arXiv:2601.01996v1 [nlin.AO] 5 Jan 2026

振荡　复制子动力学中的进化稳定态与极限环

Suman Chakraborty, [1], * Vikash Kumar Dubey, [2], † Vaibhav Madhok, [1], ‡ 和 Sagar Chakraborty[2], §[1]印度理工学院马德拉斯分校物理系，印度金奈 *600036*[2]印度理工学院坎普尔分校物理系，印度北方邦 *208016*（日期：2026年1月6日）

种群的进化稳定态（ESS）是进化博弈论的基石；此外，它与博弈论中的纳什均衡概念相一致。这样的状态对应于种群所采用的一种策略，使得稀有的突变策略无法入侵该种群。与此同时，进化博弈论的动力学表述——尤其是体现适者生存原则的复制子动力学——为对频率依赖选择随时间的变化进行建模提供了框架。众所周知，ESS 对应于复制子动力学中的稳定不动点，但极限环的进化博弈论特征尚不明确。本文通过定义振荡型进化稳定策略（OESS）填补了这一空白，并证明它是一个稳定极限环。我们还指出了 OESS 在何种情况下是唯一的；如果存在多个 OESS，它们在相空间中的位置又在哪里。

I. 引言

进化稳定策略 [1]——居民种群采用的一种策略，任何其他稀有突变策略都无法入侵该种群——是进化博弈论 [2, 3], 中最根本的概念， [4]并被誉为其对推动进化理论的贡献仅次于达尔文。它体现为进化稳定状态（ESS），规定了种群中个体类型（由策略标记）的稳健比例：ESS 是复制子方程 [5, 6] 的局部渐近稳定不动点。该方程根据达尔文自然选择（适者生存 [7, 8]）的原则对种群状态的演化进行建模，即当某一类型的适应度高于种群的平均适应度时，该类型的人均增长率为正。因此，ESS 既有博弈论层面的解释，也有动力学层面的解释。

然而，状态的演化可能更加复杂，并非仅仅收敛到某个固定状态（ESS）；这并不罕见。一些著名的例子包括两种慈鲷表型频率的振荡 [9], 侧斑蜥蜴不同喉部颜色表型频率的振荡 [10, 11] 以及大肠杆菌三种不同菌株种群的振荡 [12]。从数学上看，动力学稳定的振荡状态是一种并非单点的吸引子，因此目前还不清楚如何为其赋予类似 ESS 的博弈论意义。顺便一提，还有一个相关的有趣事实值得一提：许多生态系统都可用相应的洛特卡-沃尔泰拉方程 [13]建模，并且已知其中各物种的丰度会呈周期性演化 [14, 15], ；洛特卡-沃尔泰拉方程在数学上可以映射 [16] 为本文关注的复制子方程 [5, 6] 。

近期的一些研究 [17–20]尝试在复制子方程的离散时间版本背景下，为振荡结果提供博弈论解释；但对于复制子方程的连续时间版本，这个问题仍未解决。当种群中只有两种策略时，前者可能出现振荡解；而后者至少需要四种策略，才能出现极限环结果 [21]。这在技术上颇具挑战；此外，在大多数情况下，极限环解的精确解析形式尚不为人所知。尽管如此，正如我们将在下文看到的，本文不仅成功提出了一个引人注目的扩展——将 ESS 推广至极限环，称为振荡进化稳定态（OESS）——还确保 ESS 的博弈论解释与动力学解释之间所有重要的预期联系都能顺利扩展至 OESS。

II. OESS

首先回顾种群中具有 n 种类型（策略）的复制子方程：

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i(t)\left[(\mathsf{A}\boldsymbol{x}(t))_i - \boldsymbol{x}(t)\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{x}(t)\right] \ \forall i \in \{1,\cdots,n\}, \quad (1)$$

其中，A 是表示种群博弈的收益矩阵， $x_i(t)$ 是时间 t 时第 i 种类型所占的比例，$\boldsymbol{x}(t) \in S_n \equiv \{(x_1, \cdots, x_n) \in \mathbb{R}^n \mid x_i \geq 0, \sum_{i=1}^n x_i = 1\}$ 是 $(n-1)$ 维单纯形中的种群状态，而 $\boldsymbol{x}(t)\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{x}(t) = \sum_{j=1}^n x_j(t)(\mathsf{A}\boldsymbol{x}(t))_j$ 是种群的平均适应度。

考虑策略数量大于三（$n > 3$）的情形，此时可能存在极限环 [16, 21]——相空间中的一条孤立闭轨道——其时间周期为 $\tau > 0$。记号上，极限环上的相位点满足 $\hat{}\boldsymbol{x}(t+\tau) = \hat{}\boldsymbol{x}(t)$ 。由于复制子动力学使（$n-1$）维单纯形及其组成的（$n-2$）维子单纯形正向不变，闭轨道的支集不可能随时间改变；

* ph25r001@smail.iitm.ac.in
† vdubey9818@gmail.com（通讯作者）
‡ madhok@physics.iitm.ac.in§ sagarc@iitk.ac.in

因此，为避免歧义，我们可以将该支集记为 $\mathrm{supp}(\hat{\boldsymbol{x}})$，而不必明确提及时间。值得注意的是，由于单纯形相空间的顶点是复制子动力学的不动点，因此它们不可能是任何极限环上的相位点。

为方便记号，时间 t_0 到 t_1 之间的任意一段相轨迹都表示为一个连续的状态序列：$\{\boldsymbol{x}(t)\}_{t\in[t_0,\,t_1]}$。因此，一条完整的周期性轨迹可写为 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_{t\in[t_0-\tau,\,t_0]}$。然而，由于轨迹具有周期性，初始时间 t_0 的选取实际上与我们的目的无关：对于任意 t_0，该序列都是由同一组值构成；因此，对于周期性轨迹，我们还可以进一步简化记号，将该序列紧凑地写为 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_{\tau}$。

回顾一下，在经典情形中，若一个特定状态$\hat{\boldsymbol{x}}$ 满足以下条件，则称其为 ESS：$\hat{\boldsymbol{x}}\cdot \mathsf{A}\,\boldsymbol{x}-\boldsymbol{x}\cdot \mathsf{A}\,\boldsymbol{x}>0$ 对于所有 $\boldsymbol{x}$处于 $\hat{\boldsymbol{x}}$的某个删去邻域内的情形；而这恰好对应于复制子动力学下的局部吸引性。那么，现在我们要探讨如何为极限环构建一个合理的进化稳定性概念，使其（i）在 $\tau\to 0$ 时退化为已知的 ESS 概念，且（ii）同时具有动力学稳定性。我们从关于离散时间复制子方程的类似研究 [17–20] 中获得启发，并推测极限环上状态的有效适应度也应取决于该环上其他状态的平均情况。鉴于本文稍后给出的定理，这一定义的有效性和合理性 事后看来 会显得更加可信。

