

# 超越公地悲剧的合作演化：环境反馈演化博弈动力学综述与展望 \*

陈奕多 吴枝喜 关剑月 †

(兰州理论物理中心, 甘肃省理论物理重点实验室, 量子理论及应用基础教育部重点实验室, 甘肃省量子物理基础学科研究中心, 兰州大学, 兰州 730000)

本文围绕环境反馈演化博弈这一刻画“策略-环境”协同演化的理论框架, 对近年来相关研究重要进展进行了系统综述。首先, 在平均场近似下, 介绍了环境变量与博弈交互及演化耦合的协同演化动力学模型, 讨论了公地悲剧与合作演化的现实背景问题及其影响因素, 并且介绍了以相应环境反馈博弈模型为基础的公地治理研究。其次, 讨论了空间结构引入后环境反馈博弈的关键动力学特征, 包括局域个体交互、局域环境反馈、自组织斑图及种群规模波动对系统稳态与吸引子结构的重塑作用。进一步地, 以博弈状态转换作为离散反馈框架, 讨论这一机制在刻画局域反馈与促进合作方面的理论结果。最后, 结合微生物公共物品体系与现实资源治理问题, 探讨了环境反馈机制在真实复杂系统中的作用及未来研究方向。本文旨在从复杂系统动力学角度梳理环境反馈演化博弈的前沿重要进展与发展脉络, 并为理解合作行为的涌现与公地悲剧的调控提供参考。

**关键词:** 复杂系统, 演化博弈, 环境反馈, 合作演化

**PACS:** 02.50.Le, 05.65.+b, 89.75.-k

† 通信作者. E-mail: guanjy@lzu.edu.cn (通信作者)

第一作者. E-mail: chenyd02@outlook.com (第一作者)

\* 国家自然科学基金 (批准号: 12575039, 12375032, 12247101)、中央高校基本科研业务费 (批准号: lzujbky-2025-it50, lzujbky-2024-11, lzujbky-2024-jdzz06, lzujbky-2023-ey02)、甘肃省教育厅: 高校研究生“创新之星”项目 (批准号: 2026CXZX-153)、甘肃省自然科学基金 (批准号: 22JR5RA389)、高等学校学科创新引智计划 (批准号: B20063)、甘肃省陇原青年英才项目资助的课题。

# 1 引言

1968年, Hardin 提出了公地悲剧 (tragedy of the commons, 简称 TOC) 的概念<sup>[1,2]</sup>: 在有限公共资源的系统中, 个体总倾向于不加节制地过量取用这些资源, 以至于系统总会演化到所有个体均无资源可用的公地悲剧状态。与之相似的是, 演化囚徒困境博弈模型<sup>[3-5]</sup>中存在同样的局面: 以双人捐赠形式为例, 合作者以代价  $c$  为对手提供收益  $b > c$ , 背叛者只搭便车毫无贡献。由此, 即便相互合作是群体有利的, 自私个体仍总倾向于选择背叛以获取即时利益, 导致系统最终演化到全背叛的低平均收益状态。然而, 即便在上述纳什均衡<sup>[6]</sup> 严苛的囚徒困境下, 仍有多种机制可以有效促进合作行为<sup>[7]</sup>, 例如著名的五种规则: 亲缘选择、直接互惠、间接互惠、网络互惠、群体选择, 与之相关的合作涌现、传播与维持的机制始终是复杂系统研究的重心之一<sup>[5,8-14]</sup>。

近 20 年来, 环境反馈博弈模型因其对现实复杂生态、社会系统的有效表征逐步成为演化博弈研究领域的重要方向之一<sup>[15-18]</sup>。2016 年, 关于振荡公地悲剧 (Oscillatory tragedy of the commons, 简称 o-TOC) 的研究进一步引发了相关领域的关注<sup>[17]</sup>。其作者考虑了个体策略演化与环境演化的双向反馈, 合作者修复环境, 背叛者破坏环境。与此同时, 环境状态作为充裕与贫瘠环境两极端情况收益矩阵的耦合系数实时影响个体的收益状态, 也就是实时改变系统内的博弈类型。由此产生了伴随着合作者与背叛者轮替主导的环境持续波动演化, 即策略与环境的二维相空间中的稳定周期轨道。后续相关工作进一步加入了更加符合现实复杂系统的空间博弈、异质环境、环境自发演化等影响因素<sup>[18-20]</sup>, 有效推动了对相关现实系统的理解。

2020 年的观点文章<sup>[21]</sup> 对环境反馈演化博弈的相关研究进行了系统梳理, 指出环境状态的内生动态能够重塑系统的长期吸引子结构与稳定性特征, 从而产生区别于传统静态博弈研究的复杂演化行为。基于此, 本文从复杂系统动力学视角出发, 对环境反馈演化博弈的重要理论进展进行系统梳理。本文首先回顾平均场近似下环境-策略耦合所引入的动力学扩展及其稳定性与分岔特征, 进而讨论空间结构与局域相互作用如何重塑系统的时空演化行为, 并进一步结合博弈状态转换框架分析离散环境反馈机制对合作演化的影响。在此基础上, 本文还将相关理论与微生物实验及现实资源治理问题相联系, 探讨环境反馈机制的引入对于真实复杂系统研究的重要作用。总体而言, 本文旨在从前沿理论框架出发, 厘清环境-策略协同演化的共性机制以及环境演化的公地悲剧应如何避免, 为其中合作行为的涌现与传播提供理论参考。

