。一般而言，复制子动力学由 $ds/dt = s(P_S - P)$ 给出，其中 s 表示采用策略 S的个体相对频率， P_S 表示策略 S 每轮的期望收益（P_S 是在进行无限多轮后确定的），而 P 表示整个种群的平均收益，由 $\sum_S sP_S$给出。

首先，我们来考察三种策略的动力学：无条件合作者（X）、无条件背叛者（Y）和综合互惠者（Z）。我们分别用 x、 y和 z表示这些策略的相对频率。因此，$x + y + z = 1$ 和 $P = xP_{\mathrm{X}} + yP_{\mathrm{Y}} + \mathrm{z}P_{\mathrm{Z}}$。我们还用 g_S 表示每种策略子种群中具有良好形象的个体的相对频率，其中 $S \in \{\mathrm{X}, \mathrm{Y}, \mathrm{Z}\}$。我们用 $g = xg_{\mathrm{X}} + yg_{\mathrm{Y}} + zg_{\mathrm{Z}}$表示整个种群中具有良好形象的个体频率。

在此，我们通过采用以下广义一阶行动与评判规则，引入一个能够处理上游互惠与下游互惠相互作用的极简框架。广义一阶评判规则由下列矩阵给出：

$$\begin{array}{cc} \mathrm{in/out} & \begin{array}{cc} \text{give C} & \text{give D} \end{array} \\ \begin{array}{c} \text{received C} \\ \text{received D} \end{array} & \begin{pmatrix} g(\mathrm{C},\mathrm{C}) & g(\mathrm{C},\mathrm{D}) \\ g(\mathrm{D},\mathrm{C}) & g(\mathrm{D},\mathrm{D}) \end{pmatrix}, \end{array} \tag{2}$$

其中，每个元素 $g(a, b)$ 表示：焦点玩家在上一轮接收到行动 a ，并在当前轮采取行动b 时，被判定为具有良好形象的概率，其中 a、 $b \in \{\mathrm{C}, \mathrm{D}\}$。该矩阵取决于焦点玩家的行为以及对焦点玩家所采取的行动，因此可以涵盖诸如评分（表**1b**）这类一阶评估规则

在均衡状态下（从所有人都具有良好形象 g_S 的状态开始并达到该状态），每种策略对应的良好形象频率应满足以下条件：

$$\begin{gathered} g_S = \sum_{a,b\in\{\mathrm{C},\mathrm{D}\}} u_S(a)\, v_S(b)\, g(a,b) \\ = u_S(\mathrm{C})v_S(\mathrm{C})g(\mathrm{C},\mathrm{C}) + u_S(\mathrm{C})v_S(\mathrm{D})g(\mathrm{C},\mathrm{D}) + u_S(\mathrm{D})v_S(\mathrm{C})g(\mathrm{D},\mathrm{C}) + u_S(\mathrm{D})v_S(\mathrm{D})g(\mathrm{D},\mathrm{D})' \end{gathered} \tag{3}$$

其中，$u_S(i)$ 和 $v_S(i)$ 分别表示：在给定轮次中，采用策略 S 的焦点玩家接收到行动 i 的概率，以及采用策略 S 的焦点玩家采取行动 i 的概率。因此，$u_S(\mathrm{D}) = 1 - u_S(\mathrm{C})$，且 $v_S(\mathrm{D}) = 1 - v_S(\mathrm{C})$。

然后，我们通过以下矩阵给出广义一阶行动规则：

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} \text{Good} & \text{Bad} \end{array} \\ \begin{array}{c} \text{received C} \\ \text{received D} \end{array} & \begin{pmatrix} p_S(\mathrm{C},\mathrm{G}) & p_S(\mathrm{C},\mathrm{B}) \\ p_S(\mathrm{D},\mathrm{G}) & p_S(\mathrm{D},\mathrm{B}) \end{pmatrix}, \end{array} \tag{4}$$

其中，每个元素 $p_S(a, i)$ 表示焦点玩家在上一轮收到行动 $a \in \{\mathrm{C}, \mathrm{D}\}$，随后遇到形象为 $i \in \{\mathrm{G}, \mathrm{B}\}$ 的对手时，作为潜在捐赠者在当前轮次采取行动 C 的概率。该框架可以涵盖

