# Giochi evolutivi

Monica Salvioli

monica.salvioli@polimi.it

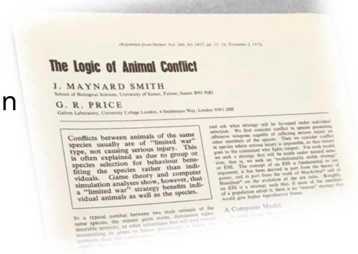
22 Marzo 2022

## Teoria dei giochi evolutivi: idea

- L'idea è quella di applicare i principi della teoria dei giochi che abbiamo visto finora a situazioni in cui gli individui non sono apertamente razionali o non prendono decisioni esplicitamente/ in modo consapevole.
- Gli agenti che consideriamo possono adottare diversi comportamenti
- Ci interessa capire quali di questi comportamenti hanno le caratteristiche necessarie per mantenersi nella popolazione e quali invece tendono a essere sostituiti da altri.

# Teoria dei giochi evolutivi: storia

- Introdotta nel 1973 nell'ambito della biologia dell'evoluzione da John Maynard Smith e George R. Price
- La biologia evolutiva assume che:
  - i geni di un organismo determinano le sue caratteristiche osservabili e di conseguenza la sua **fitness** in un certo ambiente
  - gli organismi più "fit" generano una prole più numerosa; questo fa sì che quei geni associati a una maggiore fitness diventino sempre più rappresentati
- Molte situazioni comportano l'interazione di più organismi in una popolazione, e il successo di ciascun organismo dipende da come interagisce con gli altri



(Reprinted from Nature, Vol. 246, No. 5427, pp. 15–18, November 2, 1973)

**The Logic of Animal Conflict**

J. MAYNARD SMITH
School of Biological Sciences, University of Sussex, Falmer, Sussex BN1 9QG

G. R. PRICE
Galton Laboratory, University College London, 4 Stephenson Way, London NW1 2HE

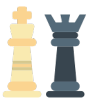
Conflicts between animals of the same species usually are of "limited war" type, not causing serious injury. This is often explained as due to group or species selection for behaviour benefiting the species rather than individuals. Game theory and computer simulation analyses show, however, that a "limited war" strategy benefits individual animals as well as the species.

In a typical combat between two male animals of the same species, the winner gains mates, dominance rights, desirable territory, or other advantages that will tend toward transmitting its genes to future generations at higher frequencies than the loser's genes.

and ask what strategy will be favoured under individual selection. We first consider conflicts in species possessing offensive weapons capable of inflicting serious injury on other members of the species. Then we consider conflict in species where serious injury is impossible, so that victory goes to the contestant who fights longest. For each model, we seek a strategy that will be stable under natural selection; that is, we seek an "evolutionarily stable strategy" or ESS. The concept of an ESS is fundamental to our argument; it has been derived in part from the theory of games, and in part from the work of MacArthur and of Hamilton on the evolution of the sex ratio. Roughly, an ESS is a strategy such that, if most of the members of a population adopt it, there is no "mutant" strategy that would give higher reproductive fitness.

A Computer Model

# Dove è il gioco?



**GIOCATORI**

Non abbiamo giocatori individuali ma "categorie", "tipi"

**PAYOFF**

La fitness è il payoff: dipende dalle strategie (caratteristiche, tipi) degli organismi coinvolti

**STRATEGIE**

Le caratteristiche e i comportamenti di un organismo sono come le strategie

# Soluzioni: ESS

- Le soluzioni "migliori" nell'ambito dei giochi evolutivi coincidono col risultato della selezione naturale
- Le chiamiamo **strategie evolutivamente stabili (ESS)**
- Sono strategie che, una volta diffuse nella popolazione, tendono a persistere e non possono essere rimpiazzate da strategie rare che compaiono casualmente
- Un **equilibrio evolutivamente stabile** può essere composto sia da strategie pure che da strategie miste

# Esempio 1

- Consideriamo una specie di maggiolini e supponiamo che la fitness di ogni individuo sia determinata principalmente dalla possibilità di procurarsi cibo e di utilizzare i nutrienti in modo efficace.
- La popolazione è costituita da individui piccoli ma molto abili ad estrarre i nutrienti.
- Supponiamo che compaia una certa mutazione, per cui gli individui che la possiedono sono più grossi e meno efficienti nell'estrazione dei nutrienti ma più forti nella contesa per il cibo
- Nella popolazione avremo quindi 2 strategie:
  - **piccolo**
  - **GRANDE**
- I due tipi competono tra loro nella ricerca di cibo e possiamo immaginare che quelli più grandi abbiano la meglio.

