•综述•

随机进化稳定性研究进展

郑秀灯 李 聪 冯天娇 陶 毅*

(中国科学院动物研究所动物生态与保护生物学院重点实验室, 北京 100101)

摘要: 在过去的三十多年, 演化博弈理论及其进化稳定对策的概念不仅被广泛地应用于解释动物行为的进化, 而且也被成功地应用于分子生物学、经济学、政治学和社会学等诸多学科。然而, 在随机波动环境中演化博弈动态的随机动力学性质始终没有被清晰地认识, 并且这是一个极具挑战性的理论问题。本文简单介绍了我们最近所提出的随机进化稳定性(stochastic evolutionary stability, SES)的概念。随机进化稳定性不仅是经典进化稳定对策(evolutionarily stable strategy, ESS)概念在随机环境下的自然扩展, 而且为揭示在随机环境中动物行为的演化动态提供一个基本的理论框架。

关键词: 随机局部稳定; 随机进化稳定; 随机收敛稳定; 随机支付

Introduction of stochastic evolutionary stability

Xiudeng Zheng, Cong Li, Tianjiao Feng, Yi Tao*

Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

Abstract: Over the past 30 years, evolutionary game theory and the concept of an evolutionarily stable strategy (ESS) have been not only extensively developed and successfully applied to explain the evolution of animal behaviors, but also widely used in molecular biology, economics, politics and social sciences. However, the stochastic dynamical properties of evolutionary games in randomly fluctuating environments are still unclear. In this paper, we briefly introduce the concept of stochastic evolutionary stability (SES) that we recently proposed. The stochastic evolutionary stability not only extends the classic concept of the evolutionarily stable strategy but also provides a fundamental theoretical framework for understanding the evolutionary dynamics of animal behavior in a stochastic environment.

Key words: stochastic locally stability; stochastic evolutionary stability; stochastic convergence stability; random payoff

三十多年前, 英国著名理论进化生物学家J. Maynard Smith发表了他一生中最重要的理论著作《进化与博弈理论》(*Evolution and Theory of Games*) (Maynard Smith, 1982)。这一著作奠定了关于理解动物行为演化机制的基本理论框架, 即进化博弈理论(Evolutionary Game Theory)。

进化稳定对策(evolutionarily stable strategy, ESS)是进化博弈理论的核心概念, 它是由Maynard Smith和Price (1973)首先提出的, 并且已经成为在自然选择下分析进化稳定性的一个基本工具。按照

定义, 进化稳定对策是这样一种行为(或表现型); 如果种群中的绝大多数个体都使用这一对策, 则任何突变对策在自然选择的压力下都不可能成功侵入这个种群(Maynard Smith, 1974, 1982)。以成对相互作用的对称随机矩阵博弈为例, 一个对策 x 被称为是一个进化稳定对策, 则(i)一个 x 个体与另一个 x 个体相互作用时所获得的支付(payoff)应当大于或等于一个 y 个体与一个 x 个体相互作用时所获得的支付(对于所有可能的 y 且 $y \neq x$), 并且(ii)一个 x 个体与 y 个体相互作用时所获得的支付应当大于

收稿日期: 2020-05-23; 接受日期: 2020-06-03

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31971511)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yitao@ioz.ac.cn

一个 y 个体与另一个 y 个体相互作用时所获得的支付(Maynard Smith & Price, 1973; Maynard Smith, 1974, 1982; Hofbauer & Sigmund, 1998)。为方便计算, 可以用 $E(x, y)$ 来代表一个 x 个体与一个 y 个体相互作用时所获得的支付。因此, 进化稳定对策的定义也可表示为: 对策 x 是一个进化稳定对策当且仅当(i) $E(x, x) \geq E(y, x)$ 对于所有可能的 $y \neq x$, 或(ii) 若在(i)中等式成立 $E(x, y) > E(y, y)$ (Maynard Smith & Price, 1973; Maynard Smith, 1974, 1982; Hofbauer & Sigmund, 1998)。

若某一个对策在种群中的相对增长率(即其在种群中频率的改变速率)正比于它的期望支付, 则对策频率的演化动态可由所谓的复制方程来描述(Taylor & Jonker, 1978; Hofbauer & Sigmund, 1998)。对于 n 个可能的纯对策(pure strategy), 用 $R_1, R_2, \dots, R_n$ 表示, 若令 x_i 为对策 R_i 的频率, 则有复制方程 $\dot{x}_i = x_i((Ax)_i - xAx)$ ($i=1, 2, \dots, n$)。在这里

$x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$ 代表对策频率向量, 且 $\sum_{i=1}^n x_i = 1$, $A = (a_{ij})_{n \times n}$ 是所谓的支付矩阵(payoff matrix), 其中 $a_{ij} = E(R_i, R_j)$ ($i, j=1, 2, \dots, n$), $(Ax)_i = \sum_{j=1}^n x_j a_{ij}$ 是对策 R_i 的期望支付 ($i=1, 2, \dots, n$), $xAx = \sum_{i,j=1}^n x_i (Ax)_i = \sum_{i,j=1}^n x_i x_j a_{ij}$ 是种群平均支付(Hofbauer & Sigmund, 1998)。此外, 混合对策 x 与混合对策 y 相互作用时的支付可表示为 $E(x, y) = xAy$ 。因而, 如果 x 是一个混合ESS对策, 则 x 一定是复制方程的一个渐近稳定平衡(Hofbauer & Sigmund, 1998)。例如, 对于 $n=2$ 的情形, 支付矩阵为 $A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}$,