基本行动规则：整合互惠（表1**a**）、上游互惠（表2**a**）和下游互惠（表2**b**）。

采用方程（4）中的符号，策略为S的给予者对策略为T的接受者实施C（即提供帮助）的概率为

$$u(S,T) = \sum_{a\in\{\mathrm{C,D}\},i\in\{\mathrm{G,B}\}} u_S(a)\, g_T(i)\, p_S(a,i)$$
$$= u_S(\mathrm{C})g_T(\mathrm{G})p_S(\mathrm{C,\,G}) + u_S(\mathrm{C})g_T(\mathrm{B})p_S(\mathrm{C,\,B}) + u_S(\mathrm{D})g_T(\mathrm{G})p_S(\mathrm{D,\,G}) + u_S(\mathrm{D})g_T(\mathrm{B})p_S(\mathrm{D,\,B}), \quad (5)$$

其中$g_T(\mathrm{G}) := g_T$，因此$g_T(\mathrm{B}) = 1 - g_T(\mathrm{G})$。由此可得

$$u_S(\mathrm{C}) = \sum_{S'} s'\, u(S',S), \quad (6)$$

and

$$v_S(\mathrm{C}) = \sum_{S'} s'\, u(S,S'). \quad (7)$$

因此，对于策略空间为{X, Y, Z}的极简设定，我们有

$$\begin{aligned} u_{\mathrm{X}}(\mathrm{C}) &= x(1-\epsilon) + y\epsilon + z[u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{C})(1-\epsilon) + u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{D})(g_{\mathrm{X}}(\mathrm{G})(1-\epsilon) + g_{\mathrm{X}}(\mathrm{B})\epsilon)],\\ u_{\mathrm{Y}}(\mathrm{C}) &= x(1-\epsilon) + y\epsilon + z[u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{C})(1-\epsilon) + u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{D})(g_{\mathrm{Y}}(\mathrm{G})(1-\epsilon) + g_{\mathrm{Y}}(\mathrm{B})\epsilon)],\\ u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{C}) &= x(1-\epsilon) + y\epsilon + z[u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{C})(1-\epsilon) + u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{D})(g_{\mathrm{Z}}(\mathrm{G})(1-\epsilon) + g_{\mathrm{Z}}(\mathrm{B})\epsilon)], \end{aligned} \quad (8)$$

and

$$\begin{aligned} \mathrm{v}_{\mathrm{X}}(\mathrm{C}) &= 1-\epsilon,\\ v_{\mathrm{Y}}(\mathrm{C}) &= \epsilon,\\ v_{\mathrm{Z}}(\mathrm{C}) &= u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{C})(1-\epsilon) + u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{D})[g(1-\epsilon) + (1-g)\epsilon]. \end{aligned} \quad (9)$$

通过求解方程（3、8、9），我们可以得到状态空间Δ中每个点（x，y，z）对应的$g_S(\mathrm{G})$、$u_S(\mathrm{C})$和$v_S(\mathrm{C})$。

我们假设方程（3、5）中的形象动力学变化极快，因此复制子动力学可由期望收益确定，而这些期望收益取决于形象动力学均衡状态下的$u_S(\mathrm{C})$和$v_S(\mathrm{C})$。我们还假设形象动力学始于所有个体都具有良好形象的情形。各策略的期望收益为

$$P_S = bu_S(\mathrm{C}) - cv_S(\mathrm{C}), \quad (10)$$

模型 I。根据“帮助他人者被视为好人”的评估规则（表1**b**），我们有

$$g_{\mathrm{S}} = v_{\mathrm{S}}\,. \quad (11)$$

因此，将方程（11）代入方程（8）可得

$$\begin{aligned} P_{\mathrm{Z}} - P_{\mathrm{Y}} &= (g_{\mathrm{Z}}(\mathrm{G}) - g_{\mathrm{Y}}(\mathrm{G}))[P_{\mathrm{X}} - P_{\mathrm{Y}}],\\ P_{\mathrm{Z}} - P_{\mathrm{X}} &= (g_{\mathrm{Z}}(\mathrm{G}) - g_{\mathrm{X}}(\mathrm{G}))[P_{\mathrm{X}} - P_{\mathrm{Y}}], \end{aligned} \quad (12)$$