为此，考虑居民处于状态 $\hat{\boldsymbol{x}}(t_0)$ 时刻 t_0 to 的平均适应度，并令其取决于居民状态在一个完整周期 $[t_0-\tau,t_0]$ 内的演化过程。该平均适应度由以下时间平均给出，

$$\frac{1}{\tau}\int_{t_0-\tau}^{t_0}\hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \mathsf{A}\hat{\boldsymbol{x}}(t)\,dt=\hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}, \tag{2}$$

符号上方的横线表示在时间周期 τ 内的时间平均。例如，更明确地说，

$$\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\equiv\frac{1}{\tau}\int_{t_0-\tau}^{t_0}\hat{\boldsymbol{x}}(t)\,dt. \tag{3}$$

我们注意到 $\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}$ 取决于 τ（本文将始终通过使用上方横线来隐含表示这一点），但不取决于 t_0。最后，将式（2）在一个完整周期内取平均，得到沿极限环演化的居民的时间平均适应度：

$$\frac{1}{\tau}\int_{0}^{\tau}\hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\,dt_0=\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}. \tag{4}$$

这可以恰当地称为极限环的适应度，因为这里进行了双重平均——一次以居民为焦点状态，另一次针对对手状态；毕竟，两者都随时间在极限环上周期性演化。我们将极限环适应度这一概念拓展至对手状态为突变体的情形，记作 $\boldsymbol{x}$：

$$\frac{1}{\tau}\int_{0}^{\tau}\left[\frac{1}{\tau}\int_{t_0-\tau}^{t_0}\hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \mathsf{A}\boldsymbol{x}(t)dt\right]dt_0 = \frac{1}{\tau}\int_{0}^{\tau}\hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t_0)dt_0. \tag{5}$$

注意，在最后一个等式中，我们不能消去 t_0对 $\bar{\boldsymbol{x}}(t_0)$ 的依赖；这与式（2）不同，因为$\{\boldsymbol{x}(t)\}$ 可能不是周期性的。

借助极限环适合度这一概念，我们现在可以引入进化稳定性的概念。为此，我们假设突变体始终保持稀少，占据的比例为 ϵ，且始终低于入侵屏障$\bar{\epsilon}(\boldsymbol{x}(t))$；也就是说，在任意时刻 t，突变体比例均满足$\epsilon<\bar{\epsilon}(\boldsymbol{x}(t))$。在此情形下，以下定义给出了进化稳定性的判据，我们将其称为周期为 τ 的振荡型进化稳定策略（OESS_τ）：

定义1a：若对于任何不同于居民的突变体状态序列 $\{\boldsymbol{x}(t)\}_{t\in[-\tau,\tau]}$，都存在一个入侵屏障 $\bar{\epsilon}(\boldsymbol{x}(t))>0$，使得 $\forall\epsilon$ with $0<\epsilon<\bar{\epsilon}(\boldsymbol{x}(t))$，则称状态序列 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 为 OESS_τ。

$$\frac{1}{\tau}\int_{0}^{\tau}\hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \mathsf{A}\left[(1-\epsilon)\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}+\epsilon\bar{\boldsymbol{x}}(t_0)\right]\,dt_0 > \frac{1}{\tau}\int_{0}^{\tau}\boldsymbol{x}(t_0)\cdot \mathsf{A}\left[(1-\epsilon)\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}+\epsilon\bar{\boldsymbol{x}}(t_0)\right]\,dt_0. \tag{6}$$

我们将此称为 OESS 的第一原理定义。实际上，它的意思是：在一个种群中，周期性演化的居民与一些同样随时间演化的突变体混合时，居民对这一混合种群的时间平均适合度高于突变体。接下来介绍的该定义的两个替代版本（等价性的证明见附录A ）在后续章节中更为实用，可用于以数学方式证明各种结果。

定义 1b：若对于任何突变体状态序列 $\{\boldsymbol{x}(t)\}_{t\in[-\tau,\tau]}$，以下条件均成立，则状态序列 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 是 OESS_τ：

$$\text{(i)}\ \frac{1}{\tau}\int_{0}^{\tau}\hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\,dt_0\geq\frac{1}{\tau}\int_{0}^{\tau}\boldsymbol{x}(t_0)\cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\,dt_0 \tag{7}$$

(ii) 对于那些使得 (i) 中的不等式取等号的 $\{\boldsymbol{x}(t)\}_{t\in[-\tau,\tau]}\neq\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$，

$$\frac{1}{\tau}\int_{0}^{\tau}\hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t_0)\,dt_0>\frac{1}{\tau}\int_{0}^{\tau}\boldsymbol{x}(t_0)\cdot \mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t_0)\,dt_0. \tag{8}$$

定义1c：如果对于 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$的某个去心邻域中的所有状态序列 $\{\boldsymbol{x}(t)\}_{t\in[-\tau,\tau]}$，以下条件均成立，则状态序列 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 是一个 OESS_τ：

$$\frac{1}{\tau}\int_{0}^{\tau}\hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t_0)\,dt_0>\frac{1}{\tau}\int_{0}^{\tau}\boldsymbol{x}(t_0)\cdot \mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t_0)\,dt_0. \tag{9}$$

最后，我们可以清楚地看到，当该序列在所有时刻都取同一个常数值（这显然意味着一个不动点）时，以上所有版本的 OESS 定义都会归结为 ESS 的相应定义 [16]。此外，与 ESS 的情形一样，一个自然的问题是：一个系统可以有多少个 OESS？现在我们给出两个命题（命题 1a 和命题 1b），以帮助回答这个问题。

III. OESS 的存在性

命题 *1a:* 假设存在一个 *OESS* $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$，并考虑另一个状态序列 $\{\hat{\boldsymbol{x}}'(t)\}_{\tau'}$，它无法通过时间缩放变换从 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 得到。如果 $supp(\hat{\boldsymbol{x}}') \subseteq supp(\hat{\boldsymbol{x}})$ $\{\hat{\boldsymbol{x}}'(t)\}_{\tau'}$ 不是 *OESS*。

证明。我们先假设 $\{\hat{\boldsymbol{x}}'(t)\}_{\tau'}$ 是一个潜在的 OESS，且 supp($\hat{\boldsymbol{x}}'$) ⊆supp($\hat{\boldsymbol{x}}$)，即如果存在一个指标 i 使得 $i \in$supp($\hat{\boldsymbol{x}}'$)，那么 $i \in$supp($\hat{\boldsymbol{x}}$)。