对策 R_1 的频率 x 的复制动力学为 $\dot{x} = x(1-x)(\pi_1 - \pi_2)$, 其中 $\pi_1 = xa_{11} + (1-x)a_{12}$, $\pi_2 = xa_{21} + (1-x)a_{22}$ 。很容易看到对策 R_1 是一个进化稳定对策当且仅当 $a_{11} > a_{21}$, 或 $a_{11} = a_{21}$, $a_{12} > a_{22}$ (Hofbauer & Sigmund, 1998)。另一方面, 关于进化博弈动力学与生态学中种群动力学之间的关系, Hofbauer和Sigmund (1998)的结果已清楚地表明, 通过引进辅助变量经典的Lotka-Volterra方程可以完全等价地转变为复制方程。

在经典矩阵博弈动力学中, 总是假定支付矩阵为常数矩阵, 即假定个体间相互作用的结果不会受

到环境随机波动的影响, 或者说假定环境本身是恒定的。很显然, 对于任意一个真实系统而言, 并不存在一个先决的原因(a priori reason)使得常数支付矩阵的假定总是成立的, 或者更严格地说真实的环境条件应当总是不断变化的和不确定的, 并且会对个体间相互作用的结果产生影响。事实上在生态学中已有大量的研究表明环境的随机波动会对种群、群落乃至生态系统的动态产生影响(May, 1973; Turchin et al, 2000; Bjørnstad & Grenfell, 2001; Lande et al, 2003; Zheng et al, 2017a)。著名理论生态学家May (1973, 2001)指出: 因为真实的环境总是不确定的和随机的, 所以出生率、环境容纳量、竞争系数以及其他一些种群参数都会或多或少地呈现出随机波动。例如, May (1973, 2001)详细分析了环境容纳量的随机波动是怎样影响一个单种种群的动力学特征。B. Spagnolo等(Spagnolo et al, 2003, 2004; La Cognata et al, 2010)分析了Lotka-Volterra系统中环境噪声所导致的一些现象, 例如, 准确定性振荡(quasideterministic oscillation)、随机共振(stochastic resonance)、噪声延迟灭绝(noise-delayed extinction)、空间模式(spatial pattern)等。因此, 当我们考虑环境随机性对于进化博弈系统(特别是矩阵博弈动态)的影响时, 一个很自然并且更具有挑战性的问题是: 怎样将经典进化稳定对策的概念扩展至在随机环境下的进化稳定性, 即随机进化稳定性(stochastic evolutionary stability, SES)。

最近, Zheng等(2017b)基于对一个两表现型离散时间随机矩阵博弈动力系统的随机局部稳定性分析, 为随机进化博弈动态及随机进化稳定性的研究奠定了一个基本的理论框架。这项研究通过引入随机支付矩阵, 试图回答两个基本问题: (i)在随机环境中怎样定义随机进化稳定性才能使它是经典进化稳定性概念的一个自然扩展? (ii)与随机进化稳定性相关联的对策(或表现型)应该具备的进化性质是什么? 这两个问题的回答对于理解和预测随机波动环境中动物行为演化具有非常重要的理论意义。

1 两表现型离散时间随机矩阵博弈动态的随机稳定性

1.1 两表现型离散时间随机矩阵博弈

考虑一个两纯对策离散时间(或离散世代)随机

矩阵博弈, 两纯对策分别用 R_1 和 R_2 表示; 随机支付矩阵为:

$$A(t) = \begin{pmatrix} a_{11}(t) & a_{12}(t) \\ a_{21}(t) & a_{22}(t) \end{pmatrix} \quad (1)$$

其中 $a_{ij}(t)$ 代表在时间步 $t \geq 0$ 、 R_i 对策者与 R_j 对策者相互作用时 R_i 对策者的支付 ($i, j = 1, 2$)。在这里我们假定支付矩阵 $A(t)$ 中的所有元素都是正随机变量, 即, 对所有可能的 $t \geq 0$, 存在 $0 < A < B$ 使得对任意 $a_{ij}(t)$ 满足 $A < a_{ij}(t) < B$ ($i, j = 1, 2$)。此外, 随机变量 $a_{ij}(t)$ 的统计学特征为:

$$\begin{aligned} \langle a_{ij}(t) \rangle &= \bar{a}_{ij} \\ \langle (a_{ij}(t) - \bar{a}_{ij})^2 \rangle &= \sigma_{ij}^2 \end{aligned}$$

对于所有 $i, j = 1, 2$,

$$\langle (a_{ij}(t) - \bar{a}_{ij})(a_{kl}(t) - \bar{a}_{kl}) \rangle = \sigma_{ij,kl}$$