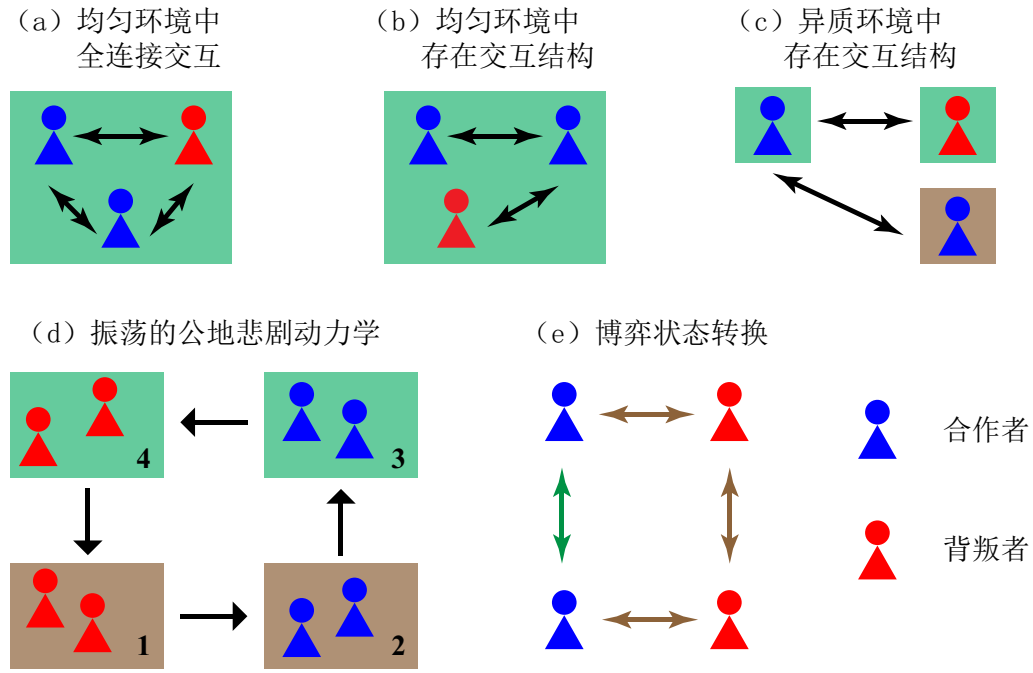


图 1 环境反馈博弈示意图，其中蓝色个体为合作者，红色个体为背叛者，个体间的双向箭头示意存在交互连边，绿色背景（连接）为丰裕环境，棕色背景（连边）为贫瘠环境。图 (a)、(b)、(c) 分别为均匀环境中全连接个体的博弈、均匀环境中有结构个体的博弈、异质环境中有结构个体的博弈示意图。图 (d) 展示了振荡的公地悲剧动力学 (o-TOC)，系统动力学在贫瘠环境背叛态 (1)、贫瘠环境合作态 (2)、充裕环境合作态 (3) 与充裕环境背叛态 (4) 四个状态间循环振荡。图 (e) 展示了博弈状态转换与个体策略的关系，只有两侧个体均为合作者时连边才为高收益态（充裕环境）。

Fig. 1. Environment-feedback game schematic. Blue (red) individuals are cooperators (defectors). Bidirectional arrows between individuals indicate interaction links. A green (brown) background or link denotes an abundant (barren) environment. Panels illustrate respectively, (a) games among well-mixed individuals in a homogeneous environment, (b) games on a structured population in a homogeneous environment, and (c) games on a structured population in a heterogeneous environment. Panel (d) presents oscillatory tragedy of the commons (o-TOC) dynamics, where the system cycles among four states: defection in a barren environment, cooperation in a barren environment, cooperation in an abundant environment, and defection in an abundant environment. Panel (e) illustrates the relationship between game states and individual strategies: a link attains the high-payoff state (abundant environment) only when both vertices are cooperators.

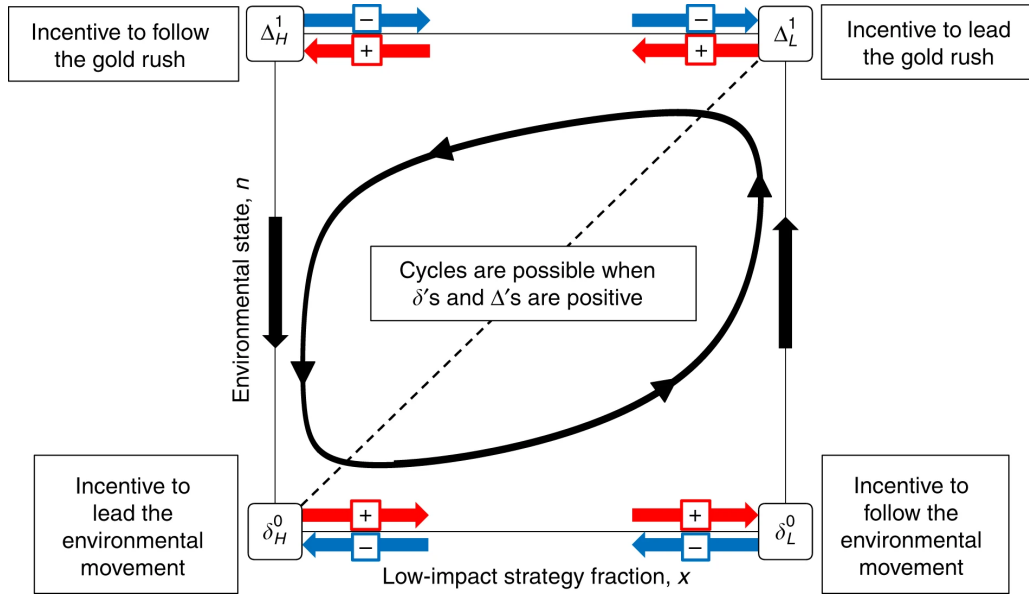


图 2 参数对于相空间周期振荡动力学的影响示意图, 详细信息请见参考文献 [18]。注: 转载自 Tilman 等, Evolutionary games with environmental feedbacks, Nature Communications, 2020, DOI: 10.1038/s41467-020-14531-6。依据 CC BY 4.0 许可使用 (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)。

Fig. 2. Schematic illustration of the effects of parameters on phase-space periodic oscillatory dynamics; see Ref. [18] for details. Reproduced from Tilman et al., Evolutionary games with environmental feedbacks, Nature Communications, 2020, DOI: 10.1038/s41467-020-14531-6. Licensed under CC BY 4.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

