



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Fisica
Corso di Laurea Magistrale in Fisica

TESI DI LAUREA

**L'emergenza della criticità nei sistemi viventi da
una prospettiva di teoria dei giochi**

Relatore: Prof. Amos Maritan

Dipartimento di Fisica e Astronomia "G. Galilei"

Correlatori: Dott. Samir Suweis

Dipartimento di Fisica e Astronomia "G. Galilei"

Dott. Jordi Hidalgo

Dipartimento di Fisica e Astronomia "G. Galilei"

Laureando: Simionato Francesco

ANNO ACCADEMICO 2016/2017

Indice

1 Criticità nei sistemi biologici	6
1.1 Esempi di Criticità nei sistemi biologici	9
1.2 Guardando Avanti	12
2 La cooperazione in teoria dei giochi	13
2.1 <i>Social dilemmas</i>	14
2.1.1 Il problema della cooperazione	15
2.2 L'emergenza della cooperazione	16
2.2.1 Il successo delle strategie Tit for Tat	18
2.2.2 Meccanismi che promuovono la cooperazione	19
3 Framework teorico	23
3.1 Descrizione del modello originale	24
3.1.1 Preliminari matematici	25
3.1.2 Il Modello Co-evolutivo	26
3.2 Generalizzazione del modello	28
4 Risultati	32
4.1 Risultati Analitici	32
4.1.1 Modello originale	32
4.1.2 Modello generalizzato	33
4.1.2.1 Una prospettiva di teoria dei giochi	35
4.2 Risultati Computazionali	37
4.2.1 Risultati del modello originale	37
4.2.2 Cooperazione e Criticità - Frazione fissa di cooperatori	37
4.2.3 Giochi Ripetuti e Dilemma del prigioniero	39
4.2.3.1 Persistenza della cooperazione	44

<i>INDICE</i>	2
4.2.3.2 Matrice dei payoff “vera” vs estrapolata	44
4.2.3.3 Discussione	47
5 Conclusioni	50
Bibliografia	54

Summary

Nell'ultimo decennio, un crescente numero di prove empiriche suggerisce che i sistemi biologici potrebbero operare in stati che si collocano nella linea di confine tra una fase ordinata e una disordinata, in altre parole, vicino una transizione di fase. Di recente, è stato presentato uno studio [10] in cui si è fornito un modello che, usando metodi di teoria dell'informazione e di meccanica statistica, mostra come una comunità di individui finalizzati a comunicare tra di loro, regola spontaneamente i propri parametri attorno ad un punto critico, creando un "ensemble collettivo" che ottimizza l'informazione che ogni individuo riceve dall'altro. In questo scenario sorgono diverse domande fondamentali della teoria dei giochi: che risultati si ottengono se in questa situazione alcuni individui collaborano al processo di comunicazione, mentre altri defezionano e beneficiano dal lavoro della comunità?

L'idea di questo progetto è quella di introdurre una rete di interazioni positive e negative che rappresentano rispettivamente la cooperazione e la competizione tra gli individui. Siamo interessati a capire come comunità e rete di interazioni evolvono nel tempo. Qual è l'attrattore del sistema? Esistono delle strategie dominanti? Porre il problema da una prospettiva di teoria dei giochi apre la strada a nuove e stimolanti domande riguardo l'emergenza della criticità nei sistemi viventi.

Introduzione

Diversi studi [18, 3, 13, 4] hanno evidenziato che i sistemi viventi potrebbero operare in prossimità di punti critici analoghi a quelli ben noti in fisica statistica nello studio delle transizioni di fase; sembrerebbe infatti che il cervello umano, le reti di regolazione genica, cluster e formazioni di diverse specie di popolazioni animali e moltissimi altri sistemi biologici si comportino come se si trovassero vicino a una “linea di confine” tra una fase ordinata e una disordinata, come avviene per degli spin correlati in un magnete nel punto di ordinarsi.

Sebbene siano state avanzate diverse ipotesi [riferimenti] è ancora mancante una teoria ben fondata che spieghi formalmente perché -e soprattutto come- i sistemi biologici si regolino in questo particolare stato. Se consideriamo infatti dei punti critici in un diagramma di fase possiamo vedere immediatamente che questi occupano una piccolissima regione dello spazio dei parametri (talvolta solo un punto) e per ottenere un fenomeno di criticità c'è bisogno di regolare finemente i parametri macroscopici del sistema in uno stretto intorno del punto critico interessato. Tuttavia, in un recente studio di Hidalgo et al. [10] è stato sviluppato un framework analitico e computazionale che apre la strada a diverse modellizzazioni per descrivere come generici network di sistemi biologici possano porsi in uno stato critico. Più specificatamente il modello mostra come dei proto-organismi che cercano di interpretare e modellizzare il più efficientemente possibile informazioni esterne che ricevono dall'ambiente, regolino autonomamente¹ alcuni loro parametri interni in un intorno di un punto critico.

Descrivendo l'ambiente come un insieme di sorgenti di informazioni costituite ognuna da un individuo della popolazione in esame, è stato possibile modellizzare il sistema come una comunità di organismi che mirano a comprendersi gli uni con gli altri. Facendo evolvere dinamicamente il sistema è possibile osservare come questi ultimi formino una “entità collettiva” che ottimizza l'informazione che ogni

¹O meglio, tramite le mutazioni che si propagano di generazione in generazione

individuo raccoglie dagli altri regolando i parametri degli individui in una linea di confine di una transizione di fase. Con questa tesi si vuole rielaborare questo modello, analizzando il ruolo e l'effetto della cooperazione in un setting in cui mentre alcuni individui mirano a massimizzare la propria informazione, altri cercano di collaborare al processo di comunicazione ottimizzando sia la propria informazione che quella degli avversari. Più specificatamente sfrutteremo delle idee di teoria dell'informazione, meccanica statistica per costruire un framework quantitativo che mostri come la criticità sia una strategia ottimale per far fronte efficientemente alle complesse sorgenti del mondo esterno; arricchiremo poi questo modello con elementi di teoria dei giochi evolutiva, mostrando come, se da un lato la competizione promuove il raggiungimento della criticità, la cooperazione la ostacola e conduce a stati più ordinati o più disordinati e quindi non critici.

Questo lavoro è strutturato come segue:

Nel capitolo 1 esporremo l'argomento della criticità in meccanica statistica e presenteremo al lettore diversi esempi di fenomeni critici nei sistemi biologici.

Nel capitolo successivo parleremo di teoria dei giochi e teoria dei giochi evolutiva, soffermandoci in particolare sul problema della cooperazione, di come essa può emergere in giochi ripetuti e quali meccanismi biologici la promuovono.

Nel capitolo 3 descriveremo il modello presentato da Hidalgo et al. [10] e lo rielaboreremo per modellizzare il ruolo che può assumere la cooperazione nel raggiungimento della criticità da parte dei sistemi viventi.

Presenteremo quindi, nel capitolo 4, i risultati che abbiamo ottenuto, soffermandoci in particolare sui quelli ottenuti computazionalmente dalla generalizzazione del modello originale in prospettiva di teoria dei giochi.

Infine, l'ultimo capitolo consisterà in un breve riassunto del progetto, nella discussione delle nostre conclusioni e degli sviluppi futuri che questo lavoro può aprire.

Capitolo 1

Criticità nei sistemi biologici

In meccanica statistica per fenomeni critici si intendono i comportamenti di alcuni sistemi e di alcune sostanze in prossimità dei loro punti critici. Tali punti sono generalmente caratterizzati da invarianza di scala e da divergenze in alcune (o in tutte) derivate seconde di un appropriato potenziale termodinamico associato al sistema, ad esempio il calore specifico, la suscettività o la comprimibilità. Come è noto, criticità e invarianza di scala emergono come un comportamento collettivo di un sistema a molti corpi le cui caratteristiche dipendono generalmente da pochi fattori come ad esempio la dimensionalità o le simmetrie del sistema. Il comportamento di un sistema liquido-vapore nel suo punto critico risulta quindi identico a quello di un modello di Ising con interazione tra i primi vicini in un reticolo cubico, poiché entrambi sono dotati della stessa dimensionalità e della stessa simmetria “up-down”. Si parla di “comportamento collettivo” perché nella maggior parte dei fenomeni critici si può dimostrare che diverge la misura dell’intervallo nel quale delle fluttuazioni locali del sistema risultano influenzate da quelle di un’altra regione, intervallo che per questa ragione è chiamato lunghezza di correlazione. Ciò significa che punti tra loro molto distanti in regime di criticità risultano comunque correlati e le fluttuazioni a grande lunghezza d’onda sono dominanti.

Data l’universalità dei comportamenti critici di un sistema e data la loro dipendenza da pochi fattori (dimensionalità, simmetrie e range dell’interazione) è possibile sfruttare il modello di Ising per descrivere sistemi più complessi in regime di criticità, ignorando moltissimi dettagli del sistema che non concorrono al raggiungimento di una transizione di fase. Ad esempio, è possibile descrivere l’attività dei neuroni nel cervello con il comportamento di un reticolo di spin classici di Ising accesi/up (\uparrow) oppure spenti/down (\downarrow), trascurando molti altri fattori, come l’intera-

zione atomica interna ai neuroni, la chimica del fluido nel quale sono immersi o il fatto che questi stiano su un reticolo cubico ideale. Nel caso ferromagnetico l'energia di interazione tra coppie di spin favorisce un orientamento parallelo piuttosto che anti-parallelo tra gli spin stessi. Nello stato fondamentale dunque gli spin si distribuiranno tutti in posizione accesa/up o spenta/down portando ad una rottura spontanea di simmetria, in quanto la scelta up o down non è favorita da alcun termine nel modello. La tendenza del sistema a rompere la simmetria allineando gli spin in modo parallelo nello stato a più bassa energia compete con la propensione dello stesso ad incrementare l'entropia a più alte temperature; nello spazio delle configurazioni infatti la fase ordinata in cui gli spin sono perfettamente allineati occupa solo due punti, mentre una configurazione in cui approssimativamente metà spin sono orientati verso l'alto e metà verso il basso può essere ottenuta in molti più modi. La magnetizzazione del sistema è proporzionale allo squilibrio di spin up e spin down e sarà massimo quando ci troviamo in uno stato fondamentale e nullo ad alte temperature. Di conseguenza, partendo da uno stato molto disordinato e riducendo progressivamente la temperatura si raggiungerà un punto in cui la simmetria up/down si rompe spontaneamente e la magnetizzazione diventa non nulla. Il punto critico separa quindi una fase ordinata in cui il parametro d'ordine di magnetizzazione è non nullo da quella disordinata in cui la magnetizzazione è nulla e la simmetria viene ripristinata. Si osservano inoltre correlazioni a lungo raggio e invarianza di scala. In regime critico il sistema è fortemente sensibile a perturbazioni esterne; ad esempio, un campo magnetico influenzerà poco il sistema sia a basse temperature (perché in questo stato il sistema è già molto polarizzato), sia ad alte temperature (perché la temperatura fa sì che il termine entropico domini e la magnetizzazione resterà nulla), mentre il contributo più alto si osserverà nel punto critico. Si può dimostrare che la suscettività magnetica del sistema raggiunge un massimo nel punto critico per sistemi di taglia finita e diverge per sistemi infinitamente estesi.

Recenti studi [13] mostrano come in molti modelli che descrivono fenomeni biologici, i sistemi calibrano alcuni loro parametri interni proprio in corrispondenza dei punti critici; cosa ancora più interessante è che questa tendenza alla criticità sembra avvenire in tutte le scale dimensionali, dalle famiglie di proteine [21], alle reti neurali [20] e ai modi collettivi di uccelli [3] o insetti [4]. Questa apparente ubiquità dei fenomeni critici nei sistemi biologici potrebbe suggerire l'esistenza di un principio fisico alla base del comportamento di tali sistemi. Bisogna innanzitutto tenere presente che i sistemi che vogliamo considerare si trovano in uno stato di disequi-

librio stazionario con l'ambiente e pertanto devono mantenere un flusso di energia e materia più o meno costante attraverso loro stessi; inoltre la loro struttura non deve essere né troppo ordinata, come quella dei cristalli né troppo disordinata come nel caso di un gas; per di più, gli stati critici che vengono osservati devono essere evolutivamente stabili e non possono dipendere da un fine-tuning dei parametri utilizzati per modellizzare il sistema. Prima di trattare come abbiamo rielaborato e adottato un modello analitico e computazionale che mostra come alcuni sistemi biologici potrebbero auto-organizzarsi in stati critici, riteniamo importante chiarire cosa intendiamo dicendo che un sistema biologico si trovi vicino ad un suo punto critico e presentare alcuni esempi di criticità in biologia.

Generalmente nello studio di fenomeni critici si cercano delle grandezze macroscopiche con dipendenze singolari da dei parametri che possono essere controllati sperimentalmente, come ad esempio la densità di un sistema liquido-gas in funzione di pressione e temperatura. In altri casi si cercano i punti critici come divergenze della lunghezza di correlazione, o la suscettività magnetica. I sistemi biologici però non si trovano in generale in un equilibrio statistico e non c'è quindi garanzia che esistano variabili macroscopiche rilevanti; risulterebbe quindi difficile controllare una "temperatura" o misurare l'analogo della suscettività. Ciò non toglie che il sistema possa trovarsi in un particolare stato con una distribuzione di probabilità matematicamente equivalente ad una distribuzione di Boltzmann per un sistema posto in un punto critico [13].

Denotiamo con σ lo stato di un sistema descritto dalla variabile $\sigma = (\sigma_1, \dots, \sigma_N)$, dove σ_i può rappresentare uno spin, il picco dell'attività di un neurone, un amminoacido in una catena peptidica o un vettore di velocità in uno stormo di uccelli. Possiamo dare una descrizione probabilistica di questi stati scrivendo

$$P(\sigma) = \frac{1}{Z} e^{-E(\sigma)/k_B T} \quad (1.1)$$

la probabilità di trovare il sistema nello stato σ , dove k_B è la costante di Boltzmann e Z la funzione di partizione. Senza perdere di generalità possiamo porre $k_B = 1$ e $Z = 1$, ridefinendo quindi $E \rightarrow E - k_B T \ln Z$ e ottenere una espressione per l'energia:

$$E(\sigma) = -k_B T \log P(\sigma) \quad (1.2)$$

Avendo a disposizione un grande set di dati sperimentale è allora possibile ricostruire $P(\sigma)$ e ricavare la corrispondente funzione energia $E(\sigma)$. Inoltre, tramite

l'eq. (1.2) possiamo determinare la densità degli stati in un intervallo energetico

$$\rho_{\delta E}(E) = \frac{1}{\delta E} \sum_{\sigma} \mathbf{I}[E < E(\sigma) < E + \delta E], \quad (1.3)$$

con $\mathbf{I}[x]$ la funzione indicatore. Si può quindi definire l'entropia del sistema come:

$$S(E) \equiv \log \rho_{\delta E}(E). \quad (1.4)$$

1.1 Esempi di Criticità nei sistemi biologici

Vediamo ora degli esempi di come è stato possibile dare una descrizione statistica di diversi sistemi biologici e mostrare come questi si siano calibrati attorno ad un punto critico.

Come abbiamo già accennato precedentemente, un sistema di neuroni può essere descritto come un reticolo di Ising in cui ogni neurone, posto in un nodo del reticolo e considerato in un intervallo di tempo $\Delta\tau$, può essere attivo ed emettere un segnale elettrico discreto (detto potenziale d'azione) oppure può essere non attivo. Nel primo caso poniamo $\sigma = 1$, se invece il neurone è “spento” poniamo $\sigma = -1$. Lo stato $\sigma = (\sigma_1, \dots, \sigma_N)$ descrive l'attività del network di N neuroni nella finestra di tempo $\Delta\tau$ considerata. Nonostante le correlazioni tra due neuroni siano tipicamente deboli¹ sembrano determinare fortemente lo stato globale del sistema in quanto il modello “a neuroni indipendenti” non è consistente con i dati sperimentali. Utilizzando il metodo della massima entropia per determinare la distribuzione dei parametri σ , risulta[25]:

$$P(\sigma) = \frac{1}{Z} e^{-E(\sigma)}, \quad E(\sigma) = - \sum_{i=1}^N h_i \sigma_i - \sum_{i<j}^N J_{ij} \sigma_i \sigma_j, \quad (1.5)$$

dove J_{ij} è il moltiplicatore di Lagrange associato a $\langle \sigma_i \sigma_j \rangle$. Si nota da subito che l'eq. (1.5) è uguale in forma al modello di Ising disordinato, con h_i i campi esterni e J_{ij} il termine di scambio. Si osserva sperimentalmente [18] che le correlazioni tra le coppie di neuroni aumentano all'aumentare di N , e nel limite di N molto grande², la lunghezza di correlazione diverge e ciò suggerisce che il sistema sia in uno stato di criticità.

