演化博弈论中的“博弈”概念及其理论价值

The Concept of “Game” and Its Theoretical Roles in Evolutionary Game Theory

张明君 /ZHANG Mingjun

（复旦大学哲学学院，上海，200433）
（School of Philosophy, Fudan University, Shanghai, 200433）

摘　要：作为一种跨学科的理论框架，演化博弈论广泛应用于生物学和社会科学的研究中。刘闯认为，完整意义上的“博弈”概念在经济学等社会科学的演化博弈论研究中必不可少，但在生物学的科学解释中没有地位；由于演化博弈论所使用的复制子方程与理论生态学中的洛特卡－沃尔泰拉（LV）方程具有数学等价性，生物学中的演化博弈论最好让位于不依赖“博弈”概念的、使用LV方程等工具的演化理论。本文试图论证：无论是在生物学还是在社会科学领域，演化博弈论对“博弈”概念采用的都是同一种技术性的“薄”定义，该定义为演化博弈论提供了一种统一的分析框架；考虑到适用范围和表征能力的差异性，生物学中的演化博弈论不能被使用LV方程等工具的理论所取代。

关键词：演化博弈论　博弈　复制子方程　LV方程　表征能力

Abstract: As an interdisciplinary theoretical framework, evolutionary game theory (EGT) has been widely applied in the study of biology and social sciences. Chuang Liu has argued that the concept of “game” in its full sense is indispensable in the study of EGT in social sciences such as economics, but has no place in scientific explanations in biology; since the replicator equations used in EGT are mathematically equivalent to the Lotka-Volterra (LV) equations in theoretical ecology, EGT in biology had better give way to theories that do not rely on the concept of “game” and use tools such as the LV equations. This article argues that, in both biology and social sciences, EGT adopts the same technical “thin” definition of the “game” concept, which provides a unified analytical framework for EGT. Given the differences in scope of application and representational capacity, EGT in biology cannot be replaced by theories using tools such as the LV equations.

Key Words: Evolutionary game theory; Game; Replicator equations; LV equations; Representational capacity

中图分类号：F224.32; O225　DOI: 10.15994/j.1000-0763.2025.05.005　CSTR: 32281.14.jdn.2025.05.005

引　言

博弈论最初用于研究人的经济行为，[1]由生物学家引入演化生物学后，经过改造与发展，逐渐形成了“演化博弈论”的理论体系。[2]，[3]演化博弈论是社会科学理论成功迁移到生物学的经典案例，其发展成果近来又被重新引入人文社会科学的研究。[4]-[6]该理论不仅提供了一种重要的建模策略，更代表了一种独特的看待和理解世界的方式。作为一种极具潜力的跨学科理论框架，演化博弈论越来越受到生物学家、经济学家、社会学家、人类学家和哲学家的关注。

在演化博弈论蓬勃发展的同时，科学哲学家们也在对这一理论的概念基础和方法论问题

基金项目：上海市浦江人才计划（项目编号：2022PJC017）。
收稿日期：2023年8月22日；**返修日期：**2025年1月14日
作者简介：张明君（1990–）男，山东青州人，复旦大学哲学学院讲师，研究方向为生物学哲学、一般科学哲学以及公众理解科学。Email: mingjunzhang@fudan.edu.cn

进行系统性反思。其中，刘闯在近期的一篇论文中提出，完整意义上的“博弈”（game）概念在经济学等社会科学的演化博弈论研究中必不可少，但在生物学的科学解释中没有地位。[7]一方面，完整意义上的博弈要求参与者是某种程度上的“行动者”，即具有在策略间进行选择的能力，而生物学中的演化博弈论所研究的案例大多不符合这一要求；另一方面，由于演化博弈论所使用的核心动力学方程（复制子方程）与理论生态学中的洛特卡–沃尔泰拉方程（Lotka-Volterra equations，简称LV方程）具有数学上的等价性，生物学中的演化博弈论最好让位于不依赖“博弈”概念的、使用LV方程等工具的演化理论。