其中

$$P_{\mathrm{X}} - P_{\mathrm{Y}} = bz(1 - u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{C})) - c, \quad (13)$$

成立。$P_{\mathrm{X}} - P_{\mathrm{Y}}$关于（$x$、$y$、$z$）的零点集，在二维状态空间Δ的内部为复制子动力学提供了一族连续的不动点。这正是图2**a,b**中内部曲线PQ所描述的情形。我们首先关注不存在错误的情况（图2**a**）。由公式（12,13）可知，在边YZ上，对于线段ZR（其中$(3-\sqrt{5})/2 < z \le 1$），优良者的比例趋于

$$g_{\mathrm{Z}}(\mathrm{G}) = -\frac{z^2-3z+1}{z}, \quad (14)$$

或者，对于线段 RY（其中 $0 \le z < (3-\sqrt{5})/2$），则趋于 $g_{\mathrm{Z}} = 0$。因此，整个种群中优良者的比例（即采取合作行动者的频率）为 $g = (1-z_0)g_{\mathrm{Y}}(\mathrm{G}) + z_0 g_{\mathrm{Z}}(\mathrm{G}) = -z_0^2 + 3z_0 - 1$。将公式（14）代入公式（13），可得公式（13）在 ZR 线段上的零点集，即公式（1）中的 $z_0 = (b-2c)/(b-c)$。这表明，满足 $z = z_0$ 的点 P 是一个吸引子，其吸引域为 ZR。另一方面，线段 RY 全由不动点组成，沿线这些点的 $g_{\mathrm{Z}} = g_{\mathrm{Y}} = 0$ 得到 $P_{\mathrm{Z}} = P_{\mathrm{Y}} = 0$。转向边 XZ 上的动力学，我们有 $g_{\mathrm{Z}} = g_{\mathrm{X}} = 1$，因此 $P_{\mathrm{Z}} = P_{\mathrm{X}}$。由此可知，互惠者与合作者的动力学是中性的。在边 XY 上，显然 $z = 0$ 得到 $P_{\mathrm{X}} - P_{\mathrm{Y}} = -c < 0$，因此背叛者占优于合作者。

接下来，我们考察存在错误的情形（图2**b**）。通过数值模拟，我们发现，通常会在边 YZ 上出现吸引子 P 和排斥子 Q。由于错误率不为零，互惠者中良好形象的比例 $g_{\mathrm{Z}}(\mathrm{G})$ 始终可以取非零值。类似地，$g_{\mathrm{Z}}(\mathrm{G})$ 永远不会达到其最大值。因此，状态空间边界上不会出现连续统的边界不动点。与此相反，无论是否存在错误，方程（12、13）都成立，因此连续统的内部不动点仍然存在。考虑中性漂变或随机扰动时，特别是在存在错误的情况下，种群最终会趋于百分之百背叛者状态（节点 Y）。值得关注的是，模型 I 的全局动力学与评分（31）的情形有些相似。

模型 II。根据评估规则（表1**c**）中的留存要素，在形象动力学的均衡状态下，我们有以下方程：

$$\begin{aligned} g_{\mathrm{X}}(\mathrm{G}) &= u_{\mathrm{X}}(\mathrm{C})(1-\epsilon) + u_{\mathrm{X}}(\mathrm{D})g_{\mathrm{X}}(\mathrm{G}), \\ g_{\mathrm{Y}}(\mathrm{G}) &= u_{\mathrm{Y}}(\mathrm{C})\epsilon \quad\quad + u_{\mathrm{Y}}(\mathrm{D})g_{\mathrm{Y}}(\mathrm{G}), \\ g_{\mathrm{Z}}(\mathrm{G}) &= u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{C})(1-\epsilon) + u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{D})g_{\mathrm{Z}}(\mathrm{G}), \end{aligned} \tag{15}$$

显然，这会导出以下常数值：

$$g_{\mathrm{X}}(\mathrm{G}) = 1-\epsilon,\ g_{\mathrm{Y}}(\mathrm{G}) = \epsilon, \text{ and } g_{\mathrm{Z}}(\mathrm{G}) = 1-\epsilon. \tag{16}$$

