

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Fisica e Astronomia “Galileo Galilei”

Corso di Laurea in Fisica

Tesi di Laurea

Eco-Evolutionary Game con feedback ambientale

Relatore

Prof. Samir Simon Suweis

Laureando

Federico Merlo

Anno Accademico 2023/2024

Abstract

Il futuro del nostro pianeta dipende dall'utilizzo sostenibile delle cosiddette risorse comuni, tra cui ad esempio foreste ed oceani. Negli ultimi anni sono stati proposti framework quantitativi basati sulla Teoria dei Giochi per la descrizione della dinamica delle risorse e lo studio delle condizioni in cui la cooperazione tra agenti e la sostenibilità delle risorse è favorita. In quest'ottica è fondamentale analizzare l'effetto che le strategie adottate all'interno di una popolazione hanno sull'ambiente circostante e il conseguente impatto generato sulla struttura incentivante delle interazioni strategiche stesse. Questo fenomeno è detto Feedback Ambientale e sarà il fulcro del presente studio, in cui verrà preso in considerazione un sistema ecologico specifico, ponendo l'attenzione alle retroazioni che si sviluppano tra le strategie e la dinamica ecologica di alcune specie di piante. Lo studio farà utilizzo sia di approcci analitici che numerici di Teoria dei giochi e sistemi dinamici.

Introduzione

L'analisi delle dinamiche ambientali riveste un'importanza cruciale per la protezione degli ecosistemi terrestri, i quali sono sempre più minacciati da vari fattori antropici e naturali [1, 2]. In tale contesto, le risorse ambientali rappresentano una variabile essenziale che non può essere trascurata. Le strategie adottate da una popolazione influenzano significativamente la dinamica delle risorse, e, reciprocamente, l'abbondanza o la scarsità delle risorse esercitano un impatto profondo sul comportamento delle popolazioni [3, 4].

Questo tipo di feedback ambientale si presenta in tutti i sistemi socio-ecologici, anche i più antropizzati. Lo studio e l'utilizzo delle risorse comuni è quindi una sfida fondamentale per il futuro.

Negli ultimi anni, diversi framework quantitativi basati sulla teoria dei giochi hanno focalizzato l'attenzione sulle dinamiche ambientali caratterizzate da feedback. Tra questi, l'articolo "Evolutionary games with environmental feedbacks" [3] costituisce un punto di riferimento per il presente studio.

Questa tesi si propone di fornire una sintesi della teoria dei giochi applicata alle dinamiche ambientali, con un particolare riferimento al modello matematico recentemente proposto per l'utilizzo delle risorse con feedback ambientale [3]. Il modello integra il feedback ambientale all'interno dell'equazione che governa il comportamento dei giocatori (in questo caso coloro che utilizzano la risorsa) nota come *Replicator Equation* [5]. In primo luogo, verrà esaminata la derivazione e l'applicazione di tale equazione. Successivamente, verrà introdotto il formalismo necessario per descrivere l'evoluzione temporale delle risorse ambientali e il loro effetto sulle decisioni dei giocatori. In particolare si vuole comprendere se la risorsa comune andrà estinta o è utilizzata in modo sostenibile e corrispondentemente quale è la strategia più adottata tra gli utilizzatori.

Nella parte applicativa della tesi, verrà analizzato e riprodotto il secondo caso studio descritto nell'articolo [3], che riguarda la competizione per l'approvvigionamento di azoto tra legumi ed erba. In questo contesto, l'azoto è considerato una risorsa decrescente nell'ambiente, ma prodotta dalla popolazione di legumi. Infine, verrà proposto un approfondimento sul caso studio analizzato, ampliando la descrizione della competizione alla luce dei cambiamenti nel tasso di produzione di azoto da parte dei legumi in funzione della quantità di azoto già presente, come evidenziato dalle ricerche più recenti in questo ambito [6–8].

Capitolo 1

Teoria dei Giochi e Replicator Equation

Con il fine di giungere ad una teoria che descriva il feedback bidirezionale tra strategie adottate dalle popolazioni e stato ambientale, si vuole descrivere la variazione nel tempo del numero di individui in una popolazione che adotta una specifica strategia. Si arriverà così a definire la cosiddetta *Replicator Equation* [5]. Si definisce Z numero totale degli individui nel gruppo preso in esame; z_i numero degli individui che usano la strategia s_i ; x_i percentuale di individui che usa la strategia s_i . Allora:

$$x_i = \frac{z_i}{Z}$$

Date K strategie diverse, si può notare che \mathbf{x} è un vettore del semplice:

$$\mathbf{X}_K = \left\{ \mathbf{x} = [x_1, \dots, x_i, \dots, x_K] \in \mathfrak{R}^K \mid x_i \geq 0, \sum_{i=1} x_i = 1 \right\}$$

Per analizzare il successo di un individuo che utilizza una specifica strategia, e quindi il successo della popolazione di cui fa parte, viene studiato il suo payoff. Si suppone che il payoff di un individuo che usa la strategia s_i sia funzione non solo della strategia da egli impiegata ma anche dallo stato \mathbf{x} della popolazione: si definisce Fitness $F(i|\mathbf{x})$ tale funzione. Inoltre, si definisce il fitness medio della popolazione come:

$$F(\mathbf{x}|\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^K x_i F(i|\mathbf{x})$$