¹il coefficiente di correlazione tra due neuroni σ_i e $\sigma_{j \neq i}$ è dell'ordine dello 0.1 o inferiore [13]

²ottenuto questa volta tramite simulazioni di Montecarlo

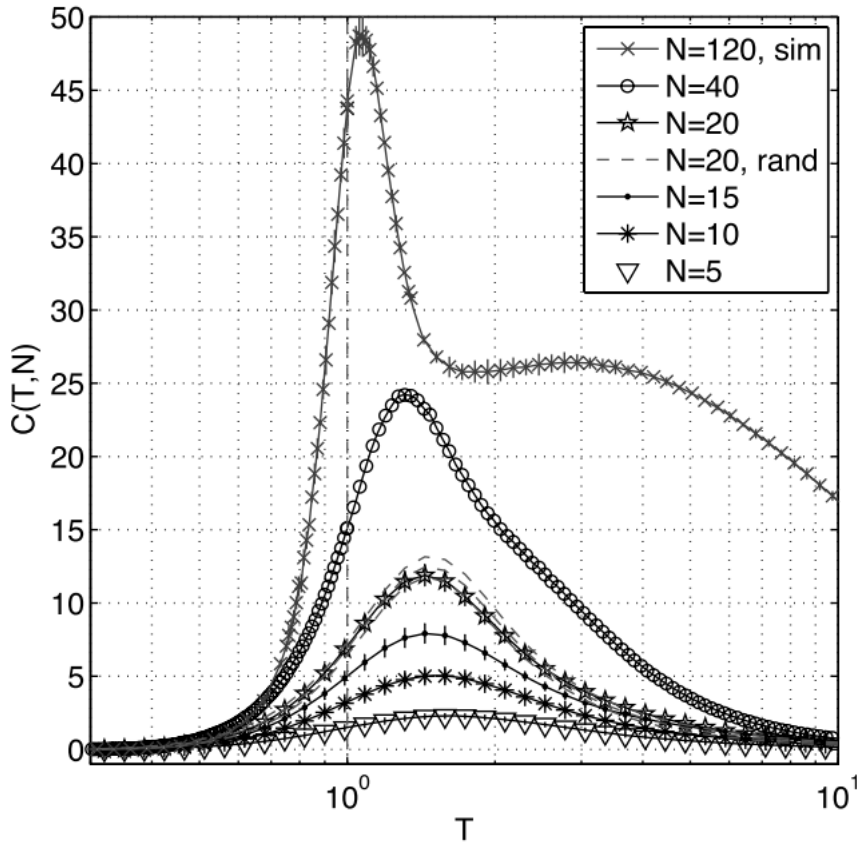


Figura 1.1: La capacità termica in funzione della temperatura al variare del numero della taglia della popolazione N [25]. Le curve per “ $N = 20$, rand” e $N = 120$ sono state ottenute tramite simulazioni di modelli di Ising, mentre le altre sono ottenute da veri network di neuroni.

Un'altra firma di questo particolare stato è data dal fatto che questi fenomeni sono spesso accompagnati da una divergenza in qualche derivata di un opportuno potenziale termodinamico, in questo caso data dalla capacità termica del sistema. Se ad esempio introduciamo una temperatura fittizia T , corrispondente allo scaling dei parametri $h_i \rightarrow h_i/k_B T$, $J_{ij} \rightarrow J_{ij}/k_B T$, è possibile correlare la capacità termica alla derivata seconda dell'entropia microcanonica tramite la [13]

$$C(T) = \frac{N}{T^2} \left[-\frac{d^2 S(E)}{dE^2} \right]^{-1} \quad (1.6)$$

Rappresentando graficamente la $C(T, N)$ (si veda fig. 1.1) possiamo notare come

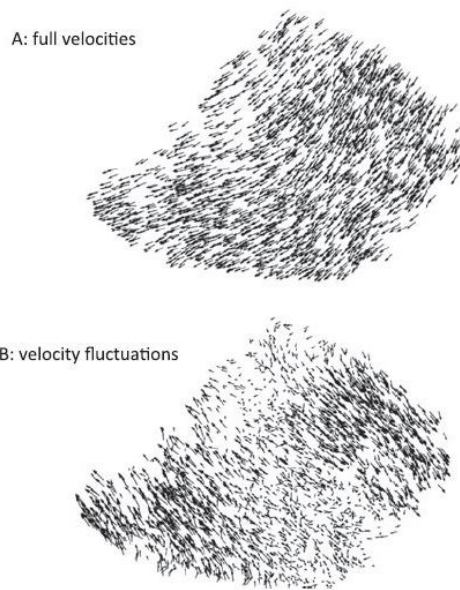


Figura 1.2: Proiezione 2-dimensionale della ricostruzione 3D di posizioni e velocità di uno stormo di 1246 Sturnidae [3]. In alto: le velocità v_i mostrano un alto grado di ordine e orientazione. In basso: le fluttuazioni delle velocità $u_i = v_i - \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N v_i$, sono a lungo raggio e formano solo due regioni coerenti con velocità opposta.

quest'ultima risulta massima in un intorno di $T = 1$ e il suo picco diventa sempre più netto al crescere del numero di neuroni, fino a divergere nel limite per $N \rightarrow \infty$.

Ciò che sorprende è che questa tendenza dei sistemi biologici alla criticità sembra avvenire in tutte le scale di grandezza. Analizzando le proprietà statistiche di diversi moti collettivi di insetti [4] e uccelli [3] si può infatti evidenziare come anche questi presentino un comportamento tipico dei sistemi critici. Si è osservato ad esempio che negli stormi di molte popolazioni di uccelli, gli individui interagiscono con un numero fisso di vicini e tendono ad essere meno compatti nella direzione del moto rispetto alla direzione trasversale. Ovviamente un perfetto allineamento con i vicini non può avvenire, e quindi rumore e perturbazioni esterne competono con l'emergere di una fase ordinata; questo comportamento ricorda -di nuovo- il modello del ferromagnete che abbiamo descritto in precedenza (vedi figura 1.2) dove il rumore (generato in quel caso dalla temperatura) rallenta ed ostacola con la tendenza a formare uno stato ordinato. Ancora una volta, si osserva che il sistema “stormo di uccelli” si auto-organizza proprio al confine tra una fase ordinata e una fase disordinata e presenta un'alta suscettibilità a perturbazioni esterne. In particolare, si può notare che le correlazioni di modulo e verso della velocità degli uccelli

in uno stormo presentano invarianza di scala, indice che il sistema si trovi vicino ad un punto critico.

1.2 Guardando Avanti

In letteratura l'idea è quindi stata quella di dare una descrizione probabilistica degli stati stazionari (in cui si trovano la quasi totalità dei sistemi biologici), mostrare come i modelli che li descrivono appartengano a delle famiglie di sistemi con parametri variabili e capire che cosa definisce le speciali regioni dei parametri in cui essi operano; si è quindi voluto determinare quali siano i regimi che distinguono comportamenti qualitativamente differenti e da quali superfici critiche questi regimi sono separati.

Gli esempi e gli studi sopra citati mostrano "l'esistenza" di fenomeni critici in biologia, ma una teoria ben fondata che ci dia una spiegazione su come e perché i sistemi biologici operino in condizioni di criticità non è ancora stata fornita. Sono state infatti avanzate diverse ipotesi perlopiù qualitative, ma mancanti di un framework analitico che descriva ad esempio la dinamica che attrae una popolazione verso dei parametri critici. Ma dove emerge quindi questa tendenza alla criticità? Qual è la dinamica che attrae la popolazione in parametri critici?

La teoria dei giochi evolutiva ci fornisce un solido framework per descrivere l'evoluzione dinamica di una popolazione. Come vedremo, sfruttando anche strumenti di meccanica statistica, di teoria dell'informazione e ripercorrendo il modello di Hidalgo et al. [10] sarà possibile mostrare con modelli evolutivi come una comunità di individui si può dinamicamente calibrare in stati di criticità. Dimosteremo quindi che la criticità è una strategia ottimale per far fronte alla sfida di interpretare al meglio i segnali che si ricevono dall'ambiente circostante. In particolare costruiremo un modello evolutivo in cui si assume che un individuo capace di approssimare le sorgenti di informazione esterne con una distribuzione interna meglio di altri abbia una migliore chance di sopravvivenza e vedremo che gli individui più adatti a svolgere questa operazione sono quelli che hanno parametri interni critici. Si vuole infine mostrare che ruolo ha la cooperazione in un ambiente in cui alcuni individui cercano di massimizzare solo l'informazione che essi ricevono dall'esterno mentre altri cercano di massimizzare sia la propria che quella degli "avversari".

Capitolo 2

La cooperazione in teoria dei giochi

La teoria dei giochi è lo studio tramite modelli matematici del comportamento di due o più individui (giocatori) che compiono delle decisioni all'interno di determinati problemi o situazioni, detti giochi. Un problema decisionale è costituito da tre caratteristiche [24]:

1. Le **azioni** rappresentano tutte le possibili alternative che un giocatore può scegliere
2. I **risultati** rappresentano il set delle possibili conseguenze delle azioni di un giocatore
3. Le **preferenze** su risultati descrivono l'ordine con il quale i risultati sono più apprezzati dal decisore, dal più desiderato al meno desiderato.

Generalmente le azioni di un giocatore influiscono non solo sui propri risultati ma anche su quelli ottenibili dagli altri giocatori. Le preferenze di ogni giocatore possono essere descritte da delle funzioni utilità (o guadagno) sui risultati e dal corrispondente valore di guadagno sulle azioni. Il profilo delle azioni che un individuo decide di compiere nel gioco analizzato è detto strategia.

I giocatori sono assunti essere "razionali" ovvero dotati di una completa conoscenza di tutte le possibili azioni, dei possibili risultati e delle proprie e altrui preferenze sui risultati. Di conseguenza, note le regole del gioco, ovvero i guadagni ottenibili date le scelte dei giocatori, un giocatore razionale può inferire quale sarà la stra-

tegia ottimale da perseguire per ottenere il massimo guadagno ricercando soluzioni che coinvolgano la cooperazione o la competizione con gli altri partecipanti.

Sebbene la teoria dei giochi sia stata ideata inizialmente per studiare problemi di ambito economico e sociale (mercati finanziari, aste, elezioni politiche, comportamenti di massa etc...) è stata largamente utilizzata per descrivere sistemi biologici, soprattutto nell'ambito della teoria dei giochi evolutiva (EGT, *evolutionary game theory*). In EGT infatti, diversamente dalla teoria dei giochi standard in cui ogni giocatore agisce scegliendo la migliore strategia possibile, gli individui vengono selezionati a caso da una popolazione per compiere nel gioco analizzato azioni o strategie pre-stabilite che potrebbero essere sub-ottimali. Viene poi ipotizzato che un qualche sistema di selezione operi nel tempo sulla distribuzione delle strategie della popolazione privilegiandone alcune su altre. Più specificatamente, mentre questo approccio non postula la razionalità dei giocatori, si modella una funzione fitness che correla i guadagni nel gioco al diffondersi di una strategia nella popolazione [27].

Ad esempio, in ambito economico, degli individui che stanno sperimentando una strategia poco performante saranno incentivati a cambiare comportamento, diminuendo la presenza di quella strategia nella popolazione portandola eventualmente ad una estinzione; vice versa, se una strategia risultasse molto performante questi continuerebbero ad usarla ed eventualmente altri individui copierebbero quella strategia, aumentando la frequenza con cui viene giocata. Nel caso di un sistema biologico il guadagno viene generalmente correlato ad una più o meno maggiore chance di sopravvivenza, oppure ad un incremento/diminuzione della probabilità di riprodursi. In altre parole il payoff rappresenterà il guadagno in fitness biologica, o il valore riproduttivo della strategia in questione.

2.1 *Social dilemmas*

I tipici problemi che si affrontano in teoria dei giochi standard sono spesso chiamati *social dilemmas* e rappresentano situazioni in cui due giocatori sono vincolati a compiere simultaneamente una scelta tra una strategia cooperativa e una egoistica/individuale, conoscendo dal principio i possibili risultati delle loro scelte note quelle degli altri. In generale le regole di un gioco simmetrico a due possono essere riassunte nella seguente tabella [6]:

		Scelte del giocatore B	
		Cooperazione(1)	Defezione(2)
Scelte del Giocatore A	Cooperazione(1)	R, R	S, T
	Defezione(2)	T, S	P, P

Tabella 2.1: Matrice dei guadagni di un generico gioco simmetrico a due giocatori

dove il primo termine nelle celle in basso a destra rappresenta il guadagno del giocatore A e il secondo termine quello del giocatore B. Denotiamo i rispettivi guadagni con le funzioni $u_A(s_i^{(A)}, s_j^{(B)})$ e $u_B(s_i^{(A)}, s_j^{(B)})$ dipendenti dalle strategie di $s_i^{(A)}$ e $s_j^{(B)}$ di A e B, dove $i, j \in \{0, 1\}$. In particolare,

$$u_A(s_{1=cooperazione}^{(A)}, s_{1=cooperazione}^{(B)}) = u_B(s_{1=cooperazione}^{(A)}, s_{1=cooperazione}^{(B)}) = R$$

rappresenta il guadagno (Reward) che si può ottenere tramite una mutua cooperazione, P è invece la punizione (Punishment) per una mutua defezione mentre T ed S rappresentano rispettivamente il guadagno ottenibile defezionando un cooperatore (Temptation to defect) ed il guadagno del cooperatore “tradito” (Sucker’s payoff). I *social dilemmas* si verificano quando $R > P$ così da favorire la cooperazione, ma la tentazione di defezionare è alta, $T > P$ e $T > S$.

2.1.1 Il problema della cooperazione

Per $T > R$ e $P > S$ si ottiene il famoso dilemma del prigioniero¹, nel quale la strategia di defezione fornisce sempre il miglior payoff in risposta alla decisione dell’avversario, ma se entrambi si tradiscono reciprocamente ottengono un guadagno più basso di quello che avrebbero ottenuto con una mutua cooperazione [6]. Consideriamo ad esempio la seguente tabella:

		B	
		Cooperazione	Defezione
A	Cooperazione	3, 3	0, 5
	Defezione	5, 0	1, 1

Tabella 2.2: Dilemma del prigioniero

se i giocatori cooperano ottengono entrambi un guadagno pari a 3 che è molto più di quanto otterrebbero giocando entrambi una strategia egoistica. Tuttavia, nel

¹Ovvero, ordinando tutti i possibili payoff: $T > R > P > S$

caso in cui ci si trovi in un risultato cooperativo-cooperativo, due giocatori razionali² (che mirano cioè a massimizzare il proprio payoff) si direbbero insoddisfatti.

Infatti, proviamo a risolvere questo gioco ricercando le migliori risposte che un giocatore può attuare ad una determinata azione dell'altro giocatore. In teoria dei giochi una strategia $s_i^{(A)}$, appartenente al set di possibili strategie utilizzabili nel gioco in esame $S_i^{(A)}$, è una migliore risposta ad una mossa avversaria $s_j^{(B)}$ se il payoff ottenibile da $s_i^{(A)}$ è maggiore del payoff di ogni altra strategia giocabile $s_{i' \neq i}^{(A)}$, ovvero se $u_i(s_i^{(A)}, s_j^{(B)}) \geq u_i(s_{i' \neq i}^{(A)}, s_j^{(B)})$ per ogni $s_{i' \neq i}^{(A)} \in S_i^{(A)}$.

Supponiamo allora che il giocatore B scelga la cooperazione, $s_j^{(B)} = s_1^{(B)}$. In questo scenario la migliore risposta giocatore A è defezione, in quanto $u_A(s_2^{(A)}, s_1^{(B)}) > u_A(s_1^{(A)}, s_1^{(B)})$ ottenendo un payoff di 5. Nel caso in cui B scelga defezione $s_2^{(B)}$, ancora una volta la defezione è la migliore risposta per il giocatore A, poiché la punizione per aver defezionato entrambi è comunque maggiore del Sucker's payoff. Si dice allora che la cooperazione è una *strategia dominata* dalla defezione in quanto la prima produce un payoff peggiore della seconda indipendentemente dalla scelta dell'avversario.

Essendo il gioco simmetrico, stesso ragionamento vale anche per il giocatore B. Se il gioco viene ripetuto più volte ogni individuo sceglierà quindi una strategia non cooperativa anche se ciò comporta un risultato inefficiente per entrambi, poiché il guadagno ottenuto da una mutua cooperazione sarebbe stato molto maggiore di quello della mutua defezione. Un profilo di strategie come quello appena visto, per il quale nessun giocatore ha interesse ad essere l'unico a cambiare viene chiamato equilibrio di Nash.

È possibile allora modellizzare una situazione con un payoff analogo a quello del dilemma del prigioniero in cui possa distinguersi la strategia di cooperazione? Se sì, come avviene?