我们定义 $s_0 = \frac{\tau' t_0}{\tau}$。据此，引入记号 $\hat{\boldsymbol{y}}$，使得 $\hat{\boldsymbol{x}}(t_0) = \hat{\boldsymbol{x}}(\frac{\tau s_0}{\tau'}) = \hat{\boldsymbol{y}}(s_0)$。这意味着 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 和 $\{\hat{\boldsymbol{y}}(t)\}_{\tau'}$ 指的是同一个 OESS。类似地，$\{\hat{\boldsymbol{x}}'(t)\}_{\tau'}$ 和 $\{\hat{\boldsymbol{y}}'(t)\}_\tau$ 对应于同一个 OESS（如果存在这样的 OESS），因为 $\hat{\boldsymbol{x}}'(s_0) = \hat{\boldsymbol{x}}'(\frac{\tau' t_0}{\tau}) = \hat{\boldsymbol{y}}'(t_0)$。

现在，由于 $\hat{\boldsymbol{y}}'(t) = (\hat{y}_1'(t), \hat{y}_2'(t) \cdots, \hat{y}_n'(t))$，我们得到如下结果：

$$\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{y}}'(t_0)\cdot \mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}} dt_0 = \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \sum_{i\in \mathrm{supp}(\hat{\boldsymbol{y}}')} \hat{y}_i'(t_0)(\mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}})_i dt_0. \quad (10)$$

然而，正如附录 B 中的引理所示，如果 $\{\hat{\boldsymbol{x}}'(t)\}_{\tau'} \subseteq \{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau \Longrightarrow \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \bar{\hat{\boldsymbol{x}}} dt_0 = \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}'(t_0)\cdot \bar{\hat{\boldsymbol{x}}}' dt_0$ 是 OESS，且 $i \in$supp($\hat{\boldsymbol{x}}$)，那么 $(\mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}})_i \neq 0 \Leftrightarrow i \in$ supp($\hat{\boldsymbol{x}}$)。由于 supp($\hat{\boldsymbol{y}}'$) ⊆supp($\hat{\boldsymbol{x}}$)，可得 $\forall i \in$supp($\hat{\boldsymbol{y}}'$)，我们还有 $i \in$ supp($\hat{\boldsymbol{x}}$)。因此，由式 (10) 可得：

$$\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{y}}'(t_0)\cdot \mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\ dt_0 = \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\ dt_0, \quad (11)$$

但是，根据式（11）以及 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 是 OESS$_\tau$这一假设，定义 1b 还需要满足不等式（8），即：

$$\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{y}}}'\ dt_0 > \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{y}}'(t_0)\cdot \mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{y}}}'\ dt_0. \quad (12)$$

不等式（12）利用 $t_0 = \tau s_0/\tau'$可变换为以下形式：

$$\frac{1}{\tau'}\int_0^{\tau'} \hat{\boldsymbol{y}}(s_0)\cdot \mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}'\ ds_0 > \frac{1}{\tau'}\int_0^{\tau'} \hat{\boldsymbol{x}}'(s_0)\cdot \mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}'\ ds_0, \quad (13)$$

其中我们利用了显然的关系：$\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}' = \hat{\bar{\boldsymbol{y}}}'$。由于 $\{\hat{\boldsymbol{x}}'(t)\}_{\tau'} \neq \{\hat{\boldsymbol{y}}(t)\}_{\tau'}$，也就是说，时间缩放无法转换 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$为 $\{\hat{\boldsymbol{x}}'(t)\}_{\tau'}$，不等式（13）直接推出 $\{\hat{\boldsymbol{x}}'(t')\}_{\tau'}$ 不可能是 OESS，因为它违反了不等式（7）。因此，命题得证。 □

命题 *1b*：不可能同时存在一个 *OESS* $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 和一个 *ESS* $\hat{\boldsymbol{x}}'$，使得 $supp(\hat{\boldsymbol{x}}') \subseteq supp(\hat{\boldsymbol{x}})$。

证明：假设 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 是一个 OESS，并考虑一个固定的相位点 $\hat{\boldsymbol{x}}'$，使得 supp($\hat{\boldsymbol{x}}'$) ⊆supp($\hat{\boldsymbol{x}}$)。那么

$$\begin{aligned}\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\ dt_0 &= \sum_{i\in\mathrm{supp}(\hat{\boldsymbol{x}}')} \hat{x}_i' \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\ dt_0 \\ &= \sum_{i\in\mathrm{supp}(\hat{\boldsymbol{x}}')} \hat{x}_i'(\mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}})_i \\ &= \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}'(t_0)\cdot \mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\ dt_0. \end{aligned} \quad (14)$$

这里，第一个等号是因为 $\sum_{i\in\mathrm{supp}(\hat{\boldsymbol{x}}')}\hat{x}_i' = 1$，而第二个等号由附录 B 中的引理以及 supp($\hat{\boldsymbol{x}}'$) ⊆supp($\hat{\boldsymbol{x}}$)的假设得出。最后一个等号是因为 $\hat{\boldsymbol{x}}'(t_0) = \hat{\boldsymbol{x}}'$ 随时间保持不变。

根据定义 1b，由于 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 是一个 OESS，因此它必须满足不等式 (8)，即，$\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot \mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}' dt_0 > \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}'(t_0)\cdot \mathrm{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}' dt_0$。由于 $\hat{\boldsymbol{x}}'(t_0)$ 是时间常数，这可化简为 $\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\cdot \mathrm{A}\hat{\boldsymbol{x}}' > \hat{\boldsymbol{x}}'\cdot \mathrm{A}\hat{\boldsymbol{x}}'$，这违反了 $\hat{\boldsymbol{x}}'$ 成为 ESS 的条件。因此，命题得证。 □

有两点值得指出。首先，对于 supp($\hat{\boldsymbol{x}}$) ⊆supp($\hat{\boldsymbol{x}}'$) 的情形，也可以通过类似的论证证明 ESS 和 OESS 同时不存在。其次，命题 1a 和 1b 都隐含地假设 $\hat{\bar{\boldsymbol{x}}} \neq \hat{\bar{\boldsymbol{x}}}'$；换言之，这两个命题及其推论排除了 $\hat{\bar{\boldsymbol{x}}} = \hat{\bar{\boldsymbol{x}}}'$ 这一非一般情形。

我们从上述命题中得出了若干有用且重要的推论。

- OESS的唯一性：一旦确定了一个其支集包含（$n-1$）维单纯形所有顶点的OESS$_\tau$，就不可能存在其他OESS。从这个意义上说，完全内部OESS是唯一的。显然，两个OESS只有在相空间的两个不同面——（$n-2$）维子单纯形——上才能共存。