Per capire come si evolvono le percentuali x_i delle varie popolazioni si parte supponendo di conoscere il loro tasso di crescita r_i , come anche il tasso di crescita medio dell'intero gruppo \tilde{r} . Essi rispetteranno:

$$\dot{z}_i = r_i z_i \quad , \quad \dot{Z} = \tilde{r} Z$$

Dato ciò, infatti, si ricava:

$$\dot{x}_i = \frac{\dot{z}_i Z - z_i \dot{Z}}{Z^2} = \frac{r_i z_i - z_i \tilde{r}}{Z} = x_i (r_i - \tilde{r})$$

In seguito, si può supporre che il fitness di una popolazione sia una stima del suo tasso di crescita. In particolare i vari r_i saranno descritti dai fitness $F(i|\mathbf{x})$, mentre $F(\mathbf{x}|\mathbf{x})$ sarà stima di \tilde{r} . Si giunge quindi alla *Replicator Equation* (1.1):

$$\dot{x}_i = x_i[F(i|\mathbf{x}) - F(\mathbf{x}|\mathbf{x})] \tag{1.1}$$

Essa sarà alla base dello studio successivo riguardante la coevoluzione nel tempo del numero di individui nelle varie popolazioni e dello stato ambientale. Nel capitolo successivo si modificherà la *Replicator Equation* (1.1) perchè includa anche la variabile che descrive lo stato ambientale.

Capitolo 2

Feedback Ambientale

Come detto in precedenza, è necessario analizzare il contributo dello stato ambientale alla dinamica delle popolazioni. È essenziale, a tal fine, introdurre una variabile, detta n , che descriva, appunto, lo stato ambientale. Essa, non solo renderà possibile descrivere tale contributo ma, componendo una seconda equazione differenziale, descriverà anche l'impatto sull'ambiente delle strategie impiegate dalle popolazioni.

Si suppone che il fitness dipenda anche dalla variabile ambientale n , normalizzata tra 0 e 1.

$$F(i|\mathbf{x}) \rightarrow \pi_i(\mathbf{x}, n)$$

$$F(\mathbf{x}|\mathbf{x}) \rightarrow \phi(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^K x_i \pi_i(\mathbf{x}, n)$$

Viene introdotto un parametro, ϵ_3 , che descriva la velocità della dinamica. La *Replicator Equation* (1.1) risulta quindi

$$\dot{x}_i = \epsilon_3 x_i [\pi_i(\mathbf{x}, n) - \phi(\mathbf{x})]$$

La variazione di n è studiata grazie alle funzioni $h(\mathbf{x}, n)$, "impatto delle strategie" sull'ambiente, e $f(n)$, "variazione intrinseca" della risorsa, entrambe modulate da parametri che ne descrivono la velocità della dinamica: ϵ_2 e ϵ_1 rispettivamente.

$$\dot{n} = \epsilon_1 f(n) - \epsilon_2 h(\mathbf{x}, n)$$

In generale si ottiene un sistema di K equazioni differenziali (una per la risorsa ambientale e $K-1$ per le popolazioni). Al fine di comprendere il caso studio che verrà analizzato in seguito è sufficiente limitarsi al caso $K = 2$, in cui si può ridefinire

$$x_1 \rightarrow x \quad x_2 \rightarrow (1 - x)$$

l'equazione differenziale per la dinamica delle popolazioni è dunque riscrivibile come

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \epsilon_3 x [\pi_1(\mathbf{x}, n) - \phi(\mathbf{x})] \\ &= \epsilon_3 x [\pi_1(\mathbf{x}, n) - x\pi_1(\mathbf{x}, n) - (1-x)\pi_2(\mathbf{x}, n)] \\ &= \epsilon_3 x(1-x) [\pi_1(\mathbf{x}, n) - \pi_2(\mathbf{x}, n)]\end{aligned}$$

Il sistema risulta

$$\dot{x} = \epsilon_3 x(1-x) [\pi_1(\mathbf{x}, n) - \pi_2(\mathbf{x}, n)]$$

$$\dot{n} = \epsilon_1 f(n) - \epsilon_2 h(\mathbf{x}, n)$$

È ora possibile studiare queste equazioni differenziali. In particolare ci si limiterà al caso in cui i payoff π_i sono funzioni lineari sia rispetto al profilo della popolazione, x , sia rispetto allo stato ambientale, n .

Capitolo 3

Teoria Lineare con Due Strategie

Come mostrano A. R. Tilman et al. nel loro articolo [3], molte discipline fanno ricorso ad Evolutionary Games lineari con 2 sole strategie. Non fa eccezione il caso studio che in questa tesi si vuole analizzare. La teoria lineare con 2 strategie, qui proposta, si basa sull'ipotesi che i payoff π_i siano funzioni lineari sia rispetto al profilo della popolazione, x , sia rispetto allo stato ambientale, n . In tal caso si può scrivere i payoff in termini matriciali

$$3.6 \quad \begin{pmatrix} \pi_1 \\ \pi_2 \end{pmatrix} = \Pi(n) \begin{pmatrix} x \\ 1-x \end{pmatrix}$$

dove

$$3.5 \quad \Pi(n) = (1-n) \begin{bmatrix} R_0 & S_0 \\ T_0 & P_0 \end{bmatrix} + n \begin{bmatrix} R_1 & S_1 \\ T_1 & P_1 \end{bmatrix}$$

I vari fattori possono essere stimati o ipotizzati in base al tipo di fenomeno che si intende studiare. Questa scrittura descrive la prima delle 2 equazioni ricavate nel capitolo precedente mentre la seconda, descrivente la dinamica della risorsa, deve essere analizzata in vista delle ipotesi fatte sull'ambiente. In particolare deve essere stabilito se la risorsa n è crescente o decrescente nell'ambiente. I due casi verranno analizzati separatamente.