# Esempio 1

| | piccolo | GRANDE |
|---|---|---|
| piccolo | (5, 5) | (1, 8) |
| GRANDE | (8, 1) | (3, 3) |

Interazioni:

- Quando a competere sono due tipi della stessa grandezza, si dividono le risorse disponibili
- Quando un tipo grande compete con un piccolo, il grande prende la maggior parte delle risorse
- A parità di cibo, il guadagno in termini di fitness è minore per i tipi grandi, dal momento che il loro metabolismo è più dispendioso e sono meno efficienti nell'estrazione dei nutrienti

# Esempio 1

- Cerchiamo una strategia evolutivamente stabile. Se tutta la popolazione utilizza questa strategia, allora qualsiasi piccolo gruppo di individui che utilizza una strategia diversa non riuscirà a sostituirsi agli altri
- Se tutta la popolazione utilizza una strategia $b^*$, allora ogni piccolo gruppo che utilizza una strategia diversa, $b$, deve avere una fitness strettamente minore rispetto a quella degli individui che usano $b^*$
- Immaginiamo che una piccola frazione della popolazione, $\varepsilon$, utilizzi una strategia $b$, mentre la maggior parte della popolazione $(1-\varepsilon)$ utilizza la strategia $b^*$
- Vediamo se nel caso dei maggiolini le strategie "piccolo" e "grande" sono evolutivamente stabili

# Esempio 1

- Supponiamo che una piccola frazione $\varepsilon$ della popolazione utilizzi la strategia "**GRANDE**" e $(1-\varepsilon)$ utilizzi la strategia "**piccolo**": siamo nel caso in cui i maggiolini grandi invadono i piccoli. Vogliamo capire se i piccoli possono resistere.

| | piccolo | GRANDE |
|---|---|---|
| piccolo | 5 | 1 |


# Esempio 1

- Supponiamo che una piccola frazione $\varepsilon$ della popolazione utilizzi la strategia "**GRANDE**" e $(1-\varepsilon)$ utilizzi la strategia "**piccolo**": siamo nel caso in cui i maggiolini grandi invadono i piccoli. Vogliamo capire se i piccoli possono resistere.

- Quale è il payoff atteso di un maggiolino piccolo nelle sue interazioni con gli altri individui della popolazione?


| | piccolo | GRANDE |
|---|---|---|
| piccolo | 5 | 1 |

# Esempio 1

- Supponiamo che una piccola frazione $\varepsilon$ della popolazione utilizzi la strategia "**GRANDE**" e $(1-\varepsilon)$ utilizzi la strategia "**piccolo**": siamo nel caso in cui i maggiolini grandi invadono i piccoli. Vogliamo capire se i piccoli possono resistere.
- Quale è il payoff atteso di un maggiolino piccolo nelle sue interazioni con gli altri individui della popolazione?
- Con probabilità $(1-\varepsilon)$ incontrerà un individuo piccolo ricevendo un payoff pari a 5, mentre con probabilità $\varepsilon$ incontrerà un individuo grande ricevendo un payoff pari a 1.
- Quindi il suo payoff atteso è $5 \cdot (1-\varepsilon) + 1 \cdot \varepsilon = 5 - 4\varepsilon$

| | piccolo | GRANDE |
|---|---|---|
| piccolo | 5 | 1 |

# Esempio 1

- Quale è invece il payoff atteso di un maggiolino grande nelle sue interazioni con gli altri individui della popolazione?