与模型 I 形成鲜明对比的是，模型 II 的复制子动力学在状态空间中不存在内部均衡，因此我们可以看到，所有内部轨道都会收敛到状态空间的边界（图 3**a**,**b**）。事实上，互惠者与合作者之间的收益差为

$$P_{\mathrm{Z}} - P_{\mathrm{X}} = c(1-u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{C}))(1-g_{\mathrm{Z}}(\mathrm{G}))(1-2\epsilon), \tag{17}$$

其中，在内部状态空间中，$(1-u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{C}))(1-g_{\mathrm{Z}}(\mathrm{G})) \neq 0$ 成立；当错误足够小时，便有 $P_{\mathrm{Z}} - P_{\mathrm{X}} > 0$，且 $\epsilon < 1/2$。

接下来，我们来考察沿边 YZ 的互惠者与背叛者之间的动力学。对于 $x = 0$，有

$$P_{\mathrm{Z}} - P_{\mathrm{Y}} = bz(1-u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{C}))(1-2\epsilon) - c[u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{C}) + u_{\mathrm{Z}}(\mathrm{D})g_{\mathrm{Z}}(\mathrm{G})], \tag{18}$$

此外，在不存在错误的情况下（ϵ =0），

$$P_Z - P_Y = -z^2(b-c) + z(b-2c). \tag{19}$$

因此，对于 $b > 2c$，具有与公式 (1) 中相同 $z = z_0$ 的点 P 在边 YZ 上成为一个吸引子。我们还注意到，边 XZ 和 XY 上的动力学与模型 I 中的情况保持不变。基于这些原因，在没有错误的情况下，所有内部轨道都将收敛到 P，因此 P 是全局吸引子（图 3**a**）。利用公式 (9)，我们可以得出互惠者给予 C 的概率 $v_{\mathrm{Z}}(\mathrm{C})$ 等于 $z_0(2-z_0)$，因此其总体平均值为 $z_0^2(2-z_0)$。在存在错误的情况下，边 YZ 上会同时出现吸引子 P 和排斥子 Q

。因此，复制子动力学只有两个局部吸引子：P 和节点 Y。由此，全局动力学呈双稳态：种群将收敛到 P 或 Y（图 3**b**）。

模型 II 中吸引子 P 对纯下游互惠者入侵的稳定性。在此，我们证明，在不存在错误的情况下，纯下游互惠者（W）的稀有突变体，其处境不如由背叛者（Y）和互惠者（Z）组成的驻留种群。考虑采用扩展数据表**1b**中的行动规则和表**1c**中的评估规则的纯下游互惠者（PDR）。我们首先注意到 g_{W} u_{W} $g + u_{\mathrm{W}}$ g_{W} g_{W} $= z$ (G) (C) (D) (G)，因此 (G) 位于边 YZ 上。利用这一点，我们计算出 PDR 接受 C 的概率为 u_{W} $= 1 - z \cdot 0 + z\ u_{\mathrm{Z}}$ $+ u_{\mathrm{Z}}$ g_{W} $=$(C) ( ) ((C) (z D) (G)) (u_{Z}(C) $+ u_{\mathrm{Z}}$(D))，而 PDR 给出 C 的概率为 $v_{\mathrm{W}} =$( ) $\cdot 0 + z g_Z = z$。$1 - z$

类似地，综合互惠者收到 C 的概率为 $u_{\mathrm{Z}} =$ $\cdot$ $0 + z$ $(1 - z)$ (u_{Z}(C) $+ u_{\mathrm{Z}}$ (D)g_{Z}(G)) $= z > u_{\mathrm{W}}$，而综合互惠者给予 C 的概率 v_{Z}(C) 等于 v_{W}(C)。因此，突变体纯下游互惠者的期望收益 $P_{\mathrm{W}} = bu_{\mathrm{W}}$ $- cv_{\mathrm{W}}$ $P_{\mathrm{Z}} =$(C) (C) 小于常驻互惠者的期望收益 bu_{Z} $- cv_{\mathrm{Z}}$ (C) (C)。也就是说，突变体纯下游互惠者在边 YZ（包括 P）上的常驻者群体中不会被选择。