3.1 Risorsa Crescente

Il primo caso in esame è quello di risorsa crescente. Ciò presuppone che n aumenti nel tempo e che le due popolazioni consumino la risorsa con tassi diversi. Le 2 strategie saranno: L = "Consuma poco", la cui percentuale di strateghi è x ; H = "Consuma tanto", la cui percentuale di strateghi è $(1 - x)$.

Per studiare n , che si vuole normalizzato tra 0 e 1, si parte dalla quantità assoluta di risorsa m . Al fine di descrivere l'equazione per la variazione nel tempo di m si introduce: r tasso di crescita; k capienza massima; $q \cdot e_L$ e $q \cdot e_H$ tasso di consumo delle strategie L e H. La dinamica risulta descritta da:

$$\frac{dm}{dt} = rm\left(1 - \frac{m}{k}\right) - qm(e_L x + e_H(1 - x))$$

Si tenta ora di ottenere una relazione tra n e m in modo che $n \in [0, 1]$. Altra condizione auspicabile è quella di avere n tale che $x \rightarrow 1 \Rightarrow n \rightarrow 1$, $x \rightarrow 0 \Rightarrow n \rightarrow 0$. Per ottenere ciò è necessario studiare la dinamica quando $\frac{dm}{dt} = 0$ e $x = 1$ oppure $x = 0$ (che implica che tutti i giocatori utilizzano la risorsa rispettivamente poco o tanto). Nel primo caso si ottiene il valore di equilibrio massimo per m mentre, nel secondo, il valore di equilibrio minimo. Sottraendo al valore di m il minimo di equilibrio e dividendo per il range tra minimo e massimo si ottiene:

$$n = \frac{m - k\left(1 - \frac{q}{r}e_H\right)}{(e_L - e_H)\frac{qk}{r}}$$

Quetsa descrizione adempie alle richieste fatte su n . Ottenuta ora la relazione tra n e m , si perviene alle equazioni seguenti

$$\dot{x} = x(1 - x)(\pi_L(x, n) - \pi_H(x, n))$$

$$\dot{n} = \epsilon(x - n)\{r - q[e_L n + e_H(1 - n)]\}$$

In queste equazioni si è assunto che i parametri descrittivi la velocità di variazione intrinseca della risorsa e l'impatto delle strategie su di essa siano uguali ($\epsilon_1 = \epsilon_2 = \epsilon$). In questo modo, normalizzando questo parametro, è possibile elidere ϵ_3

3.2 Risorsa Decrescente

Infine si analizzano le equazioni per una risorsa decrescente nel tempo. Essa verrà prodotta, con tassi diversi, dai due giocatori. Le 2 strategie sono: L = "Produce poco", la cui percentuale di strateghi è x ; H = "Produce tanto", la cui percentuale di strateghi è $(1 - x)$.

È possibile descrivere la variazione della risorsa n tramite la concentrazione assoluta di risorsa m . A tal fine vengono introdotti: α fattore di decrescita; $q \cdot e_L$ e $q \cdot e_H$ tasso di produzione delle strategie L e H. L'equazione per la variazione di m risulta

$$\frac{dm}{dt} = -\alpha m + e_L x + e_H(1 - x)$$

Similmente all'analisi svolta nella sezione precedente, si cerca la relazione tra n ed m in modo che $n \in [0, 1]$ e che $x \rightarrow 1 \Rightarrow n \rightarrow 1$, $x \rightarrow 0 \Rightarrow n \rightarrow 0$. Si noti che la convenzione utilizzata è la stessa per il caso precedente ma che ora questa implica che tanto più n si avvicina all'unità tanto più la quantità assoluta m si avvicina al suo valore minimo. La relazione tra le due quantità, normalizzata e assoluta, si ricava essere

$$n = \frac{e_H - \alpha m}{e_H - e_L}$$

Infine, con assunzioni sui parametri di velocità della dinamica del tutto analoghe al caso precedente, si ricavano le equazioni

$$\dot{x} = x(1 - x)(\pi_L(x, n) - \pi_H(x, n))$$

$$\dot{n} = \epsilon \alpha (x - n)$$

3.2.1 Equilibri per Risorsa Decrescente

Questo sistema di equazioni differenziali autonome nel piano (x, n) ha come punti di equilibrio i punti (x^*, n^*) tali che $\dot{x}(x^*, n^*) = 0$; $\dot{n}(x^*, n^*) = 0$.

Vengono definiti

$$\Delta_L^1 = \pi_H(1, 1) - \pi_L(1, 1) = T_1 - R_1$$

$$\Delta_H^1 = \pi_H(0, 1) - \pi_L(0, 1) = P_1 - S_1$$

$$\delta_L^0 = \pi_L(1, 0) - \pi_H(1, 0) = R_0 - T_0$$

$$\delta_H^0 = \pi_L(0, 0) - \pi_H(0, 0) = S_0 - P_0$$

Notare che ad essi è associabile un significato fisico: Δ indica un incentivo ad usare la strategia H, mentre δ un incentivo ad usare la strategia L. Gli apici indicano lo stato della risorsa n , mentre i pedici la strategia prevalentemente utilizzata.