这种观点在很大程度上挑战了人们对演化博弈论在生物学中的重要性的传统理解。演化博弈论最初且最经典的应用领域是生物学。如果“博弈”概念在生物学的科学解释中没有地位，并且生物学中的演化博弈论可以被其他理论所代替，那么演化博弈论在生物学中不仅变得名不副实，其重要性也会大大下降，甚至变得可有可无。

本文旨在对刘闯的观点进行系统性的分析、批判与反思，并试图论证：

（1）无论是在生物学还是在社会科学领域，演化博弈论对于“博弈”概念采用的都是同一种技术性的“薄”定义（即不要求博弈的参与者具备选择策略的能力）。虽然这种薄定义不符合刘闯对于“博弈”的理解，但并不妨碍它在演化博弈论的分析框架中发挥重要的理论作用。

（2）数学上的等价性不等同于适用性上的等价性，基于复制子方程的演化博弈论模型和基于LV方程的理论生态学模型适合解决的问题类型并不完全相同。演化博弈论本质上是基于个体的建模理论，其表征能力在很多情形下超越了基于微分方程的种群动力学模型。因此，生物学中的演化博弈论不能被基于LV方程等工具的其他理论所完全取代。

一、从博弈论到演化博弈论

为了便于讨论，在考察刘闯的观点之前，有必要简要介绍一下演化博弈论的发展历史和基本内容。

演化博弈论起源于经济学中的博弈论。博弈论的思想有着悠久的历史，但系统地将其形式化的工作最早是由冯·诺依曼和奥斯卡·摩根斯顿（Oskar Morgenstern）共同完成的。他们的合著《博弈论与经济行为》（*Theory of Games and Economic Behavior*）是公认的博弈论研究领域的经典之作。[1]

在博弈论中，一场博弈一般包含三个核心要素：博弈者（player）、策略（strategy）和收益（pay-off）。我们可以通过著名的“囚徒困境”（prisoner’s dilemma）博弈来理解这三个要素。假设两人被指控合伙犯罪，在不同的房间里分别接受审讯；每个人可以选择保持沉默或出卖同伙。当两人都保持沉默时，各自被判入狱1年；当两人都出卖对方时，各自被判入狱3年；当一人保持沉默而另一人出卖对方时，前者被判入狱5年，而后者无罪释放。我们可以认为这里存在着一场博弈：两名犯罪嫌疑人是博弈者；保持沉默或出卖同伙是博弈者可以选择的策略；当两人都做出选择后，各自被判入狱的年数则是他们的收益（入狱年数越多，收益越低）。整场博弈可以用表1中的收益矩阵（pay-off matrix）来表示。值得注意的是，每个犯罪嫌疑人的收益不仅取决于自己的策略选择，还受到同伙策略选择的影响，这一特征也正是该场景能够构成一场“博弈”的关键。

表1 “囚徒困境”博弈的收益矩阵

		囚徒2	
		保持沉默	出卖同伙
囚徒1	保持沉默	-1, -1	-5, 0
	出卖同伙	0, -5	-3, -3

注：每组数值分别代表囚徒1和囚徒2的收益

博弈论要解决的核心问题之一是：一个理性的博弈者应采取何种策略才能使自身收益最大化？在“囚徒困境”博弈中，理性的博弈者应该始终选择出卖同伙，因为无论对方选择何种策略，出卖同伙的收益都要高于保持沉默。然而，

吊诡的是，由于每个理性的博弈者都会选择出卖同伙，结果两人各自被判入狱3年，反而不如都保持沉默时的收益高。每个人都按照理性原则做出了选择，得到的却不是最优结果，这也正是该类型的博弈被称为“困境”的原因。

博弈论被引入演化生物学后，主要用于研究生物表型（phenotype）的演化。[2]，[3] 与经典博弈论类似，演化博弈论中的博弈也包含三个核心要素：博弈者、策略和收益。但与此同时，两种理论在以下三个方面存在显著差异：[8]

（1）博弈者的性质：在经典博弈中，博弈者被视为理性的行动者，其策略选择取决于哪种策略能使自己的收益最大化。而在演化博弈中，博弈者通常被视为没有或仅具备有限理性的个体，它们会采取何种策略不必是理性选择的结果（在某些环境条件下，生物个体采取何种策略甚至可以完全由其基因型所决定）。