合作者、背叛者、上游互惠者和下游互惠者。我们还探讨了四种策略的进化：无条件合作者、无条件背叛者、上游互惠者和下游互惠者。下游互惠者意图帮助接受者，前提是该接受者在上一轮帮助过其他人。如果接受者没有提供帮助，下游互惠者就意图不提供帮助（表 2**b**）。如果上游互惠者在上一轮得到了帮助，那么无论接受者的形象如何，上游互惠者都意图帮助该接受者；否则，上游互惠者意图不提供帮助（表 2**a**）。

我们分别用 x、y、v 和 w 表示无条件合作者（X）、无条件背叛者（Y）、上游互惠者（V）和下游互惠者（W）的相对频率。因此，$x + y + v + w = 1$ 和 $P = xP_{\mathrm{X}} + yP_{\mathrm{Y}} + vP_{\mathrm{V}} + wP_{\mathrm{W}}$。整个种群中良好声誉所占的频率为 $g = xg_{\mathrm{X}} + yg_{\mathrm{Y}} + vg_{\mathrm{V}} + wg_{\mathrm{W}}$。接着，与方程（8）一样，我们可以用以下方程递归定义 u_S(C):

$$\begin{aligned}
u_{\mathrm{X}}(\mathrm{C}) &= x(1-\epsilon) + y\epsilon + v[u_{\mathrm{V}}(\mathrm{C})(1-\epsilon) + u_{\mathrm{V}}(\mathrm{D})\epsilon] + w[g_{\mathrm{X}}(\mathrm{G})(1-\epsilon) + g_{\mathrm{X}}(\mathrm{B})\epsilon],\\
u_{\mathrm{Y}}(\mathrm{C}) &= x(1-\epsilon) + y\epsilon + v[u_{\mathrm{V}}(\mathrm{C})(1-\epsilon) + u_{\mathrm{V}}(\mathrm{D})\epsilon] + w[g_{\mathrm{Y}}(\mathrm{G})(1-\epsilon) + g_{\mathrm{Y}}(\mathrm{B})\epsilon],\\
u_{\mathrm{V}}(\mathrm{C}) &= x(1-\epsilon) + y\epsilon + v[u_{\mathrm{V}}(\mathrm{C})(1-\epsilon) + u_{\mathrm{V}}(\mathrm{D})\epsilon] + w[g_{\mathrm{V}}(\mathrm{G})(1-\epsilon) + g_{\mathrm{V}}(\mathrm{B})\epsilon],\\
u_{\mathrm{W}}(\mathrm{C}) &= x(1-\epsilon) + y\epsilon + v[u_{\mathrm{V}}(\mathrm{C})(1-\epsilon) + u_{\mathrm{V}}(\mathrm{D})\epsilon] + w[g_{\mathrm{W}}(\mathrm{G})(1-\epsilon) + g_{\mathrm{W}}(\mathrm{B})\epsilon].
\end{aligned} \tag{20}$$

通过求解方程（3、9、20），我们可以得到 g_S(G)、u_S(C) 和 v_S(C)。将这些结果代入方程（10），即可计算收益，进而得到复制子动力学。对于模型 II，v_S（即采用策略 S 的参与者给予 C 的概率）为:

$$\begin{aligned}
v_{\mathrm{X}}(C) &= 1 - \epsilon,\\
v_{\mathrm{Y}}(C) &= \epsilon,\\
v_{\mathrm{V}}(C) &= u_{\mathrm{V}}(\mathrm{C})(1-\epsilon) + u_{\mathrm{V}}(\mathrm{D})\epsilon,\\
v_{\mathrm{W}}(C) &= g(1-\epsilon) + (1-g)\epsilon.
\end{aligned} \tag{21}$$

图4描述了四种策略在复制子动力学下的演化。图**4a**展示了各个面的边界动力学。在 X-Y-V平面上，背叛者占主导地位。对于其他三个面（X-Y-W、X-W-V 和 Y-W-V），如果$c/(1-\epsilon)b < 1$，则可能存在一系列内部不动点。我们还看到，下游与上游之间的边缘动力学是

中性的。因此，随机冲击最终可能使种群到达节点 Y，即背叛者的同质状态。

图4**b**展示了内部动力学。如果 $c/(1-\epsilon)b < 1$，平面与三维单纯形 $\Delta_4 = \{(x, y, v, w)$: $x + y + v + w = 1\}$ 存在交点。否则，Δ_4 中不存在内部不动点。图 4**b** 显示，该交集由稳定与不稳定固定点构成。根据初始条件，种群可能先演化到平面连续体中的一个稳定点。无论初始条件如何，随机扰动仍可能使种群最终收敛到节点 Y。