## 2 平均场环境反馈博弈

复制方程 [5,22] 是演化博弈的常用平均场近似动力学模型。对于两策略博弈 (合作者  $C$  与背叛者  $D$ ), 合作者密度  $x$  随时间演化的动力学方程为:

$$\dot{x} = x(1-x)(f_C - f_D), \quad (1)$$

其中  $f_C$  ( $f_D$ ) 是合作者 (背叛者) 的适应度, 形式为对应个体博弈得到收益  $\pi_C$  ( $\pi_D$ ) 的函数。对于双人博弈, 收益由如下矩阵决定:

$$\Pi = \begin{bmatrix} R & S \\ T & P \end{bmatrix}, \quad (2)$$

其中  $R$  是相互合作的报酬 (reward),  $S$  是合作者被背叛者搭便车后的收益 (sucker's payoff),  $T$  是背叛合作者的诱惑 (temptation),  $P$  是相互背叛的惩罚 (punishment)。根据以上四个收益矩阵元素的不同取

值，博弈存在不同的纳什均衡<sup>[6]</sup>，对应于四种博弈类型<sup>[5]</sup>：囚徒困境博弈（prisoner's dilemma game）、雪堆博弈（snowdrift game）、猎鹿博弈（stag-hunt game）、和谐博弈（harmony game）。

将捐赠博弈（囚徒困境）的思想简单扩展，就能得到一个常用的多人博弈模型—公共物品博弈（public goods game）<sup>[5,8,23,24]</sup>。在个体数为  $G$  的群组中进行公共物品博弈的流程如下：所有合作个体付出一份值为  $c$ （常取 1）的代价，经过因子为  $R$  的倍乘增长后均分给组内所有个体（包括背叛者）；而背叛者什么也不付出，只搭便车接受回报。在翻倍因子  $R$  小于  $G$  即单人合作只会为其自身带来负收益时，纳什均衡始终为全背叛。

平均场模型（well-mixed 结构）进行同质环境反馈博弈的交互形式如图 1(a) 所示，个体间全部互相连接，系统中所有个体整体共享均匀一致的环境状态并进行双向循环动力学。在 2016 年 Weitz 等的研究中<sup>[17]</sup>，他们设置了贫瘠环境状态  $n = 0$  与充裕环境状态  $n = 1$  两极端情况下的收益矩阵分别为  $\Pi_0$  与  $\Pi_1$ ，其中  $n \in [0, 1]$  为归一化环境状态变量，通过  $n$  耦合两收益矩阵：

$$\Pi(n) = (1 - n)\Pi_0 + n\Pi_1. \quad (3)$$

环境状态  $n$  随时间的演化受到系统内个体策略分布的影响：

$$\dot{n} = \epsilon n(1 - n)[\theta x - (1 - x)], \quad (4)$$

其中  $\epsilon$  控制环境相对于策略演化的速度， $\theta$  控制合作者修复环境相对于背叛者破坏环境的速度。结合环境演化方程式 (4)、耦合收益矩阵式 (3) 与复制动力学方程式 (1)，他们研究了环境与策略的协同演化动力学，从理论上解析了“合作涌现-环境恢复-背叛入侵-环境枯竭”的四阶段相空间周期振荡行为（如图 1(d) 所示），提出了“振荡公地悲剧”的核心动力学分类概念与严格的解析判据。

2020 年，Tilman 等的工作<sup>[18]</sup>进一步考虑了环境的内生动态，构建了通用的协同演化动力学理论框架。他们指出 Weitz 等的工作<sup>[17]</sup>是他们新框架下的一种特定情况，并进一步突出了环境演化相对速度变量在考虑环境内生动态后对于系统稳定性的关键影响。根据一系列现实复杂环境反馈系统的特征，他们推导出了其普遍模型下形成相空间闭合周期轨迹的详细条件，如图 2 所示。2024 年，Ito 等的工作<sup>[25]</sup>严格讨论了在包含四种不同  $2 \times 2$  博弈类型的完整收益相空间上考虑不同轨迹（即调整两极端环境矩阵的相空间点位）的环境反馈动力学的稳定性特征，并从系统设计博弈类型的角度给出了振荡动力学出现的条件。

综上，这一系列工作完成了平均场框架下环境-策略协同演化核心动力学的解析与泛化，明确了公地悲剧相关动力学的产生判据与系统稳定性的核心调控参数，为后续引入真实系统的复杂机制奠定了理论基础。

进一步考虑现实因素时, 种群波动、突变与外部环境都是自然系统的常见影响因素。Bairagya 等<sup>[26]</sup> 在环境反馈模型中显式地引入有限种群承载力与密度依赖收益, 证明了有限承载力会诱导新的双稳态产生——同一参数下系统可由初值决定分岔到“避免”或“诱发”公地悲剧的状态, 且其对于 TOC 态存在与否的影响可能相对无限承载力情形发生反转。Tao 等<sup>[27]</sup> 考虑了依赖于环境的种群规模, 讨论了种群波动影响下资源有限的系统中可以维持合作行为的条件。Du 等<sup>[28]</sup> 将复制-突变动力学与环境反馈公共物品博弈耦合, 揭示了突变对于诱发振荡公地悲剧动力学的关键作用, 并通过验证 Hopf 分岔条件严格给出稳定周期轨道存在性。Jiang 等<sup>[29]</sup> 将全局外生环境波动与策略依赖的局部环境反馈耦合考虑, 系统揭示两类环境变化的相对速度可诱发在合作者密度-环境相平面上形成闭合的不规则循环轨道, 而当全局环境进一步增强频率依赖时该循环可消失并转化为内部稳定平衡点, 从而给出外生波动与内生反馈共同决定演化的理论框架。

时滞效应是另一类在平均场方程层面显著改变动力学类型的机制, 并普遍存在于含反馈耦合动力学的现实复杂系统中。Yan 等<sup>[30]</sup> 研究了协同博弈中合作者对于环境演化作用的延迟, 揭示了当捐赠与回报成正比时系统稳定性丧失进入周期轨道。Cheng 等<sup>[31]</sup> 对含离散延迟的环境反馈模型进行了更系统的稳定性与分岔分析, 给出了平衡点稳定区间与分岔产生的条件和性质。Roy 等<sup>[32]</sup> 进一步在考虑空位与惩罚机制的生态-演化耦合背景下解析分析并数值证明时滞可通过 Hopf 分岔触发稳态失稳。

个体对于环境的感知有效性也是协同演化的重要影响因素, Patra 等<sup>[33]</sup> 将环境反馈博弈推广到不完备信息情境, 讨论了高斯噪声信道影响的连续环境状态, 证明了信息噪声本身在演化动力学中可通过改变有效策略分布来抑制资源灭绝, 避免系统落入公地悲剧状态。