（2）收益的含义：在经典博弈中，博弈者的收益一般被理解为经济学意义上的效用（utility），可以用博弈者所偏好的任何东西来衡量。例如，在“囚徒困境”博弈中，人身自由的时间长度就可以用来衡量收益。而在演化博弈中，收益被理解为个体经过博弈后适应度（fitness）的改变。在生物演化的背景下，适应度大致可以理解为生物生存下来并成功繁殖后代的能力，通常用后代数量的期望值来估计。

（3）研究目标：经典博弈论主要用于预测或解释理性行动者在博弈场景下的策略选择，而演化博弈论则侧重于研究采用不同策略的个体之间的博弈如何影响这些策略在种群中的分布与演化。

为了更好地理解演化博弈与经典博弈的异同，不妨以演化博弈论中著名的“鹰鸽博弈”（Hawk-Dove Game）为例进行阐述。[2]，[3] 假设有一份总量为V的资源；生物个体作为博弈者，可以采取鹰派或鸽派策略来试图获取这份资源。当博弈双方都采取鹰派策略时，各有1/2的概率获胜从而获得全部资源，另有1/2的概率失败从而付出代价C，因此期望收益各为$(V-C)/2$；当鹰派个体遇到鸽派个体时，前者获得全部资源V，后者收益为0；当博弈双方都采取鸽派策略时，两者平分资源，各获得$V/2$。假设一个生物种群中鹰派个体的比例为p，种群中的个体两两随机配对进行博弈；生物个体采用何种策略由其出生时的基因型所决定，在博弈过程中不发生改变；个体通过无性生殖的方式进行繁殖，并且子代会完美地遗传亲代的性状；所有个体在博弈之前具有相同的本底适应度（baseline fitness），而博弈之后的收益则代表适应度的改变；当鹰派个体与鸽派个体的期望收益不同时，下一代中采取两种策略的个体比例就会发生改变，这样种群便发生了演化。

表2“鹰鸽博弈”的收益矩阵

		博弈者2	
		鹰派	鸽派
博弈者1	鹰派	$(V-C)/2$, $(V-C)/2$	V, 0
	鸽派	0, V	$V/2$, $V/2$

演化博弈论最初被用于研究自然界中生物性状的演化，这些性状通常被认为是通过基因遗传在代际之间进行传递的。然而，当这一理论被重新引入社会科学领域，用于研究人的社会行为时，上述假设就不完全适用了。虽然社会行为的产生确实需要某些基因的存在作为基础，但很多社会行为本身并非直接通过基因遗传，而是通过学习和模仿等文化遗传的方式从他人那里习得的。因此，用于研究社会行为的演化博弈论模型更多地采用文化演化或文化演化与生物演化相结合的建模方式。

二、演化博弈论中的“博弈”概念

刘闯认为，“博弈应该包含三个基本元素：行动者、策略和收益；它构成了一种动态的利益冲突。诚然，行动者并不必然理性，但参与者需要成为某程度上的‘行动者’。行动者最基本的性质是做出选择。选择某种行为可能不是理性的，甚至可能不是深思熟虑的，但它必须有选择的意味。”（[7]，p.29）

根据这种对“博弈”的理解，不仅无生命的物体（如石块）不能被视为博弈者，生物学

中演化博弈论所研究的大多数对象都不能被视为博弈的参与者——因为它们都不具备在策略间做出选择的能力。例如，在经典的“鹰鸽博弈”中，生物个体是采取鹰派策略还是鸽派策略，完全由其出生时携带的基因型决定，生物本身并不能选择采取何种策略。因此，根据刘闯对“博弈”概念的理解，这些生物个体都不能被视为行动者，它们之间的交互也不能算作真正的博弈。