- OESS与ESS：如果存在任何ESS，就不可能存在完全内部OESS。在存在ESS的情况下，OESS只有在不包含该ESS的子单纯形中才可能存在。

最后，我们着手进行一项重要工作：在复制子动力学框架内，确立 OESS 与极限环稳定性之间的关系。

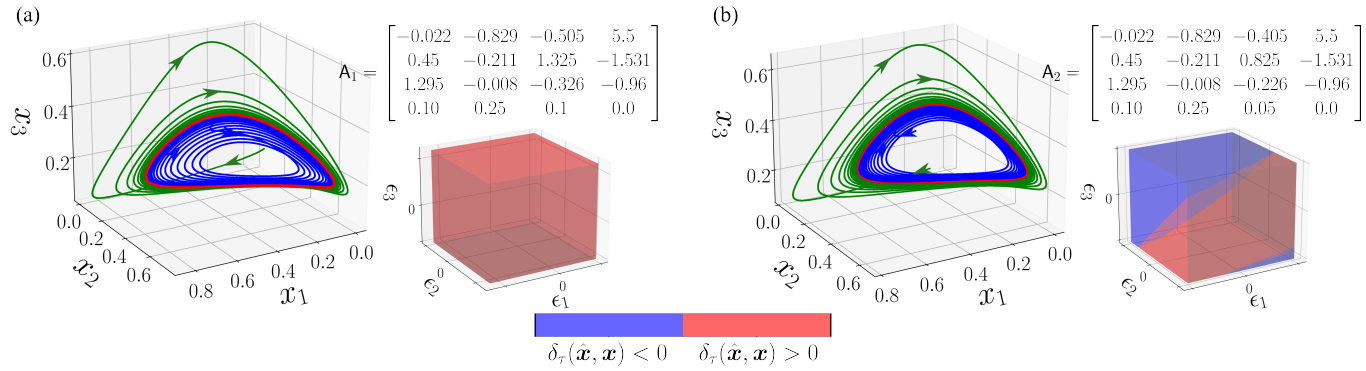

图1. OESS 是一个稳定极限环：红色闭合曲线表示一个极限环，蓝色和绿色曲线是该极限环吸引域内的邻近轨迹。在子图 (a) 中，$\mathsf{A} = \mathsf{A}_1$ 条件下复制子动力学中的极限环满足 OESS 条件，这一点已由 $\delta_\tau(\hat{\boldsymbol{x}}, \boldsymbol{x}) \equiv \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot\mathsf{A}\,\bar{\boldsymbol{x}}(t_0)\,dt_0 - \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \boldsymbol{x}(t_0)\cdot\mathsf{A}\,\bar{\boldsymbol{x}}(t_0)\,dt_0$ 的彩色图验证。注意，$\delta_\tau(\hat{\boldsymbol{x}}, \boldsymbol{x}) > 0$ 意味着满足 OESS 条件。类似的子图 (b)——此时 $\mathsf{A} = \mathsf{A}_2$——展示了一个并非 OESS 的极限环。三元组 $(\epsilon_1, \epsilon_2, \epsilon_3)$ 表示邻近轨迹所采用的不同初始条件（见附录 E）。

IV. OES 的动力学稳定性

定理：*OESS*$_\tau$ 是复制子动力学中的一个局部渐近稳定极限环，其周期为 τ。

证明：建立该定理的关键步骤，是将分析闭轨稳定性的问题，归结为研究频闪映射相应不动点的稳定性；该映射以长度为 τ的时间间隔对状态进行采样。将方程（1）从 $t_0 - \tau$ 到 t_0进行积分，可得频闪映射（见附录 C）：

$$x_i(t_0) = x_i(t_0-\tau)\cdot\exp\left((\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t_0))_i - \overline{\boldsymbol{x}\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{x}}(t_0)\right), \quad (15)$$

其中，$\boldsymbol{x}\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{x}(t_0) = \int_{t_0-\tau}^{t_0}\boldsymbol{x}(t)\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{x}(t)\,dt$。该映射给出了每隔固定时间间隔 τ 后的状态变量。

现在，考虑 $\boldsymbol{x}(t) = \boldsymbol{s}(t) + \hat{\boldsymbol{x}}(t)$，其中，项 $\boldsymbol{s}(t)$ 表示围绕轨道 $\hat{\boldsymbol{x}}(t)$ 的小扰动，显然 $\sum_i s_i(t) = 0$。我们将所有附近轨迹 $\boldsymbol{x}(t)$ 的区域记为 $\mathbb{D}_x$，并将相应的扰动区域 $\boldsymbol{s}(t)$ 记为 $\mathbb{D}_s$。将$x_i(t) = s_i(t) + \hat{x}_i(t)$代入方程（15），得到：

$$\begin{aligned} s_i(t_0) + \hat{x}_i(t_0) = [s_i(t_0-\tau) + \hat{x}_i(t_0-\tau)]\times \\ \exp\Big[\tau\big\{(\mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}})_i - \overline{\hat{\boldsymbol{x}}\cdot\mathsf{A}\hat{\boldsymbol{x}}} + (\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{s}}(t_0)_i - \overline{\hat{\boldsymbol{x}}\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{s}}(t_0) \\ -\overline{\boldsymbol{s}\cdot\mathsf{A}\hat{\boldsymbol{x}}}(t_0)\big\}\Big]. \quad (16)\end{aligned}$$

在周期轨道上，周期性条件 $\hat{\boldsymbol{x}}(t_0-\tau) = \hat{\boldsymbol{x}}(t_0)$ 意味着 [见方程（15）]，即 $\forall i$，$(\mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}})_i = \hat{\boldsymbol{x}}\cdot\mathsf{A}\hat{\boldsymbol{x}} = c$，其中 c 是某个常数。因此，只保留 s_i 的线性项，我们将得到以下映射：

$$\begin{aligned} s_i(t_0) = s_i(t_0-\tau) + \tau\hat{x}_i(t_0-\tau)\times \\ \Big[(\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{s}}(t_0))_i - \overline{\hat{\boldsymbol{x}}\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{s}}(t_0) - \overline{\boldsymbol{s}\cdot\mathsf{A}\hat{\boldsymbol{x}}}(t_0)\Big]. \quad (17)\end{aligned}$$

利用上述表达式，我们将看到函数

$$V(\boldsymbol{s}(n\tau)) \equiv \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \sum_{i\in\mathrm{supp}(\hat{\boldsymbol{x}})}\frac{s_i^2(t'+n\tau)}{2\hat{x}_i(t'-\tau)}\,dt' \quad (18)$$

是与式（17）中给出的频闪映射在原点处的不动点相对应的李雅普诺夫函数。该 $V(\boldsymbol{s}(n\tau))$ 确实是 $\boldsymbol{s}(n\tau)$ 的显式函数，这一点将在附录D中讨论。