对于所有 $i, j, k, l = 1, 2$, 并且对于 $s \neq t$, 我们有

$$\langle (a_{ij}(s) - \bar{a}_{ij})(a_{kl}(t) - \bar{a}_{kl}) \rangle = 0 \quad (i, j, k, l = 1, 2)$$

(即不同时间步的随机支付彼此间是相互独立的)。

令 x_t 代表在时间步 $t \geq 0$ 时对策 R_1 在种群中的频率, $1 - x_t$ 代表对策 R_2 的频率, 对策 R_1 和 R_2 在时间步 $t \geq 0$ 时的平均支付分别为:

$$\begin{aligned} \pi_{1,t} &= x_t a_{11}(t) + (1 - x_t) a_{12}(t) \\ \pi_{2,t} &= x_t a_{21}(t) + (1 - x_t) a_{22}(t) \end{aligned} \quad (2)$$

并且种群平均支付为

$$\bar{\pi}_t = x_t \pi_{1,t} + (1 - x_t) \pi_{2,t} \quad (3)$$

因此, 对策 R_1 在时间步 $t+1$ 的频率可由以下迭代方程给出

$$x_{t+1} = \frac{x_t \pi_{1,t}}{\bar{\pi}_t} = \frac{x_t^2 a_{11}(t) + x_t(1 - x_t) a_{12}(t)}{x_t^2 a_{11}(t) + x_t(1 - x_t)(a_{12}(t) + a_{21}(t)) + (1 - x_t)^2 a_{22}(t)} \quad (4)$$

更进一步, 令

$$u_t = \frac{x_t}{1 - x_t} \quad (5)$$

则迭代方程(4)等价地表示为一种更简洁的形式:

$$u_{t+1} = u_t \left[\frac{u_t a_{11}(t) + a_{12}(t)}{u_t a_{21}(t) + a_{22}(t)} \right] \quad (6)$$

1.2 边界平衡的随机局部稳定性

令 $\hat{x}$ 代表方程(4)的一个常数平衡(constant

equilibrium), 即 $\hat{x}$ 不依赖于支付矩阵 $A(t)$ 的随机性。很显然边界平衡(boundary equilibria), 也称固定态(fixation states), 是系统的常数平衡。另一方面, 如果存在 $\hat{x}$ 满足条件 $0 < \hat{x} < 1$, 则 $\hat{x}$ 被称为是系统的一个常数内平衡(constant interior equilibrium)。

依据Karlin和Lieberman (1974, 1975), 一个常数平衡 $\hat{x}$ 被称为是随机局部稳定的(stochastically locally stable, SLS)。如果对于任何 $\varepsilon > 0$ 存在 $\delta_0 > 0$ 使得

$$P(x_t \rightarrow \hat{x}) \geq \text{只要 } |x_0 - \hat{x}| > 0 \quad (7)$$

这意味着如果初始状态 x_0 充分接近 $\hat{x}$, 则当 $t \rightarrow \infty$ 时, x_t 以接近于1的概率趋于 $\hat{x}$ 。另一方面, 一个常数平衡 $\hat{x}$ 被称为是随机局部不稳定的(stochastically locally unstable, SLU), 如果

$$P(x_t \rightarrow \hat{x}) = 0 \quad \text{只要 } |x_0 - \hat{x}| > 0, \quad (8)$$

即对于任意初始状态 $x_0 \neq \hat{x}$, 系统状态 x_t 将以1的概率不会收敛于 $\hat{x}$ 。

基于以上定义, 我们首先考虑固定态 $\hat{x} = 0$ 的随机局部稳定性。很显然 $\hat{x} = 0$ 的随机局部稳定性也等价于在方程(6)中 $\hat{u} = 0$ 的随机局部稳定性。注意到方程(6)可以被改写为

$$\frac{u_{t+1}}{u_t} = \frac{a_{12}(t)}{a_{22}(t)} \left[1 + \frac{u_t (a_{11}(t) a_{22}(t) - a_{12}(t) a_{21}(t))}{u_t a_{12}(t) a_{21}(t) + a_{12}(t) a_{22}(t)} \right] \quad (9)$$

因而, 对于 $n \geq 1$, 我们有

$$\begin{aligned} \frac{1}{n} (\log u_n - \log u_0) &= \frac{1}{n} \sum_{t=0}^{n-1} \log \left(\frac{a_{12}(t)}{a_{22}(t)} \right) + \\ &\frac{1}{n} \sum_{t=0}^{n-1} \log \left[1 + \frac{u_t (a_{11}(t) a_{22}(t) - a_{12}(t) a_{21}(t))}{u_t a_{12}(t) a_{21}(t) + a_{12}(t) a_{22}(t)} \right] \end{aligned} \quad (10)$$

令

$$\mu = \left\langle \log \left(\frac{a_{12}(t)}{a_{22}(t)} \right) \right\rangle = \langle \log a_{12}(t) \rangle - \langle \log a_{22}(t) \rangle \quad (11)$$

并且定义

$$E = \left\{ \frac{1}{n} \sum_{t=0}^{n-1} \log \left(\frac{a_{12}(t)}{a_{22}(t)} \right) \rightarrow \mu \right\} \quad (12)$$