2.2 L'emergenza della cooperazione

Una condizione necessaria ma non sufficiente affinché la cooperazione possa emergere è che il dilemma sociale non sia giocato una volta sola, ma che sia ripetuto

²Come abbiamo già accennato nell'introduzione di questo capitolo, non è affatto necessario assumere razionalità o coscienza tra i giocatori, le loro strategie potrebbero riflettere procedure e comportamenti evoluti casualmente e selezionati dall'ambiente in base alla loro performance. Tuttavia, per semplicità di esemplificazione ci riferiremo a degli individui razionali come in teoria dei giochi standard

nel tempo. In particolare affinché evolva la cooperazione è necessario che esista una possibilità che i giocatori possano interagire nuovamente in futuro. Nel caso di giochi ripetuti con strategia intendiamo la specifica delle azioni/scelte che si vuole compiere in ogni gioco nelle varie situazioni che possono insorgere. Ad esempio, una strategia può consistere nel cooperare sempre fintantoché l'avversario non sceglie defezione e dal quel momento in poi giocare sempre defezione; questa strategia viene spesso chiamata Grim Trigger o Grudger. Altre strategie possono essere quelle di non cooperare mai (Always Defect), o di scegliere defezione solo se nel turno precedente l'avversario non ha cooperato (Tit for Tat). Ci chiediamo quindi se è possibile che in una popolazione di individui le cui interazioni reciproche possono essere descritte in termini di dilemma del prigioniero ripetuti, possano diffondersi delle strategie che coinvolgano la cooperazione. Consideriamo allora in un primo momento una situazione in cui due individui sono tenuti a giocare un numero ben definito di match (o subgame) ognuno dei quali produce un payoff analogo a quello del dilemma del prigioniero. È possibile in questo setting che tra le azioni a disposizione degli individui venga considerata quella della cooperazione o verrà sempre e solo premiata la competizione? Possiamo sicuramente inferire che quantomeno nell'ultimo round due giocatori razionali defezioneranno, poiché questa loro azione non ne influirà altre nel futuro e quindi, di fatto, l'ultima partita sarà come giocare il dilemma sociale visto in precedenza. Ma allora, sapendo che la mossa migliore nell'ultimo turno è defezionare indipendentemente da qualsiasi altra giocata avversaria, degli individui razionali saranno incentivati a scegliere la defezione anche nel penultimo scontro, perché la scelta del penultimo round non avrà conseguenze su quello successivo nel quale si giocherà sempre e comunque defezione. Seguendo questa linea di pensiero si può risalire a tutti i round precedenti fino al primo, risolvendo l'intero problema giocando sempre e solo non cooperativo (Axelrod and Hamilton [1]).

Se invece si dovesse effettuare un numero infinito di scontri o più semplicemente se non si fosse a conoscenza del numero esatto di match che verranno giocati, i partecipanti non sarebbero più in grado di predire quale sarà l'ultimo round e perciò non sarebbe più possibile anticipare una defezione da parte dell'avversario, innescando la catena di predizioni che porterebbe a giocare sempre egoisticamente. Inoltre, non conoscendo quando ci sarà l'ultima interazione, si tenderà a valutare maggiormente il guadagno ottenibile nell'immediato futuro rispetto a quello ottenibile nel lungo periodo.

Infatti, in un gioco che viene ripetuto un numero imprecisato di volte e dota-

to di un payoff come quello in tabella 2.2, non c'è certezza che in un determinato round futuro una cooperazione da parte di entrambi dia un guadagno fissato pari a 3, perché quel turno potrebbe non essere giocato affatto. Per tenere conto di questo, introduciamo un parametro $0 < w < 1$ che rappresenta il fattore di sconto da associare al payoff ottenibile da ogni successiva scelta dopo la prima. Tale fattore riduce progressivamente il valore di ogni guadagno futuro e può essere interpretato come la probabilità di raggiungere il round successivo. Più specificatamente, il Reward ottenibile da mutua cooperazione nel primo round nell'esempio considerato in tabella 2.2 sarà pari a 3, ma nel round successivo, se si preserva una mutua cooperazione verrà "scontato" di un fattore w , risultando pari a $3w$. Il guadagno nel terzo turno sarà $3w^2$ perché la probabilità che si ottenga quello scenario è data dalla probabilità che venga giocato il secondo round (w) per la probabilità che il gioco venga iterato una seconda volta.

Conseguentemente, in un dilemma del prigioniero ripetuto un numero non precisato di volte sarà il guadagno totale ottenibile da mutua cooperazione sarà dato dalla somma $3 + 3w + 3w^2 + 3w^3 + \dots$ ottenuta riducendo ad ogni round valore atteso del Reward futuro di un fattore w ; nel limite di infiniti scontri la somma varrà $\frac{3}{(1-w)}$. Si può dimostrare[1] che se il fattore di sconto è sufficientemente grande non esiste una strategia indipendente da quella del rivale che sia la migliore in assoluto. Ad esempio la migliore risposta ad una strategia "grim trigger" sarebbe non scegliere mai defezione a meno che il guadagno ottenuto nell'ottenere T (vedi tabella 2.2) non risulti più grande del ricevere d'ora in avanti sempre la punizione P . Questo ovviamente dipende da quanto incide w nei futuri payoff. È quindi possibile che insorgano anche delle strategie cooperative, posto che ci sia una chance sufficientemente grande di incontrare molteplici volte lo stesso avversario.

2.2.1 Il successo delle strategie Tit for Tat

Tra tutte le strategie adottabili in un gioco costituito da una sequenza di dilemmi del prigioniero ripetuti, va data una menzione particolare alla strategia detta Tit For Tat. Come abbiamo già accennato nella precedente sezione la strategia Tit for Tat consiste nell'iniziare cooperando e da quel momento in poi copiare la precedente mossa dell'avversario, ovvero punire una precedente defezione con un'altra defezione e premiare la cooperazione giocando ancora cooperativo. Questa strategia sembra infatti essere estremamente efficace nel far emergere la cooperazione in una evoluzione dinamica di individui.

Nel 1980, Robert Axelrod, professore di scienze politiche dell'Università di Michigan ha ospitato un torneo invitando chiunque³ a partecipare fornendo una strategia per affrontare al meglio il dilemma del prigioniero ripetuto. Nel torneo ogni strategia ha effettuato 200 round di questo gioco contro ogni altra strategia. Il risultato fu che la strategia Tit for Tat, presentata dal Professor Anatol Rapoport dell'Università di Toronto vinse il torneo, pur essendo la più semplice strategia presentata. Cosa ancora più sorprendente è che questa strategia era già nota a tutti i partecipanti come un ottimo contendente, Poiché in altri due tornei preliminari si era qualificata al primo e al secondo posto. Nonostante tutto, questo semplice algoritmo è risultato estremamente performante anche in un setting in cui alcune strategie erano state pensate per attaccare e capitalizzare su strategie di cooperazione come la Tit for Tat. In particolare la forza della strategia Tit for Tat proviene da una combinazione di 4 principali fattori, ovvero dall'essere *amichevole*, *punitiva*, *disposto a perdonare*, *comprensibile* [1]. Infatti, l'essere amichevole, ovvero non essere mai il primo a defezionare, la rende robusta contro strategie vendicative, come ad esempio la Grim Trigger, e la porta a massimizzare la cooperazione nel lungo periodo, risultando estremamente efficiente contro altre strategie amichevoli; l'essere punitiva previene ulteriori perdite e scoraggia gli avversari dal persistere con la defezione; il perdono invece aiuta a ripristinare la mutua cooperazione; l'essere comprensibile la rende prevedibile dagli altri giocatori, inducendoli a cooperare.

2.2.2 Meccanismi che promuovono la cooperazione

In natura, moltissimi sistemi biologici sono fondati sulla cooperazione reciproca. Infatti, organismi pluricellulari, popolazioni di animali e piante e persino le cellule stesse si fondano sulla cooperazione tra diversi agenti al loro interno. Ad esempio i geni cooperano nel genoma, i cromosomi nelle cellule eucariote e le cellule all'interno di piante ed animali, i quali in molti casi cooperano tra loro formando gruppi, popolazioni e società (Nowak 14). Tuttavia, l'evoluzione e la selezione naturale sottintendono una forte competizione tra gli individui e favoriscono il successo di un individuo a spese di un minore successo degli altri. Questa tendenza sembrerebbe quindi compromettere la cooperazione per premiare la sola competizione/defezione. Come abbiamo già visto nella precedente sottosezione esistono dei meccanismi che, nonostante la tentazione di defezionare, promuovono la cooperazione. In questa sezione presentiamo altri possibili meccanismi che intervengono a favore di que-

³tra cui diversi professori universitari di diverse facoltà

st'ultima fornendo per ognuno di questi delle semplici regole/condizioni affinché possano portare a quel risultato.

Definiamo un cooperatore come un individuo che offre un guadagno b in termini di payoff/fitness ad un altro individuo pagando un costo c . Un competitore non concede alcun guadagno agli altri e non paga alcun costo. Poiché in una popolazione mista un competitore guadagna mediamente più di un cooperatore una evoluzione dinamica del sistema porta ad una estinzione della popolazione dei cooperatori. Devono quindi intervenire degli altri meccanismi naturali che promuovono la cooperazione in una popolazione.

Uno di questi meccanismi prende il nome di “kin selection” o selezione parentale. È stato teorizzato in termini matematici da Ronald Fisher e da J.B.S. Haldane⁴ e poi formalizzato in maniera rigorosa da W. D. Hamilton nel 1963. L'idea è che la selezione naturale tenda a favorire la cooperazione tra individui che sono sufficientemente imparentati tra loro. Nello specifico, chiamata r la probabilità di condividere un gene con un altro individuo la regola di Hamilton afferma che la condizione da soddisfare perché un individuo cooperi con un altro è che il parametro r deve essere maggiore del rapporto costo/beneficio dell'atto altruistico, ovvero:

$$r > \frac{c}{b} \quad (2.1)$$

Questa idea è poi stata largamente abbracciata da G. Williams dai cui studi si è sviluppata la teoria evuzionistica del “gene egoista”.

Un altro meccanismo che vale la pena citare è quello della reciprocità diretta[14]. Come abbiamo già visto in precedenza, una condizione necessaria affinché si instauri la cooperazione in un setting come quello di un dilemma del prigioniero ripetuto, è data dal fatto che deve esistere una probabilità sufficientemente alta di incontrare nuovamente l'individuo in questione. In particolare, data una matrice dei payoff:

		B	
		Cooperatore	Competitore
A	Cooperatore	$b - c, b - c$	$-c, b$
	Competitore	$b, -c$	$0, 0$

Tabella 2.3: Dilemma del prigioniero in termini di costo della cooperazione e beneficio offerto.

⁴A livello qualitativo una correlazione tra comportamento altruistico e legami di parentela erano già stati ipotizzati da Darwin nella sua pubblicazione *L'origine delle specie*

la reciprocità diretta può far emergere la cooperazione se la probabilità w di incontrare lo stesso individuo supera il rapporto costo/beneficio nel cooperare:

$$w > \frac{c}{b} \quad (2.2)$$

Ciò nonostante in natura si osservano casi di altruismo/cooperazione anche laddove è improbabile incontrare nuovamente lo stesso individuo. Infatti, pagare il costo della cooperazione per dare un beneficio a un individuo che non potrà ricambiare il favore o equivalentemente cooperare con un individuo il cui favore restituito non sarà pari al costo che si è pagato (come può succedere in particolari giochi non simmetrici), può infatti avere comunque delle conseguenze positive per il donatore, tra questi la costruzione di una reputazione positiva [16]. Se un individuo ha una reputazione di cooperatore è infatti più probabile che altri individui si relazionino con esso “amichevole”, cercando di instaurare una mutua cooperazione nel lungo periodo. Possiamo quindi generalizzare l’eq (2.2) sostituendo la probabilità w con la probabilità q di conoscere qualcuno con una reputazione di cooperatore.

$$q > \frac{c}{b} \quad (2.3)$$

Un altro fattore da tenere in considerazione viene dal fatto che strategie cooperative tendono a lavorare meglio contro altre strategie cooperative. In natura quindi è possibile che gli individui non si distribuiscano uniformemente nella popolazione, ma tendano a raggrupparsi in cluster formando delle “reti di reciprocità”. Anche con questa modellizzazione emerge una semplice regola che stabilisce che valori deve assumere un parametro può instaurarsi la cooperazione [19]:

$$\frac{b}{c} > k \quad (2.4)$$

dove k in questo caso rappresenta il numero medio di vicini per individuo.

Infine un’ultima menzione va data anche al meccanismo della selezione di gruppo, che consiste nell’individuare nel gruppo di soggetti come elemento di (macro)selezione naturale. Si può cioè pensare che una popolazione sia divisa in gruppi di individui ma che ne possa ospitare solo un certo numero. Poiché un gruppo di soli cooperatori otterrà un payoff maggiore rispetto ad un gruppo di soli competitori, possiamo pensare che cresca più rapidamente e che raggiunta una massa critica si divida in due [26]. Dato che il sistema per ragioni di risorse ambientali può con-

		Payoff matrix		ESS
		C	D	
Kin selection	C	$(b-c)(1+r)$	$br-c$	$\frac{b}{c} > \frac{1}{r}$
	D	$b-rc$	0	
Direct reciprocity	C	$(b-c)/(1-w)$	$-c$	$\frac{b}{c} > \frac{1}{w}$
	D	b	0	
Indirect reciprocity	C	$b-c$	$-c(1-q)$	$\frac{b}{c} > \frac{1}{q}$
	D	$b(1-q)$	0	
Network reciprocity	C	$b-c$	$H-c$	$\frac{b}{c} > k$
	D	$b-H$	0	
Group selection	C	$(b-c)(m+n)$	$(b-c)m-cn$	$\frac{b}{c} > 1 + \frac{n}{m}$
	D	bn	0	

Figura 2.1: In figura [14] i cinque meccanismi descritti nella sottosezione 2.2.2. La tabella specifica le interazioni tra cooperatori e competitori. b e c rappresentano rispettivamente il guadagno ottenuto da un incontro con un cooperatore e il costo che comporta cooperare. r, w, k, m, n sono i parametri che abbiamo introdotto in questa sottosezione, e $H = \frac{[(b-c)k-2c]}{[(k+1)(k-2)]}$.

tenere un determinato numero di gruppi consegirà l'estinzione di uno degli altri⁵. Nel limite di una selezione debole e di rare divisioni dei gruppo si ottiene che la cooperazione sarà possibile se

$$\frac{b}{c} > 1 + \frac{n}{m} \tag{2.5}$$

dove n è il massimo di individui in un gruppo e m il numero di gruppi.

Per concludere, ognuno di questi meccanismi può essere presentato come un gioco simmetrico tra due individui e i cui payoff sono descritti in figura 2.1. Da quella matrice è infine possibile ricavare le regole appena viste che rendono la cooperazione una strategia evolutivamente stabile [14].

⁵Questo tipo di meccanismo può anche essere visto come “selezione sulle variabilità di gruppo”, nel quale più gruppi della stessa tipologia sono presenti nella popolazione meno chance hanno di estinguersi

Capitolo 3

Framework teorico

Presentiamo ora un framework per la costruzione di un modello [10] che descrive in che modo la criticità può emergere autonomamente dai sistemi viventi. Nello specifico, il modello che useremo come base per il nostro approfondimento mostra come il raggiungimento della criticità possa derivare non semplicemente da proprietà meccanico/statistiche del sistema biologico ma da cruciali vantaggi funzionali ottenuti dall'essere posti vicino a un punto critico.

Iniziamo quindi col chiederci quali vantaggi possa ottenere un sistema individuo "in stato critico". Un essere vivente nell'interazione con ambiente e con altri individui riceve costantemente segnali e sollecitazioni in moltissime e complesse forme. Per rispondere efficacemente al continuo mutamento dell'ambiente, tale individuo deve essere in grado di raccogliere e sintetizzare gli stimoli che riceve costruendo delle rappresentazioni interne delle sorgenti di queste informazioni. Di conseguenza, se è più capace di altri nel modellizzare correttamente i segnali che riceve avrà una maggiore chance di sopravvivenza. Consideriamo allora questi organismi dotati di una rete di regolazione genica (o neurale)¹ che rappresenta la configurazione interna con la quale essi possono rispondere ai segnali esterni modificando l'espressione dei propri geni (neuroni). L'ambiente può quindi essere descritto come una o più sorgenti di segnali che verranno percepite e processate da un individuo oppure si può considerare l'ambiente come una comunità di individui che interagiscono reciprocamente.

Senza perdere di generalità, assumiamo che lo stato delle reti geniche sia con-

¹Nelle pagine che seguiranno faremo quasi sempre riferimento a reti di regolazione genica o neurale, ma è possibile estendere il modello anche a modelli di risposta immunitaria, a gruppi di animali che esibiscono comportamenti collettivi e ad altri sistemi complessi.

trollato da dei parametri che determinano completamente la distribuzione di probabilità delle configurazioni interne dell'individuo. Ogni organismo cercherà² quindi di modificare la propria configurazione per modellizzare nel miglior modo possibile i segnali provenienti da sorgenti ambientali (o dagli altri individui). Come vedremo, associando una dinamica che conferisce ad un individuo più adatto a questo scopo una maggiore chance di sopravvivenza, la popolazione evolverà portando i parametri che definiscono le configurazioni interne degli individui vicino ad un punto critico.

Vediamo ora come in [10] è stato formalizzato questo modello per poi, con opportune semplificazioni, caratterizzare la dinamica della popolazione in maniera quantitativa, e concentrare lo studio sul ruolo della cooperazione e della competizione nella popolazione.

3.1 Descrizione del modello originale

Per semplicità consideriamo i segnali esterni ricevuti ed elaborati da un individuo come una stringa binaria di N variabili $\mathbf{s} = (s_1, s_2, \dots, s_N)$. Una particolare sorgente viene allora modellizzata da una distribuzione di probabilità P_{ext} che si assume dipendere da un set di parametri $\mathbf{x} = (x_1, x_2, \dots)$. Per poter “comprendere” e interpretare al meglio questa sorgente un individuo dovrà quindi modificare la sua configurazione interna per approssimare la distribuzione P_{ext} con un'altra distribuzione P_{int} . Assumiamo infine che quest'ultima distribuzione definisca completamente lo stato dell'individuo e che dipenda da dei parametri $\mathbf{y} = (y_1, y_2, \dots)$ in generale diversi da \mathbf{x} . Denotiamo con $P_{ext}(\mathbf{s}|\mathbf{x})$ e con $P_{int}(\mathbf{s}|\mathbf{y})$ rispettivamente la sorgente esterna e la sua rappresentazione interna all'individuo.