在 Tilman 等提出的通用框架之后, 如上研究在平均场博弈动力学-环境耦合的最小闭环上不断引入更贴近现实系统的机制, 使得相图结构、稳定性与分岔类型更加丰富。环境反馈博弈领域的另一个重要问题则是如何将治理与控制变量显式并入反馈回路, 讨论如何避免公地悲剧的动力系统调控问题。Chen 等的工作<sup>[34]</sup> 将惩罚与稽查机制引入反馈演化博弈框架, 面向典型公地治理场景讨论了制度约束与环境内生动态的耦合效应, 并揭示只有将惩罚强度与系统内在环境特征匹配时系统才能稳定维持资源与合作, 从而避免公地悲剧的发生。在机制设计与治理策略的延伸方向上, Sarkar 等<sup>[35]</sup> 将具有生态阈值的渔业系统与制度性的检查和惩罚驱动的反馈演化博弈进行闭环耦合, 揭示耦合后系统可出现振荡公地悲剧, 并指出治理效果对增长率与非线性作用高度敏感。

Paarporn 等<sup>[36]</sup> 考虑了个体激励与宣传等控制手段, 建立最优控制问题并数值求解局部最优策略, 进

而揭示出即便最优控制能提高资源累积目标，也会导致高风险的振荡型公地悲剧循环。Gao 等<sup>[37]</sup>将动态补偿机制耦合到环境反馈博弈中，进一步讨论了补偿强度随资源状态变化的机制对于个体行为响应的影响。Tu 等<sup>[38]</sup>在资源再生动力学中考虑了生态系统的 Allee 效应，将生态学意义的不可逆临界转变嵌入演化博弈，发现系统会出现由初值与参数共同决定的可持续与不可持续双稳态与临界跃迁，并进一步证明引入资源水平的“知识反馈”(knowledge feedback) 可显著提高系统韧性与可持续性。Liu 等<sup>[39]</sup>引入依赖于环境状态的惩罚概率，证明了高惩罚概率下的合作促进作用。以上公地治理的相关研究讨论了现实可用的多种治理手段与演化机制，为现实生态系统的调控和治理提供了理论框架参考。

整体而言，上述平均场动力学工作的发展为理解与调控现实环境反馈复杂系统提供了一套可系统扩展的理论框架，虽然没有考虑到现实系统中作用显著的空间结构、异质性特征，也为后续引入空间考量的相关工作提供了关键参照。

### 3 空间环境反馈博弈

空间结构考量对于演化博弈动力学具有显著的影响，包括空间结构本身对于多种博弈中合作的促进<sup>[7,8,40]</sup>、以及雪堆博弈类型下的抑制<sup>[41]</sup>等现象，并且系统本身的尺寸、结构等性质对于演化动力学有显著影响<sup>[8,12,42-49]</sup>。对于环境反馈博弈而言，个体策略以及环境的空间特征引入的关键不仅仅在于促进合作这一传统命题，而在于空间相互作用如何改变系统的吸引子结构、转变阈值与演化路径。本节介绍的两种核心博弈交互类型如图1(b)与(c)所示，分别为均匀同质环境中考虑个体交互作用的网络结构，以及进一步将环境异质化，考虑异质资源反馈与空间博弈的协同演化。

Wakano 等<sup>[50]</sup>较早在空间框架下讨论了生态公共物品的动力学，引入了个体密度的扩散动力学，有效讨论了高生产力个体的聚集效应以及背叛个体的快速迁移与对相应高生产力群落的利用。该工作从机制层面讨论了空间中的自组织动态平衡对于合作的促进，为自发形成的栖息地多样性提供了简单而有效的机制解释。相关现实生态复杂系统的研究也有效证明了空间自组织效应对于系统的稳定性与韧性的影响<sup>[51-55]</sup>。此类框架与结果表明了将空间效应纳入环境反馈演化博弈研究的重要性以及现实性。

在 2019 年 Lin 等的研究<sup>[19]</sup>中，他们将 Weitz 等<sup>[17]</sup>提出的环境反馈思想从平均场推广到空间相互作用情形，引入空间结构中的博弈交互与资源扩散，均匀混合下的全局同步振荡公地悲剧动力学重组为局域化的策略与环境自组织模式，并显著改变了振荡动力学出现的参数特征。Chen 等<sup>[20]</sup>进一步讨论了局域化的双向反馈博弈动力学，强调个体交互对环境的影响及环境对收益与更新的反馈往往具有明显的空间

局域性，并使用自省式的近视规则（myopic rule）考虑了环境协同博弈中个体的即时决策。局域反馈的引入直接改变了参数调控特征，环境演化速度本身就能调控振荡到平衡的转变，并且转变附近伴随着空间中的大尺寸策略、资源聚集的自组织团簇，其动态演化促进了整个系统的平衡。

Cheng 等<sup>[56]</sup>以理论方法讨论了混合良好的系统与空间结构系统的环境反馈博弈动力学，系统地给出了动力学稳定性与分岔分析，并完整分析了促进合作的参数条件。在双人博弈之外，Ding 等<sup>[57]</sup>以空间局域环境反馈结构为主轴，讨论了耦合演化下合作行为的维持机制与环境特征，揭示了一系列反直觉的结果：合作不一定能因修复能力的提升而繁荣，较低的合作成本可能反而阻碍合作传播。

更进一步，相应系统的空间结构并不局限于连续二维空间或二维格点模型，网络模型为环境反馈提供了更一般的结构化载体。Betz 等<sup>[58]</sup>考虑了一类双社区网络结构，对两个社区及其间连接分别引入了三种环境状态，在这一简化模型中讨论了社区内与社区间的环境反馈博弈交互，并证明改变社区间的交互会引发更复杂的动力学行为。Wang 等与 Li 等<sup>[59,60]</sup>在规则图结构中分别讨论了双人反馈博弈与即时反馈的公共物品博弈的演化动力学，并系统对照均匀混合结构平均场动力学分析，均得出了更复杂的稳态演化特征。