但与此同时，刘闯认为，当演化博弈论被重新引入经济学等社会科学用以研究人类行为时，完整意义上的“博弈”概念不但得以保留，而且扮演着不可或缺的角色。[7] 例如，经典博弈论中的“囚徒困境”博弈，经过演化博弈论学者的改造后，可以用于研究人类合作行为的起源与演化。[5]，[9]，[10] 假设在“囚徒困境”博弈中，保持沉默代表“合作”，出卖同伙代表“背叛”；博弈不再局限于两个个体之间，而是在一个群体中所有两两配对的个体之间进行；同一对博弈者之间不只进行一次博弈，而是有机会反复多次博弈；在博弈过程中，每位博弈者都会采取某种特定的条件策略（conditional strategy）。所谓的“条件策略”本身并不是一种固定的行为，而是规定了博弈者在特定条件下应该采取何种行动。例如，TFT（tit-for-tat，以牙还牙）策略规定，博弈者在与对手进行第一轮博弈时总是先选择合作，此后根据对手在上一轮的表现来决定自己在本轮博弈中的行动：如果对手在上一轮选择合作，那么自己在这一轮也选择合作；如果对手在上一轮选择背叛，那么自己在这一轮也选择背叛。经过若干轮博弈后，每位博弈者会分别获得相应的总收益，而这些收益会进一步影响博弈者所采用的条件策略在下一代群体中的分布。

刘闯认为，在这样的场景下，“参与博弈的行动者可能不是完全理性的模型，但他们肯定会在博弈中深思熟虑并做出选择。他们的决定也许对（反复发生的）博弈的最终结果几乎没有影响，哪一种策略会最终胜出可能是一个‘演化动力学’问题，但毫无疑问，这些策略是由理性行动者精心选择的（也许只是有限理性）。”[7] 因此，在重复“囚徒困境”博弈的场景下，“博弈”原本的含义没有被排除，这与生物学中的演化博弈有着本质的不同。

事实真得如此吗？在重复“囚徒困境”博弈中，博弈者确实没有像“鹰鸽博弈”中的个体那样始终采取某种固定的行为，而是在条件策略的指引之下根据具体情况做出某种行为。但需要注意的是，这些条件策略并非博弈者自主选择的结果，而是由演化博弈论模型的构建者所设计和指定的。因此，重复“囚徒困境”博弈中的参与者与“鹰鸽博弈”中的生物个体并无本质区别：正如鹰派个体并不是出于某种理由而自己选择了鹰派策略一样，在关于合作的演化博弈论模型中，“以牙还牙”的博弈者也不是出于某种理由而自己选择了“以牙还牙”的策略。

针对以上分析，一种可能的反驳是：在重复“囚徒困境”博弈中，博弈者未必会始终采用某种固定的条件策略。在某些演化博弈论模型中，由于学习规则（learning rule）的存在，博弈者可以在多次博弈之后根据收益情况调整自己的条件策略。比如，按照“模仿最佳邻居”（imitate the best neighbor）的学习规则，博弈者在若干次博弈后会比较自身和邻居的总收益。如果自己的总收益最高，则保持原条件策略不变；否则，就改用收益最高的邻居所采取的条件策略。

然而，即使在这种情形下，这些博弈者仍然不是刘闯所要求的具备选择能力的行动者。与条件策略类似，所谓的学习规则同样是由建模者设计和规定的；模型中的博弈者之所以遵循某种学习规则，并不是基于某种理由自主选择的结果，而是因为模型设定如此。换言之，即便在研究人类行为的演化博弈论模型中，博弈者也并不具备真正意义上的选择能力。

通过以上分析可以看出，不论是在生物学还是在社会科学领域，演化博弈论都不要求博弈的参与者具备选择策略的能力。事实上，演化博弈论学者对“博弈”概念采取的是同一种技术性的“薄”定义：

一场博弈包含博弈者、策略和收益三个核

心要素。其中，博弈者是可以呈现策略的某种实体，这些实体既不一定需要具备理性，也不一定需要具备选择策略的能力；策略是博弈者所具备的某种性状，包含但不限于生理、结构和行为等方面；策略必须在某种程度上可以遗传或传递；博弈的参与者必须处于一种策略性的（strategic）场景之中，即某位博弈者的收益不仅取决于自身的策略，还受到博弈对手所采取策略的影响；博弈者采取某种策略所获得的收益会影响到该策略在群体中的后续分布。