I punti di equilibrio si hanno per le coppie (x^*, n^*)

$$1) \quad x^* = n^* = 0$$

$$2) \quad x^* = n^* = 1$$

$$3) \quad x_{\pm}^* = n_{\pm}^* = \frac{2\delta_H^0 + \Delta_L^1 - \delta_L^0 \pm \sqrt{(\Delta_H^1 - \delta_L^0)^2 + 4\Delta_L^1\delta_H^0}}{2(\delta_H^0 + \Delta_H^1 - \delta_L^0 - \Delta_L^1)}, \quad \text{con}$$

$$x_+^*, n_+^* \in]0, 1[\Leftrightarrow \begin{cases} \delta_H^0 + \Delta_H^1 - \delta_L^0 - \Delta_L^1 > 0 & \text{e} \\ (\delta_H^0 < 0 \text{ o } \Delta_H^1 - \delta_L^0 + 2\delta_H^0 > 0) & \text{e} \\ (\Delta_L^1 < 0 \text{ e } \Delta_H^1 - \delta_L^0 - 2\delta_L^1 > 0) & \\ \text{o} & \\ \delta_H^0 + \Delta_H^1 - \delta_L^0 - \Delta_L^1 > 0 & \text{e} \\ (\delta_H^0 < 0 \text{ e } \Delta_H^1 - \delta_L^0 + 2\delta_H^0 < 0) & \text{e} \\ (\Delta_L^1 < 0 \text{ o } \Delta_H^1 - \delta_L^0 - 2\delta_L^1 < 0) & \end{cases}$$

$$x_-^*, n_-^* \in]0, 1[\Leftrightarrow \begin{cases} \delta_H^0 + \Delta_H^1 - \delta_L^0 - \Delta_L^1 > 0 & \text{e} \\ (\delta_H^0 > 0 \text{ e } \Delta_H^1 - \delta_L^0 + 2\delta_H^0 > 0) & \text{e} \\ (\Delta_L^1 > 0 \text{ o } \Delta_H^1 - \delta_L^0 - 2\delta_L^1 > 0) & \\ \text{o} & \\ \delta_H^0 + \Delta_H^1 - \delta_L^0 - \Delta_L^1 > 0 & \text{e} \\ (\delta_H^0 > 0 \text{ o } \Delta_H^1 - \delta_L^0 + 2\delta_H^0 < 0) & \text{e} \\ (\Delta_L^1 > 0 \text{ e } \Delta_H^1 - \delta_L^0 - 2\delta_L^1 < 0) & \end{cases}$$

Data la matrice Jacobiana del sistema, calcolata nel punto di equilibrio (x^*, n^*)

$$J^* = \begin{bmatrix} x(1-x)\frac{\partial g}{\partial x}(x, n) & x(1-x)\frac{\partial g}{\partial n}(x, n) \\ \epsilon\alpha & -\epsilon\alpha \end{bmatrix}_{(x,n)=(x^*,n^*)}$$

e la definizione della funzione g

$$g(x, n) = \pi_L(x, n) - \pi_H(x, n)$$

si ricava che gli equilibri sono stabili se e solo se

$$1) \delta_H^0 = S_0 - P_0 < 0$$

$$2) \Delta_L^1 = T_1 - R_1 < 0$$

$$3) \det(J^*) > 0 \text{ e } \text{Tr}(J^*) < 0, \text{ ergo}$$

$$\Leftrightarrow \frac{\partial g}{\partial n}(x^*, n^*) + \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, n^*) < 0 \text{ e } \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, n^*) < 0$$

o

$$\frac{\partial g}{\partial n}(x^*, n^*) + \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, n^*) < 0 \text{ e}$$

$$\epsilon\alpha > \epsilon_{\text{crit}}\alpha = \frac{\left(\sqrt{(\Delta_H^1 - \delta_L^0)^2 + 4\Delta_L^1\delta_H^0} - \Delta_H^1 - \delta_L^0 \right) \left(\sqrt{(\Delta_H^1 - \delta_L^0)^2 + 4\Delta_L^1\delta_H^0} - 2\Delta_L^1 + \Delta_H^1 - \delta_L^0 \right) \left(\sqrt{(\Delta_H^1 - \delta_L^0)^2 + 4\Delta_L^1\delta_H^0} - \Delta_H^1 + \delta_L^0 - 2\Delta_H^0 \right)}{8(\Delta_L^1 - \Delta_H^1 + \delta_L^0 - \delta_H^0)^2}$$

3.2.2 Analisi della Dinamica

Si classificano 4 casi possibili:

- Caso 1. $\Delta_L^1 < 0$ e $\delta_H^0 < 0$:
 - Gli equilibri di bordo sono entrambi stabili;
 - Solo $x_+^* \in]0, 1[$ ed é instabile;
 \Rightarrow solo in base alle condizioni iniziali si potrà capire a quale equilibrio tenderá il sistema
- Caso 2. $\Delta_L^1 > 0$ e $\delta_H^0 > 0$:
 - Nessuno dei due equilibri di bordo é stabile;
 - Solo $x_-^* \in]0, 1[$ e
 se $\Delta_H^1 + \delta_L^0 < 0$ o $\Delta_H^1 \delta_L^0 < \Delta_L^1 \delta_H^0 \Rightarrow (x_-^*, n_-^*)$ é stabile
 se $\Delta_H^1 + \delta_L^0 > 0$ e $\Delta_H^1 \delta_L^0 > \Delta_L^1 \delta_H^0 \Rightarrow (x_-^*, n_-^*)$ puó essere stabile in base a ϵ ;
 \Rightarrow se x_-^* é stabile \Rightarrow il sistema tenderá a questo equilibrio senza cicli,
 se x_-^* é instabile \Rightarrow vi sono cicli governati da ϵ_{crit} .
- Caso 3. $\Delta_L^1 < 0$ e $\delta_H^0 > 0$:
 - (1,1) é stabile;
 - $x_+^*, x_-^* \in]0, 1[\Leftrightarrow \Delta_H^1 - \delta_L^0 > 2\sqrt{-\Delta_L^1 \delta_H^0}$ e in tal caso solo uno dei due puó essere stabile;
 \Rightarrow se non ci sono equilibri interni il sistema tende a (1,1) senza cicli,
 se ci sono i due equilibri interni e uno di loro é stabile, il moto dipenderá solo dalle condizioni iniziali,
 se ci sono i due equilibri interni ma nessuno é stabile, in base a ϵ , il sistema potrebbe sviluppare cicli o tendere direttamente a (1,1).
- Caso 4. $\Delta_L^1 > 0$ e $\delta_H^0 < 0$:
 - (0,0) é stabile;
 - $x_+^*, x_-^* \in]0, 1[\Leftrightarrow \Delta_H^1 - \delta_L^0 > 2\sqrt{-\Delta_L^1 \delta_H^0}$ e in tal caso solo uno dei due puó essere stabile;
 \Rightarrow se non ci sono equilibri interni il sistema tende a (0,0) senza cicli,
 se ci sono i due equilibri interni e uno di loro é stabile, il moto dipenderá solo dalle condizioni iniziali,
 se ci sono i due equilibri interni ma nessuno é stabile, in base a ϵ , il sistema potrebbe sviluppare cicli o tendere direttamente a (0,0).