综上，空间结构的引入不仅拓展了环境反馈博弈的现实表征能力，弥补了平均场模型对真实系统空间异质性刻画的不足，还凸显了以下两个相互关联的核心影响机制。其一，合作者的空间聚集能够在局域尺度上形成更高的有效收益与更强的环境修复能力，从而维持高环境质量并抵御背叛者入侵。其二，考虑环境变量的局部反馈会反过来调制团簇边界的稳定性，使得界面处的策略竞争和环境的退化与恢复相互耦合，形成更复杂的时空演化，以及可能产生稳定的自组织斑图。最终空间因素的引入导致在宏观上产生更丰富的共存、稳定、振荡状态与转变过程。

值得关注的是，空间环境反馈博弈研究近期出现了另一个重要的切入点。以上研究普遍固定系统尺寸并默认所有节点均始终由存活个体占据，但是环境反馈涉及的生态等复杂系统中普遍存在环境限制下的种群规模波动。Chen 等<sup>[61]</sup>通过额外考虑空节点的三态博弈模型<sup>[62]</sup>，将空间容量约束显式纳入反馈系统，从而构建出“有限空间内波动人口”的环境反馈博弈模型。环境反馈与个体收益被耦合考虑到死亡率中，繁殖被设置为简单的邻域传播并考虑策略突变。该研究揭示了在噪声强度（突变概率）调节下出现的“生存相干共振”与动态平衡态，均源于种群生存竞争筛选出的利于环境的合作者密集团簇聚集现象。与传统固定人口规模的有限群体随机过程不同，此模型的核心特征在于：空位既是空间结构的组成部分，也是系统的生态自由度，在合作者与背叛者的竞争过程中提供了类似于（但不可等同于）非参与者（loner）的利于

合作的缓冲作用<sup>[23,63]</sup>。将动态的种群规模纳入空间环境反馈博弈动力学，有助于讨论更接近真实生态系统个体生存的“空间容量-竞争过程-环境反馈”耦合，以及进化问题的种群存续角度。

除了上述探究空间效应本身对于双向反馈动力学影响的研究，将前一节介绍的诸多现实系统机制引入异质空间结构考虑也是有待探究的重要问题，尤其是调控、奖惩等机制自然具有空间中交互范围的局限性。并且，环境资源的异质性研究仍较为有限，相应异质资源的自发演化动态包括修复、扩散等，以及其对于合作维持、避免公地悲剧的作用，都是有待进一步发展的方向。

## 4 博弈状态转换

博弈状态转换 (game state transitions) 可以描述根据连边 (群组) 内个体的状态发生离散环境状态变化，从而再次引发收益结构变化的演化博弈模型<sup>[64-69]</sup>。例如，在捐赠博弈 (见引言第一段) 中考虑一种普遍合作诱发更高回报  $b_1$ ，存在背叛则导致回报降低为  $b_2 < b_1$  的机制，如图1(e) 所示，合作付出的代价始终为固定  $c$ ，在两个状态的回报之间存在足够大的差值时，尽管两种状态均为纳什均衡倾向互相背叛的囚徒困境博弈，但由于高收益状态合作个体与低收益状态背叛个体的收益差存在，系统仍能有效促进合作传播<sup>[64,65]</sup>。这一机制可以有效地表征现实系统中广泛出现的局域环境反馈机制与社交反馈机制<sup>[65,70-76]</sup>，并被证明是著名的“五种规则”<sup>[7]</sup> 之外的多种博弈系统中均能有效促进合作的机制<sup>[64,65,69]</sup>。

Hilbe 等在重复博弈、随机博弈结合的框架下讨论了博弈状态转换对于合作演化的影响，并探究了囚徒困境、公共物品博弈等框架下包括概率随机转换等不同转换形式的分别影响<sup>[64]</sup>。Su 等将博弈状态转换机制进一步引入到网络上的非重复博弈，验证了多种网络结构上的合作促进有效性<sup>[65]</sup>。在具有相应环境状态动态演变机制的系统中，对于环境状态的感知可以有效影响个体决策的有效性<sup>[66,67]</sup>，即影响决策后的收益以及相应的生存适应度。Huang 等进一步将多玩家合作困境建模为环境状态随群体行动发生马尔可夫式转移，并引入强化学习型的策略更新机制<sup>[77-82]</sup> 刻画个体在非平稳博弈状态转换中的自适应，从而分析学习行为如何促进或抑制不同强度社会困境下的合作演化<sup>[68]</sup>。Chen 等的研究进一步在混合高阶网络上考虑了博弈状态转换，并发现转换增强始终有促进合作的作用，但网络的高阶性质增强对于合作传播有促进与抑制两重作用<sup>[69]</sup>。

如前所述，博弈状态转换有效表征了环境演化的一种离散状态形式，但相关研究显然揭示了与环境反馈博弈普遍不同的有效促进合作的作用，并且这一作用显著与离散环境状态的设置、转换机制相关。尽管已有研究有效讨论了符合部分现实系统的例子，但现实的环境反馈往往不只限于这些易于建模的理想情

况。未来的研究可以进一步探究离散形式的环境状态与连续变量演化的区别，以及在离散过渡到连续演化的中间区间动力学有何种过渡变化形式。例如将模型考虑的状态逐步细化（或将连续反馈逐步做粗粒化）并探究动力学的转变特征以及对何种实际现象，并考虑相应现实系统的环境状态景观特征，以及相应的博弈状态间转换的形式设置，包括引入转换概率、考虑非线性与随机转换过程、引入环境状态对于博弈交互的非线性反馈等，仍是有趣而亟待研究的问题。

## 5 应用与展望

在微生物公共物品体系中，公共物品的生产、扩散与代谢等因素结合微生物的生存演化为环境反馈博弈的实验化提供了直接可能。Monaco 等<sup>[83]</sup>在微生物体系中讨论了合作行为在环境反馈机制下的演化，揭示了在空间环境下通过生长-表达-扩散信号的反馈回路改变了传统液体环境（近似于 well-mixed 结构）下的社会性调控与抵御背叛条件。Luo 等<sup>[84]</sup>研究发现空间扩张会延长并放大依赖公共物品的增长阶段，从而为背叛者提供持续的入侵窗口，最终导致合作性状在空间结构环境中相比液体混合良好结构反而更易崩溃。与此相对，Lindsay 等<sup>[85]</sup>通过酵母实验证明即便在强非生产者剥削的选择压力下，公共物品仍有过量生产趋势，其机制并非简单的空间隔离而是由公共物品反馈重塑竞争环境，过量的公共物品会导致竞争者代谢效率被压低，使得过量生产者在原本预期不利于公共品的条件下得以维持。上述实验研究为前文所述的理论研究的核心理论提供了系统性实证支撑，直接验证了策略-环境双向耦合下空间自组织反馈对合作演化动力学结构的重塑作用，以及环境内生动态可改变博弈收益结构与合作演化阈值的核心结论。但是，现有理论框架仍缺乏对具体系统严格定量研究的解释能力。生存竞争对于个体的筛选，环境资源的生产与利用微观交互特征，都需要进一步的理论发展。