很容易验证，函数 $V(\boldsymbol{s}(n\tau))$ 在 $\boldsymbol{s} = 0$ 处取得最小值，且其最小值为零。在其他点处，该函数的值均大于零。现在，由于频闪映射（17）在定义域 $\mathbb{D}_s$内的每一点都连续且可微，因此它是利普希茨连续的 [22]。最后，为了证明V 是局部李雅普诺夫函数，我们需要证明

$$\Delta_\tau V(\boldsymbol{s}) \equiv V(\boldsymbol{s}(\tau)) - V(\boldsymbol{s}(0)) < 0 \quad \forall \boldsymbol{s}(0)\in\mathbb{D}_s. \quad (19)$$

仅考虑 $\Delta_\tau s_i(t') \equiv s_i(t') - s_i(t'-\tau)$ 中的一阶项，可得如下结果，

$$\Delta_\tau V(\boldsymbol{s}) = \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \sum_{i\in\mathrm{supp}(\hat{\boldsymbol{x}})}\frac{2s_i(t')\Delta_\tau s_i(t')}{2\hat{x}_i(t'-\tau)}\,dt', \quad (20)$$

其中利用式（17）

$$\Delta_\tau s_i(t') = \tau\hat{x}_i(t'-\tau)\Big[(\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{s}}(t'))_i - \overline{\hat{\boldsymbol{x}}\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{s}}(t') - \overline{\boldsymbol{s}\cdot\mathsf{A}\hat{\boldsymbol{x}}}(t')\Big]. \quad (21)$$

将方程（21）代入方程（20），可得如下结果

$$\begin{aligned}\Delta_\tau V(\boldsymbol{s}) &= \tau\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \sum_{i\in\mathrm{supp}(\hat{\boldsymbol{x}})} s_i(t')\Big[(\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{s}}(t'))_i \\ &\quad -\overline{\hat{\boldsymbol{x}}\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{s}}(t') - \overline{\boldsymbol{s}\cdot\mathsf{A}\hat{\boldsymbol{x}}}(t')\Big]\,dt' \\ \Longrightarrow \Delta_\tau V(\boldsymbol{s}) &= \int_0^\tau \boldsymbol{s}(t')\cdot\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{s}}(t')\,dt'. \quad (22)\end{aligned}$$

因此，如果对所有 $\boldsymbol{s}(0) \in \mathbb{D}_s$ 都有 $\Delta_\tau V(\boldsymbol{s}) < 0$，那么 $V(\boldsymbol{s})$ 形式上就是李雅普诺夫函数，并且 $\boldsymbol{s}(0) = 0$ 是局部渐近稳定不动点；等价地，$\hat{\boldsymbol{x}}(0)$ 是方程（15）[23] 的局部渐近稳定不动点。此外，我们注意到，根据频闪映射的构造，$\hat{\boldsymbol{x}}(0)$ 可以选取为周期轨道 $\hat{\boldsymbol{x}}(t)$ 上的任意点。这一事实意味着，极限环 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 是局部渐近稳定的。

最后，我们将方程（22）改写为关于 $\boldsymbol{x}(t')$ 和$\hat{\boldsymbol{x}}(t')$的形式：

$$\begin{aligned}\Delta_\tau V \quad &= \int_0^\tau \boldsymbol{x}(t')\cdot \mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t')\,dt' - \int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t')\cdot \mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t')\,dt' \\ &\quad - \int_0^\tau \boldsymbol{x}(t')\cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\,dt' + \int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t')\cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\,dt'. \quad (23)\end{aligned}$$

由于在周期轨道本身上，$(\mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}})_i = c\ \forall i$，$\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t')\cdot\mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\,dt' = \int_0^\tau \boldsymbol{x}(t')\cdot\mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\,dt' = c\tau$。将其代入方程（23），方程可简化为

$$\Delta_\tau V = -\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t')\cdot\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t')\,dt' + \int_0^\tau \boldsymbol{x}(t')\cdot\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t')\,dt'. \quad (24)$$

根据定义1c，[不等式（9）]，$\Delta_\tau V < 0$ 在不等式（24）中意味着 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 是一个 OESS，从而证明了该定理。□

需要指出的是，该定理的逆命题未必成立：局部渐近稳定的极限环未必是 OESS。图1 展示了两个通过反复试验得到的说明性示例——一个稳定极限环是 OESS，另一个稳定极限环则不是 OESS。

V. 结论

总而言之，在底层种群动力学呈现持续振荡的演化系统中，瞬时适合度比较可能不再具有意义；相反，必须通过沿演化轨迹定义的某些时间平均量来评估进化稳定性。这一观点自然地将经典 ESS 理论中基于入侵的框架推广至 OESS 理论，为定义周期性波动种群中的进化稳定性提供了一致的基础。

必须指出，我们的论文并未通过极限环的动力学稳定性来定义其进化稳定性——相反，动力学稳定性是 OESS 定义中的一个特征，正如广为接受的 ESS 概念所体现的那样。因此，我们的研究与此前一些关于生态演化动力学中极限环的研究 [24–26] 有本质区别；那些研究通过极限环的动力学稳定性来定义其进化稳定性。此外，在这些研究中，极限环的存在与稳定性是通过将生态动力学纳入演化动力学来保证的。这并非我们在本文中感兴趣的内容：我们只关注种群处于人口学平衡时的演化动力学——这一情形由典范性的复制子动力学充分描述，而上述研究并未提及复制子动力学。

最后，我们提出一个值得未来研究的耐人寻味的问题：在连续时间复制子动力学中，如何将博弈论意义上的进化稳定性与混沌地振荡的种群联系起来？

致谢

V.K.D. 感谢印度坎普尔印度理工学院（印度）通过学术与研究卓越奖学金（FARE）提供的资助。

附录 A：OESS 不同定义之间的等价性

在本节中，我们将证明定义1a、定义 1b 和定义 1c 是等价的。

命题： 定义*1a*、定义 *1b* 和定义 *1c* 等价。

证明： 我们将分两部分证明。
第（i）部分：定义1a ⇔ 定义 1b。
首先，我们将不等式（6）改写为以下形式：

$$(1-\epsilon)\left[\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot\mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\,dt_0 - \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \boldsymbol{x}(t_0)\cdot\mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\,dt_0\right] + \epsilon\left[\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t_0)\,dt_0 - \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \boldsymbol{x}(t_0)\cdot\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t_0)\,dt_0\right] > 0. \quad (A1)$$

当突变体比例趋于零时，$\epsilon \to 0$，可以看出该条件化简为不等式（7）。此外，若 $(1-\epsilon)$ 的系数在某个$\{\boldsymbol{x}(t)\}_{t\in[-\tau,\tau]} \neq \{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$处为零，则 ϵ的系数必须为正；这正是不等式（8）。因此，定义1a蕴含定义 1b。反过来，定义 1b 显然蕴含定义1a，因为将不等式（7）和（8）分别作为 $1-\epsilon$ 和 ϵ的系数代入，便可直接得到不等式（A1）。由此我们得出结论：定义1a和定义 1b 等价。