基于强大数定律, 我们有 $P(E) = 1$ 。注意到所有 $a_{ij}(t)$ 满足 $A < a_{ij}(t) < B$ ($i, j = 1, 2$)。因而, 由方程(9)可知, 如果 $u_t \rightarrow 0$, 则

$$\log \left[1 + \frac{u_t (a_{11}(t) a_{22}(t) - a_{12}(t) a_{21}(t))}{u_t a_{12}(t) a_{21}(t) + a_{12}(t) a_{22}(t)} \right] \rightarrow 0 \quad (13)$$

在以上条件下, 方程(6)意味着存在极限

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{t=0}^{n-1} \log \left(\frac{a_{12}(t)}{a_{22}(t)} \right) \leq 0 \quad (14)$$

但是, 如果 $\mu > 0$, 则这在集合 E 中是不可能的, 即

$$P(u_t \rightarrow 0) \leq P(E^C) = 0 \quad (15)$$

或者说, 如果 $\mu > 0$, 则 $\hat{u} = 0$ 是随机局部不稳定的 (SLU)。

对于 $\mu < 0$ 的情形, 由强大数律和遍历定理, 若 $\varepsilon > 0$, 则存在一个整数 $N \geq 1$, 使得事件

$$F = \left\{ \frac{1}{n} \sum_{t=0}^{n-1} \log \left(\frac{a_{12}(t)}{a_{22}(t)} \right) < \frac{\mu}{2}, \forall n \geq N \right\} \quad (16)$$

的概率满足

$$P(F) \geq 1 - \varepsilon \quad (17)$$

另一方面, 由假定 $A < a_{ij}(t) < B$ ($i, j = 1, 2$), 存在 $\delta > 0$ 使得当 $u_t < \delta$ 时, 有

$$\log \left[1 + \frac{u_t (a_{11}(t)a_{22}(t) - a_{12}(t)a_{21}(t))}{u_t a_{12}(t)a_{21}(t) - a_{12}(t)a_{22}(t)} \right] < -\frac{\mu}{4} \quad (18)$$

此外, 对于 $t \geq 0$, 方程(6)意味着

$$u_{t+1} \leq \frac{u_t B + B}{u_t A + A} = u_t \left(\frac{B}{A} \right) \quad u_0 \left(\frac{B}{A} \right)^{t+1} \quad (19)$$

因而, 只要 $u_0 < \delta_0$, 就存在 $0 < \delta_0 < \delta$ 使得 $u_t < \delta$ ($t = 0, 1, 2, \dots, N-1$)。容易看到, 对于 $n = N$, 只要 $u_0 < \delta_0$, 则在集合 F 中方程(10)和(18)会导致

$$\frac{1}{N} (\log u_N - \log u_0) < \frac{\mu}{2} - \frac{\mu}{4} = \frac{\mu}{4} < 0 \quad (20)$$

这隐含着

$$u_N < u_0 < \delta \quad (21)$$

并且, 对于所有的 $n \geq N$, 迭代方程(6)将导致 $u_n < \delta$ 。

我们仍然需要去证明在集合 F 中 $u_n \rightarrow 0$ 如果 $u_0 < \delta_0$, 即

$$P(u_n \rightarrow 0) \geq P(F) \geq 1 - \varepsilon \quad (22)$$

在以上条件下, 对所有 $n \geq N$, 方程(10)意味着

$$\frac{1}{n} (\log u_n - \log u_0) < \frac{\mu}{4} < 0 \quad (23)$$

或

$$\log u_n < \log u_0 + \frac{n\mu}{4} \rightarrow -\infty \quad (24)$$

即 $u_n \rightarrow 0$ 。

所有以上的分析表明 $\hat{x} = 0$ 是随机局部稳定的

SLS当且仅当

$$\left\langle \log \left(\frac{a_{22}(t)}{a_{12}(t)} \right) \right\rangle = \langle \log a_{22}(t) \rangle - \langle \log a_{12}(t) \rangle > 0 \quad (25)$$

假定所有随机支付的方差都充分小, 或随机支付都充分接近它们的期望值, 则有近似表达:

$$\langle \log a_{12}(t) \rangle = \log \bar{a}_{12} - \frac{\sigma_{12}^2}{2\bar{a}_{12}} + o(\sigma^2) \quad (26)$$

$$\langle \log a_{22}(t) \rangle = \log \bar{a}_{22} - \frac{\sigma_{22}^2}{2\bar{a}_{22}} + o(\sigma^2)$$

其中 $\sigma^2 = \max\{\sigma_{11}^2, \sigma_{12}^2, \sigma_{21}^2, \sigma_{22}^2\}$ 。因此, 如果 σ^2 充分小, 则

$\hat{x} = 0$ 是随机局部稳定的SLS, 如果

$$\log \left(\frac{\bar{a}_{22}}{\bar{a}_{12}} \right) > \frac{1}{2} \left(\frac{\sigma_{22}^2}{\bar{a}_{22}^2} - \frac{\sigma_{12}^2}{\bar{a}_{12}^2} \right) \quad (27)$$