现实数据调查与生态系统中的生产生活实践为环境反馈博弈提供了另一类系统特征：集体决策、文化背景与制度管理的显著影响，会在个体行为层面体现为对合作策略偏好的系统性偏移，从而影响资源状态的长期演化。Lee 等<sup>[86]</sup>研究了蒙古草原上的季节性放牧，牧民会根据畜群状态与草地状态准周期地转场放牧，实现了畜牧生产的可持续性与有效产出。Dannenberg 等<sup>[87]</sup>对于渔业资源开采情境的研究表明，资源稀缺与群体增长会显著改变参与者的行为选择，竞争压力的持续增长对集体演化结果产生了显著不良影响，因此可持续治理与制度管控更需要具有前瞻性，以避免延迟带来的进一步灾难后果。这些生产实践研究进一步突出了理论发展中考虑空间异质性以及公地治理的时间延迟的重要性。并且现有理论模型普遍较为简化，并未在博弈交互中有效引入上述集体决策、制度特征，未来研究应当考虑引入更加现实的复杂行

为决策机制。

环境反馈博弈的重要发展趋势是逐步增强模型的现实性，在有效的简化模型中研究复杂生态、社会系统的动力学行为。环境与交互个体的空间结构特征是目前的重要话题与发展方向之一。并且对照现实系统研究可以得出，环境对适应度的反馈往往通过生长、生存等过程实现，即在理论建模中考虑的环境反馈不只局限于收益矩阵的耦合形式，也可以通过更新演化等生命过程通道实现更一般的闭环耦合。种群的演化与存续问题一直是进化研究的重要话题，而环境反馈博弈为相关研究提供了一个自然而合适的理论框架，有望成为后续研究的重要方向之一。尤其是在有限种群的框架下，个体层面的随机性对于种群演化的扰动无法被平均场解析常用的无限种群近似完整解释，种群的存活与灭绝也应考虑对于环境资源与合作动态的直接依赖特征，均是未来应当考虑的重要问题。

## 6 结论

本文系统回顾了环境反馈演化博弈在平均场与空间结构框架下的发展脉络，并将博弈状态转换作为离散局域环境反馈的重要补充模型加以讨论。现有研究表明，引入环境变量的内生动态可显著改变传统演化博弈的吸引子结构与稳定性性质，使系统产生包括周期振荡、双稳态及复杂时空模式在内的多样动力学行为，从而为“公地悲剧”的形成与避免提供了新的理论框架。

从理论上讲，平均场模型为理解策略-环境最小闭环提供了清晰的解析基础，而空间结构与种群波动的引入则揭示了局域相互作用、自组织过程与生态约束在维持合作中的关键作用。博弈状态转换进一步表明，即便在纳什均衡倾向背叛的情形下，环境或社会反馈仍可能通过改变有效收益结构促进合作演化。然而，以上连续环境反馈与离散状态转换之间的统一框架仍有待深入研究。

未来环境反馈演化博弈的潜在重要发展方向在于：引入更加真实的生态与社会机制（如多尺度时空结构、非平衡资源动力学与认知决策过程），探索环境反馈分别在个体生存与繁殖和种群繁衍层面的作用机制，以及构建面向实际系统调控的理论与方法。并且，基于数据的学习框架也是相关领域潜在的重要研究方向，尤其是对于理论模型难以定量讨论的现实复杂系统。随着理论模型与实验研究的进一步结合，环境反馈演化博弈有望在理解现实生态、社会等复杂系统的可持续性与合作涌现、传播机制方面发挥更加重要的作用。

## 参考文献

- [1] Hardin G 1968 *Science* **162** 1243
- [2] Rankin D J, Bargum K, Kokko H 2007 *Trends Ecol. Evol.* **22** 643
- [3] Smith J M, Price G R 1973 *Nature* **246** 15
- [4] Axelrod R, Hamilton W D 1981 *Science* **211** 1390
- [5] Nowak M A 2006 *Evolutionary dynamics: exploring the equations of life* (Cambridge, Mass: Belknap Press of Harvard University Press)
- [6] Nash J F 1950 *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **36** 48
- [7] Nowak M A 2006 *Science* **314** 1560
- [8] Szabó G, Fáth G 2007 *Phys. Rep.* **446** 97
- [9] Perc M, Jordan J J, Rand D G, Wang Z, Boccaletti S, Szolnoki A 2017 *Phys. Rep.* **687** 1
- [10] Li A, Zhou L, Su Q, Cornelius S P, Liu Y Y, Wang L, Levin S A 2020 *Nat. Commun.* **11** 2259
- [11] Jia D, Dai X, Xing J, Tao P, Shi Y, Wang Z 2025 *Sci. China Inf. Sci.* **68** 212201
- [12] Chen X, Wang L 2008 *Phys. Rev. E* **77** 017103
- [13] Yang Z H, Yang Y L 2024 *Chin. Phys. B* **33** 050203
- [14] Yang Z H, Yang Y L 2024 *Chin. Phys. B* **33** 090205
- [15] Hauert C, Holmes M, Doebeli M 2006 *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* **273** 2565
- [16] Brown S P, Taddei F 2007 *PLOS One* **2** e593
- [17] Weitz J S, Eksin C, Paarporn K, Brown S P, Ratcliff W C 2016 *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **113** E7518
- [18] Tilman A R, Plotkin J B, Akçay E 2020 *Nat. Commun.* **11** 915
- [19] Lin Y H, Weitz J S 2019 *Phys. Rev. Lett.* **122** 148102