部分(ii)：定义1a ⇔ 定义1c。
我们首先假设状态序列 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 根据定义1a 是一个 OESS。在任意时刻 t，任何接近 $\hat{\boldsymbol{x}}(t)$ 的状态 $\boldsymbol{x}'(t)$ 都可以写成

$$\boldsymbol{x}'(t) \equiv (1-\epsilon)\hat{\boldsymbol{x}}(t) + \epsilon\boldsymbol{x}(t), \quad (A2)$$

当 ϵ 足够小时。只需考虑来自紧集$\mathbb{C}(t) \equiv \{\boldsymbol{x}(t) \in S_n$ 的 $\boldsymbol{x}(t)$：$x_i(t) = 0$，其中某个 $i \in \mathrm{supp}(\hat{\boldsymbol{x}}(t))\}$ [满足 $S_n \equiv \{(x_1, \cdots, x_n) \in \mathbb{R}^n \mid x_i \geq 0,\ \sum_{i=1}^n x_i = 1\}$]；该集合是单纯形中所有不包含.....的面的并集

在时刻 t 的 $\hat{\boldsymbol{x}}(t)$。对于所有 $\boldsymbol{x}(t) \in \mathbb{C}(t)$，当 $\forall \epsilon$ 满足 $0 < \epsilon < \bar{\epsilon}(\boldsymbol{x}(t))$ 时，定义1a成立。我们总能构造一个正连续函数 $\bar{\epsilon}(\boldsymbol{x}(t)) \in (0, 1]$，且由于 $\mathbb{C}$是紧的，$\epsilon_{\min}(t) = \min\{\bar{\epsilon}(\boldsymbol{x}(t)) : \boldsymbol{x}(t) \in \mathbb{C}\}$在任意时刻 t 都严格为正。由于 $\epsilon_{\min}(t)$ 在所有 t 上都严格为正，最小值 $\min_t \epsilon_{\min}(t)$ 也严格为正。因此，对于所有$\epsilon < \min_t \epsilon_{\min}(t)$，定义1a均成立。随后，我们将两边乘以 ϵ 并加上 $(1-\epsilon)\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0) \cdot \mathsf{A}\left[\epsilon\bar{\boldsymbol{x}}(t_0) + \overline{(1-\epsilon)\hat{\boldsymbol{x}}}\right] dt_0$，再结合定义1a的不等式（6），并利用方程（A2），最终得到以下不等式：

$$\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0) \cdot \mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}'(t_0)\, dt_0 > \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \boldsymbol{x}'(t_0) \cdot \mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}'(t_0)\, dt_0. \tag{A3}$$

重新标记 $\boldsymbol{x}'(t)$ 为 $\boldsymbol{x}(t)$ 后，我们得到不等式（9）。类似地，按相反顺序进行这些步骤，可以证明定义1c蕴含定义1a。因此，定义1a与定义1c是等价的。

综合证明两部分的结论，我们得出这三个定义彼此等价。 □

附录 B：证明 $(\mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}})_i = \hat{\bar{\boldsymbol{x}}} \cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}$

引理：若 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$是一个 *OESS*，且 $\boldsymbol{e}_i \in supp(\hat{\boldsymbol{x}})$，则 $(\mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}})_i = \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0) \cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\, dt_0 = \hat{\bar{\boldsymbol{x}}} \cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}$。
证明：由于 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 是一个 OESS，因此根据定义1b（不等式（7）），

$$\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0) \cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\, dt_0 \geq (\mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}})_i, \tag{B1}$$

对于满足 $\{x_i(t) = 1,\ x_j(t) = 0,\ \forall j \neq i\}_{t\in[-\tau,\tau]}$的突变序列。

接下来，我们将序列$\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 的时间平均写作如下：

$$\hat{\bar{\boldsymbol{x}}} = \hat{\bar{x}}_i \boldsymbol{e}_i + (1 - \hat{\bar{x}}_i)\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}_{-i}, \tag{B2}$$

其中，$\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}_{-i}$ 是某个混合状态的时间平均，该混合状态不包含第 i 个纯状态 $\boldsymbol{e}_i$；换言之，$\hat{\boldsymbol{x}}_{-i}(t)$ 是一个位于某子空间内的混合状态，该子空间不包含单位向量 $\boldsymbol{e}_i$。

我们将用反证法证明该引理——为此，假设

$$\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0) \cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\, dt_0 > (\mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}})_i. \tag{B3}$$

由于状态序列 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 是周期性的，我们可以写成

$$\begin{aligned}\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0) \cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\, dt_0 &= \hat{\bar{\boldsymbol{x}}} \cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}, \\ &= \hat{\bar{x}}_i(\mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}})_i + (1 - \hat{\bar{x}}_i)\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}_{-i} \cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}} \\ &< \hat{\bar{x}}_i\hat{\bar{\boldsymbol{x}}} \cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}} + (1 - \hat{\bar{x}}_i)\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}_{-i} \cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}.\end{aligned} \tag{B4}$$

在最后一个不等式中，我们使用了假设（B3）。重新排列各项即可得出

$$\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0) \cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\, dt_0 < \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}_{-i}(t_0) \cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\, dt_0, \tag{B5}$$

但这是不可能的，因为 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}_\tau$ 是一个 OESS；因此，我们的假设，即不等式（B3），是不正确的。根据式（B1），这立即意味着 $(\mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}})_i = \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0) \cdot \mathsf{A}\hat{\bar{\boldsymbol{x}}}\, dt_0$。 □

我们注意到，这个引理让人想起在 ESS 背景下给出的 Bishop–Cannings 定理 [2, 27]。

附录 C：频闪映射

请注意，尽管我们在下式右侧将 t_0 写在$\boldsymbol{x} \cdot \mathsf{A}\boldsymbol{x}(t_0)$ 和 $(\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t_0))_i$ 的自变量中作为简写，

$$x_i(t_0) = x_i(t_0 - \tau) \cdot \exp\left((\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t_0))_i - \overline{\boldsymbol{x} \cdot \mathsf{A}\boldsymbol{x}}(t_0)\right), \tag{C1}$$

（即正文中的公式（15）），但它们实际上显式依赖于 $\boldsymbol{x}(t_0 - \tau)$ 和 τ，如下文所述，以确保公式（15）确实定义了一个频闪映射。