类似于 $\hat{x} = 0$ 的随机局部稳定性, 边界平衡 $\hat{x} = 1$ 是随机局部稳定的SLS, 如果

$$\log \left(\frac{\bar{a}_{11}}{\bar{a}_{21}} \right) > \frac{1}{2} \left(\frac{\sigma_{11}^2}{\bar{a}_{11}^2} - \frac{\sigma_{21}^2}{\bar{a}_{21}^2} \right) \quad (28)$$

在这一部分的最后, 我们还需要考虑在退化情形下边界平衡 $\hat{x} = 0$ 的随机局部稳定性。所谓退化情形是指对于所有时间步 $t \geq 0$, 我们有 $a_{12}(t) = a_{22}(t)$ 。在这种情形下, $\hat{x} = 0$ 是随机局部稳定的 (SLS)当且仅当

$$\left\langle \frac{a_{21}(t)}{a_{22}(t)} - \frac{a_{11}(t)}{a_{22}(t)} \right\rangle = \left\langle \frac{a_{21}(t)}{a_{22}(t)} \right\rangle - \left\langle \frac{a_{11}(t)}{a_{22}(t)} \right\rangle > 0 \quad (29)$$

(证明从略, 有兴趣的读者可参见(Zheng et al, 2017b))。同样, 注意到

$$\begin{aligned} \left\langle \frac{a_{11}(t)}{a_{22}(t)} \right\rangle &= \frac{\bar{a}_{11}}{\bar{a}_{22}} + \frac{\bar{a}_{11}\sigma_{22}^2}{\bar{a}_{22}^3} - \frac{\sigma_{11,22}}{\bar{a}_{22}^2} + o(\sigma^2) \\ \left\langle \frac{a_{21}(t)}{a_{22}(t)} \right\rangle &= \frac{\bar{a}_{21}}{\bar{a}_{22}} + \frac{\bar{a}_{21}\sigma_{22}^2}{\bar{a}_{22}^3} - \frac{\sigma_{21,22}}{\bar{a}_{22}^2} + o(\sigma^2) \end{aligned} \quad (30)$$

因此, 若 σ^2 充分小, 则 $\hat{x} = 0$ 是随机局部稳定的 (SLS), 如果

$$\frac{\bar{a}_{21} - \bar{a}_{11}}{\bar{a}_{22}} > \frac{\sigma_{21,22} - \sigma_{11,22}}{\bar{a}_{22}^2 + \sigma_{22}^2} \quad (31)$$

类似地, 若对于所有时间步 $t \geq 0$, 我们有 $a_{11}(t) = a_{21}(t)$, 则边界平衡 $\hat{x} = 1$ 是随机局部稳定的SLS, 如果

$$\frac{\bar{a}_{12} - \bar{a}_{22}}{\bar{a}_{11}} > \frac{\sigma_{11,12} - \sigma_{11,22}}{\bar{a}_{11}^2 + \sigma_{11}^2} \quad (32)$$

1.3 常数内平衡的随机局部稳定性

令 $\hat{x}$ 是方程(4)满足条件 $0 < \hat{x} < 1$ (或 $\hat{x} \in (0, 1)$) 的一个常数内平衡。则 $\hat{u} \hat{= x} / (1 - x)$ 也一定是方程(6)的一个常数平衡。容易看到, 对于所有的时间步 $t \geq 0$, 若

$$\hat{u}(a_{11}(t) - a_{21}(t)) = a_{22}(t) - a_{12}(t) \quad (33)$$

则随机支付矩阵 $A(t)$ 可表示为

$$\begin{pmatrix} a_{21}(t) + z(t) & a_{12}(t) \\ a_{21}(t) & a_{12}(t) + \hat{u}z(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11}(t) & a_{22}(t) - \hat{u}z(t) \\ a_{11}(t) - z(t) & a_{22}(t) \end{pmatrix} \quad (34)$$

其中 $z(t) = a_{11}(t) - a_{21}(t)$ 。也注意到

$$\hat{u} = \frac{\bar{a}_{22} - \bar{a}_{12}}{\bar{a}_{11} - \bar{a}_{21}} \quad (35)$$

则常数内平衡 $\hat{x}$ 可表示为

$$\hat{x} = \frac{\bar{a}_{12} - \bar{a}_{22}}{\bar{a}_{12} - \bar{a}_{22} + \bar{a}_{21} - \bar{a}_{11}} \quad (36)$$

由方程(34), 方程(6)可被改写为

$$u_{t+1} = u_t \left(\frac{u_t a_{21}(t) + u_t z(t) + a_{12}(t)}{u_t a_{21}(t) + \hat{u}z(t) + a_{12}(t)} \right) \quad (37)$$

由此方程, 我们可得到

$$\begin{aligned} u_{t+1} - \hat{u} &= (u_t - \hat{u}) \left(\frac{u_t a_{21}(t) + u_t z(t) + \hat{u}z(t) + a_{12}(t)}{u_t a_{21}(t) + \hat{u}z(t) + a_{12}(t)} \right) \\ &= (u_t - \hat{u}) \left(\frac{u_t a_{11}(t) + a_{22}(t)}{u_t a_{21}(t) + a_{22}(t)} \right) \end{aligned} \quad (38)$$