| | piccolo | GRANDE |
|---|---|---|
| GRANDE | 8 | 3 |

# Esempio 1

- Quale è invece il payoff atteso di un maggiolino grande nelle sue interazioni con gli altri individui della popolazione?
- Con probabilità $(1-\varepsilon)$ incontrerà un individuo piccolo ricevendo un payoff pari a 8, mentre con probabilità $\varepsilon$ incontrerà un altro individuo grande ricevendo un payoff pari a 3. Quindi il suo payoff atteso è $8 \cdot (1-\varepsilon) + 3 \cdot \varepsilon = 8 - 5 \cdot \varepsilon$

| | piccolo | GRANDE |
|---|---|---|
| GRANDE | 8 | 3 |

# Esempio 1

- Quale è invece il payoff atteso di un maggiolino grande nelle sue interazioni con gli altri individui della popolazione?
- Con probabilità $(1-\varepsilon)$ incontrerà un individuo piccolo ricevendo un payoff pari a 8, mentre con probabilità $\varepsilon$ incontrerà un altro individuo grande ricevendo un payoff pari a 3. Quindi il suo payoff atteso è $8 \cdot (1-\varepsilon) + 3 \cdot \varepsilon = 8 - 5 \cdot \varepsilon$
- La strategia "**piccolo**" non è evolutivamente stabile perché

$$5 - 4 \cdot \varepsilon > 8 - 5 \cdot \varepsilon \Leftrightarrow \varepsilon > 3$$

che è impossibile. I maggiolini piccoli si estingueranno!

| | piccolo | GRANDE |
|---|---|---|
| GRANDE | 8 | 3 |

# Esempio 1

- Vediamo invece se la strategia «grande» è evolutivamente stabile. Supponiamo allora che una piccola frazione della popolazione $\varepsilon$ utilizzi la strategia "**piccolo**" e $(1-\varepsilon)$ utilizzi la strategia "**GRANDE**": siamo nel caso in cui i maggiolini piccoli invadono i grandi.
- Vogliamo capire se i grandi possono resistere all'invasione.
- Quale è il payoff atteso di un maggiolino **GRANDE** nelle sue interazioni con gli altri individui della popolazione?
- Con probabilità $(1-\varepsilon)$ incontrerà un individuo grande ricevendo un payoff pari a 3, mentre con probabilità $\varepsilon$ incontrerà un individuo piccolo ricevendo un payoff pari a 8.
- Quindi il suo payoff atteso è $3 \cdot (1-\varepsilon) + 8 \cdot \varepsilon = 3 + 5\varepsilon$

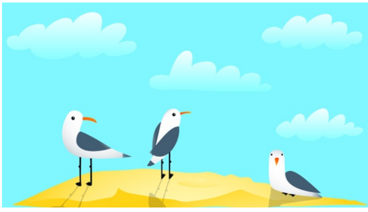
| | **piccolo** | **GRANDE** |
|---|---|---|
| **GRANDE** | 8 | 3 |

# Esempio 1

- Quale è invece il payoff atteso di un maggiolino **piccolo** nelle sue interazioni con gli altri individui della popolazione?
- Con probabilità $(1-\varepsilon)$ incontrerà un individuo grande ricevendo un payoff pari a 1, mentre con probabilità $\varepsilon$ incontrerà un individuo piccolo ricevendo un payoff pari a 5.
- Quindi il suo payoff atteso è $1 \cdot (1-\varepsilon) + 5 \cdot \varepsilon = 1 + 4\varepsilon$
- In questo caso la fitness attesa di un maggiolino grande è sempre più grande della fitness attesa di un maggiolino piccolo, e questo vale per ogni $\varepsilon$.
- Quindi la strategia "**GRANDE**" è evolutivamente stabile.

# Esempio 2

- Un gabbiano ha due possibili strategie per procurarsi il pesce:
  - pescarlo (**P**)
  - rubarlo a un altro gabbiano (**R**)
- Se tutti adottassero la strategia R non ci sarebbero pesci da rubare
- Se in molti adottano la strategia P, allora rubare diventa conveniente perché meno faticoso
- In questo caso ci aspettiamo di osservare entrambi i comportamenti in una popolazione
- Vari fattori esterni entrano in gioco
  (quanti pesci ci sono, quanti gabbiani ci sono…)



# Esempio 2

| | **P** | **R** |
|---|---|---|
| **P** | $(f(P,P), g(P,P))$ | $(f(P,R), \boldsymbol{g(P,R)})$ |
| **R** | $(\boldsymbol{f(R,P)}, g(R,P))$ | $(f(R,R), g(R,R))$ |

- Guardiamo al caso in cui un gabbiano che pesca incontra un gabbiano che ruba
- Il caso in cui un gabbiano che ruba incontra uno che pesca è analogo, quindi le funzioni di utilità devono coincidere!