In generale, un organismo può valutare i segnali esterni che riceve dall'ambiente solo in termini probabilistici, di conseguenza possiamo interpretare $P_{ext}(\mathbf{s}|\mathbf{x})$ anche come la probabilità che la migliore configurazione per affrontare le condizioni ambientali sia $\mathbf{s} = (s_1, s_2, \dots, s_N)$ e $P_{int}(\mathbf{s}|\mathbf{y})$ come l'effettiva probabilità che il sistema si trovi in quello stato. Si potrebbe ad esempio pensare ad \mathbf{s} come lo stato di N geni accesi/spenti nel regolatore genico di un batterio che meglio permette di affrontare un determinata temperatura, una concentrazione del pH o la presenza/assenza di nutrienti (figura 3.1).

²Il termine non sottende una intenzionalità cosciente da parte dell'organismo ma è usato in questo contesto per semplicità di espressione

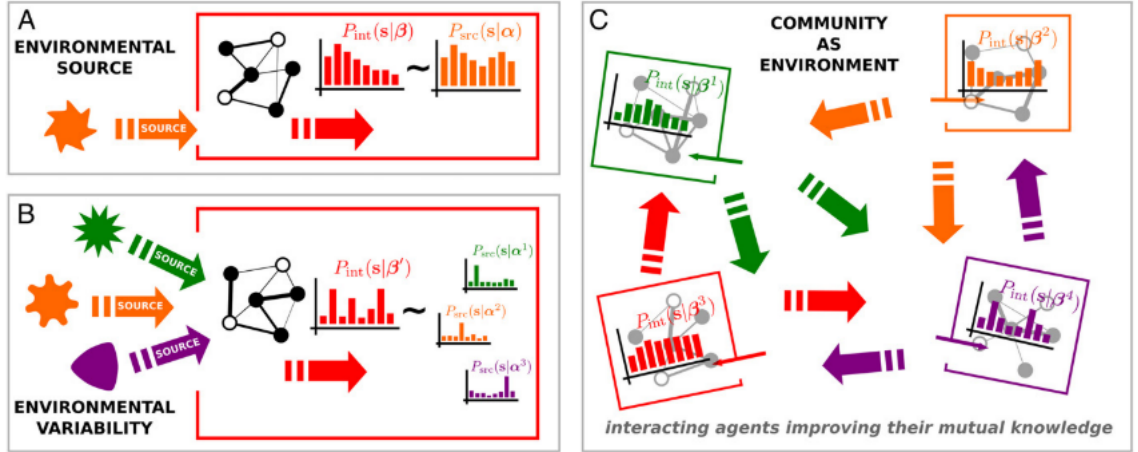


Figura 3.1: Esseri viventi che interagiscono con l'ambiente. In A il sistema biologico risponde alla sorgente esterna approssimando con la rappresentazione interna $P_{int}(s|\beta)$ la sorgente ambientale. $P_{src}(s|\alpha)$ in questo contesto è la migliore configurazione delle variabili s (nel nostro caso booleane) per affrontare efficientemente l'ambiente. [10] In B, l'ambiente è costituito da molteplici sorgenti e la configurazione interna dell'individuo dovrà adattarsi a tutte. In C, l'ambiente è costituito dai soli individui della popolazione, ognuno dei sarà una sorgente $P_{src,i}$ per gli altri.

Ai fini di questa tesi, considereremo il sistema-ambiente costituito esclusivamente da individui (o agenti) che sono sensibili e reattivi alle interazioni reciproche e che riconfigurano il proprio stato in modo tale da replicare (ovvero dedurre e “comprendere”) quello dei compagni. Questo approccio è particolarmente rilevante per studiare popolazioni che traggono beneficio nel produrre una risposta collettiva o che tentano di stabilire una qualche forma di linguaggio comune. Prima di procedere con l'analisi è importante introdurre due concetti di teoria dell'informazione che raggruppiamo nella seguente sottosezione.

3.1.1 Preliminari matematici

In teoria della probabilità e in teoria dell'informazione, la **divergenza di Kullback-Leibler** (KL) [5] è una misura che quantifica la differenza tra due funzioni di distribuzione di probabilità. Nello specifico, date due distribuzioni di probabilità $P(s)$ e $Q(s)$, la divergenza KL di Q da P ,

$$D_{KL}(P|Q) := \sum_s P(s) \log \left(\frac{P(s)}{Q(s)} \right) \quad (3.1)$$

è la misura della informazione persa quando Q è usata per approssimare P . È importante notare che la divergenza KL costituisce una pseudo-distanza in quanto non viene soddisfatta la disuguaglianza triangolare e non è simmetrica, tranne nel caso in cui $P(s) = Q(s)$ dove si annulla.

Data una distribuzione $P(s|x)$, con x parametro di dimensione d , la **Fisher information** (FI) è definita da

$$\chi_{\alpha\beta}(\mathbf{x}) := \left\langle \frac{\partial \log P(\cdot|x)}{\partial x_\alpha} \frac{\partial \log P(\cdot|x)}{\partial x_\beta} \right\rangle_{\mathbf{x}}, \quad (3.2)$$

dove $\alpha, \beta = 1, \dots, d$, e la media $\langle \cdot \rangle_{\mathbf{x}}$ è calcolata rispetto a $P(\cdot|x)$. La Fisher information è una misura che quantifica l'informazione contenuta nello stato s riguardo il parametro x . Si può infatti dimostrare [5] che l'inverso della FI è anche uguale al limite inferiore dell'errore che in media si commette valutando x tramite lo stato s . In particolare, quando χ diverge è possibile determinare il parametro x associato alla distribuzione con la massima precisione possibile. Tramite la FI possiamo inoltre valutare la risposta del sistema alle variazioni del parametro: se ad esempio risultasse molto piccata in x^* piccoli cambiamenti dei parametri si tradurrebbero in grandi cambiamenti della $P(s|x)$; viceversa, se la FI risultasse piatta in una regione dello spazio dei parametri, ci aspetteremmo che la sua distribuzione associata sia perlopiù invariante al cambiamento di x .

3.1.2 Il Modello Co-evolutivo

Parametrizziamo ora la distribuzione di probabilità interna degli individui come:

$$P_{int}(s|x) = \frac{\exp(-\mathbf{x} \cdot \boldsymbol{\phi}(s))}{\sum_{s'} \exp(-\mathbf{x} \cdot \boldsymbol{\phi}(s'))} \quad (3.3)$$

dove $\boldsymbol{\phi} = (\phi_1, \dots, \phi_d)$ sono le funzioni "osservabili" delle configurazioni interne e $\mathbf{x} \cdot \boldsymbol{\phi} = \sum_{\alpha=1}^d x_\alpha \phi_\alpha$. Con questa parametrizzazione la FI corrisponde alla suscettibilità generalizzata in meccanica statistica $\chi_{\alpha\beta}(\mathbf{x}) = -\frac{\partial \langle \phi_\alpha \rangle}{\partial x_\beta} = \langle \phi_\alpha \phi_\beta \rangle_{\mathbf{x}} - \langle \phi_\alpha \rangle_{\mathbf{x}} \langle \phi_\beta \rangle_{\mathbf{x}}$ che sappiamo essere massima in prossimità di un punto critico.

Poiché in questo modello tutti gli individui sono identici ma caratterizzati da dei parametri differenti, le sorgenti esterne che cercheranno di modellizzare/replicare avranno la stessa forma della distribuzione interna dell'agente:

$$P_{ext}(s|\mathbf{y}) = \frac{\exp(-\mathbf{y} \cdot \boldsymbol{\phi}(s))}{\sum_{s'} \exp(-\mathbf{y} \cdot \boldsymbol{\phi}(s'))} \quad (3.4)$$

Si assume infine che la fitness (ovvero il successo riproduttivo) di un individuo sia proporzionale ad una funzione decrescente della divergenza Kullback-Leibler tra la distribuzione interna dell'individuo $P_{int}(s|x)$ e quella della sorgente ambientale $P_{ext}(s|y)$; denotiamo questa "distanza" con $D_{KL}(y|x)$. In altre parole, si assume che un organismo risulti più adatto dei suoi simili se riesce ad interpretare meglio degli altri l'ambiente circostante, ovvero se commette un errore minore nell'approssimare la distribuzione delle sorgenti esterne con la propria distribuzione interna.

Nell'implementazione computazionale si è tenuto conto di questo costruendo una dinamica ispirata ad un algoritmo genetico [9] atto a generare varietà nei parametri della popolazione e alla selezione probabilistica dei parametri più adatti tramite una funzione fitness. Più specificatamente sono stati fatti scontrare (interagire) due individui ripetutamente, prendendoli ogni volta a caso da una popolazione di N membri. Ad ogni scontro/interazione, poiché in generale $D_{KL}(x|y) \neq D_{KL}(y|x)$, uno dei due individui ottiene una fitness più grande e quindi una maggiore chance di sopravvivenza e di generare prole. Viceversa l'individuo con una KL più alta ha una maggiore probabilità di morire ed essere rimpiazzato dal "figlio" del vincente da cui eredita i parametri con piccole mutazioni. Questo processo viene quindi iterato molteplici volte finché i parametri della comunità non convergono ad un valore ottimale.

Verrebbe quindi da pensare che tutte le popolazioni in cui ogni individuo è caratterizzato dallo stesso parametro x siano massimamente adattate al sistema-ambiente. Infatti, nello specifico caso in cui $x = y$, il logaritmo nell'eq. (3.1) diventa zero poiché $P(s) = Q(s)$ ed ogni soggetto sarebbe quindi in grado di rappresentare/imitare il gruppo senza perdita di informazioni. Queste soluzioni sono tuttavia instabili, perché, se i parametri che definiscono le due distribuzioni sono vicini ma non identici, la divergenza KL di un individuo rispetto all'altro risulta [10]:

$$D_{KL}(x + \delta x|x) - D_{KL}(x|x + \delta x) \simeq \frac{1}{6} \nabla \chi(x) \delta x^3 \quad (3.5)$$

con χ la suscettività generalizzata definita nella sottosezione precedente. Poiché in generale $D_{KL}(x|y) \neq D_{KL}(y|x)$, uno dei due individui avrà una minore KL e quindi una maggiore χ , risultando il più adatto nell'ambiente. In questo modo i parametri della popolazione vengono trascinati verso valori che corrispondono a un picco della Fisher information, ovvero in un punto critico.

3.2 Generalizzazione del modello

Vogliamo ora generalizzare la dinamica descritta nella precedente sezione introducendo nel modello un nuovo tipo di “giocatore” che coopera al processo di comunicazione, cioè la cui fitness dipende sia dal suo grado di comprensione che da quello dell’individuo con cui sta interagendo.. Vogliamo infatti inserire in questo contesto un organismo che mira non solo ad interpretare/mimare correttamente gli altri individui ma anche dal farsi “comprendere” da questi ultimi, nel miglior modo possibile. Nella popolazione avremo quindi due tipi di individui:

- **Competitori** che tendono a minimizzare esclusivamente la propria perdita di informazione, indipendentemente dagli altri individui
- **Cooperatori** che tendono a minimizzare contemporaneamente la propria perdita di informazione e quella degli altri individui nella popolazione

Potremmo estendere il modello anche ad un tipo di competitori più aggressivi, che traggono vantaggio dal deficit di informazione che ottengono i loro avversari; si potrebbero cioè considerare degli individui che cercano di minimizzare la propria perdita di informazione e al tempo stesso massimizzare quella degli altri (come in Hidalgo et al. [11] 2016). Per ragioni di complessità di calcolo computazionale e analitico abbiamo scelto di esplorare questa possibilità in altri studi futuri³.

Come vedremo, le definizioni di un payoff/fitness che possiamo dare ad un individuo possono essere molteplici, purché siano sempre funzioni decrescenti della “distanza” tra l’individuo e i suoi simili⁴. Per tenere conto di questi tipi di individui nella popolazione dobbiamo distinguere due tipi di distanza. Useremo la già nota divergenza Kullback-Leibler per competitori

$$D_{comp}(\mathbf{y}|\mathbf{x}) = D_{KL}(\mathbf{y}|\mathbf{x}), \quad (3.6)$$

mentre agli individui cooperatori assoceremo un analogo simmetrizzato della KL, ovvero la **divergenza Jensen-Shannon** (JS) [5], definita come segue:

$$D_{coop}(\mathbf{y}|\mathbf{x}) = D_{JS}(\mathbf{y}|\mathbf{x}) := \frac{D_{KL}(\mathbf{y}|\mathbf{x}) + D_{KL}(\mathbf{y}|\mathbf{x})}{2}. \quad (3.7)$$

³Si veda il capitolo Conclusioni

⁴Si vuole infatti mantenere l’assunto che un organismo ottenga una maggiore chance di sopravvivenza se è il più adatto nell’ambiente in cui si trova nel modellizzare le sorgenti esterne

Essendo quest'ultima simmetrica, possiamo associare ad un individuo cooperatore x una distanza che pesa allo stesso modo la perdita di informazione che egli ottiene nell'approssimare la distribuzione di un altro individuo y e quella che y ottiene rispetto a x . Volendo generalizzare ulteriormente il modello, si potrebbe definire una funzione che racchiuda tutte le possibili strategie intermedie esprimendole solo in funzione di KL:

$$D^\nu(\mathbf{y}|\mathbf{x}) = (1 - \nu) D_{KL}(\mathbf{y}|\mathbf{x}) + \nu D_{KL}(\mathbf{x}|\mathbf{y}) \quad (3.8)$$

con $\nu \in [0, \frac{1}{2}]$. In questo modo si potrebbe studiare la dinamica di individui che danno un certo peso sia alla propria perdita di informazione sia a quella degli altri, in maniera più o meno minore. In particolare per $\nu = 0$ riotteniamo l'interazione di un giocatore competitivo, per $\nu = \frac{1}{2}$ quella di un cooperativo. Per semplicità consideriamo solo questi due casi estremi e, senza perdita di generalità, assumiamo che lo stato delle reti di regolazione geniche degli organismi considerati sia controllato un solo parametro.

Definita la nozione di (pseudo) distanza per le due tipologie di individui (vedi equazione 3.6 e 3.7), possiamo passare alla scelta della loro parametrizzazione. In particolare si è cercata una parametrizzazione che ci permettesse di identificare velocemente se il sistema fosse o meno in regime critico. Come vedremo tra poco (e sarà comunque più chiaro nel prossimo capitolo) abbiamo trovato nella tangente iperbolica una parametrizzazione conveniente per modellizzare la distribuzione dei parametri interni degli individui. In particolare, l'agente potrà stare in due soli stati *up* o *down*, con probabilità rispettive:

$$P_{up} = \frac{1 + \tanh(x)}{2}, \quad P_{down} = \frac{1 - \tanh(x)}{2} \quad (3.9)$$

con $x \in \mathbb{R}$. Conseguentemente la divergenza Kullback-Leibler di un agente caratterizzato dal parametro x da un altro parametrizzato con y diventa:

$$D_{KL}(y|x) = \frac{(1 + \tanh(x))}{2} \cdot \log\left(\frac{1 + \tanh(x)}{1 + \tanh(y)}\right) + \frac{(1 - \tanh(x))}{2} \cdot \log\left(\frac{1 - \tanh(x)}{1 - \tanh(y)}\right). \quad (3.10)$$

Calcolando la Fisher Information con questa parametrizzazione risulta chiaro il motivo della scelta della tangente iperbolica: per $P(s|x) = \tanh(x)$ l'eq. (3.2) risulta infatti

$$\chi(\mathbf{x}) = \frac{1}{\cosh^2(x)} \quad (3.11)$$

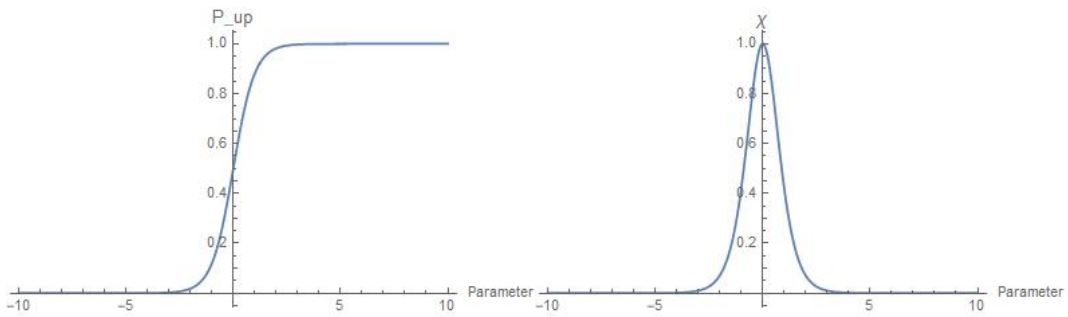


Figura 3.2: A sinistra, la probabilità di trovarsi in uno stato up. A destra, la Fisher Information

che è piccata in $x = 0$ (vedi figura 3.2)

Per quanto riguarda la costruzione della dinamica della popolazione, siamo ricorsi ancora una volta al modello presentato in [10], ovvero, ad ogni intervallo temporale sono stati estratti a caso due individui dalla popolazione e sono state calcolate le loro fitness relative come

$$F_x = 1 - \frac{D(y|x)}{D(y|x) + D(x|y)}, \quad (3.12)$$

analogamente per y . Nella eq. (3.12) F_x rappresenta la fitness dell'individuo x che si è scontrato con y , mentre $D(y|x)$ è la “distanza⁵” di x da y . Abbiamo scelto di usare questo payoff nell’algoritmo genetico perché essendo esso sempre compreso tra zero e uno, può essere facilmente associato alla probabilità di sopravvivenza e quindi di generare una prole di un individuo (si veda la dinamica descritta nel prossimo paragrafo). Inoltre, è necessario che la fitness dell’individuo fosse una funzione decrescente della propria divergenza Kullback-Leibler rispetto ad un altro individuo. Il rapporto $\frac{D(y|x)}{D(y|x)+D(x|y)}$ ha permesso di soddisfare questa richiesta e di legare la fitness di un individuo anche alle information deficit dell’altro.