很容易看到, 若 $u_t - \hat{u} > 0$ (或 $u_t - \hat{u} < 0$), 则 $u_{t+1} - \hat{u} > 0$ (或 $u_{t+1} - \hat{u} < 0$)。此外, 通过一些简单的运算我们也可得到

$$\begin{aligned} \frac{u_t a_{11}(t) + a_{22}(t)}{u_t a_{21}(t) + a_{22}(t)} &= \left[\frac{\hat{u}a_{11}(t) + a_{22}(t)}{\hat{u}a_{21}(t) + a_{22}(t)} \right] \times \\ &\left[1 - \frac{a_{22}(t)z(t)(u_t - \hat{u})}{(\hat{u}a_{11}(t) + a_{22}(t))(u_t a_{21}(t) + a_{22}(t) + (u_t - \hat{u})a_{21}(t))} \right] \end{aligned} \quad (39)$$

也注意到

$$\begin{aligned} \log \left(\frac{\hat{u}a_{11}(t) + a_{22}(t)}{\hat{u}a_{21}(t) + a_{22}(t)} \right) &= -\log \left(\frac{ua_{21}(t) + a_{22}(t)}{ua_{11}(t) + a_{22}(t)} \right) = \\ &= -\log \left(1 - \frac{\hat{x}z(t)}{\hat{x}a_{11}(t) + (1 - \hat{x})a_{22}(t)} \right) \end{aligned} \quad (40)$$

因此, 类似于关于边界平衡的局部随机稳定性的分析, 我们有: 常数内平衡 $\hat{x} \hat{= u} / (1 + u)$ 是随机局部稳

定的(SLS)当且仅当

$$\begin{aligned} \left\langle \log \left(\frac{\hat{u}a_{21}(t) + a_{22}(t)}{\hat{u}a_{11}(t) + a_{22}(t)} \right) \right\rangle &= \\ \left\langle \log \left[1 - \frac{\hat{x}z(t)}{\hat{x}a_{11}(t) + (1 - \hat{x})a_{22}(t)} \right] \right\rangle &> 0. \end{aligned} \quad (41)$$

同样, 若 σ^2 充分小, 则我们有近似

$$\begin{aligned} \langle \log(\hat{u}\hat{a}_{11}(t) + a_{22}(t)) \rangle &= \log(u\bar{a}_{11} + \bar{a}_{22}) - \\ &\frac{\hat{u}^2 \sigma_{11}^2 + \sigma_{22}^2 + 2u\sigma_{11,22}}{2(\hat{u}\bar{a}_{11} + \bar{a}_{22})^2} + o(\sigma^2) \\ \langle \log(\hat{u}\hat{a}_{21}(t) + a_{22}(t)) \rangle &= \log(u\bar{a}_{21} + \bar{a}_{22}) - \\ &\frac{\hat{u}^2 \sigma_{21}^2 + \sigma_{22}^2 + 2u\sigma_{21,22}}{2(\hat{u}\bar{a}_{21} + \bar{a}_{22})^2} + o(\sigma^2) \end{aligned} \quad (42)$$

因而, $\hat{x} \hat{= u} / (1 + u)$ 是随机局部稳定的(SLS)如果

$$\begin{aligned} \log \left(\frac{\hat{u}\bar{a}_{21} + \bar{a}_{22}}{\hat{u}\bar{a}_{11} + \bar{a}_{22}} \right) &> \\ \frac{1}{2} \left[\frac{\hat{u}^2 \sigma_{21}^2 + 2u\sigma_{21,22} + \sigma_{22}^2}{(\hat{u}\bar{a}_{21} + \bar{a}_{22})^2} - \frac{u^2 \sigma_{11}^2 + 2u\sigma_{11,22} + \sigma_{22}^2}{(u\bar{a}_{11} + \bar{a}_{22})^2} \right] &> 0 \end{aligned} \quad (43)$$

2 随机进化稳定性

怎样将经典进化稳定性的概念(即进化稳定对策, ESS)扩展至在随机环境中的随机进化稳定性是至关重要的。一般而言, 随机进化稳定对策(stochastically evolutionarily stable (SES) strategy)是这样一种行为(或表现型): 如果种群中的所有个体都使用这一对策, 则任何突变对策, 或至少是轻微突变对策, 能够成功侵入种群的概率任意小(Zheng et al, 2017b)。更严格地讲, 一个频率向量 $\hat{x}$ 所代表的对策是随机进化稳定的SES, 则, 如果对于任何 $x \neq \hat{x}$ (或至少 x 是轻微的不同于 $\hat{x}$), 且当种群中大多数个体都使用 $\hat{x}$ 时, $\hat{x}$ 的固定态(即 $\hat{x}$ 的频率为1的状态)是随机局部稳定的SLS (Zheng et al, 2017b)。