这样一种针对“博弈”概念的“薄”定义为演化博弈论提供了一种统一的分析框架。一方面，该定义可以帮助研究者识别哪些问题适合使用演化博弈论模型进行分析。当面临一个具体问题时，研究者需要首先判断该问题能否被转化为符合上述条件的博弈。如果能，就可以构建演化博弈论模型展开进一步研究；如果不能，则需要考虑采用其他的理论或模型。另一方面，该定义也为演化博弈论分析提供了方法论上的初步指导，即任何基于演化博弈的分析都应首先明确博弈者、可用的策略以及相应的收益矩阵。

针对上述分析，一种可能的批评是：笔者与刘闯之间只存在语词之争，并无实质性分歧，我们的区别仅在于对“博弈”这一术语采取了不同的定义。如果“博弈”的定义要求博弈者必须是具备选择能力的行动者，那么“博弈”概念的确在大部分生物学解释中没有地位；但如果我们采用的是上述的薄定义，那么“博弈”概念依然可以在生物学中发挥作用。

笔者承认，自己与刘闯对演化博弈论中“博弈”概念的理解确实有所不同。但是，这种差异不应被简单地归结为两人在如何定义“博弈”的问题上有不同的偏好；事实上，它反映了我们在如何回答以下两个重要问题时存在着实质性分歧：（1）演化博弈论这一研究领域的学者实际上是如何理解和使用“博弈”这一概念的？（2）他们所理解和使用的“博弈”概念在演化博弈论中发挥了怎样的理论作用？

刘闯认为，虽然演化博弈论学者在生物学和社会科学中都使用了“博弈”这一术语，但它们在概念层面存在着本质区别，并且发挥着截然不同的理论作用。在他看来，生物学中的演化博弈仅在表面上沿用了“博弈”这一术语，其实际含义已经与“博弈”原本的含义相去甚远。因此，生物学中的演化博弈至多是在隐喻的意义上使用“博弈”这一概念（生物个体奋力求生，好像是在相互博弈）；除此以外，这种意义上的“博弈”概念并没有在生物学研究中发挥实质作用。而在社会科学领域，情况则大为不同：当演化博弈论被用于研究人类的社会行为时，学者们所依赖的是完整意义上的“博弈”概念（要求博弈者是具备选择能力的行动者）；这种对于“博弈”的理解，在利用演化博弈论模型去描述、解释和预测人类社会行为的过程中发挥着不可或缺的作用，而不仅仅是一种隐喻。

然而，正如笔者在前文分析中所指出的，无论是在生物学还是在社会科学领域，演化博弈论的研究者对“博弈”概念采用的都是同一种技术性的薄定义，不存在刘闯所描述的那种学科间的差别；并且这种技术性的薄定义在生物学和社会科学的演化博弈研究中同样不可或缺。事实上，正是因为存在这种统一的薄定义，演化博弈论才能成为一种跨学科的理论框架。

此外，笔者与刘闯在方法论层面也存在一个重要分歧：在判定生物学中的演化博弈不符合他所提出的“博弈”概念后，刘闯建议，生物学中的演化博弈论应该让位于不依赖“博弈”概念的、在数学上等价的其他理论或模型（如LV方程）。而笔者则认为，尽管演化博弈论中对“博弈”概念的技术性薄定义不符合刘闯对“博弈”的理解，但这并不妨碍它在演化博弈论的分析框架中发挥重要的理论作用，更不意味着生物学中的演化博弈论可以被数学上等价的其他理论或者模型所取代。接下来的两部分将重点论证这一点。

三、数学上的等价性与适用性上的差异性

演化博弈论中的一种重要研究方法是动力学分析，即通过分析某个动力学方程（组）来

研究不同策略在种群中的比例如何随时间变化。其中，最经典且最常用的动力学方程是复制子方程（replicator equation）。[11]刘闯认为，由于演化博弈论所使用的核心动力学方程（复制子方程）与理论生态学中的洛特卡–沃尔泰拉方程（LV方程）具有数学上的等价性，又因为生物学中的演化博弈论所处理的案例并不是真正意义上的博弈，因此生物学中的演化博弈论最好让位于不依赖“博弈”概念的、使用LV方程等工具的演化理论。