Uno dei due organismi viene quindi selezionato con probabilità uguale alla sua fitness/payoff e l’altro viene rimosso dalla popolazione. L’individuo rimosso viene infine rimpiazzato da una copia leggermente mutata del “vincitore”. Infatti, in generale, un algoritmo genetico è caratterizzato da due elementi: un *meccanismo di mutazione* che genera delle varietà nella popolazione e un *meccanismo di selezione*, che favorisce alcune varietà rispetto ad altre [27]. La nuova generazione di individui eredita quindi il parametro x del padre, ma viene leggermente mutato da x a $x + \xi$,

⁵Ovvero, se x è un competitore si userà la KL 3.6 altrimenti la JS 3.7 se x è un cooperatore.

con ξ preso casualmente da una distribuzione normale a media nulla e deviazione σ . Il processo viene poi ripetuto finché, eventualmente, i parametri della popolazione si stabilizzano attorno ad un valore ottimale.

Capitolo 4

Risultati

4.1 Risultati Analitici

4.1.1 Modello originale

Consideriamo il valore di aspettazione del payoff di un individuo caratterizzato dal parametro x :

$$F(x) = 1 - \left\langle \frac{D(y|x)}{D(y|x) + D(x|y)} \right\rangle \quad (4.1)$$

Per calcolarlo, teniamo fisso il parametro x e integriamo l'eq. (3.12) rispetto ai possibili valori dei parametri y degli altri individui, pesandoli con la densità di individui caratterizzati dal rispettivo valore del parametro:

$$F(x) = 1 - \int \rho(y) \frac{D(y|x)}{D(y|x) + D(x|y)} dy, \quad (4.2)$$

supponiamo che $\rho(y)$ sia una gaussiana di media \bar{y} e varianza σ^2 .

Chiamando $G(x, y) = \frac{D(y|x)}{D(y|x) + D(x|y)}$, la (4.2) diventa

$$F(x) = 1 - \int G(x, y) e^{-\frac{(y-\bar{y})^2}{2\sigma^2}} dy. \quad (4.3)$$

Espandiamo ora $G(x, y)$ in serie di Taylor rispetto alla variabile y , attorno al valore medio \bar{y} :

$$G(x, y) = G(x, \bar{y}) + \left. \frac{\partial}{\partial y} G(x, \bar{y}) \right|_{\bar{y}} (y - \bar{y}) + \frac{1}{2} \left. \frac{\partial^2}{\partial y^2} G(x, \bar{y}) \right|_{\bar{y}} (y - \bar{y})^2 + \dots \quad (4.4)$$

quindi

$$F(x) \simeq 1 - \int \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}} e^{-\frac{(y-\bar{y})^2}{2\sigma^2}} \left(G(\mathbf{x}, \bar{y}) + \frac{\partial}{\partial y} G(\mathbf{x}, y)|_{y=\bar{y}} (y - \bar{y}) + \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial y^2} G(\mathbf{x}, y)|_{y=\bar{y}} (y - \bar{y})^2 \right) dy \quad (4.5)$$

Per $\sigma \ll 1$, ovvero nel caso in cui la distribuzione dei parametri della popolazione sia molto piccata attorno ad un valore \bar{y} , la $N(\bar{y}, \sigma^2)$ diventa una delta di Dirac.

Posto $\int (y - \bar{y})^2 N(\bar{y}, \sigma^2) dy = \sigma^2$ e ricordando che per ragioni di simmetria il secondo termine dello sviluppo di $G(x, y)$ non da contributo alla eq. (4.5), integrando si ottiene:

$$F(x, y) \simeq 1 - G(\mathbf{x}, \bar{y}) - 0 - \frac{1}{2} \sigma^2 \frac{\partial}{\partial y} [G(\mathbf{x}, y)]_{y=\bar{y}} \quad (4.6)$$

ovvero, poiché $\bar{y} = \bar{x}$:

$$F(x) \simeq 1 - \frac{D(x, \bar{x})}{D(x, \bar{x}) + D(\bar{x}, x)} - \frac{1}{2} \sigma^2 \frac{\partial}{\partial y} \left[\frac{D(y|x)}{D(y|x) + D(x|y)} \right]_{y=\bar{x}} \quad (4.7)$$

che è una funzione solo di x e del suo valore medio.

In figura 4.1 è mostrato l'andamento del payoff in funzione del parametro x in diversi casi. Come si può vedere, il massimo della fitness si ottiene per parametri di x molto vicini al punto critico x_c , anche nei casi in cui la popolazione è mediamente molto distante dalla criticità. Di conseguenza se un individuo x si trova in una posizione diversa da x_c ottiene in media un payoff minore rispetto ad un individuo caratterizzato da un parametro x' più vicino al parametro critico x_c , e la dinamica tenderà a selezionare quest'ultimo rispetto ad x , trainando la popolazione alla criticità.

4.1.2 Modello generalizzato

Dopo aver verificato che con questo modello i competitori evolvono modificando i propri parametri in prossimità del punto critico $x = 0$, abbiamo voluto studiare come cambiano le cose in una popolazione che include anche cooperatori. Nello specifico ci siamo chiesti se, immettendo nel gruppo una frazione di cooperatori, la popolazione tende ancora alla criticità e in caso affermativo come cambiano gli stati stazionari. Come vedremo nella prossima sezione, per questa analisi abbiamo mantenuto costante la frazione di cooperatori nella popolazione; ciò significa che l'individuo perdente viene rimpiazzato da un altro con i parametri del vincitore (il padre)

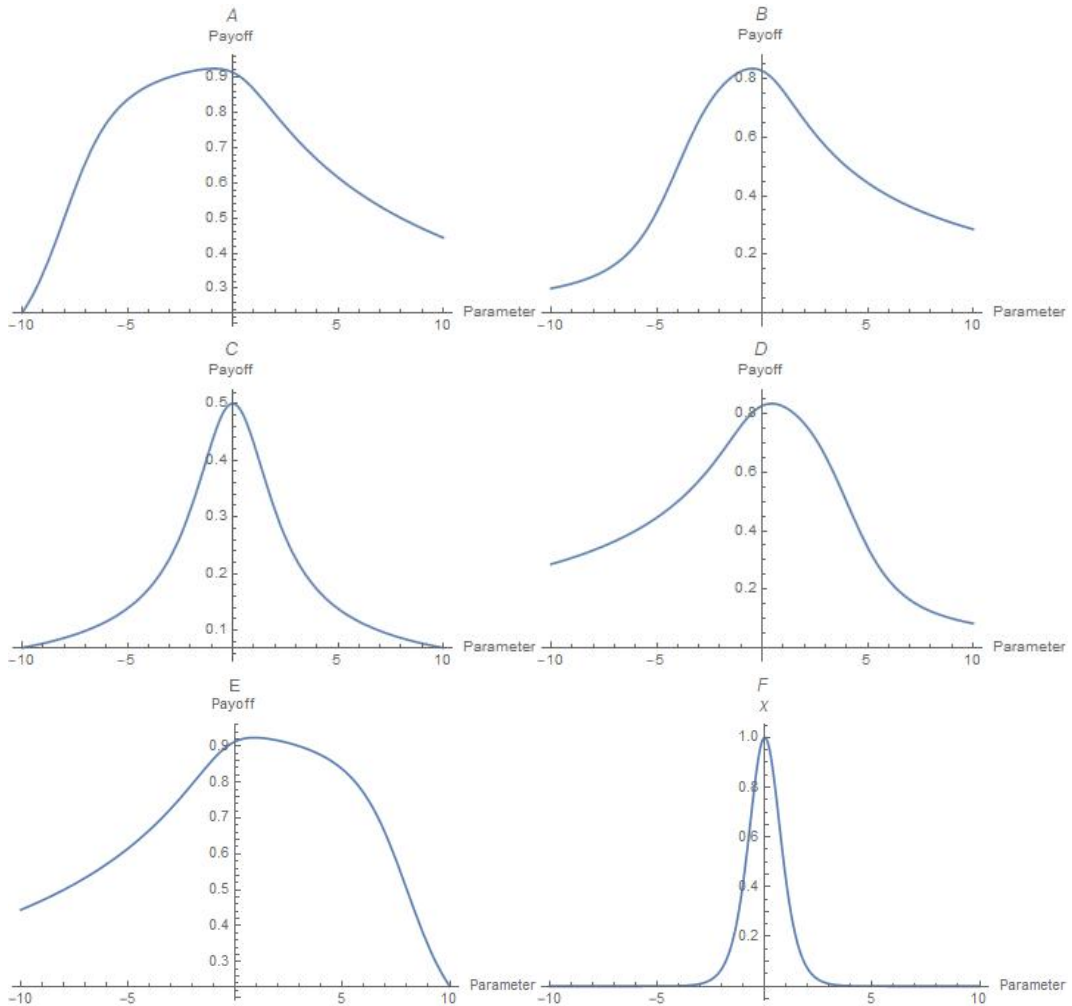


Figura 4.1: La fitness (payoff) dell'individuo caratterizzato dal parametro x quando si scontra con una popolazione distribuita normalmente con deviazione standard $\sigma = 0.05$ e rispettivamente centrata in -8 (figura A), -4 (figura B), 0 (figura C), $+4$ (figura D) e $+8$ (figura E). In tutti questi casi, il guadagno è massimo in prossimità del punto critico, che corrisponde a un picco della Fisher Information (figura F).

mantenendo però il tipo dell'individuo rimosso. In questo modo se un individuo cooperatore dovesse morire in un scontro con un competitore, verrebbe rimpiazzato da un altro cooperatore con i parametri del competitore, impedendo alla strategia dominante (se esiste) di prendere il sopravvento e permettendoci quindi studiare come varia la dinamica al variare della frazione di cooperatori nella popolazione.

Successivamente abbiamo rimosso questo vincolo e permesso alla popolazione di variare la frequenza con la quale una certa strategia viene giocata dagli individui nella popolazione. Nello specifico, abbiamo fatto in modo che la nuova generazione di individui ereditasse non solo il parametro ma anche la strategia del padre.

4.1.2.1 Una prospettiva di teoria dei giochi

Conoscendo in anticipo tutte le possibili strategie¹ e assumendo una distribuzione dei parametri uniforme possiamo farci una idea in anticipo su quale sarà la strategia dominante. Consideriamo ad esempio una popolazione i cui parametri sono distribuiti uniformemente nell'intervallo $D = [-10, 10]$, con una dinamica come quella descritta in precedenza e caratterizzata dalla eq. (3.12).

Se ora integriamo la funzione utilità e dividiamo per l'area di questa regione, ovvero risolviamo l'integrale $M = \frac{\int_D F_x(x,y) dx dy}{\int_D dx dy}$ otteniamo il payoff medio di ogni strategia al variare della strategia dell'avversario. Computando tale integrale sostituendo F_x con l'eq. (3.12) otteniamo che la strategia di defezione contro un competitore da mediamente un payoff pari a 0.5; una strategia di cooperazione contro una di defezione da invece un risultato medio di 0.46 e viceversa è pari a 0.54 per un competitore che si scontra contro un cooperatore. Per come è definita l'eq. (3.12) il payoff ottenuto da un cooperatore contro un altro cooperatore sarà sempre² 0.5 in quanto la "distanza" di un cooperatore (3.7) è simmetrica.

La matrice dei payoff risulta quindi:

	cooperazione	defezione
cooperazione	0.5 \ 0.5	0.46 \ 0.54
defezione	0.54 \ 0.46	0.5 \ 0.5

Tabella 4.1: Guadagni relativi medi (in termini di fitness) delle strategie cooperazione e defezione calcolati assumendo una distribuzione uniforme dei parametri $x, y \in D = [-10, 10]$

¹Nel nostro modello semplificato: cooperazione e competizione

²Tale risultato non viene da media su tutti i possibili scontri, ma ogni singolo incontro tra cooperatore e cooperatore produrrà un payoff di 0.5 per entrambi

Come si può facilmente evincere dalla tabella, la strategia di cooperazione è debolmente dominata da quella di defezione. Infatti, poiché in media un cooperatore ottiene un payoff peggiore di un competitore, non c'è alcun incentivo per un individuo nel giocare questa strategia. Ci aspettiamo quindi che con questo payoff la popolazione di cooperatori venga rapidamente eliminata nel tempo.

Ma cosa succede se costruiamo un payoff più bilanciato, simile a quello del famoso dilemma del prigioniero, largamente studiato in teoria dei giochi? Per poter riadattare il guadagno come in tabella 2.2 possiamo rendere più aggressivi i competitori e ridurre arbitrariamente di metà il payoff che un individuo può ottenere quando si scontra contro un competitore. Formalmente:

$$F_x = \left(1 - \frac{D(y|x)}{D(y|x) + D(x|y)}\right) \cdot \frac{1}{\lambda_y} \quad (4.8)$$

con $\lambda = 1$ se l'individuo caratterizzato dal parametro y è un cooperatore e $\lambda = 2$ se è un competitore. In questo modo la tabella 4.1 diventa

\	cooperazione	defezione
cooperazione	0.5 \ 0.5	0.23 \ 0.54
defezione	0.54 \ 0.23	0.25 \ 0.25

Tabella 4.2: Guadagni relativi medi (in termini di fitness) delle strategie cooperazione e defezione, con un malus nel guadagno se si gioca contro un defettore

equivalente in forma alla Eq. 2.2. Questa modifica del payoff può sembrare una forzatura fatta "ad hoc" per adattare il modello ad un problema di teoria dei giochi ed in parte è vero. Tuttavia, è ragionevole pensare che, in una popolazione che trae vantaggio nel produrre una risposta collettiva a sollecitazioni esterne, due individui che collaborano al processo di comunicazione ottengano un vantaggio evolutivo maggiore rispetto ad altri due individui che pensano solo a se stessi. Per tenere conto di questo fatto abbiamo aggiunto il parametro $\frac{1}{\lambda}$ che rappresenta il costo della strategia nel caso dei competitori. Tale parametro è stato scelto arbitrariamente pari a 2, ma può essere calibrato per adattarsi meglio al tipo di sistema che si sta studiando.

Come abbiamo visto nel capitolo 2 anche con una matrice dei payoff del tipo 2.2 la strategia di cooperazione non è abbastanza attraente da diventare una strategia evolutivamente stabile nella popolazione. Infatti, fin tanto che la dinamica seleziona ad ogni scontro (round) un giocatore vincente ed elimina il perdente, la

strategia ottimale è giocare la strategia che corrisponde ad un equilibrio di Nash, in questo caso la strategia di defezione. Abbiamo quindi voluto esplorare una dinamica in cui gli individui possono ripetere lo stesso gioco più volte accumulando un punteggio/fitness ad ogni diversi round. La ripetibilità del gioco è una condizione necessaria affinché si sviluppi la cooperazione ma, come vedremo nella prossima sezione, non sarà sufficiente.

4.2 Risultati Computazionali

4.2.1 Risultati del modello originale

Come prima cosa abbiamo voluto riprodurre i risultati ottenuti da [10] nel nostro modello. Abbiamo considerato una popolazione di $N = 100$ individui (tutti competitori) caratterizzati da una distribuzione interna $P(s|x) = \tanh(x)$ controllata dal parametro x all'inizio posto arbitrariamente lontano dal punto critico. Ad ogni step temporale sono stati selezionati due individui a caso e fatti scontrare. Viene quindi rimosso uno dei due individui con una probabilità proporzionale alla perdita di informazione che ha l'uno nell'approssimare la distribuzione dell'altro.

$$P_{death} = \frac{D_{KL}(y|x)}{D_{KL}(y|x) + D_{KL}(x|y)} \quad (4.9)$$

L'individuo rimosso viene quindi rimpiazzato con un altro individuo con i parametri del vincitore. Affinché si generi della varietà i parametri dell'individuo "di nuova generazione" sono stati mutati aggiungendo del rumore gaussiano a media nulla e deviazione standard $\sigma = 0.05$. In questo setting, la popolazione converge rapidamente (si veda la figura 4.2) ad un parametro di equilibrio $x_c = 0$ che corrisponde ad un picco dell'analogo della suscettività generalizzata per questo sistema (ovvero, ad un punto critico).