致谢

本研究得到 JSPS KAKENHI Grant Numbers JP19H02376（I.O、H.Y）、JP20K20651（I.O）、JP21H01568（I.O、H.Y）、JP21KK0027（I.O、H.Y）、JP22H03906（H.Y、I.O）和 JP19K21570（H.Y）的资助。资助方未曾参与研究设计、数据收集与分析、发表决定或稿件准备。我们感谢 Å. Brännström、U. Dieckmann、Y. Nakai、H. Ohtsuki 和 N. Takahashi 提出的意见。

参考文献

1. R. L. Trivers, 《互惠利他主义的演化》。Q. Rev. Biol. 46, 35–57（1971年）。

18. E. Uehara，双重交换理论、社会网络与非正式社会支持。Am. J. Sociol. 96,

43. H. Yamamoto, T. Suzuki, R. Umetani, 《间接互惠中的正当化背叛既非正当

65. J. G. Reiter, C. Hilbe, D. G. Rand, K. Chatterjee, M. A. Nowak, 《并发重复

图表

图 1

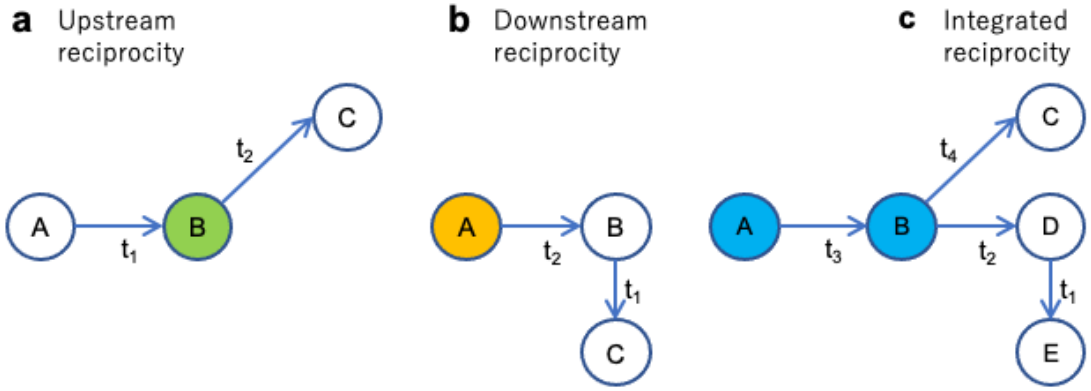


图 1. 三种间接互惠类型。 **a,** 上游互惠：首先 A 帮助 B，随后 B（上游互惠者）将收到的帮助传递给 B。惠：首先 B 帮助 C，随后 A（下游互惠者）通过提供帮助来回报 B。 **c,** 整合互惠：首先 D 帮助 E，随后 D 惠者）通过提供帮助来回报 D；接着，由于另一位综合互惠者 A 通过提供帮助来回报 B，受到此举感动的到的帮助传递给 C。之后，另一位综合互惠者也可能回报 B，而受到此举感动的 B 会再次将收到的帮助传人。