为了评估这一论断的正确性，有必要对复制子方程与LV方程进行简要介绍。假设一个种群中存在n种策略，该种群的策略组成可以用以下向量表示：$\vec{x}=(x_1, x_2, ..., x_n)$。其中，$x_i$表示第$i$种策略在种群中所占的比例（$i=1, 2, \ldots, n$）。复制子方程的一般形式可以表示为以下微分方程：

$$\dot{x_i} = x_i[f_i(\vec{x}) - \bar{f}(\vec{x})]$$

其中，$\dot{x_i}$是x_i对时间的导数，即第i种策略在种群中所占比例的变化率；$f_i(\vec{x})$是采用第i种策略的个体的适应度；$\bar{f}(\vec{x})$是种群的平均适应度。由于x_i本身是关于时间的函数，如果我们能够解出x_i的函数形式，就能够知道策略i在种群中的比例如何随时间变化。

LV方程是理论生态学中的核心方程之一，其经典应用是描述捕食者与被捕食者之间的耦合关系及其种群密度随时间的消长：[12]，[13]

$$\frac{\mathrm{d}V}{\mathrm{d}t} = rV - (aV)P$$

$$\frac{\mathrm{d}P}{\mathrm{d}t} = b(aV)P - mP$$

其中，V和P分别是被捕食者和捕食者的种群密度，r是被捕食者的增长率，m是捕食者的死亡率，a和b分别是响应系数。

当相互作用的物种数量扩展至n时，可以得到更一般形式的LV方程组：

$$\dot{y_i} = y_i(r_i + \sum_{j=1}^{n} b_{ij} \cdot y_j),\ i=1, 2, \cdots, n$$

（其中y_i是物种i的种群密度）

数学上可以证明，关于n个策略的复制子方程组

$$\dot{x_i} = x_i[f_i(\vec{x}) - \bar{f}(\vec{x})],\ i=1, 2, \cdots, n$$

可以变换为关于n-1个物种的LV方程组[14]

$$\dot{y_i} = y_i(r_i + \sum_{j=1}^{n-1} b_{ij} \cdot y_j),\ i=1, 2, \cdots, n\text{-}1$$

这种数学上的等价性在文献中已经得到证明，本文不再赘述。我们需要关注的问题是：数学上的等价性是否意味着两种方程组具有完全相同的适用性？为便于分析，不妨考虑将关于两种策略的复制子方程组变换为LV方程。假设一个种群中个体的本底适应度为w，种群内存在两种策略，其比例分别为x_1和x_2，博弈后个体的收益矩阵为：

表3 博弈后个体的收益矩阵

		博弈者2	
		策略1	策略2
博弈者1	策略1	a_{11}	a_{12}
	策略2	a_{21}	a_{22}

采用两种策略的个体的适应度分别为：

$$f_1 = w + a_{11}x_1 + a_{12}x_2$$

$$f_2 = w + a_{21}x_1 + a_{22}x_2$$

种群的平均适应度为：

$$\bar{f} = x_1f_1 + x_2f_2$$

$$= w + x_1(a_{11}x_1 + a_{12}x_2) + x_2(a_{21}x_1 + a_{22}x_2)$$

两种策略在种群中所占比例的变化率分别为：

$$\dot{x_1} = x_1(f_1 - \bar{f})$$

$$\dot{x_2} = x_2(f_2 - \bar{f})$$

上述关于两种策略的复制子方程组可以变换为关于一个物种的LV方程：

$$\dot{y_1} = y_1(r_1 + b_{11}y_1)$$

其中$x_1 = \frac{y_1}{y_1+1}$，$x_2 = \frac{1}{y_1+1}$，$r_1 = a_{12} - a_{22}$，$b_{11} = a_{11} - a_{21}$。