将公式（1）在时刻 t 且初始条件为 $\boldsymbol{x}(0)$ 时的解记为

$$\boldsymbol{x}(t - 0) = \boldsymbol{f}(t - 0; \boldsymbol{x}(0)). \tag{C2}$$

由于 $\boldsymbol{f}(t - 0; \boldsymbol{x}(0))$ 是由自治动力系统生成的流，因此它满足性质 [28]，

$$f_i\left((t - t') + (t' - 0); \boldsymbol{x}(0)\right) = f_i((t - t'); \boldsymbol{x}(t' - 0)), \tag{C3}$$

对每个 $i \in \{1, \cdots, n\}$ 均成立。利用这一性质，我们得到

$$\begin{aligned}x_i((n+1)\tau - 0) &= f_i\left(\{(n+1)\tau - n\tau\} + \{n\tau - 0\}; \boldsymbol{x}(0)\right) \\ &= f_i(\tau; \boldsymbol{x}(n\tau)).\end{aligned} \tag{C4}$$

由此立即得到，

$$x_i((n+1)\tau) = f_i(\tau; \boldsymbol{x}(n\tau)). \tag{C5}$$

代入 $n\tau = t_0 - \tau$，最终得到

$$x_i(t_0) = f_i(\tau; \boldsymbol{x}(t_0 - \tau)) = x_i(t_0 - \tau)\frac{f_i(\tau; \boldsymbol{x}(t_0 - \tau))}{x_i(t_0 - \tau)}. \tag{C6}$$

比较方程（C6）与方程（C1），可得，

$$f_i(\tau; \boldsymbol{x}(t_0 - \tau)) = x_i(t_0 - \tau) \cdot \exp\left((\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t_0))_i - \overline{\boldsymbol{x} \cdot \mathsf{A}\boldsymbol{x}}(t_0)\right), \tag{C7}$$

这表明，方程（C1）的右端项仅取决于状态 $\boldsymbol{x}(t_0 - \tau)$ 和参数 τ。

附录 D： V 对状态的显式依赖

我们首先写出扰动 $\boldsymbol{s}(t) = \boldsymbol{x}(t) - \hat{\boldsymbol{x}}(t)$ 的动力学方程，该方程可直接由复制子方程得到。于是有：

$$\frac{d\hat{x}_i(t)}{dt} = \hat{x}_i(t)\Big[(\mathsf{A}\hat{\boldsymbol{x}}(t))_i - \hat{\boldsymbol{x}}(t)\cdot\mathsf{A}\hat{\boldsymbol{x}}(t)\Big]. \tag{D1a}$$

$$\begin{aligned}\frac{ds_i(t)}{dt} &= (\hat{x}_i(t)+s_i(t))\Big[(\mathsf{A}\boldsymbol{s}(t))_i \\ &\quad -\hat{\boldsymbol{x}}(t)\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{s}(t) - \boldsymbol{s}(t)\cdot\mathsf{A}\hat{\boldsymbol{x}}(t) - \boldsymbol{s}(t)\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{s}(t)\Big] \\ &\quad +s_i\Big[(\mathsf{A}\hat{\boldsymbol{x}}(t))_i - \hat{\boldsymbol{x}}(t)\cdot\mathsf{A}\hat{\boldsymbol{x}}(t)\Big].\end{aligned} \tag{D1b}$$

由于假定已形式上求得（D1a）的极限环解，—$\hat{\boldsymbol{x}}(t)$ 那么 $s_i(t)$ 的解具有以下形式： $s_i(t) = g_i(t;\boldsymbol{s}(0),\hat{\boldsymbol{x}}(0))$。由于 g_i 是自治动力系统向量流的一个分量，因此满足以下性质 [28]:

$$\begin{aligned}&g_i((t-t_1)+(t_1-0);\boldsymbol{s}(0),\hat{\boldsymbol{x}}(0)) \\ =\ &g_i((t-t_1);\boldsymbol{s}(t_1-0),\hat{\boldsymbol{x}}(t_1-0)).\end{aligned} \tag{D2}$$

因此，$s_i(n\tau + t') = g_i(t';\boldsymbol{s}(n\tau),\hat{\boldsymbol{x}}(n\tau)) = g_i(t';\boldsymbol{s}(n\tau),\hat{\boldsymbol{x}}(0))$。于是，我们可以将正文公式 (18) 中 $V(\boldsymbol{s}(t))$ 的表达式写成以下等价形式：

$$V(\boldsymbol{s}(n\tau)) \equiv \frac{1}{\tau}\int_0^\tau \sum_{i\in\mathrm{supp}(\hat{\boldsymbol{x}})} \frac{g_i^2(t';\boldsymbol{s}(n\tau),\hat{\boldsymbol{x}}(0))}{2\hat{x}_i(t'-\tau)}\,dt'. \tag{D3}$$

该表达式展示了$V(\boldsymbol{s}(n\tau))$ 对 $\boldsymbol{s}(n\tau)$ 的显式依赖。

附录 E：示例

我们已证明，OESS$_\tau$ 意味着复制子动力学中存在稳定极限环。本节将提供数值示例，分别考察以下情形：(i) 极限环满足 OESS 条件；(ii) 稳定极限环不满足 OESS 条件。为进行数值验证，我们定义以下简写符号：

$$\begin{aligned}\delta_\tau(\hat{\boldsymbol{x}},\boldsymbol{x}) := &\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \hat{\boldsymbol{x}}(t_0)\cdot\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t_0)\,dt_0 \\ &-\frac{1}{\tau}\int_0^\tau \boldsymbol{x}(t_0)\cdot\mathsf{A}\bar{\boldsymbol{x}}(t_0)\,dt_0.\end{aligned} \tag{E1}$$

采用这种记法，OESS 条件可简化为$\delta_\tau(\hat{\boldsymbol{x}},\boldsymbol{x}) > 0$对所有位于 $\{\hat{\boldsymbol{x}}(t)\}$的去心邻域内的 $\{\boldsymbol{x}(t)\}_{t\in[-\tau,\tau]}$均成立。

(i) 对于以下与正文图 1 子图 (a) 对应的种群博弈矩阵，数值求得的极限环的所有邻近轨迹均满足 OESS 条件：

$$\mathsf{A} = \begin{bmatrix} -0.022 & -0.829 & -0.505 & 5.5 \\ 0.45 & -0.211 & 1.325 & -1.531 \\ 1.295 & -0.008 & -0.326 & -0.96 \\ 0.10 & 0.25 & 0.1 & 0.0 \end{bmatrix}$$