图 2

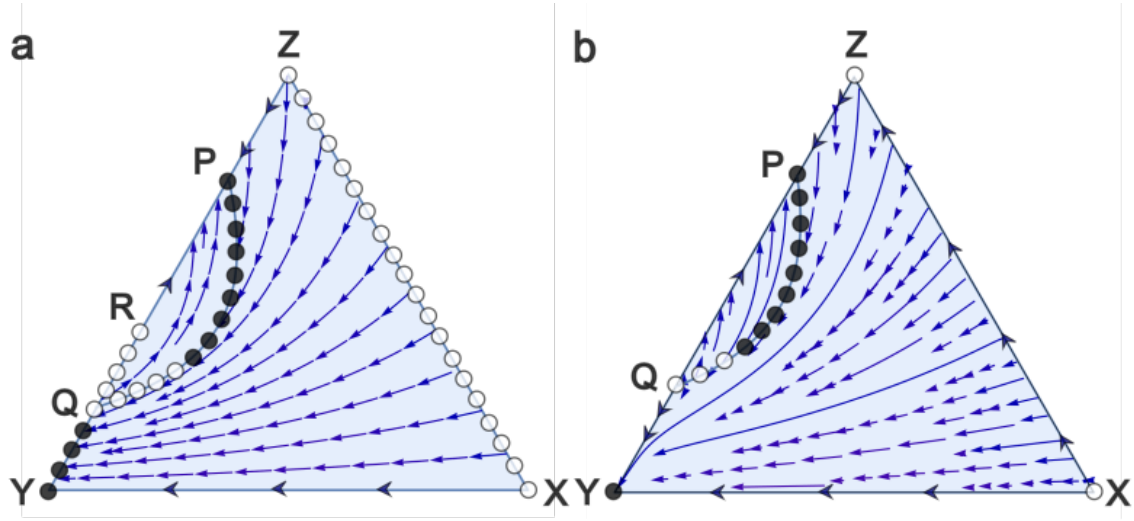


图 2. 模型 I 的整合互惠演化。面板 **a** 和 **b** 分别展示了无错误和存在错误时，无条件合作者 X、无条件背叛者 Y 以及综合互惠者 Z 的复制子动力学相图。三角形表示状态空间的一个单纯形 $\Delta = \{(x, y, z)\colon\ x + y + z = 1\}$。三角形的每个节点（X、Y 或 Z）分别对应各策略的同质状态（x、 y 或 $z = 1$）。此外，实心圆和空心圆分别表示稳定不动点和不稳定不动点。**a,** 无错误时，单纯形中有三条不动点连续体：XZ、RY 和 PQ；即使假设存在错误，只有 PQ 仍然存在，如 **b** 所示。无论是否存在错误，在考虑种群组成受到随机冲击时，内部不动点连续体 PQ 的存在都会阻止种群停留在边界吸引子 P。**b,** 具体而言，种群最终将收敛至节点 Y（百分之百背叛者状态）。参数：$c = 1, b = 5,$ (**a**) $\epsilon = 0,$ 和 (**b**) $\epsilon = 0.05$。

图3

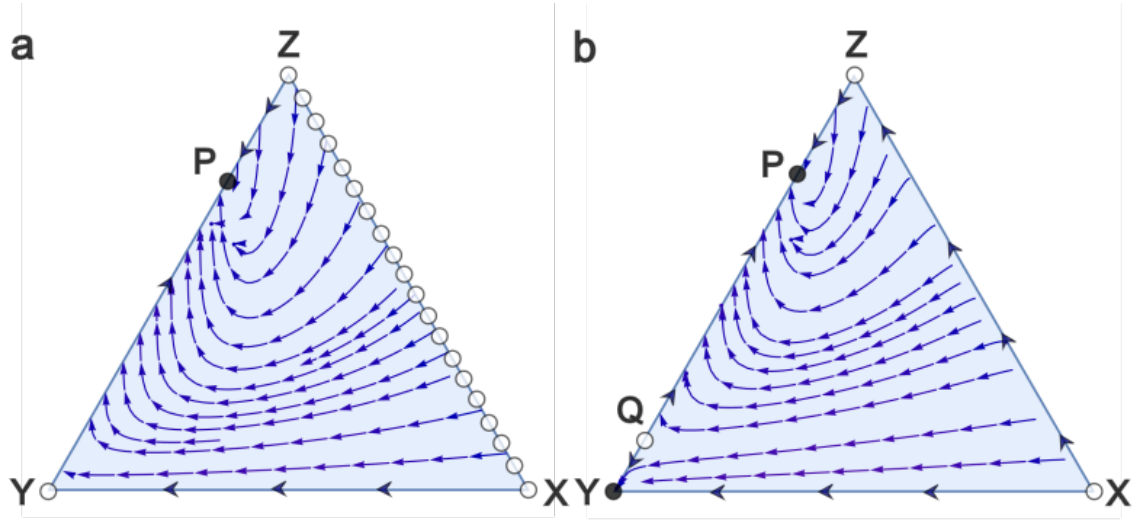


图3. 模型 II 中整合互惠的演化。 面板 **a** 和 **b** 描绘了无条件合作者 X、无条件背叛者 Y 和综合互惠者 Z 的复制子动力学相图，与图2相同。**a,** 在没有错误的情况下，动力学显示边 YZ 上的全局吸引子 P。在 P 点，综合互惠者与背叛者稳定共存。**b,** 全局动力学变为双稳态：种群最终将收敛于局部吸引子 P 或 Y（百分之百背叛者状态）。参数：$c = 1, b = 5,$ **(a)** $\epsilon = 0,$ 以及 **(b)** $\epsilon = 0.1$。