- [20] Chen Y D, Guan J Y, Wu Z X 2025 *Phys. Rev. E* **111** 024305
- [21] Wang X, Fu F 2020 *Europhys. Lett.* **132** 10001
- [22] Taylor P D, Jonker L B 1978 *Math. Biosci.* **40** 145
- [23] Hauert C, De Monte S, Hofbauer J, Sigmund K 2002 *Science* **296** 1129
- [24] Zhu W, Wang X, Wang C, Liu L, Hu J, Zheng Z, Tang S, Zheng H, Dong J 2024 *Commun. Phys.* **7** 377
- [25] Ito H, Yamamichi M 2024 *PNAS Nexus* **3** pgae455
- [26] Das Bairagya J, Mondal S S, Chowdhury D, Chakraborty S 2021 *Phys. Rev. E* **104** 044407
- [27] Tao Y, Hu K, Shi L 2025 *Phys. Rev. E* **112** 034307
- [28] Du C, Lu Y, Zhang Y, Shen C, Shi L, Guo H 2024 *Chaos* **34** 043114
- [29] Jiang Y, Wang X, Liu L, Wei M, Zhao J, Zheng Z, Tang S 2023 *PLOS Comput. Biol.* **19** e1011269
- [30] Yan F, Chen X, Qiu Z, Szolnoki A 2021 *New J. Phys.* **23** 053017
- [31] Cheng H, Meng X, Hayat T, Hobiny A, Zhang T 2022 *Int. J. Bifurcation Chaos* **32** 2250027
- [32] Roy S, Nag Chowdhury S, Kundu S, Sar G K, Banerjee J, Rakshit B, Mali P C, Perc M, Ghosh D 2023 *Sci. Rep.* **13** 14331
- [33] Patra A, Das Bairagya J, Chakraborty S 2025 *Phys. Rev. E* **111** 044401
- [34] Chen X, Szolnoki A 2018 *PLOS Comput. Biol.* **14** e1006347
- [35] Sarkar S 2023 *R. Soc. Open Sci.* **10** 230969
- [36] Paarporn K, Eksin C, Weitz J S, Wardi Y 2018 In *2018 IEEE Conference on Decision and Control (CDC)* (Miami Beach, FL: IEEE), pp 1905–1910
- [37] Gao L, Pan Q, He M 2024 *Chaos, Solitons Fractals* **180** 114545
- [38] Tu C, Menegazzo F, D’Odorico P, Suweis S 2025 *Chaos, Solitons Fractals* **197** 116497

- [39] Liu J, Zhang Q, Tang R 2024 *Chaos, Solitons Fractals* **189** 115693
- [40] Nowak M A, May R M 1992 *Nature* **359** 826
- [41] Hauert C, Doebeli M 2004 *Nature* **428** 643
- [42] Shen C, He Z, Shi L, Tanimoto J 2025 *Commun. Phys.* **8** 201
- [43] Yang H X, Yang J 2019 *Europhys. Lett.* **124** 60005
- [44] Rong Z, Li X, Wang X 2007 *Phys. Rev. E* **76** 027101
- [45] Dai Q L, Cheng H Y, Li H H, Yang J Z 2010 *Chin. Phys. Lett.* **27** 120202
- [46] Chen W Y, Pan J C, Han W C, Huang C W 2022 *Acta Phys. Sinica* **71** 110201 (in Chinses) [陈蔚颖, 潘建臣, 韩文臣, 黄昌巍 2022 物理学报 **71** 110201]
- [47] Cheng H Y, Yang J Z 2011 *Chin. Phys. Lett.* **28** 060201
- [48] Tao S Y, Cui M Z, Dai Q L, Yang J Z 2014 *Chin. Phys. Lett.* **31** 110201
- [49] Wang X, He Q 2025 *Chin. Phys. B* **34** 030202
- [50] Wakano J Y, Nowak M A, Hauert C 2009 *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **106** 7910
- [51] Liu Q X, Herman P M J, Mooij W M, Huisman J, Scheffer M, Olf H, Van De Koppel J 2014 *Nat. Commun.* **5** 5234
- [52] Rietkerk M, Bastiaansen R, Banerjee S, Van De Koppel J, Baudena M, Doelman A 2021 *Science* **374** eabj0359
- [53] Siteur K, Siero E, Eppinga M B, Rademacher J D, Doelman A, Rietkerk M 2014 *Ecol. Complex.* **20** 81
- [54] Bastiaansen R, Jaïbi O, Deblauwe V, Eppinga M B, Siteur K, Siero E, Mermoz S, Bouvet A, Doelman A, Rietkerk M 2018 *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **115** 11256
- [55] Bastiaansen R, Doelman A, Eppinga M B, Rietkerk M 2020 *Ecol. Lett.* **23** 414

- [56] Cheng H, Sysoeva L, Wang H, Yuan H, Zhang T, Meng X 2024 *Bull. Math. Biol.* **86** 67
- [57] Ding R, Wang X, Zhao J, Gu C, Chen W 2024 *Chaos* **34** 123138
- [58] Betz K, Fu F, Masuda N 2024 *Bull. Math. Biol.* **86** 84
- [59] Wang Q, Chen X, Szolnoki A 2025 *Chaos, Solitons Fractals* **193** 116070
- [60] Li J, Lv S, Zhao C 2025 *Chaos, Solitons Fractals* **201** 117237
- [61] Chen Y D, Wu Z X, Guan J Y 2025 *arXiv* 2510.07946
- [62] Park H J, Hilbe C, Nowak M A, Kim B J, Jeong H C 2023 *J. Theor. Biol.* **575** 111629
- [63] Szabó G, Hauert C 2002 *Phys. Rev. Lett.* **89** 118101
- [64] Hilbe C, Šimsa Š, Chatterjee K, Nowak M A 2018 *Nature* **559** 246
- [65] Su Q, McAvoy A, Wang L, Nowak M A 2019 *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **116** 25398
- [66] Wang G, Su Q, Wang L 2021 *J. Theor. Biol.* **527** 110818
- [67] Kleshnina M, Hilbe C, Šimsa Š, Chatterjee K, Nowak M A 2023 *Nat. Commun.* **14** 4153
- [68] Huang F, Cao M, Wang L 2020 *J. R. Soc. Interface* **17** 20200639
- [69] Chen Y D, Wu Z X, Guan J Y 2025 *Phys. Rev. E* **111** 064309
- [70] Bull J, Rice W 1991 *J. Theor. Biol.* **149** 63
- [71] Sachs J L, Mueller U G, Wilcox T P, Bull J J 2004 *Q. Rev. Biol.* **79** 135
- [72] Schardl C L, Clay K 1997 In Carroll G C, Tudzynski P, editors, *Plant Relationships Part B* (Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg), pp 221–238
- [73] Cheplick G P, Faeth S 2009 *Ecology and Evolution of the Grass-Endophyte Symbiosis* (Oxford University Press)
- [74] Pollak S, Gralka M, Sato Y, Schwartzman J, Lu L, Cordero O X 2021 *Sci. Adv.* **7** eabi4717