4.2.2 Cooperazione e Criticità - Frazione fissa di cooperatori

Generalizzando la definizione di fitness (3.12) del modello originale, abbiamo iniettato in una popolazione di competitori una frazione di individui il cui payoff cresce al diminuire della perdita di informazione complessiva tra i due giocatori. In particolare si è voluto osservare se la popolazione converge ancora ad un parametro critico e, in caso affermativo, come cambiano i suoi stati stazionari al variare della composizione della stessa. Dal momento per siamo interessati a capire l'effetto dei

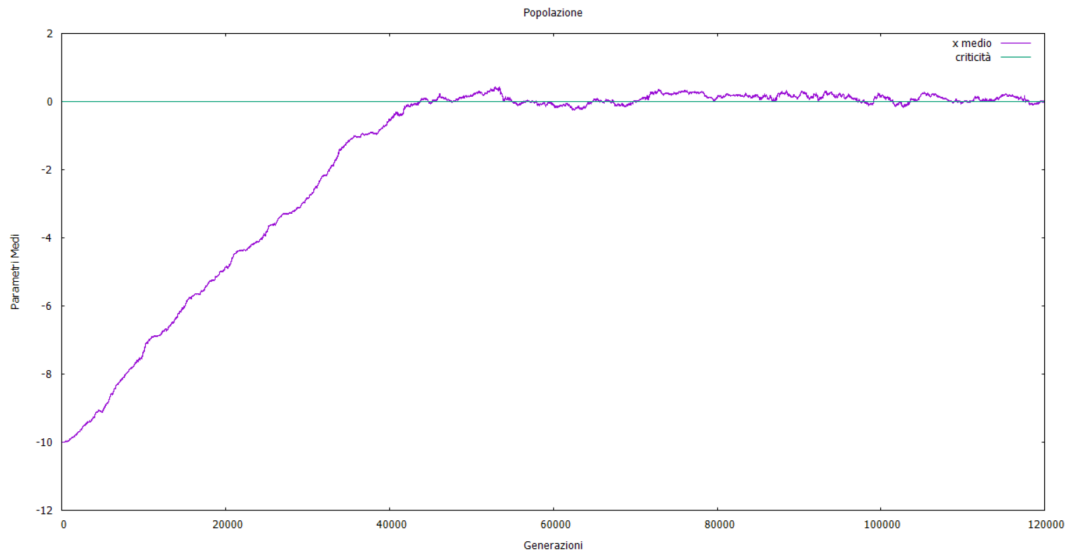


Figura 4.2: Una popolazione di $N = 100$ individui che tentano di “comprendersi” l’un l’altro evolve nel tempo (di generazione in generazione) modificando i propri parametri interni (inizialmente posti a $x_i = -10$) verso un valore critico stabile $x_c = 0$.

cooperatori sulla criticità del sistema e non, per il momento, sulla possibilità o meno di avere della cooperazione nel sistema, abbiamo deciso di tenere fissa la frazione di cooperatori. Per questa ragione abbiamo quindi implementato una dinamica in modo tale che quando un giocatore viene rimosso dalla popolazione, viene rimpiazzato da un altro individuo che acquisisce il parametro del vincente ma mantiene la strategia del perdente.

Dalla simulazione computazionale (figura 4.3) risulta evidente che, mentre la competizione attrae la popolazione verso un punto critico, la strategia di cooperazione rallenta questa tendenza. In particolare, nel caso limite in cui la popolazione sia costituita dai soli cooperatori, la sua evoluzione nel tempo risulta puramente casuale (*random walk*); infatti, qualora un cooperatore si dovesse scontrare con un altro cooperatore le rispettive probabilità di sopravvivenza sarebbero del tutto indipendenti dai loro parametri e, nello specifico, sarebbero sempre identicamente pari a 0.5^3 . Di conseguenza, essendo “ugualmente adatti” nel processo di comprensione reciproca/collettiva, viene selezionato uno dei due individui a caso e la dinamica non porta ad alcun punto critico.

³ Esplicitamente: $F_x = 1 - \frac{D(y|x)}{D(x|y)+D(y|x)} = 1 - \frac{D_{KL}(y|x)+D_{KL}(x|y)}{2(D_{KL}(y|x)+D_{KL}(x|y))} = \frac{1}{2}$

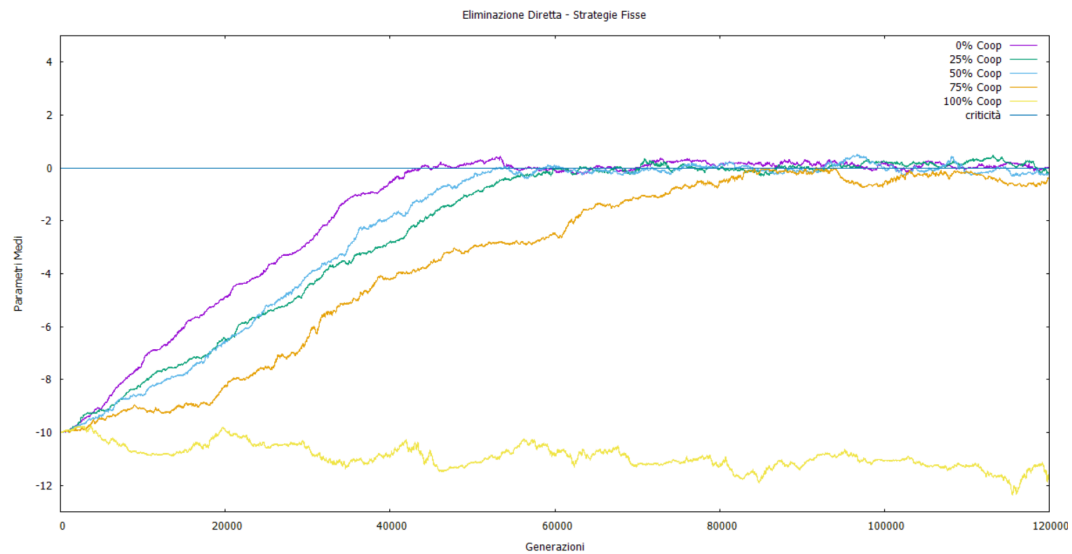


Figura 4.3: In figura vengono mostrate cinque simulazioni di diverse evoluzioni temporali della popolazione ottenute mantenendo ogni volta fissa una frazione differente di agenti cooperatori. All'aumentare della percentuale di cooperatori diminuisce la velocità con cui la popolazione converge a valori critici. Nel caso in cui la popolazione si costituisce da soli individui cooperatori (linea gialla) l'evoluzione dei parametri della popolazione è randomica e conseguentemente non raggiunge alcun punto critico.

Tuttavia, basta una frazione minima di competitori affinché la dinamica di popolazione, con tempo che decresce al crescere dei competitori, di nuovo faccia tendere il sistema verso il suo punto critico (vedi Figura 4.3); infatti, se un cooperatore si trova in uno stato caratterizzato da un parametro x più vicino alla criticità rispetto ad un competitore di parametro x' , cioè con $x_c < x < x'$ sarà mediamente favorito dalla dinamica e questo tipo di scontro attrarrà in ogni caso la popolazione verso un punto critico, anche se più lentamente rispetto ad uno scontro competitore-competitore.

4.2.3 Giochi Ripetuti e Dilemma del prigioniero

Abbiamo quindi rimosso il vincolo “numero di cooperatori costante”, per mostrare a livello computazionale che i competitori in questo setting prendono velocemente il sopravvento e spazzano via i player cooperatori (vedi figura 4.4). In questa nuova simulazione infatti, un individuo che risulta vincitore in uno determinato scontro rimpiazzerà il perdente con una prole che erediterà non solo il parametro del padre (previe mutazioni), ma anche il suo tipo (cooperatore/competitore). Per evitare che

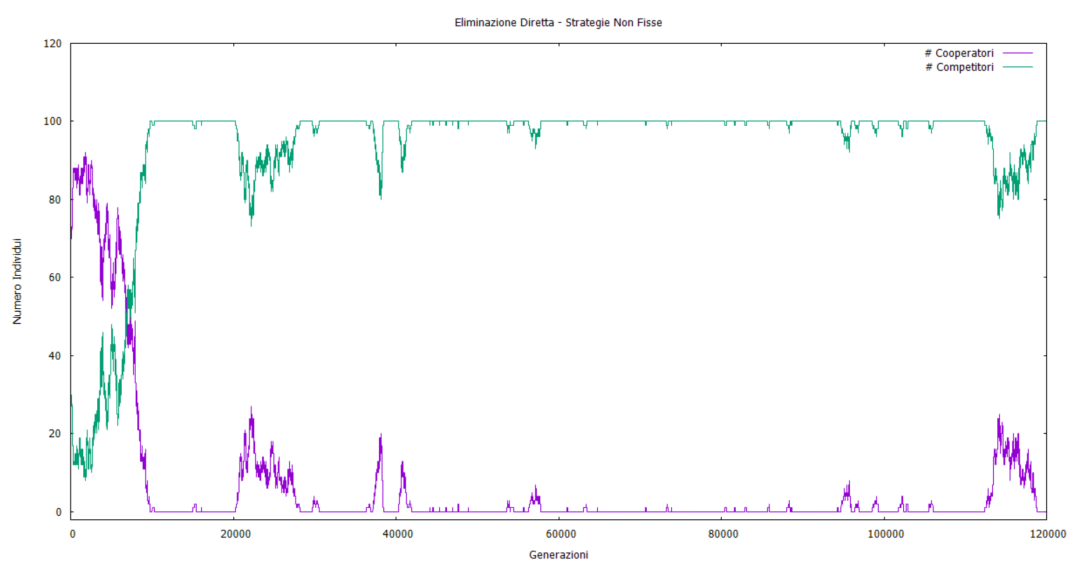


Figura 4.4: Una popolazione di 100 individui con parametro iniziale -10 , di cui 70 cooperatori e 30 competitori evolve nel tempo. I cooperatori vengono rapidamente rimossi dal gruppo e ogni successivo tentativo di “invasione” da parte di una strategia di cooperazione viene fortemente soppresso. In questa simulazione la probabilità di cambiare strategia per un nuovo nato era dello 0.1% .

una strategia venga completamente estinta puramente per effetti casuali⁴ abbiamo aggiunto un meccanismo di mutazione anche nella strategia del figlio; in questo modo c'è una piccola probabilità (scelta pari allo $0,1\%$) che un nuovo nato adotti una strategia diversa dal padre. Senza questa accortezza può infatti succedere che qualche giocatore chiave di una delle due fazioni venga eliminato (nonostante le alte probabilità di successo) da degli agenti meno preformanti, riducendo le possibilità di diffondere la propria strategia nella popolazione.

Appurato che con questa dinamica gli individui cooperatori non hanno modo di inserirsi nella comunità e ricordando quanto scritto nel capitolo 2 costruiamo una dinamica che trasformi gli incontri tra i membri della popolazione in giochi ripetuti. Abbiamo infatti visto che una condizione necessaria ma non sufficiente affinché possa emergere la cooperazione è che il problema possa essere affrontato più volte dallo stesso individuo. Eliminiamo quindi il precedente meccanismo di selezione e facciamo scontrare a due a due tutti gli individui, in modo tale che ogni agente ab-

⁴Ricordiamo infatti che dopo ogni incontro ad ogni individuo è associata una **probabilità** di sopravvivenza. Non è quindi detto che un agente più adatto di un altro sia poi quello che effettivamente sopravvive e genera una discendenza.

bia giocato contro uno o più individui molteplici volte. Ad ogni scontro associamo ai giocatori un punteggio pari al proprio payoff/fitness che si accumula con l'eventuale punteggio che i due hanno ottenuto in scontri precedenti. Dopo un numero fissato⁵ di incontri, normalizziamo il punteggio totale accumulato dagli individui a 1 e interpretiamo questo punteggio come la probabilità di generare prole. Quindi, creiamo una nuova generazione di agenti e associamo ad ogni nuovo nato il parametro (e la strategia)⁶ di uno degli individui della vecchia generazione, con probabilità uguale al suo punteggio; in altre parole ogni individuo di nuova generazione avrà come padre un individuo della generazione precedente con probabilità pari al punteggio normalizzato del padre.

Ciò significa che diversamente dalla dinamica precedente, ad ogni frame temporale verranno generati molti più individui “nuovi” e poiché per ognuno di essi si attuerà una mutazione nel parametro (e con piccola probabilità anche nella strategia) ci aspettiamo che la popolazione evolva (modifichi i propri parametri interni) molto più rapidamente rispetto a quanto avveniva nella dinamica precedente. Infatti, una coppia parametro-strategia con un punteggio alto, avrà una più alta probabilità di essere associata a più di un individuo nella nuova generazione e farà sì che la popolazione raggiunga uno stato critico più rapidamente.

Anche in questo caso gli incontri tra gli individui avvengono, a livello computazionale, tramite una scelta casuale tra due diversi membri del gruppo; dopo aver calcolato il punteggio di entrambi venivano ripescati altri due individui. In questo modo però alcuni agenti potevano essere selezionati per un incontro più volte di altri e ottenere quindi un punteggio più alto di altri soggetti potenzialmente più performanti ma selezionati meno volte. Per ovviare a questo problema abbiamo percorso due strade differenti: la prima è stata quella di modificare il programma in modo che selezionasse ogni volta un individuo diverso, con un conseguente aumento dei tempi di attesa e della complessità del programma, l'altra è consistita semplicemente nell'aumentare il numero di incontri totale, in modo che il numero medio di giochi ripetuti effettuati dagli individui fosse sufficientemente alto da smorzare le fluttuazioni. Abbiamo infatti visto che le simulazioni in cui ogni individuo effettua in media 20 scontri (ad esempio scegliendo 1000 volte 2 soggetti tra una popolazione di $N = 100$ agenti) sono praticamente indistinguibili da quelle in cui si è deciso di fissare in numero esatto di scontri a 20.

⁵Nelle nostre simulazioni, 20

⁶A meno di mutazioni che ancora una volta dobbiamo inserire per generare varietà nella popolazione

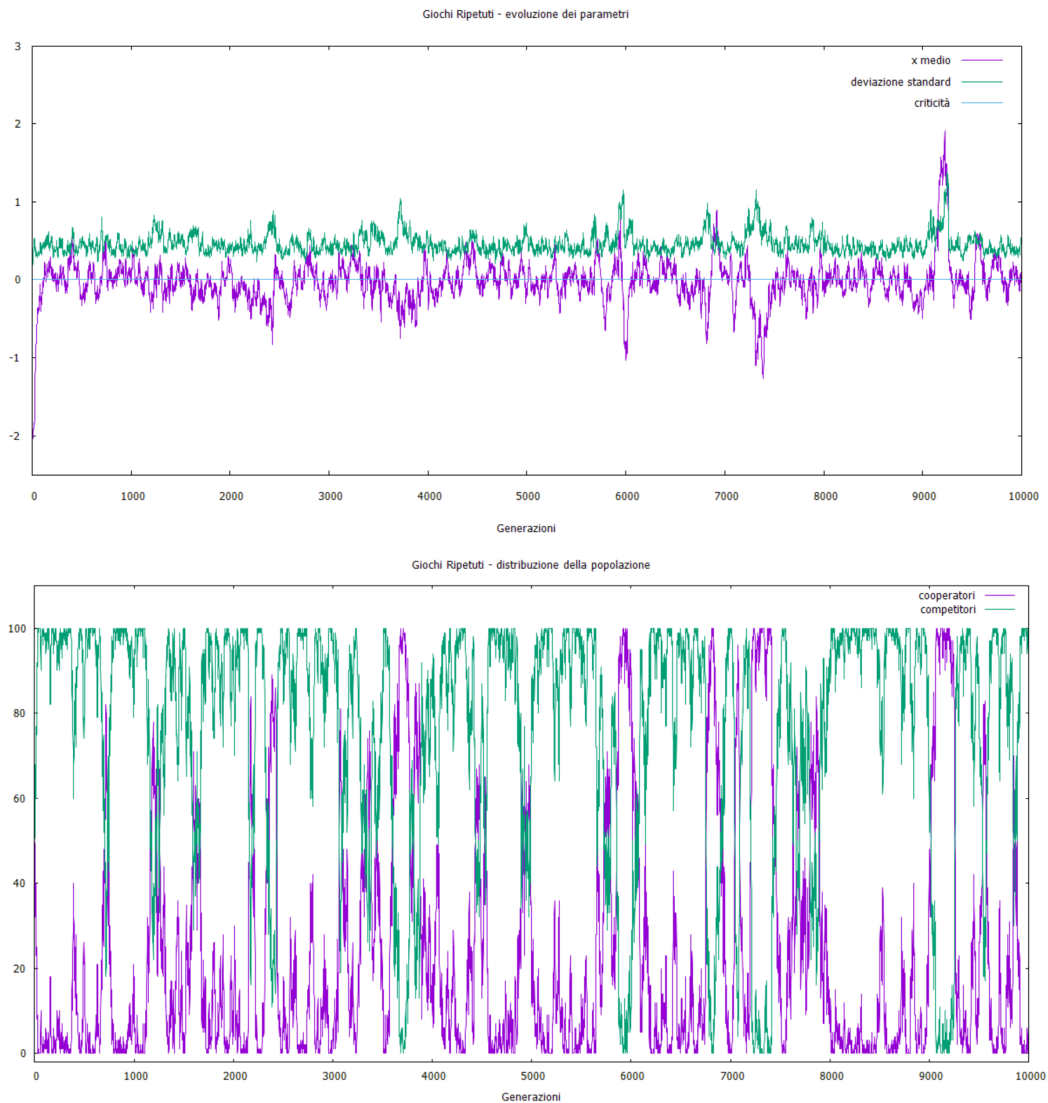


Figura 4.5: In alto, l'evoluzione dei parametri medi della popolazione in funzione del tempo (numero di generazioni). In basso la frazione di competitori (in verde) e dei cooperatori (in viola) si alternano in fasi metastabili di dominanza cooperatrice e fasi a dominanza di competitori. Si noti che in corrispondenza delle dominanze di cooperazione la popolazione evolve allontanandosi randomicamente dal punto critico.