图4

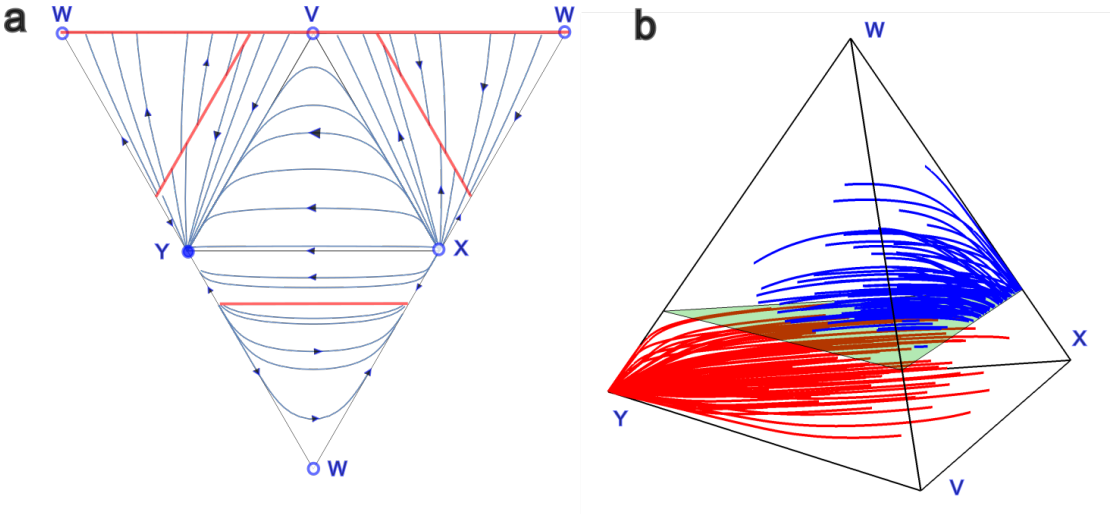


图4。传统四种策略的演化。面板**a**和**b**分别展示了无条件合作者 X、无条件背叛者 Y、上游互惠者 V 和下游互惠者 W 的复制子动力学在表面上和内部空间中的相图。**b**中的四面体单纯形表示状态空间

$$\Delta_4 = \{(x, y, v, w) : x + y + v + w = 1\}$$

。每个节点（X、Y、V 或 W）分别对应每种策略的同质状态。四面体单纯形与一个由稳定与不稳定固定点组成的平面集合相交。**a**中的红色实线表示一组边界不动点的连续统，其中 PQ、QR 和 RP 是每个三角形表面与该平面集合之间的交线。在**b**中，全局动力学表明，一方面，蓝色内部轨道正向平面上的点收敛；另一方面，红色内部轨道正趋近节点 Y，这表明节点 Y 具有局部稳定性。由于该平面集合的存在，在考虑随机波动时，演化最终可能在节点 Y 处达到百分之百背叛者状态。参数：$c = 1$、$b = 5$和$\epsilon = 0.1$.

表1

a. 行动规则

		受赠者形象	
		G	B
在上一轮	收到C	C	C
	收到D	C	D

b. 模型 I 的评估规则

		在当前轮次	
		给予C	给予D
在上一轮轮次	收到C	G	B
	收到D	G	B

c. 模型 II 的评估规则

		在当前轮次	
		给予C	给予D
在上一轮轮中	收到C	G	B
	收到D	K	K

表1. 整合互惠的行动和评估规则。

表2

a. 上游互惠行动规则

		受赠者形象	
		G	B
在上一轮轮	收到C	C	C
	收到D	D	D

b. 下游互惠的行动规则

		受赠者形象	
		G	B
在上一轮	收到C	C	D
	收到D	C	D

数据表2。上游和下游互惠的行动规则。