该博弈不存在纯纳什均衡，混合纳什均衡为 $\boldsymbol{x}^* \approx (0.256,\ 0.412,\ 0.220,\ 0.112)$。为验证 $\boldsymbol{x}^*$ 是否满足 ESS 条件，考虑其邻域内一个小扰动： $\boldsymbol{x} = (0.256-\epsilon_1,\ 0.412-\epsilon_2,\ 0.220-\epsilon_3,\ 0.112+\epsilon_1+\epsilon_2+\epsilon_3)$。ESS 条件意味着：

$$\begin{aligned}\boldsymbol{x}^*\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{x} - \boldsymbol{x}\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{x} = &-1.07\epsilon_2^2 + \epsilon_2(-3.458\epsilon_3 + 4.698\epsilon_1) \\ &-0.534\epsilon_3^2 - 0.002\epsilon_3 + 5.622\epsilon_1^2 + (3.95\epsilon_3)\epsilon_1.\end{aligned} \tag{E2}$$

可以验证，对于$\epsilon_1 = 0$ 和 $\epsilon_2 = \epsilon_3 = 0.01$，该不等式不成立，这表明 $\boldsymbol{x}^*$ 不是 ESS。因此，OESS 可能存在，而且事实上确实存在。

（ii）对于以下对应正文图1 子图 (b) 的种群博弈矩阵，数值求得的极限环附近的一些轨迹不满足 OESS 条件：

$$\mathsf{A} = \begin{bmatrix} -0.022 & -0.829 & -0.405 & 5.5 \\ 0.45 & -0.211 & 0.825 & -1.531 \\ 1.295 & -0.008 & -0.226 & -0.96 \\ 0.10 & 0.25 & 0.05 & 0.0 \end{bmatrix}$$

同样，不存在纯纳什均衡，混合纳什均衡为 $\boldsymbol{x}^* \approx (0.230, 0.359, 0.309, 0.102)$。对于附近的点 $\boldsymbol{x} = (0.230-\epsilon_1, 0.359-\epsilon_2, 0.309-\epsilon_3, 0.102+\epsilon_1+\epsilon_2+\epsilon_3)$，我们得到：

$$\begin{aligned}\boldsymbol{x}^*\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{x} - \boldsymbol{x}\cdot\mathsf{A}\boldsymbol{x} = &-1.07\epsilon_2^2 + \epsilon_2(-3.008\epsilon_3 + 4.698\epsilon_1) \\ &-0.684\epsilon_3^2 + 5.622\epsilon_1^2 + 3.8\epsilon_3\epsilon_1.\end{aligned} \tag{E3}$$

当 $\epsilon_1 = 0$ and $\epsilon_2 = \epsilon_3 = 0.01$ 时，这一条件不成立，这表明混合纳什均衡不是 ESS。因此，OESS 可能存在，但在这种情况下并不存在。

[1] J. Maynard Smith 和 G. R. Price，《动物冲突的逻辑》，《自然》**246**，15（1973）。[2] J. Maynard Smith，《进化与博弈论》

（剑桥大学出版社，剑桥，1982）。[3] B. Thomas，论进化稳定集，《数学生物学杂志》22，10.1007/bf00276549（1985）。[4] R. Dawkins，《自私的基因》（牛津大学出版社，牛津，1989）。[5] P. D. Taylor 和 L. B. Jonker，进化稳定策略与博弈动力学，《数学与生物科学》40，145（1978）。[6] P. Schuster 和 K. Sigmund，复制子动力学，《理论生物学杂志》100，533（1983）。[7] H. Spencer，《生物学原理》，第1卷（Williams and Norgate，伦敦，1864）。[8] C. Darwin，《通过自然选择，或在生存斗争中保存优良种族论物种起源》，第5版（John Murray，伦敦，1869）。[9] M. Hori，食鳞慈鲷左右利手性的频率依赖型自然选择，《科学》260，216（1993）。[10] B. Sinervo 和 C. M. Lively，石头剪刀布博弈与雄性替代策略的进化，《自然》380，240（1996）。[11] B. Sinervo、E. Svensson 和 T. Comendant，由自然选择驱动的密度周期与后代数量和质量博弈，《自然》406，985（2000）。[12] B. C. Kirkup 和 M. A. Riley，抗生素介导的拮抗作用导致体内出现石头剪刀布细菌博弈，《自然》428，412–414（2004）。[13] A. J. Lotka，关于有机系统中某些节律关系的分析札记，《美国国家科学院院刊》6，410（1920）。[14] R. O. Peterson、R. E. Page 和 K. M. Dodge，狼、驼鹿与种群周期的异速生长，《科学》224，1350（1984）。[15] D. Fauteux、G. Gauthier 和 D. Berteaux，加拿大北极地区周期性旅鼠种群的季节性种群统计学，《动物生态学杂志》84，1412（2015）。[16] J. Hofbauer 和 K. Sigmund，《进化博弈与种群动力学》（剑桥大学出版社，1998）。[17] A. Mukhopadhyay 和 S. Chakraborty，周期轨道可以是进化稳定的：离散

复制子动力学，《理论生物学杂志》497，110288 2020( )。[18] A. Mukhopadhyay 和 S. Chakraborty，《解读进化博弈中的混沌》，《混沌：非线性科学跨学科期刊》30，10.1063/5.0029480 (2020)。[19] S. Bhattacharjee、V. K. Dubey、A. Mukhopadhyay 和 S. Chakraborty，《确定性离散时间进化博弈动力学中的周期轨道：信息论视角》，《物理评论E》107，10.1103/physreve.107.064405 (2023)。[20] V. K. Dubey、S. Chakraborty 和 S. Chakraborty，《非对称进化博弈中的振荡平衡：进化稳定策略的推广》，《动态博弈与应用》10.1007/s13235-024-00606-2 (2024)。[21] J. Hofbauer，《沃尔泰拉–洛特卡方程中极限环的出现》，《非线性分析：理论、方法与应用》5，1003–1007 (1981)。[22] N. Bof、R. Carli 和 L. Schenato，《离散时间系统的李雅普诺夫理论》(2018)。[23] J. Guckenheimer 和 P. Holmes，《非线性振荡、动力系统与《向量场的分岔》》(施普林格纽约，1983)。[24] J. Reed 和 N. C. Stenseth，《论进化稳定策略》，《理论生物学杂志》108，491–508 (1984)。[25] L. R. Lawlor 和 J. M. Smith，《竞争物种的协同进化与稳定性》，《美国博物学家》110，79–99 (1976)。[26] K. Grunert、H. Holden、E. R. Jakobsen 和 N. C. Stenseth，《稳定及周期性波动种群中的进化稳定策略：Rosenzweig–MacArthur捕食者–猎物模型》，Proceed- ings of the National Academy of Sciences 118，10 1073 2021 . /pnas. ( )。[27] D. T. Bishop 和 C. Cannings，《广义消耗战》，《理论生物学杂志》70，85 (1978)。[28] S. Wiggins，《应用非线性动力系统与混沌导论》(施普林格出版社，2003)。