随机支付矩阵 $A(t)$ 也可以表示为:

$$A(t) = \begin{pmatrix} \bar{a}_{11} & \bar{a}_{12} \\ \bar{a}_{21} & \bar{a}_{22} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} b_{11}(t) & b_{12}(t) \\ b_{21}(t) & b_{22}(t) \end{pmatrix} = \bar{A} + B(t) \quad (44)$$

其中 $\bar{A}$ 是常数矩阵, $B(t)$ 是随机矩阵且 $\langle b_{ij}(t) \rangle = 0$ ($i, j = 1, 2$)。令 $x = (x, 1 - x)$ 和 $\hat{x} = (\hat{x}, 1 - \hat{x})$ 分别代

表两个混合对策, 则 $\mathbf{x}$ 与 $\hat{\mathbf{x}}$ 成对相互作用的支付矩阵可表示为:

$$\begin{pmatrix} a_t & b_t \\ c_t & d_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{x}\mathbf{A}(t)\mathbf{x} & \mathbf{x}\mathbf{A}(t)\hat{\mathbf{x}} \\ \hat{\mathbf{x}}\mathbf{A}(t)\mathbf{x} & \hat{\mathbf{x}}\mathbf{A}(t)\hat{\mathbf{x}} \end{pmatrix} \quad (45)$$

很容易看到, 若 $\hat{\mathbf{x}} = (0, 1)$, 则我们有

$$\begin{aligned} \bar{d} &= \langle \hat{\mathbf{x}}\mathbf{A}(t)\mathbf{x} \rangle = \bar{a}_{22} \\ \bar{b} &= \langle \mathbf{x}\mathbf{A}(t)\hat{\mathbf{x}} \rangle = \bar{a}_{22} + x(\bar{a}_{12} - \bar{a}_{22}) \\ \sigma_d^2 &= \langle (\hat{\mathbf{x}}\mathbf{B}(t)\mathbf{x})^2 \rangle = \sigma_{22}^2 \\ \sigma_b^2 &= \langle (\mathbf{x}\mathbf{B}(t)\hat{\mathbf{x}})^2 \rangle = (1-x)^2\sigma_{22}^2 + x^2\sigma_{12}^2 \end{aligned} \quad (46)$$

因而, 在一个仅由 $\mathbf{x}$ 个体和 $\hat{\mathbf{x}}$ 个体构成的种群中, 如果

$$\begin{aligned} \log \left[1 + x \left(\frac{\bar{a}_{12} - \bar{a}_{22}}{\bar{a}_{22}} \right) \right] < \\ \frac{1}{2} \left[\frac{(1-x)^2\sigma_{22}^2 + x^2\sigma_{12}^2}{(\bar{a}_{22} + x(\bar{a}_{12} - \bar{a}_{22}))^2} - \frac{\sigma_{22}^2}{\bar{a}_{22}^2} \right] \end{aligned} \quad (47)$$

则 $\hat{\mathbf{x}}$ 的固定态是随机局部稳定的SLS。当然, 我们也很容易看到当 $x \rightarrow 0$ 但 $x \neq 0$ 时, 上述条件可被改写为

$$\bar{a}_{22}^2(\bar{a}_{12} - \bar{a}_{22}) > \bar{a}_{12}\sigma_{22}^2 \quad (48)$$

(Zheng et al, 2017b)。

以上分析表明对策 $\hat{\mathbf{x}} = (0, 1)$ 是随机进化稳定的SES当且仅当

$$\sigma_{22}^2 < \left(\frac{\bar{a}_{22}}{\bar{a}_{12}} - 1 \right) \bar{a}_{22}^2 \quad (49)$$

类似地, 对策 $\hat{\mathbf{x}} = (1, 0)$ 是随机进化稳定的SES当且仅当

$$\sigma_{11}^2 < \left(\frac{\bar{a}_{11}}{\bar{a}_{21}} - 1 \right) \bar{a}_{11}^2 \quad (50)$$

另外, 若随机支付矩阵 $\mathbf{A}(t)$ 满足条件 $a_{11}(t) = a_{21}(t) + z(t)$, $a_{22}(t) = a_{12}(t) + \hat{u}z(t)$, 其中 $\hat{u} = x/(1-x)$, 并且 $a_{12}(t)$ 、 $a_{21}(t)$ 以及 $z(t)$ 是相互独立的随机变量, 则混合对策 $\hat{\mathbf{x}} = (\hat{x}, 1-x)$ 是随机进化稳定的SES当且仅当

$$\bar{z}\bar{d}^2 + \bar{z}\sigma_{21}^2\hat{x}^2 + \bar{z}\sigma_{12}^2(1-x)^2 - \bar{d}\sigma_z^2x > 0 \quad (51)$$

其中

$$\bar{d} = \bar{z}\hat{x} + \bar{a}_{21}x + \bar{a}_{12}(1-x) > 0 \quad (52)$$

(证明从略, 有兴趣的读者可参见 Zheng et al (2017b))。

通过以上分析, 我们不仅将由Maynard Smith

和Price (1973)所提出的经典进化稳定性的概念自然扩展至随机环境中的随机进化稳定性, 而且也清楚地表明经典进化稳定性的概念应当被看作是随机进化稳定性的一个特例。