## Esempio 2

| | P | R |
|---|---|---|
| P | $(h(P,P), h(P,P))$ | $(h(P,R), h(R,P))$ |
| R | $(h(R,P), h(P,R))$ | $(h(R,R), h(R,R))$ |

- Guardiamo al caso in cui un gabbiano che pesca incontra un gabbiano che ruba
- Il caso in cui un gabbiano che ruba incontra uno che pesca è analogo, quindi le funzioni di utilità devono coincidere!
- $f(R,P) = g(P,R) = h(R,P)$ e il gioco è simmetrico

## Esempio 2

| | P | R |
|---|---|---|
| P | $(h(P,P), h(P,P))$ | $(h(P,R), h(R,P))$ |
| R | $(h(R,P), h(P,R))$ | $(h(R,R), h(R,R))$ |

- Guardiamo al caso in cui un gabbiano che pesca incontra un gabbiano che ruba
- Il caso in cui un gabbiano che ruba incontra uno che pesca è analogo, quindi le funzioni di utilità devono coincidere!
- $f(R,P) = g(P,R) = h(R,P)$ e il gioco è simmetrico

**Definizione**: Un gioco non cooperativo a due giocatori in forma strategica si dice simmetrico se esiste una funzione h tale che

$$f(x,y) = h(x,y) \text{ e } g(x,y) = h(y,x)$$

**Nota**: In un gioco simmetrico gli spazi di strategie dei due giocatori sono gli stessi: $X = Y$

## Considerazioni

- Sia $\varepsilon$ la probabilità del mutante (frequenza relativa)
- L'utilità attesa del non mutante $b^*$ è: $u(b^*) = (1-\varepsilon)\, h(b^*, b^*) + \varepsilon\, h(b^*, b)$
- L'utilità attesa del mutante $b$ è: $u(b) = (1-\varepsilon)\, h(b, b^*) + \varepsilon\, h(b, b)$
- La strategia $b^*$ è evolutivamente stabile se e solo se $u(b) < u(b^*)$ per ogni strategia $b$ e per ogni $\varepsilon$ sufficientemente piccolo

## Considerazioni

- Dunque deve esistere un numero $\delta$ tale che per ogni $\varepsilon < \delta$ si abbia

$$u(b) = (1-\varepsilon)\, h(b, b^*) + \varepsilon\, h(b, b) < u(b^*) = (1-\varepsilon)\, h(b^*, b^*) + \varepsilon\, h(b^*, b),$$

# Considerazioni

- Dunque deve esistere un numero $\delta$ tale che per ogni $\varepsilon < \delta$ si abbia

$$u(b) = (1-\varepsilon)\, h(b, b^*) + \varepsilon\, h(b, b) < u(b^*) = (1-\varepsilon)\, h(b^*, b^*) + \varepsilon\, h(b^*, b),$$

da cui, passando al limite per $\varepsilon \to 0$

$$h(b, b^*) \leq h(b^*, b^*) \text{ per ogni } b$$

# Considerazioni

- Dunque deve esistere un numero $\delta$ tale che per ogni $\varepsilon < \delta$ si abbia

$$u(b) = (1-\varepsilon)\, h(b, b^*) + \varepsilon\, h(b, b) < u(b^*) = (1-\varepsilon)\, h(b^*, b^*) + \varepsilon\, h(b^*, b),$$

da cui, passando al limite per $\varepsilon \to 0$

$$h(b, b^*) \leq h(b^*, b^*) \text{ per ogni } b$$

che è la definizione di equilibrio di Nash!

Un ESS deve essere un equilibrio di Nash…ma non basta!

# Considerazioni

- Infatti, se per qualche $b$ vale

$$h(b, b^*) = h(b^*, b^*)$$

allora la condizione di partenza diventa:

$$\varepsilon\, h(b, b) < \varepsilon\, h(b^*, b),$$

da cui:

$$h(b, b) < h(b^*, b).$$

Cosa significa?