Dalle simulazioni emerge un risultato decisamente interessante che mostra come la popolazione alterni stati in cui la cooperazione risulta essere una strategia dominante a stati in cui la totalità degli individui è costituita da competitori. Una possibile spiegazione di questo risultato è che il punteggio medio atteso nel giocare una strategia non cooperativa contro un competitore sia uguale a quello ottenibile cooperando con un cooperatore (vedi tabella 4.1) e dal fatto che il guadagno T ottenuto “tradendo” un cooperatore non sia così elevato da disincentivare la cooperazione. Infatti, se calcoliamo il guadagno medio assumendo una distribuzione uniforme dei parametri in un intorno più stretto del punto critico, possiamo notare che la differenza tra il Reward di mutua cooperazione e la Tentazione di defezionare si assottiglia molto e conseguentemente le fluttuazioni stocastiche pesano molto di più. Se ad esempio calcoliamo il payoff medio di cooperazione contro defezione in un range di parametri $x, y \in D = [-2, 2]$ otteniamo un valore $F = 0.494$, valore molto più vicino al reward di mutua cooperazione rispetto a quello ottenuto mediando su una distribuzione uniforme tra -10 e 10 (in tabella 4.1).

Tuttavia abbiamo osservato questo tipo di bistabilità (alternanza tra popolazione di cooperatori e di competitori) anche nel caso venga adottato un payoff del tipo 4.8 che punisce duramente gli incontri con altri competitori (vedi figura 4.5). È importante notare che questo tipo di evoluzione a fasi alternate bistabili è stato ottenuto in maniera indipendente anche in diversi altri studi in ecologia e dinamica delle popolazioni come ad esempio in Dercole et al. [8].

Abbiamo quindi deciso di studiare la matrice dei payoff “vera”, ovvero la matrice 4.2 senza l’assunto che la distribuzione dei parametri nella popolazione sia uniforme, ma calcolando numericamente i guadagni medi di ogni strategia sulla effettiva distribuzione dei parametri nella popolazione. In particolare abbiamo voluto verificare se l’esistenza della osservata bistabilità dipenda dalla taglia della popolazione e quindi sia dovuta a fluttuazioni di natura stocastica dei parametri, oppure se derivi da un tradeoff (scambio) nei guadagni tra cooperazione-defezione e cooperazione-cooperazione nella matrice che tiene conto dei parametri “reali” della popolazione. Come vedremo, la bistabilità nelle strategie è dovuta ad una combinazione di entrambi gli effetti.

Infine, abbiamo studiato i tempi di persistenza delle fasi di cooperazione e defezione. In altri termini abbiamo studiato la media dei tempi nei quali il sistema è dominato da cooperatori, è quella in cui i competitori sono la maggioranza.

4.2.3.1 Persistenza della cooperazione

Per calcolare i tempi di persistenza di una fase cooperativa⁷ abbiamo innanzitutto rappresentato graficamente l'evoluzione temporale della frazione (normalizzata a 1) di cooperatori nella popolazione che indichiamo con $c(t)$. Dal momento che questo tipo di evoluzione è caratterizzata da fluttuazioni che la “frastagliano” abbiamo compiuto una operazione di *sampling* del campione di dati, selezionando un punto ogni dieci. In questo modo abbiamo “lisciato” la funzione eliminando il rumore dovuto alle fluttuazioni di parametri e tipo degli individui. Successivamente abbiamo identificato gli step temporali in cui la funzione $c(t) - \frac{1}{2}$ cambia di segno (indicando un cambio della maggioranza nella popolazione) e calcolato gli intervalli di tempo nel quale $c(t)$ è positiva (vedi figura 4.6).

Abbiamo quindi effettuato diverse simulazioni dell'evoluzione di oltre 100000 generazioni di individui al variare della taglia della popolazione. Si è poi calcolata media e mediana del numero di generazioni nella quale una popolazione restava a maggioranza cooperativa, prima di tornare a maggioranza competitiva. Abbiamo scelto di calcolare anche la mediana perché quest'ultima è più robusta a fluttuazioni; in alcune simulazioni infatti la popolazione di cooperatori cresceva rapidamente superando il 50% degli individui totali per poi decrescere sotto questa soglia immediatamente dopo, pesando molto nella media ma risultando di fatto una fluttuazione più che una vera e propria “fase cooperativa”.

Come possiamo vedere dalla figura 4.7 il fenomeno della bistabilità e alternanza competitori/cooperatori è un effetto che dipende dalla taglia e quindi dalle fluttuazioni nei parametri della popolazione. In particolare la vita media in termini di generazioni di una fase cooperativa decresce secondo la legge a potenza:

$$\tau_c = \alpha N^{-\beta} \quad (4.10)$$

4.2.3.2 Matrice dei payoff “vera” vs estrapolata

Per concludere ci siamo chiesti quale fosse la “vera” matrice dei guadagni medi di ogni strategia e come questa evolva nel tempo. Abbiamo quindi calcolato la matrice a intervalli regolari sulla effettiva distribuzione dei parametri degli individui e senza assumere a priori che questi ultimi fossero distribuiti uniformemente in un intorno dell'equilibrio critico. Il payoff di un individuo è una funzione del suo parametro (x), della sua strategia (s_x) e del parametro e strategia dell'avversario (y)

⁷Qui definita come fase in cui la maggioranza degli individui è di tipo cooperativo

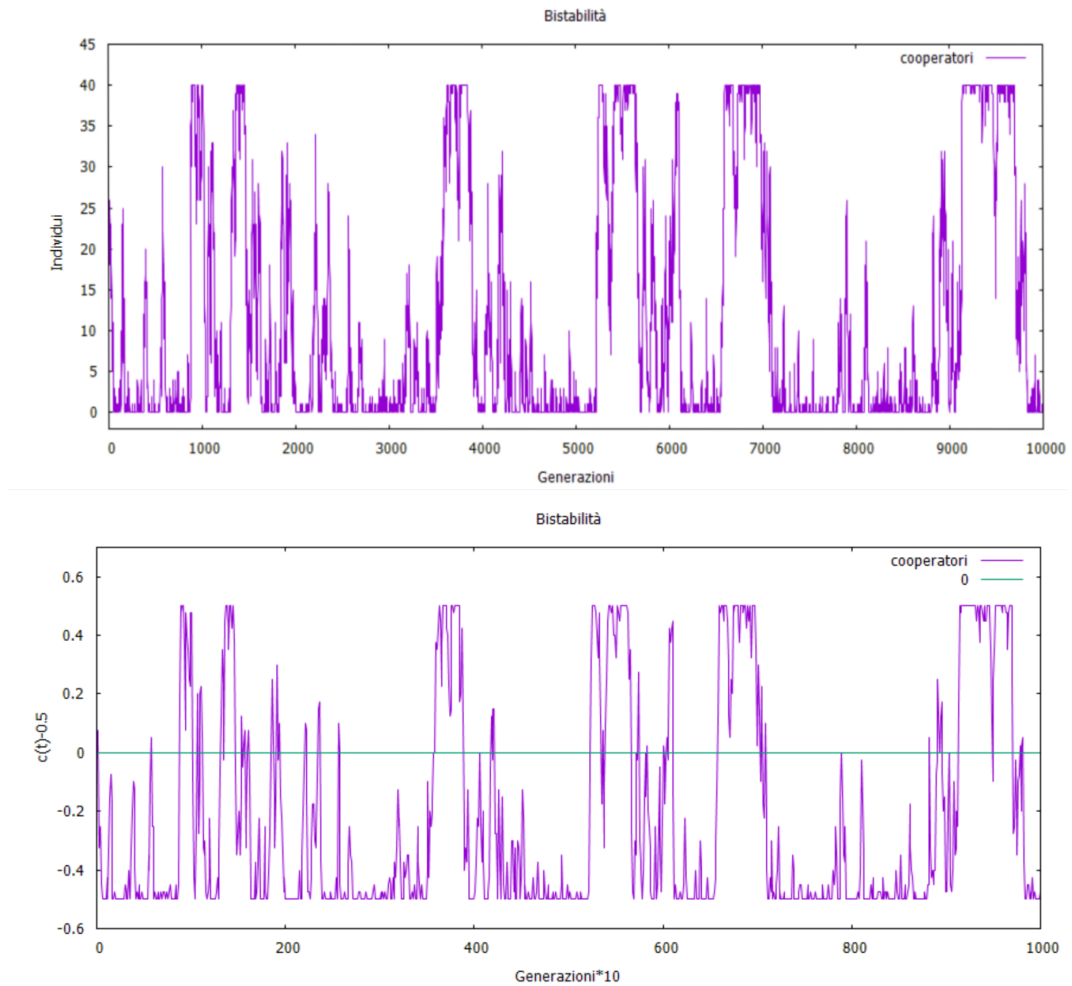


Figura 4.6: Operazione di sampling/smoothing e normalizzazione della distribuzione di cooperatori nella popolazione. In alto l'evoluzione dei cooperatori in una popolazione di 40 individui. In basso l'evoluzione della corrispondente frazione normalizzata e sottratta di 0.5, per evidenziare i cambi fase competitiva/cooperativa.

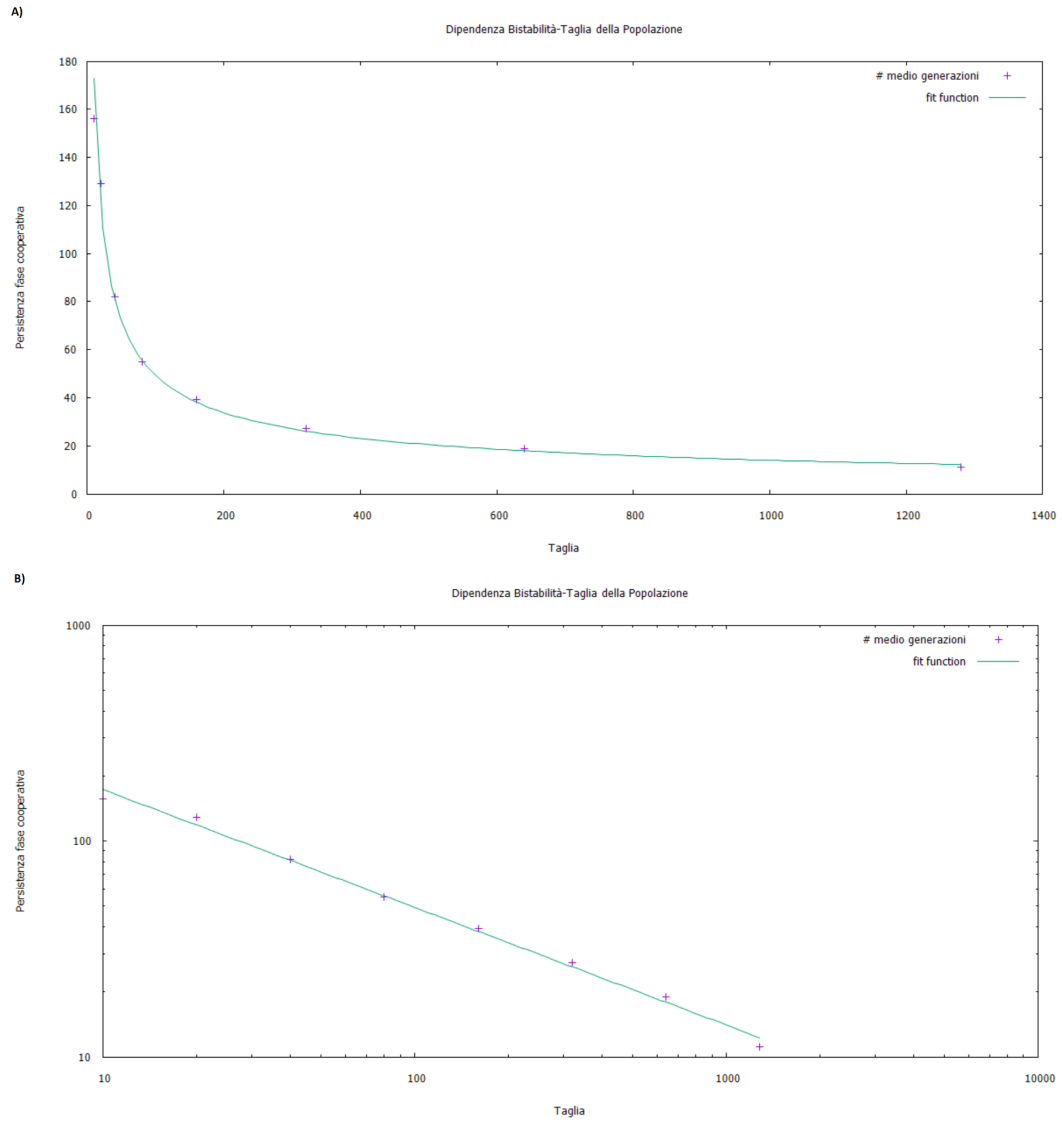


Figura 4.7: A) Persistenza della frazione di cooperatori in funzione della taglia della popolazione. Il numero di generazioni in cui la strategia di cooperazione è prevalente obbedisce alla legge di potenza: $\tau_c = \alpha N^{-\beta}$ con $\alpha = e^{6.408} \simeq 606$ e $\beta = 0.545$. In B) è rappresentato lo stesso grafico in scala logaritmica, per entrambi gli assi.

e s_y rispettivamente). Formalmente quindi $F_x = P(x, y, s_x, s_y)$ e il punteggio medio atteso nel giocare contro una strategia diversa dalla propria si può calcolare con la seguente:

$$P_{ss'} = \frac{1}{N_s N_{s'}} \sum_{i=0}^N \delta_{s_i s'} \sum_{j \neq i}^N \delta_{s_x s} P(x, y, s_x, s_y) \quad (4.11)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \delta = 0 \quad \text{se } s_x \neq s \quad \delta_{s_x s'} = 1 \quad \text{se } s_x = s \quad \text{analogamente per } \delta_{s_y s'} \\ \delta = 0 \quad \text{se } s_x \neq s \quad \delta_{s_x s'} = 1 \quad \text{se } s_x = s \quad \text{analogamente per } \delta_{s_y s'} \end{array} \right\}$$

dove $P_{ss'}$ è il payoff ottenuto giocando la strategia s' contro la strategia s , con $s \neq s'$, N_s è il numero di individui che giocano la strategia s (analogamente per s'). Allo stesso modo, se si vuole calcolare il payoff di una strategia giocata contro se stessa (ovvero coop vs coop e comp vs comp) è sufficiente modificare in fattore $\frac{1}{N_s N_{s'}}$ nella eq. (4.11) con $\frac{1}{N_s(N_s-1)}$.

Quello che si può notare rappresentando graficamente l'evoluzione dei guadagni delle varie strategie nel tempo (figura 4.8), è che effettivamente avviene un tradeoff tra i guadagni nelle strategie di cooperazione e di competizione. Possiamo osservare che il payoff di una strategia di defezione contro una di cooperazione può scendere sotto la soglia di 0.5, inferiore cioè al guadagno che si ottiene dalla interazione tra due cooperatori. Inoltre, in corrispondenza di questi scambi sono spesso frequenti dei crolli nella frazione di competitori nella popolazione, portando ad uno stato metastabile di soli cooperatori.