Capitolo 4

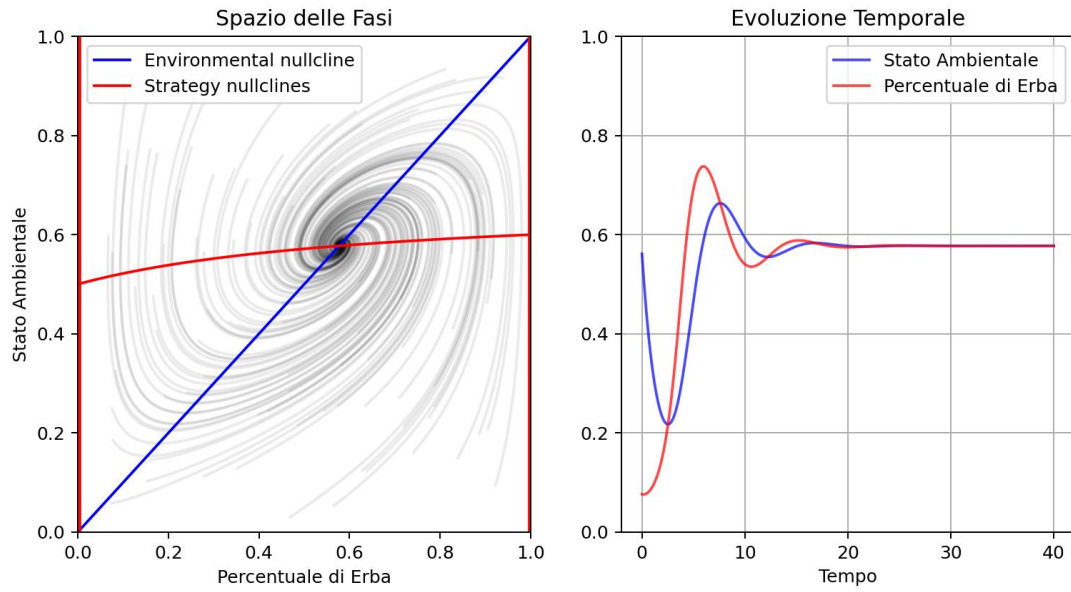
Competizione per l'Azoto

Analizzando nel dettaglio la dinamica ambientale con risorsa decrescente nel tempo si è ricavato un utile modello per la descrizione di molti fenomeni, tra cui quello della competizione per l'azoto nel terreno [3]. L'azoto è una risorsa essenziale alla crescita delle piante ma sono pochi i fattori naturali che permettono a questa risorsa di essere presente nel terreno in una forma utilizzabile dalle piante [9]. Tra questi vi sono batteri e microorganismi evolutisi per fissare l'azoto nel terreno. Molti di essi vivono in simbiosi con alcune specie vegetali [10, 11]. In questa configurazione i microorganismi utilizzano le risorse della pianta, ricavate dalle radici della stessa, e in cambio, fissando l'azoto nel terreno, rendono la pianta resiliente alle fluttuazioni della risorsa nel terreno. I legumi sono una delle specie più comuni che forma consociazioni con batteri azoto-fissatori [11]. L'effetto di questa simbiosi, però, non è solo quello di facilitare la crescita del legume in ambienti scarsi di azoto ma, nel lungo andare, anche quello di rendere accessibile ad altre piante, non fissatrici di azoto, questa preziosa risorsa. Dunque è possibile descrivere la dinamica tra legumi ed "erba" grazie alla teoria appena sviluppata ponendo come risorsa decrescente m la quantità di azoto e come strateghi i legumi, produttori di grandi quantità di azoto, e l'erba, che non produce azoto. Saranno quindi e_H la produzione di azoto da parte dei legumi, descritti da $(1 - x)$, e $e_L = 0$ quella dell'erba descritta da x . Importante è notare che la variabile ambientale n indica la limitazione di azoto e non la quantità assoluta di questa risorsa, secondo le considerazioni fatte nel capitolo 3.2. La dinamica sarà quindi basata sui parametri Δ e δ .