# Considerazioni

- Infatti, se per qualche $b$ vale

$$h(b, b^*) = h(b^*, b^*)$$

allora la condizione di partenza diventa:

$$\varepsilon\, h(b, b) < \varepsilon\, h(b^*, b),$$

da cui:

$$h(b, b) < h(b^*, b).$$

Cosa significa?


Che se l'equilibrio di Nash è debole, due mutanti (strategie non Nash) che si incontrano prendono di meno che non quando si incontrano un mutante e non mutante (una strategia Nash e una non Nash)

# Una vecchia conoscenza…

È un gioco evolutivo con un equilibrio evolutivo!

| | confessa | non confessa |
|---|---|---|
| confessa | (-1, -1) | (-10, 0) |
| non confessa | (0,- 10) | (-5, -5) |


# Un altro esempio

Due animali di una stessa specie si contendono la conquista di una preda.

- Assumiamo che l'utilità di conquistare la preda sia 1.
- Consideriamo due strategie:
  - Aggressiva (falco)
  - Non aggressiva (colomba)

# Un altro esempio

Due animali di una stessa specie si contendono la conquista di una preda.

- Assumiamo che l'utilità di conquistare la preda sia 1.
- Consideriamo due strategie:
  - Aggressiva (falco)
  - Non aggressiva (colomba)
- Se entrambi si comportano da colombe si divideranno la preda ottenendo $\frac{1}{2}$ ciascuno. Se uno si comporta da falco e uno da colomba, il primo prende 1 e il secondo 0. Se entrambi si comportano da falco prenderanno ciascuno $\frac{1}{2} - c$ dove $c$ è il costo del combattimento
- Come andrà a finire?


# Un altro esempio

Due animali di una stessa specie si contendono la conquista di una preda.

- Assumiamo che l'utilità di conquistare la preda sia 1.
- Consideriamo due strategie:
  - Aggressiva (falco)
  - Non aggressiva (colomba)
- Se entrambi si comportano da colombe si divideranno la preda ottenendo $\frac{1}{2}$ ciascuno. Se uno si comporta da falco e uno da colomba, il primo prende 1 e il secondo 0. Se entrambi si comportano da falco prenderanno ciascuno $\frac{1}{2} - c$ dove $c$ è il costo del combattimento

- Come andrà a finire? Dipende tutto da $c$!

# Un altro esempio

| | Falco | Colomba |
|---|---|---|
| Falco | $(\frac{1}{2}-c, \frac{1}{2}-c)$ | (1, 0) |
| Colomba | (0, 1) | $(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$ |

Cerchiamo gli equilibri di Nash in pure:

- Se $c > \frac{1}{2}$, il gioco ha due equilibri $(F, C)$ e $(C, F)$ che non sono evolutivi
- Se $c = \frac{1}{2}$, ci sono tre equilibri di Nash, l'unico evolutivo è $(F, F)$. $F$ è l'unica strategia evolutivamente stabile
- Se $c < \frac{1}{2}$, allora $(F, F)$ è un equilibrio di Nash evolutivo ma inefficiente.


# Strategie miste

Una strategia mista è un numero $p \in [0,1]$. Diciamo che con probabilità $p$ il primo giocatore userà la strategia F e con probabilità $(1-p)$ la strategia C. La stessa cosa per il secondo giocatore, a cui diamo la strategia mista $q$.

Calcoliamo le utilità:

$$f(p,q) = g(q,p) = h(p,q) = \left(\frac{1}{2} - c\right)pq + p(1-q) + \frac{1}{2}(1-p)(1-q) = \frac{p-q+1}{2-cpq}$$

# Strategie miste

- Se $c < \frac{1}{2}$, allora l'unico equilibrio di Nash è in pure $(p = 1, q = 1)$ e corrisponde a giocare sempre la strategia F.
- Se $c = \frac{1}{2}$, tutti i punti del tipo $(1, q)$ e $(p, 1)$ sono equilibri di Nash, ma solo $(p = 1, q = 1)$ è evolutivo
- Se $c > \frac{1}{2}$, allora ci sono tre equilibri di Nash, $(p = 0, q = 1), (p = 1, q = 0)$ e $\left(p = \frac{1}{2c}, q = \frac{1}{2c}\right)$. Solo il terzo è evolutivo.


# Applicazioni