4.2.3.3 Discussione

Dalla analisi sulla persistenza della cooperazione (sottosezione 4.2.3.1) possiamo concludere che gli effetti di bistabilità e in generale la dominanza della strategia di cooperazione avvengono per effetto di fluttuazioni nei parametri degli individui. Può infatti accadere che casualmente un gruppo di individui cooperativi risulti, per effetto delle mutazioni, calibrato molto più vicino al parametro critico rispetto alla media dei giocatori competitivi, risultando quindi più performante. Ciò porterà ad una maggiore diffusione di individui cooperatori performanti e ad una maggiore diffusione della strategia di cooperazione. Conseguentemente aumenterà la probabilità che avvengano incontri cooperatore-cooperatore. Poiché l'evoluzione di una popolazione è puramente randomica (vedi sottosezione 4.2.2) col tempo la popolazione evolverà allontanandosi dal parametro critico, dando quindi la possibilità ad individui competitori di invadere e sostituire la dominanza cooperatrice. Inol-

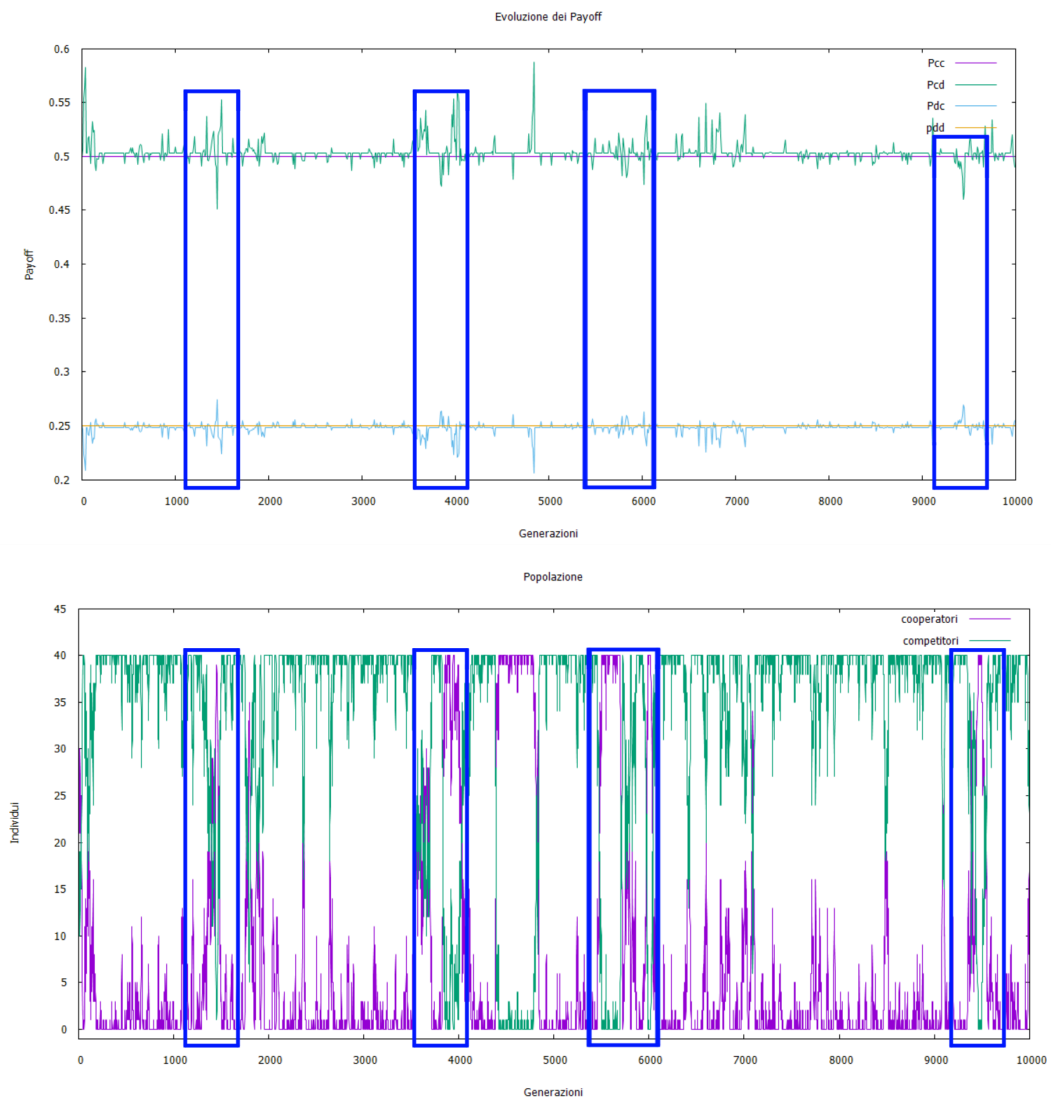


Figura 4.8: In alto, l'evoluzione temporale della effettiva matrice dei payoff di una popolazione di 40 individui. Le linee rappresentano il guadagno medio di ogni ogni strategia in tutti i casi possibili. In viola è rappresentato il payoff medio di una strategia di cooperazione quando si scontra con un cooperatore, in verde il payoff di un competitore contro un cooperatore, giallo per competitore vs competitore ed infine azzurro per cooperatore contro competitore. Si può notare come in corrispondenza di tradeoff importanti (evidenziati nei riquadri blu) tra i guadagni delle strategie coop-coop e comp-coop (e analogamente per comp-comp con coop-comp) si verificano delle inversioni nella popolarità di una strategia.

tre, poiché il guadagno di un individuo è correlato alla probabilità di riprodursi e non all'effettivo aumento incrementale nella popolazione del suo parametro e tipo, alcuni agenti particolarmente performanti e con un punteggio alto potrebbero riprodursi meno (o non riprodursi affatto) di altri con punteggio più basso, nonostante abbiano una maggiore probabilità di generare una prole. Se quindi gli sfortunati individui performanti fossero tutti giocatori "chiave" del tipo competitori, la cooperazione potrebbe tornare a dominare e ripetere il ciclo che abbiamo descritto sopra. Queste fluttuazioni sono tanto meno influenti quanto più grande è la taglia, poiché ogni singolo individuo pesa di meno sulla totalità della popolazione e diminuisce sia la probabilità che un grosso gruppo di cooperatori si sintonizzi più vicino al punto critico rispetto ad altri competitori, sia quella che diversi giocatori chiave vengano eliminati.

Riteniamo inoltre che i due meccanismi studiati precedentemente⁸ potrebbero essere correlati tra loro. Infatti il tradeoff nei guadagni delle diverse strategie potrebbe esso stesso dipendere da fluttuazioni stocastiche. Tuttavia, non ci è stato possibile studiare in dettaglio questa possibile correlazione, in quanto calcolare l'evoluzione temporale della matrice dei payoff in funzione della taglia della popolazione risultava eccessivamente dispendioso dal punto di vista computazionale. Certamente, al crescere del numero di individui in una popolazione, ovvero per $N \rightarrow \infty$, osserviamo che la strategia di competizione risulta sempre dominante rispetto a quella di cooperazione. Come discuteremo poi nelle conclusioni, riteniamo che con l'introduzione di ulteriori meccanismi come quelli descritti nella sottosezione 2.2.2, l'emergenza della cooperazione possa presentarsi anche in forme più stabili ed essere oggetto di ulteriori studi futuri.

⁸Ovvero la persistenza delle fasi di cooperazione come effetto dovuto alla taglia della popolazione e i tradeoff nella matrice dei guadagni nel tempo

Capitolo 5

Conclusioni

Con questo lavoro di tesi abbiamo innanzitutto presentato alcuni dei più recenti sviluppi nell'ambito dello studio dei fenomeni critici in biologia; abbiamo quindi identificato le caratteristiche principali di diversi sistemi biologici in regime di criticità e determinato per quali regimi questi sistemi esibiscono comportamenti qualitativamente differenti. In particolare, si è osservato che correlazioni a lungo raggio e alta suscettibilità a perturbazioni esterne accomunano spesso questi sistemi. Operare in questo regime potrebbe infatti portare diversi vantaggi, come ad esempio il risultare più reattivo a stimoli esterni e velocizzare i meccanismi di difesa contro degli eventuali predatori.

A fronte del fatto del fatto che spesso in letteratura viene solamente mostrato lo stato critico dei sistemi biologici, senza però costruire un framework che spieghi formalmente come avviene la tendenza alla criticità, abbiamo proposto un framework teorico basato su teoria dell'informazione e teoria dei giochi per studiare questi sistemi. Ripercorrendo lo studio di Hidalgo et al. [10], abbiamo quindi elaborato un modello evolutivo nel quale una rete di individui in interazione tra loro e con l'ambiente evolve dinamicamente modificando i parametri che controllano la rappresentazione che ogni individuo ha del mondo esterno vicino ad un punto critico.

Infine abbiamo rielaborato il modello sollevando alcune importanti domande di teoria dei giochi, analizzando in particolare che ruolo svolge la cooperazione nel raggiungimento della criticità da parte della comunità di individui precedentemente modellizzata. Abbiamo quindi rappresentato la competizione come la tendenza di un individuo a massimizzare esclusivamente la propria fitness ignorando quella del gruppo e la cooperazione come la tendenza a pesare ugualmente la propria fitness

e quella degli altri. Ne è risultato che mentre la competizione traina la popolazione rapidamente ad un punto critico, la cooperazione la allontana generando però molta più variabilità nei parametri della popolazione.

Con questo approccio si apre inoltre la strada a diversi sviluppi futuri. In particolare si potrebbe modellizzare una nuova strategia di “aggressione” con la quale un individuo cerca attivamente di minimizzare la fitness degli altri e al tempo stesso di massimizzare la propria. Così facendo la matrice dei payoff aumenterebbe di dimensione (diventando una 3x3) e si potrebbero anche ottenere molteplici Nash equilibria. Un’altra generalizzazione che si potrebbe fare è studiare un set continuo di scelte con un payoff definito dalla:

$$P_\nu(x_j, x_i) = P(D(x_j, x_i)) + (2\nu - 1)P(D(x_i, x_j)) \quad (5.1)$$

con $D(x_j, x_i)$ una funzione decrescente della distanza Kullback-Leibler e $\nu \in [0, 1]$ un parametro aggiuntivo che controlla il grado di cooperazione dell’ i -esimo giocatore nell’incontro con un j -esimo individuo. Per $\nu = 1$ il giocatore si comporterebbe come il giocatore cooperativo che abbiamo definito in questo progetto; per $\nu = 0.5$ otteniamo il giocatore competitivo della nostra analisi, che potremmo definire “neutrale” in quanto non è interessato alla fitness avversaria; infine per $\nu < 0.5$ si otterrebbe un individuo “sabotatore” che guadagna in termini di payoff dalla perdita di informazione degli avversari.

Da uno studio di questo tipo ci aspettiamo ancora una volta di vedere la cooperazione dominata dalle altre due strategie e di vedere i sabotatori/competitori svolgere un ruolo importante nella selezione di individui lontani dalla criticità. Sarebbe quindi interessante complessificare ulteriormente il modello cercando di soddisfare le regole viste nella sottosezione 2.2.2 alla base di alcuni meccanismi che promuovono la cooperazione. Ad esempio potremmo sviluppare una sorta di kin selection, assegnando giocatori modificando il loro comportamento in base al grado di parentela con il loro avversari; aumentando la probabilità di cooperare contro fratelli/cugini e diminuendola o lasciandola invariata quando si scontrano con più lontani parenti. Oppure ancora uno sviluppo futuro potrebbe consistere nel dotare di memoria gli individui cosicché si possano costruire ed immettere nella popolazione molte altre strategie, come la vincente Tit for Tat, o la strategia Grim Trigger, che sappiamo favorire la cooperazione tra gli individui.

Elenco delle figure

1.1	Capacità termica in network di neuroni.	10
1.2	Proiezioni di posizioni e velocità di uno stormo di Sturnidae	11
2.1	Cinque meccanismi perché emerga la cooperazione	22
3.1	Comunità come ambiente	25
3.2	P_{up} e χ	30
4.1	Fitness e Fisher Information	34
4.2	Criticità competitori	38
4.3	Effetto della cooperazione	39
4.4	Dominanza di competitori	40
4.5	Bistabilità cooperatori/competitori	42
4.6	Sampling&smoothing	45
4.7	Effetto di taglia	46
4.8	Evoluzione della matrice dei payoff	48

Elenco delle tabelle

2.1	Payoff matrix gioco simmetrico 2x2 generico	15
2.2	Dilemma del prigioniero	15
2.3	Dilemma del prigioniero costo/beneficio	20
4.1	Guadagni relativi medi delle strategie	35
4.2	Guadagni relativi con malus contro competitori	36

Bibliografia

- [1] R. Axelrod and W. D. Hamilton. The Evolution of Cooperation. *Science*, 211: 1390–1396, March 1981. doi: 10.1126/science.7466396.
- [2] J. J. Binney, N. J. Dowrick, A. J. Fisher, and M. Newman. *The Theory of Critical Phenomena: An Introduction to the Renormalization Group*. Oxford University Press, Inc., New York, NY, USA, 1992. ISBN 0198513933, 9780198513933.
- [3] A. Cavagna, A. Cimarelli, I. Giardina, G. Parisi, R. Santagati, F. Stefani, and M. Viale. Scale-free correlations in starling flocks. *Proceedings of the National Academy of Science*, 107:11865–11870, June 2010. doi: 10.1073/pnas.1005766107.
- [4] H. Chaté and M. Muñoz. Insect Swarms Go Critical. *Physics Online Journal*, 7: 120, December 2014. doi: 10.1103/Physics.7.120.
- [5] T.M. Cover, J.A. Thomas, and J. Wiley. *Elements of Information Theory*, volume 1. Wiley Online Library, 1991.
- [6] J. Cremer, T. Reichenbach, and E. Frey. The edge of neutral evolution in social dilemmas. *New Journal of Physics*, 11(9):093029, September 2009. doi: 10.1088/1367-2630/11/9/093029.
- [7] R. Dawkins. *The Selfish Gene*. Oxford paperbacks. Oxford University Press, 1989. ISBN 9780192860927.
- [8] Fabio Dercole, R gis Ferri re, and Sergio Rinaldi. Ecological bistability and evolutionary reversals under asymmetrical competition. *Evolution*, 56(6): 1081–1090, 2002. ISSN 00143820, 15585646.
- [9] David E. Goldberg. *Genetic Algorithms in Search, Optimization, and Machine Learning*. Addison-Wesley, New York, 1989.

- [10] J. Hidalgo, J. Grilli, S. Suweis, M. A. Muñoz, J. R. Banavar, and A. Maritan. Information-based fitness and the emergence of criticality in living systems. *Proceedings of the National Academy of Science*, 111:10095–10100, July 2014. doi: 10.1073/pnas.1319166111.
- [11] J. Hidalgo, J. Grilli, S. Suweis, A. Maritan, and M. A. Muñoz. Cooperation, competition and the emergence of criticality in communities of adaptive systems. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, 3:033203, March 2016. doi: 10.1088/1742-5468/2016/03/033203.
- [12] A. Manning, M.S. Dawkins, and I.C. Blum. *Il comportamento animale*. Testi e manuali della scienza contemporanea. Serie di etologia ed ecologia. Bollati Boringhieri, 2003. ISBN 9788833957203.
- [13] T. Mora and W. Bialek. Are Biological Systems Poised at Criticality? *Journal of Statistical Physics*, 144:268–302, July 2011. doi: 10.1007/s10955-011-0229-4.
- [14] M. A. Nowak. Five Rules for the Evolution of Cooperation. *Science*, 314:1560, December 2006. doi: 10.1126/science.1133755.
- [15] M. A. Nowak and K. Sigmund. Tit for tat in heterogeneous populations. , 355: 250–253, January 1992. doi: 10.1038/355250a0.
- [16] M.A. Nowak and K. Sigmund. Evolution of indirect reciprocity by image scoring/ the dynamics of indirect reciprocity. Working papers, International Institute for Applied Systems Analysis, 1998.
- [17] Matti Nykter, Nathan D. Price, Maximino Aldana, Stephen A. Ramsey, Stuart A. Kauffman, Leroy E. Hood, Olli Yli-Harja, and Ilya Shmulevich. Gene expression dynamics in the macrophage exhibit criticality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(6):1897–1900, 2008. doi: 10.1073/pnas.0711525105.
- [18] I. E. Ohiorhenuan, F. Mechler, K. P. Purpura, A. M. Schmid, Q. Hu, and J. D. Victor. Sparse coding and high-order correlations in fine-scale cortical networks. , 466:617–621, July 2010. doi: 10.1038/nature09178.
- [19] H. Ohtsuki, C. Hauert, E. Lieberman, and M. A. Nowak. A simple rule for the evolution of cooperation on graphs and social networks. , 441:502–505, May 2006. doi: 10.1038/nature04605.

- [20] Berry M.J. Segev R. Bialek W. Schneidman, E. Weak pairwise correlations imply strongly correlated network states in a neural population. *Nature*, 2006. doi: 10.1038/nature04701.
- [21] Michael Socolich, Steve W. Lockless, William P. Russ, Heather Lee, Kevin H. Gardner, and Rama Ranganathan. Evolutionary information for specifying a protein fold. *Nature*, 437(7058):512–518, 9 2005. ISSN 0028-0836. doi: 10.1038/nature03991.
- [22] H.E. Stanley. *Introduction to phase transitions and critical phenomena*. International series of monographs on physics. Oxford University Press, 1971.
- [23] A. J. Stewart and J. B. Plotkin. Collapse of cooperation in evolving games. *Proceedings of the National Academy of Science*, 111:17558–17563, December 2014. doi: 10.1073/pnas.1408618111.
- [24] S. Tadelis. *Game Theory: An Introduction*. Princeton University Press, 2013. ISBN 9780691129082.
- [25] G. Tkacik, E. Schneidman, M. J. I. Berry, and W. Bialek. Ising models for networks of real neurons. *eprint arXiv:q-bio/0611072*, November 2006.
- [26] Jing Wang, Bin Wu, Daniel W. C. Ho, and Long Wang. Evolution of cooperation in multilevel public goods games with community structures. *EPL (Europhysics Letters)*, 93(5):58001, 2011.
- [27] J.W. Weibull. *Evolutionary Game Theory*. Evolutionary Game Theory. MIT Press, 1997. ISBN 9780262731218.
- [28] G.K. Zipf. *Human Behavior and the Principle of Least Effort: An Introduction to Human Ecology*. 2016.