- [75] Earl A D, Carter G G, Berlinger A G, Korir E, Shah S S, Watetu W N, Rubenstein D R 2025 *Nature* **642** 381
- [76] Kiers E T, Duhamel M, Beesetty Y, Mensah J A, Franken O, Verbruggen E, Fellbaum C R, Kowalchuk G A, Hart M M, Bago A, Palmer T M, West S A, Vandenkoornhuyse P, Jansa J, Bücking H 2011 *Science* **333** 880
- [77] Zhang S P, Zhang J Q, Chen L, Liu X D 2020 *Nonlinear Dyn.* **99** 3301
- [78] Zheng G, Ding Z, Zhang J, Deng S, Cai W, Chen L 2025 *Chaos* **35** 053129
- [79] Zheng G, Ou X, Deng S, Zhang J, Chen L 2026 *Commun. Theor. Phys.* **78** 067601
- [80] Shi Y, Rong Z 2022 *IEEE Trans. Circuits Syst. II* **69** 2463
- [81] Zhang J, Rong Z, Zheng G, Zhang J, Chen L 2024 *J. Phys. Complex.* **5** 025006
- [82] Li B Y, Zhang Z N, Zheng G Z, Cai C R, Zhang J Q, Chen L 2025 *Phys. Rev. E* **111** 014304
- [83] Monaco H, Liu K S, Sereno T, Deforet M, Taylor B P, Chen Y, Reagor C C, Xavier J B 2022 *Nat. Commun.* **13** 721
- [84] Luo N, Lu J, Şimşek E, Silver A, Yao Y, Ouyang X, West S A, You L 2024 *Nat. Microbiol.* **9** 1220
- [85] Lindsay R J, Holder P J, Hewlett M, Gudelj I 2024 *Nat. Commun.* **15** 7810
- [86] Lee J H, Kakinuma K, Okuro T, Iwasa Y 2015 *Ecol. Econ.* **114** 208
- [87] Dannenberg A, Klatt C, Pico P 2024 *Environ. Resour. Econ.* **87** 2833

# Evolution of cooperation beyond the tragedy of the commons: A review of evolutionary game dynamics with environmental feedback\*

CHEN Yiduo   WU Zhixi   GUAN Jianyue<sup>†</sup>

(Lanzhou Center for Theoretical Physics, Key Laboratory of Theoretical Physics of Gansu Province, Key Laboratory of Quantum Theory and Applications of MoE, Gansu Provincial Research Center for Basic Disciplines of Quantum Physics, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

## Abstract

This paper systematically reviews recent advances in evolutionary game dynamics with environmental feedback, a theoretical framework characterizing the continuous coevolution of individual strategies and environmental states. First, under the mean-field approximation, we detail models that couple replicator dynamics with environmental variables, especially frameworks in which payoff structures are coupled to environmental states. We summarize the research on rigorous conditions for the “oscillatory tragedy of the commons” (o-TOC) and explain how physical and ecological factors—such as finite carrying capacity,

---

\* Project supported by the National Natural Science Foundation of China (Grants Nos. 12575039, 12375032 and 12247101), the Fundamental Research Funds for the Central Universities (Grant Nos. lzujbky-2025-it50, lzujbky-2024-11, lzujbky-2024-jdzx06 and lzujbky-2023-ey02), Gansu Provincial Department of Education: 2026 Graduate Innovation Star Project “2026CXZX-153”, the Natural Science Foundation of Gansu Province (No. 22JR5RA389), and the 111 Center under Grant No. B20063. This work was partly supported by Longyuan-Youth-Talent Project of Gansu Province.

<sup>†</sup> Corresponding author. E-mail: guanjy@lzu.edu.cn (通信作者)

The First Author. E-mail: chenyd02@outlook.com (第一作者)

mutation, fluctuation, and time delays—can induce bifurcations (e.g., Hopf bifurcations), multistability, and oscillations, thereby reshaping the phase portrait and the conditions under which “tragedy of the commons” (TOC) outcomes emerge or can be averted. Furthermore, we outline how integrating explicit common-resource governance mechanisms, such as state-dependent inspection and punishment, compensation, and other incentive mechanisms, can steer the nonlinear system away from resource depletion. Second, we introduce the effects of spatial structures and network topologies. The transition from well-mixed populations to localized interactions and resource diffusion can break global synchronization, leading to the formation of self-organized spatiotemporal patterns and strategy-resource clusters. We highlight two coupled mechanisms: cooperator clustering can enhance local payoffs and environmental recovery, while localized feedback reshapes cluster-boundary stability, thereby reshaping invasion and coexistence dynamics and transition pathways. Third, we discuss game state transitions as a discrete environmental feedback framework, where collective actions trigger payoff changes, highlighting how asymmetric returns across discrete states facilitate cooperation. Finally, we bridge frontier empirical findings with theoretical studies, explicitly discussing microbial public-goods experiments (where public goods reshape competitor metabolism) and real-world resource governance. We conclude by outlining future research directions, particularly the necessity of incorporating multiscale heterogeneous resources, complex mechanisms of real-world social and ecological systems, collective decision-making mechanisms, finite-population stochasticity, and the direct coupling of environmental feedback to demographic processes such as survival and reproduction. Overall, this review clarifies the major frontiers and developmental trajectory of evolutionary games with environmental feedback, and offers a reference for understanding the emergence of cooperation and the regulation of TOC phenomena.

**Keywords:** Complex systems, evolutionary games, environmental feedback, evolution of cooperation