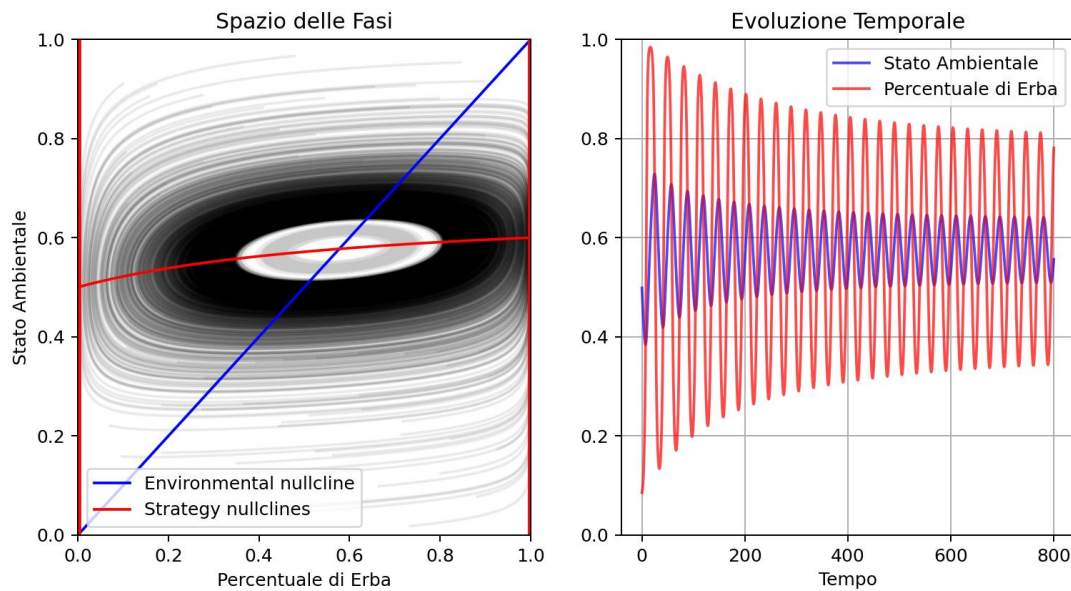
Per essi ci si aspetta:

- $\Delta_L^1 > 0$. Questo perché nel caso in cui predomini l'erba in un suolo arido ($x = 1, n = 1$) i legumi, avvantaggiati dai batteri azoto-fissatori, saranno in grado di imporsi.
- $\delta_H^0 > 0$. Questo perché nel caso opposto in cui dominino i legumi in un ambiente reso da questi ultimi ricco di azoto ($x = 0, n = 0$), l'erba, non impiegando energie nella produzione di azoto, avrà la possibilità di affermarsi.
- $\Delta_H^1 > 0$ e $\delta_L^0 > 0$. Infatti i legumi e l'erba saranno favoriti in un ambiente rispettivamente arido o ricco, indipendentemente dalla loro abbondanza.
- Infine $\Delta_L^1 < \Delta_H^1$ e $\delta_H^0 < \delta_L^0$. Come esposto da A. R. Tilman et al. nel loro articolo [3], nella competizione tra specie è più difficile per un individuo invadere un ambiente dove la sua specie non si è già imposta.

Da ciò si ricava che la dinamica soddisfa le condizioni al caso 2 sopra descritto e poiché $\Delta_H^1 + \delta_L^0 > 0$ e $\Delta_H^1 \delta_L^0 > \Delta_L^1 \delta_H^0$ vi è la possibilità che si instaurino cicli.



$$\epsilon = 0.65$$



$$\epsilon = 0.063$$

FIGURA 1 Spazio delle fasi e evoluzione temporale della dinamica della competizione per l'azoto tra legumi ed erba. Tra le due soluzioni cambia solo il parametro della velocità della dinamica ambientale in relazione a quella delle popolazioni, ϵ . I coefficienti scelti sono: $\alpha = 1$, $\Delta_L^1 = 2$, $\delta_L^0 = 3$, $\Delta_H^1 = 1$, $\delta_H^0 = 1$.

Immagine create grazie al codice Python fornito nell'articolo "Evolutionary games with environmental feedbacks" [3]

4.1 Approfondimento

Il caso studio, come analizzato fino a qui, considera costante il fattore e_H che descrive il tasso di produzione di azoto da parte dei legumi. Questa considerazione, tra altre, permette di studiare analiticamente la dinamica. Ora però se si vuole descrivere più dettagliatamente il sistema in esame vi è una considerazione sperimentale di cui tenere conto. Come dimostrato recentemente [6], infatti, la quantità di azoto che i legumi fissano nel terreno dipende dalla mutua relazione che si instaura tra essi e i batteri azoto-fissatori. In particolare si nota come la produzione di azoto cali se la pianta vive in un ambiente già ricco di azoto. Questo poiché se la pianta ha già a disposizione l'azoto sarà meno incentivata a selezionare i ceppi di batteri azoto-fissatori più produttivi. L'idea è quindi quella di modificare le equazioni precedenti introducendo una dipendenza di e_H da m , quantità assoluta di risorsa nell'ambiente.

Viene proposta la relazione

$$e_H(m) = H - \sigma \frac{e^{b(m-c)}}{1 + e^{b(m-c)}}$$

In essa H è la massima produzione auspicabile quando la risorsa m è scarsa, mentre $H - \sigma$ è la quantità minima a cui si assesta la produzione nel caso in cui m cresca di molto. c è un parametro che indica il punto di flesso della funzione, ovvero quando e_H ha raggiunto $H - \sigma/2$. Si può intendere questo parametro come il punto di svolta nella relazione simbiotica tra i legumi ed i ceppi di batteri azoto-fissatori.