这样的变换暴露出以下三个问题：

（1）原本可以分析两种策略在种群中的比例随时间变化的复制子方程组，经过变换后只能分析一个物种的种群密度随时间的变化。若将该物种的种群密度y_1对应于策略1的密度，那么为了实现数学上的等价变换，策略2的密度被固定为1，不随时间变化。此时$\frac{y_1}{y_1+1}$可被解读为策略1在种群中所占的比例，即x_1；$\frac{1}{y_1+1}$可被解读为策略2在种群中所占的比例，即x_2。但问题是，在涉及两种策略的实际演化博弈场景中，

几乎不会出现其中一种策略的种群密度始终为1的情况。在这种情形下，与其将演化博弈论中使用的复制子方程转化为LV方程，不如直接使用复制子方程进行分析。

（2）经过数学上的等价变换，某些参数的生物学含义变得难以理解。例如，在关于两个物种的LV方程中，r_1可以解读为与某物种的增长率或者死亡率相关的系数，但经过等价变换后，$r_1=a_{12}-a_{22}$，其中a_{12}是采用策略1的个体与采用策略2的个体进行一次博弈后前者的收益，a_{22}是采用策略2的两个个体进行一次博弈后各自的收益。将两者作差后作为某个系数，仅仅是为了实现数学上的等价变换所做的设定，并没有明显的生物学含义。

（3）复制子方程与LV方程所用到的参数涉及不同的测算方法。复制子方程需要用到收益矩阵中的收益a_{ij}。a_{ij}是采用策略i的个体与采用策略j的个体进行一次博弈后前者的收益，本质上是一个个体层面的参数。而在LV方程中，r_i和b_{ij}都是种群层面的参数。例如，在关于捕食者–被捕食者两个物种的LV方程中，r_i可以是被捕食者的增长率，或者捕食者的死亡率的负数。对这些参数进行测算需要依赖种群层面的效应。因此，在实际研究中，使用何种方程和模型往往取决于研究者能够获取的数据类型。当研究者能够测算出关于不同策略的收益矩阵时，使用基于复制子方程的演化博弈论模型会更加方便和易于理解；而当研究者能够测算出不同物种的出生率和死亡率，以及各物种之间相互作用的反应系数时，使用基于LV方程的理论生态学模型则更加合适。

以上分析表明，尽管演化博弈论中的复制子方程与理论生态学中的LV方程具有某种数学上的等价性，但这并不意味着两者在适用性上也是等价的。因此，即使在纯粹的生物学语境下，基于LV方程的理论生态学模型也无法完全取代基于复制子方程的演化博弈论模型；反之亦然。

四、演化博弈论模型的表征能力

复制子动力学依赖两个核心假设：（1）种群是无穷大的；（2）个体间随机地两两博弈。（[5]，pp.33–34）然而，在现实中，无论是人类还是其他生物，其种群规模都不可能是无限的；个体之间的交互也很少是完全随机的。造成这种非随机性的原因有多种，其中最常见的是空间分布带来的影响：相比远处的个体，生物更有可能与邻近的个体进行博弈；即使是采用相同策略的个体，由于空间位置和邻居的不同，博弈之后的期望收益也可能有所差异。由于复制子方程无法表征每个个体的空间位置，因此在处理涉及空间分布等个体层面特征的问题时显得力有不逮。同样地，理论生态学中的LV模型也存在类似的局限性：由于LV模型也是基于微分方程构建起来的，因此同样无法表征空间位置等个体层面的特征。

在这种情况下，基于个体的建模（individual-based modeling）则展现出更高的适用性。借助计算机模拟，基于个体的建模方法能够对种群中每一个个体的属性进行逐一表征，其中就包括个体的空间位置等重要信息。[15]将演化博弈论与基于个体的建模方法相结合是非常自然的事情，因为演化博弈论本质上是一种基于个体的建模理论——演化博弈论分析用到的收益矩阵展示的正是两个个体分别采取不同策略进行单次博弈后的期望收益。因此，演化博弈论的分析框架很容易与基于个体的建模方法相结合，展现出基于复制子方程的演化博弈论模型所不具备的表征灵活性。