3 总结

进化稳定对策是近代进化生物学中最重要的概念之一, 它的意义不仅在于为理解动物行为的演化机制提供了一个基本的理论框架, 而且也为经济学、社会学、人类学、政治学等领域的研究提供了新的视角(Hofbauer & Sigmund, 1998; Nowak, 2006)。当然, 更一般地讲, 进化稳定对策是纳什均衡(Nash equilibrium)的一个特例, 或者说一个进化稳定对策(ESS)一定是一个纳什均衡, 但一个纳什均衡不一定是一个进化稳定对策(Hofbauer & Sigmund, 1998)。

2004年以来, 有关有限种群中统计随机性(demographic statistics)对于进化博弈动态影响的研究受到了人们的高度关注(Nowak et al, 2004; Nowak, 2006), 特别是Nowak等在弱选择(weak selection)条件下提出的所谓“三分之一律”的结果被认为是合作行为进化出现的一个重要机制(Nowak et al, 2004; Nowak, 2006)。虽然统计随机性对进化博弈动态的影响的研究在理论上已取得非常重要的进展, 但有关环境随机性对进化博弈动态的影响的研究始终没有取得明显的进展。事实上早在20世纪90年代就已有学者注意到环境的随机波动不仅会对进化博弈动力学的性质产生重要的影响, 而且怎样定义在随机环境下进化稳定性的概念也是一个极具挑战的理论问题(Foster & Young, 1990)。

这篇短文简单介绍了我们在2017年以一个两表现型离散世代随机矩阵博弈的随机稳定性分析为基础所提出的随机进化稳定性的概念(Zheng et al, 2017b)。我们的结果不仅扩展了经典进化稳定性的概念, 而且为分析在随机环境中动物行为的演化动态提供了一个基本的理论框架。一些更进一步的结果, 例如环境噪声如何促进动物行为多样性进化的随机局部稳定性和弱选择可以过滤动物行为进化的环境噪声, 请参见(Zheng et al, 2017b, 2018; Li et al, 2019)。我们有理由相信随机进化稳定性的概念将会对进化博弈理论, 特别是进化博弈动力学的发展产生重要的影响。

参考文献

- Bjørnstad ON, Grenfell BT (2001) Noisy clockwork: Time series analysis of population fluctuations in animals. *Science*, 293, 638–643.
- Foster D, Young P (1990) Stochastic evolutionary game dynamics. *Theoretical Population Biology*, 38, 219–232.
- Hofbauer J, Sigmund K (1998) *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Karlin S, Lieberman U (1974) Random temporal variation in selection intensities: Case of large population size. *Theoretical Population Biology*, 6, 355–382.
- Karlin S, Liberman U (1975) Random temporal variation in selection intensities: One-locus two-allele model. *Journal of Mathematical Biology*, 2, 1–17.
- La Cognata A, Valenti D, Dubkov AA, Spagnolo B (2010) Dynamics of two competing species in the presence of Lévy noise sources. *Physical Review E*, 82, 011121.
- Lande R, Engen S, Saether BE (2003) *Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation*. Oxford University Press, New York.
- Li C, Zheng XD, Feng TJ, Wang MY, Lessard S, Tao Y (2019) Weak selection can filter environmental noise in the evolution of animal behavior. *Physical Review E*, 100, 052411.
- Maynard Smith J (1974) The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, 47, 209–221.
- Maynard Smith J (1982) *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith J, Price G (1973) The logic of animal conflict. *Nature*, 264, 15–18.
- May RM (1973) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- May RM (2001) *Stability and Complexity in Model Ecosystems: Princeton Landmarks in Biology*. Princeton University, Princeton, NJ.
- Nowak MA (2006) *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equation of Life*. Harvard University Press, Cambridge.
- Nowak MA, Sasaki A, Taylor C, Fudenberg D (2004) Emergence of cooperation and evolutionary stability in finite populations. *Nature*, 428, 646–650.
- Spagnolo B, Fiasconaro A, Valenti D (2003) Noise induced phenomena in Lotka-Volterra systems. *Fluctuation and Noise Letters*, 3, L177–L185.
- Spagnolo B, Valenti D, Fiasconaro A (2004) Noise in ecosystems: A short review. *Mathematical Biosciences and Engineering*, 1, 185–211.
- Taylor PD, Jonker LB (1978) Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Mathematical Biosciences*, 40, 145–156.
- Turchin P, Oksanen L, Ekerholm P, Oksanen T, Henttonen H (2000) Are lemmings prey or predators? *Nature*, 405, 562–565.
- Zheng XD, Deng LL, Qiang WY, Cressman R, Tao Y (2017a) Limiting similarity of competitive species and demographic stochasticity. *Physical Review E*, 95, 042404.
- Zheng XD, Li C, Lessard S, Tao Y (2017b) Evolutionary stability concepts in a stochastic environment. *Physical Review E*, 96, 032414.
- Zheng XD, Li C, Lessard S, Tao Y (2018) Environmental noise could promote stochastic local stability of behavioral diversity evolution. *Physical Review Letters*, 120, 218101.

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 周玉荣)