Ora che si è decisa la dipendenza funzionale di e_H da m è possibile riscrivere la corrispondente relazione che lega n a m . Come in precedenza questa deriva dallo studio dell'equazione differenziale

$$\frac{dm}{dt} = -\alpha m + e_L x + \left(H - \sigma \frac{e^{b(m-c)}}{1 + e^{b(m-c)}} \right) (1 - x)$$

Studiandone gli equilibri si ricava:

$$m_{min} = \frac{e_L}{\alpha}, \quad \text{posto } \frac{dm}{dt} = 0, \quad x = 1$$

$$M := m_{max} \quad \left| \quad \frac{dm}{dt} = 0 = -\alpha m + H - \sigma \frac{e^{b(m-c)}}{1 + e^{b(m-c)}} \quad \text{posto } x = 0 \right.$$

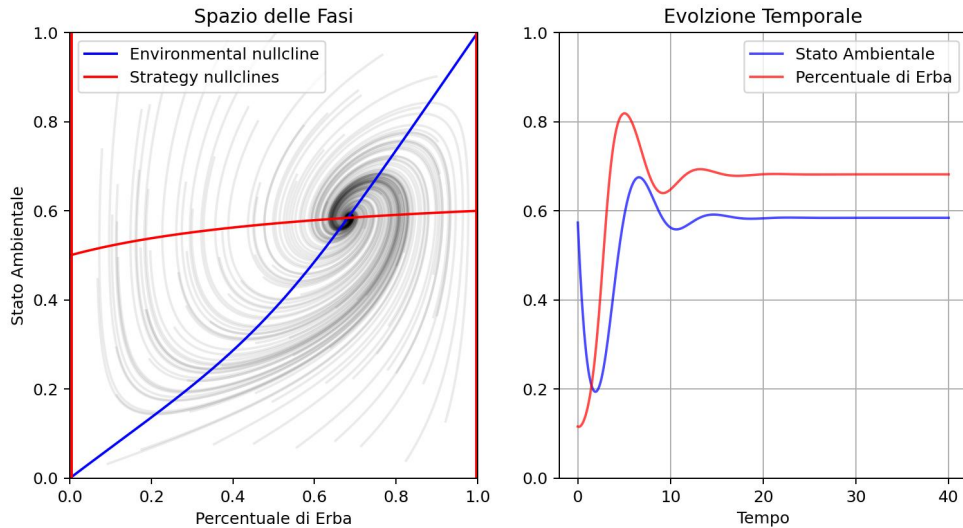
Si ricava quindi

$$n = \alpha \frac{M - m}{\alpha M - e_L}$$

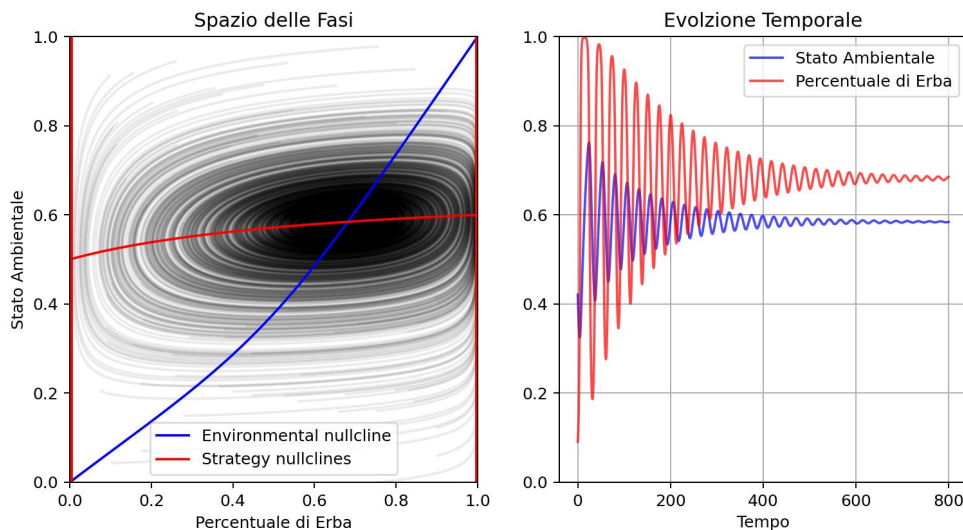
Da questa relazione si risale dunque all'equazione differenziale della dinamica ambientale

$$\frac{dn}{dt} = \frac{\epsilon \alpha}{\alpha M - e_L} \left[\alpha M (1 - n) + e_L (n - x) - \left(H - \sigma \frac{e^{b(M-n \frac{\alpha M - e_L}{\alpha} - c)}}{1 + e^{b(M-n \frac{\alpha M - e_L}{\alpha} - c)}} \right) (1 - x) \right]$$

Queste equazioni possono essere risolte numericamente.



$$\epsilon = 0.65$$



$$\epsilon = 0.063$$

FIGURA 2 Spazio delle fasi e evoluzione temporale della dinamica della competizione per l'azoto tra legumi ed erba, con e_H funzione di m . Tra le due soluzioni cambia solo il parametro della velocità della dinamica ambientale in relazione a quella delle popolazioni, ϵ . I coefficienti scelti sono: $\alpha = 1$, $\Delta_L^1 = 2$, $\delta_L^0 = 3$, $\Delta_H^1 = 1$, $\delta_H^0 = 1$ per la dinamica delle strategie. $H = 1$, $c = 0.6$, $\sigma = 0.3$, $b = 10$ per la dinamica ambientale.

Immagini create implementando il codice Python fornito nell'articolo "Evolutionary games with environmental feedbacks" [3]

Si possono fare due considerazioni mettendo a confronto questi grafici con i precedenti (Figura 1). Nel caso di dinamica ambientale veloce rispetto alla dinamica delle strategie ($\epsilon = 0.65$) il cambiamento più notevole è l'aumento della percentuale di erba all'equilibrio. Invece nel caso alternativo ($\epsilon = 0.063$) è chiaro che la dinamica non sviluppa più dei cicli stabili ma che, dopo molte oscillazioni, viene raggiunto un punto di equilibrio.