当结合某些简化假设时，基于个体的模型可以塌缩为基于类型（type-based）的模型。基于微分方程（如复制子方程）的演化博弈论模型就属于这种塌缩后的模型，因为它们所表征的对象是群体中关于某一性状的不同类型所占的比例及其随时间的变化。此时，每种类型的所有个体被认为具有完全相同的属性，因此可以用类型层面的统计量进行统一表征，而不涉及对单个个体及其属性的逐一表征。虽然演化博弈论本质上是一种基于个体的建模策略，但由于早期研究比较注重基于复制子方程等微分方程的演化博弈论模型，这种特征在一定程

度上便被弱化甚至掩盖了。

以上分析表明，基于复制子方程等微分方程来构建演化博弈论模型，只是演化博弈论众多建模策略中的一种。基于个体的演化博弈论模型在许多情境下所具备的表征能力，既超越了基于复制子方程等微分方程的演化博弈论模型，也超越了基于LV方程等工具的理论生态学模型。所以，即使假设基于复制子方程的演化博弈论模型可以被基于LV方程等工具的理论生态学模型所替代，也不意味着生物学中的整个演化博弈论可以让位于不依赖“博弈”概念的其他理论或模型。

结　论

无论是在生物学还是在社会科学领域，演化博弈论对“博弈”概念采用的都是同一种技术性的“薄”定义，这种定义不要求博弈的参与者必须具备理性以及选择策略的能力。虽然这种薄定义不符合刘闯对于“博弈”的理解，但并不妨碍它在演化博弈论的分析框架中发挥重要的理论作用：“博弈”的薄定义不仅限定了什么样的问题可以使用演化博弈论的框架进行分析和研究，还为如何开展此类分析提供了方法论上的指导。

虽然演化博弈论中的复制子方程和理论生态学中的LV方程具有某种数学上的等价性，但是数学上的等价性不等同于适用性上的等价性，演化博弈论模型和理论生态学模型的使用范围并不完全相同。

演化博弈论中的收益矩阵本质上揭示的是个体间博弈的结果。当演化博弈的分析框架与基于个体的建模方法相结合时，其表征能力在很多情形下超越了基于微分方程（包括复制子方程和LV方程）的演化动力学模型。考虑到适用范围和表征能力等方面的差异性，生物学中的演化博弈论无法被不依赖“博弈”概念的、使用LV方程等工具的其他理论所完全取代。

［参 考 文 献］

[1] von Neumann, J., Morgenstern, O. *Theory of Games and Economic Behavior*[M]. Princeton: Princeton University Press, 1944.

[2] Maynard Smith, J., Price, G. R. 'The Logic of Animal Conflict'[J]. *Nature*, 1973, 246(5427): 15–18.

[3] Maynard Smith, J. *Evolution and the Theory of Games*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.

[4] Skyrms, B. *Evolution of the Social Contract*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.

[5] Alexander, J. M. *The Structural Evolution of Morality*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.

[6] O'Connor, C. *The Origins of Unfairness: Social Categories and Cultural Evolution*[M]. New York: Oxford University Press, 2019.

[7] 刘闯. 与博弈何干？——再议演化博弈论[J]. 自然辩证法通讯, 2021, 43（12）: 22–32.

[8] 张明君. 演化博弈论带来社会行为研究新发展[N]. 中国社会科学报, 2023–07–11（8）.

[9] Axelrod, R., Hamilton, W. D. 'The Evolution of Cooperation'[J]. *Science*, 1981, 211(4489): 1390–1396.

[10] Axelrod, R. *The Evolution of Cooperation*[M]. New York: Basic Books, 1984.

[11] Taylor, P. D., Jonker, L. B. 'Evolutionary Stable Strategies and Game Dynamics'[J]. *Mathematical Biosciences*, 1978, 40(1–2): 145–156.

[12] Lotka, A. J. *Elements of Physical Biology*[M]. Baltimore: Williams & Wilkins, 1925.

[13] Volterra, V. 'Fluctuations in the Abundance of a Species Considered Mathematically'[J]. *Nature*, 1927, 119(2983): 12–13.

[14] Nowak, M. A. *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life*[M]. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press, 2006, 68–69.

[15] Grimm, V., Railsback, S. F. *Individual-Based Modeling and Ecology*[M]. Princeton: Princeton University Press, 2005.

［责任编辑　王巍　谭笑］