Questi grafici portano quindi ad affermare che questa modifica alle equazioni originali descrive un ambiente in grado di ospitare una percentuale più alta di erba e quindi specie che non fissano azoto. Va fatta la precisazione che sotto l'etichetta di "erba" vengono, in questo studio, classificate tutte quelle specie vegetali che non fissano azoto. La strategia adottata dai legumi sembra quindi portare ad un aumento della biodiversità nell'ambiente, mantenendo pressoché invariata la quantità di azoto che si assesta nel terreno.

Capitolo 5

Discussione e Conclusioni

Nella presente tesi si è esposto l'ampliamento della teoria dei giochi per mezzo dell'introduzione del feedback ambientale. Per fare ciò, in primo luogo si è ricavata la *Replicator Equation* [5], tramite i concetti di strategia, giocatore, popolazione e Fitness o payoff. In seguito è stata introdotta nella funzione di Fitness la variabile ambientale, la cui variazione nel tempo è descritta da una sua specifica equazione. Infine si sono analizzate le equazioni ricavate nel caso di due strategie con payoff lineari. In base alla tipologia di risorsa ambientale scelta, crescente o decrescente, si è potuto ricavare gli equilibri e la dinamica associati.

L'applicazione della teoria appena sviluppata viene analizzata tramite il caso specifico della competizione per l'approvvigionamento di azoto tra legumi ed erba, esempio di teoria con payoff lineare, due strategie e risorsa decrescente. Le simulazioni numeriche confermano gli andamenti dinamici previsti dalle analisi sulle equazioni differenziali ricavate. Questo caso studio viene implementato alla luce delle ultime ricerche sulle relazioni tra legumi e batteri azoto fissatori [6–8] al fine di contemplare una variazione nella produzione di azoto da parte dei legumi in risposta alla ricchezza del suolo. Le simulazioni numeriche suggeriscono che questa strategia porti ad un incremento nella biodiversità.

Il caso studio analizzato è solo un esempio della vasta gamma di fenomeni socio-ecologici che questa teoria permette di studiare. Il vantaggio ricavato è quello di poter studiare tramite un solo modello fenomeni molto diversi, accomunati solo dalla presenza di feedback ambientale. Questo studio dimostra inoltre l'importanza del feedback ambientale nello studio di tali fenomeni e l'impatto che l'ambiente ha non solo sulle dinamiche naturali ma anche nelle scelte che attendono la società. In particolar modo il caso studio analizzato potrebbe fornire una base per comprendere e proteggere la biodiversità negli ecosistemi ma anche per trovare approcci ecosostenibili alla fertilizzazione delle colture [10].

Tuttavia il modello sviluppato si fissa sulla dinamica tra 2 popolazioni e, nonostante sia possibile modificare le equazioni per descrivere interazioni più complesse tra giocatori e ambiente, come mostrato nell'approfondimento, questo limita uno studio più accurato. Invero, nel caso studio analizzato in questa tesi potrebbe essere necessario introdurre i batteri azoto fissatori come terzo stratega al fine di comprendere più nel dettaglio i rapporti che questi ultimi instaurano con i legumi [7, 8].

Il passo successivo è dunque quello di ampliare questo modello per l'analisi di una gamma di fenomeni ancora più vasta includendo le interazioni fra più di 2 strateghi. Con questi modelli sarà più semplice lo studio futuro delle dinamiche socio-ecologiche e la loro modifica o protezione responsabile.

Bibliografia

- [1] Gerrit Hansen and Dáithí Stone. Assessing the observed impact of anthropogenic climate change. *Nature Climate Change*, 6(5):532–537, 2016.
- [2] Jan Willem Erisman, James N Galloway, Sybil Seitzinger, Albert Bleeker, Nancy B Dise, AM Roxana Petrescu, Allison M Leach, and Wim de Vries. Consequences of human modification of the global nitrogen cycle. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1621):20130116, 2013.
- [3] Andrew R Tilman, Joshua B Plotkin, and Erol Akçay. Evolutionary games with environmental feedbacks. *Nature communications*, 11(1):915, 2020.
- [4] Chengyi Tu, Paolo D’Odorico, Zhe Li, and Samir Suweis. The emergence of cooperation from shared goals in the governance of common-pool resources. *Nature Sustainability*, 6(2):139–147, 2023.
- [5] Josef Hofbauer and Karl Sigmund. *Evolutionary games and population dynamics*. Cambridge university press, 1998.
- [6] Dylan J Weese, Katy D Heath, Bryn TM Dentinger, and Jennifer A Lau. Long-term nitrogen addition causes the evolution of less-cooperative mutualists. *Evolution*, 69(3):631–642, 2015.
- [7] Erol Akçay and Ellen L Simms. Negotiation, sanctions, and context dependency in the legume-rhizobium mutualism. *The American Naturalist*, 178(1):1–14, 2011.
- [8] James D Bever, Kristi M Westover, and Janis Antonovics. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology*, pages 561–573, 1997.
- [9] Bob B Buchanan, Wilhelm Gruissem, and Russell L Jones. *Biochemistry and molecular biology of plants*. John wiley & sons, 2015.
- [10] Bagali Shrimant Shridhar. Nitrogen fixing microorganisms. *Int J Microbiol Res*, 3(1):46–52, 2012.
- [11] Panagiota Mylona, Katharina Pawlowski, and Ton Bisseling. Symbiotic nitrogen fixation. *The Plant Cell*, 7(7):869, 1995.