

POLITECNICO DI MILANO

Facoltà di Ingegneria Civile, Ambientale e Territoriale

Corso di Laurea in Ingegneria per l'Ambiente e il Territorio



Evoluzione della biodiversità nei
sistemi risorsa-consumatore:
uno studio modellistico

Relatore:

Prof. Sergio RINALDI

Correlatore:

Prof. Fabio DERCOLE

Tesi di Laurea di:

Pietro Landi

Matricola 735641

Anno Accademico 2009-10

Indice

1	Introduzione	1
1.1	Origine della teoria evolutiva	1
1.2	Cenni di teoria evolutiva	3
1.2.1	Mutazioni	3
1.2.2	Selezione	4
1.2.3	Evoluzione	6
1.2.4	Nascita della biodiversità	9
1.2.5	Estinzione evolucionistica	11
1.3	Approcci modellistici	12
2	<i>Adaptive Dynamics</i>	15
2.1	Descrizione e ipotesi	15
2.2	Comunità evolvente	18
2.3	Modello residenti-mutanti	19
2.4	L'invasione implica la sostituzione?	23
2.5	L'equazione canonica dell' <i>Adaptive Dynamics</i>	29
2.5.1	Riassunto schematico	31
2.6	Diagrammi di stato evolucionistici	32
2.7	Condizioni di <i>branching</i> evolucionistico	34
3	Coevoluzione di un sistema risorsa-consumatore	37
3.1	Modello di coevoluzione (1risorsa/1consumatore)	38
3.1.1	Modello residenti	39
3.1.1.1	Dipendenza dei parametri dai tratti	39
3.1.2	Modello residenti-mutanti	45

3.1.3	<i>Equazione canonica</i>	46
3.1.4	Condizioni di <i>branching</i>	47
3.2	Modello di coevoluzione (2risorse/1consumatore)	48
3.2.1	Modello residenti	48
3.2.2	Modello residenti-mutanti	49
3.2.3	<i>Equazione canonica</i>	51
3.2.4	Condizioni di <i>branching</i>	52
3.3	Modello di coevoluzione (2risorse/2consumatori)	53
3.3.1	Modello residenti	53
3.3.2	Modello residenti-mutanti	54
3.3.3	<i>Equazione canonica</i>	58
3.3.4	Condizioni di <i>branching</i>	59
3.4	Analisi numerica	60
3.4.1	Scelta dei parametri	63
3.5	Risultati	64
4	Conclusioni	70
	Bibliografia	74
A	Prima condizione di <i>branching</i>	79

Elenco delle figure

2.1	Lo spazio di stato demografico residenti-mutanti (R, R', C) in tre dimensioni. Subito dopo una mutazione, lo stato del modello residenti-mutanti (2.1) è vicino all'equilibrio (2.10) (volume scuro). Inoltre è rappresentato l'equilibrio (2.12).	24
2.2	Stabilità degli equilibri (2.10) e (2.12) del modello residenti-mutanti (2.1). (A) (2.16) positiva: l'equilibrio (2.10) è instabile mentre l'equilibrio (2.12) è stabile. (B) (2.16) negativa: l'equilibrio (2.10) è stabile mentre l'equilibrio (2.12) è instabile. Le frecce puntano nella direzione della dinamica residente-mutante lungo l'autovettore di invasione (segmento tratteggiato (2.15)).	27
2.3	L'invasione implica la sostituzione.	28
2.4	Riassunto schematico delle relazioni fra modello residenti-mutanti (2.1), modello residenti (2.6), le statistiche di mutazione, l' <i>equazione canonica</i> (2.17) dell' <i>Adaptive Dynamics</i> e le corrispondenti dinamiche demografiche ed evolvuzionistiche.	31
2.5	Esempio di diagramma di stato evolvuzionistico. Punti pieni: equilibri evolvuzionistici stabili. Punti semi-pieni: selle evolvuzionistiche. Traiettorie chiuse continue: cicli evolvuzionistici stabili. Traiettorie chiuse tratteggiate: cicli evolvuzionistici instabili. Regioni bianche: <i>viable set</i> , insieme di persistenza a lungo termine. Regioni grigie: <i>unviable set</i> , insieme di estinzione a lungo termine. Segmenti spessi: <i>segmenti di estinzione</i>	33
2.6	Diagramma di stato demografico (R, R', C) del modello residenti-mutanti (2.1) nel caso di <i>branching</i> , con coesistenza fra mutanti e residenti. . .	36

3.1	Competizione intraspecifica: la funzione c_1 , tracciata per $\gamma = 0$	40
3.2	Competizione intraspecifica: la funzione c_2	41
3.3	Competizione intraspecifica: la funzione c , tracciata per $\gamma = 0$	42
3.4	La funzione tangente iperbolica (\tanh) per valori crescenti di α_3 (ciano-giallo-rosso).	43
3.5	Tasso d'attacco: la funzione a	44
3.6	Tempo di manipolazione: la funzione h	45
3.7	Comportamento dei sistemi (1/1), (2/1) e (2/2) al variare dei parametri e, γ	66
3.8	Comportamento dei sistemi (1/1), (2/1) e (2/2) al variare dei parametri e, θ	67
3.9	Comunità terminali al variare dei parametri e, γ ($m \geq n, m \geq 3$). . .	68
3.10	Comunità terminali al variare dei parametri e, θ ($m \geq n, m \geq 3$). . .	68
3.11	Dinamica dei tratti su scala temporale evolutiva, in blu i tratti x_1 e x_2 delle risorse e in rosso i tratti y_1 e y_2 dei consumatori.	69

Elenco delle tabelle

1.1	Analisi comparativa dei vari approcci modellistici.	13
-----	---	----

Sommario

In questo lavoro ci si propone di studiare la coevoluzione di un sistema risorsa-consumatore cercando, in particolare, di capire se risulta possibile che un tale sistema, partendo da una condizione a diversità minima (un'unica forma sia per la risorsa che per il consumatore), possa evolvere autonomamente verso una situazione di diversità elevata, attraverso fenomeni di *branching* alternati della risorsa (che cerca in tal modo di minimizzare la propria cattura da parte del consumatore) e del consumatore (che di conseguenza cerca di massimizzare il consumo di risorsa specializzandosi su di una particolare forma). In tal modo si potrebbe giungere ad un sistema con molteplici forme sia per la risorsa che per il consumatore, in cui viene privilegiata la specializzazione piuttosto che un consumo generalista.

Tale meccanismo può avvenire sia in ambito biologico-ecologico sia in ambiti totalmete differenti, quali ad esempio quello sociale, economico e industriale (ad esempio nello sfruttamento industriale degli stock ittici, nel cui caso si nota appunto una sempre crescente specializzazione della tecnologia per la cattura di ogni singolo stock).

Si affronta il problema con uno studio modellistico, concentrandosi sul caso ecologico di un classico sistema risorsa-consumatore e utilizzando l'approccio dell'*Adaptive Dynamics*, l'unico che fornisce una rigorosa teoria per lo studio del fenomeno del *branching*. Lo studio del modello è condotto tramite simulazioni numeriche rispetto a parametri demografici e ambientali significativi e permette di giungere alla conclusione che i *branching* alternati di risorse e consumatori sono effettivamente possibili.

Nel Capitolo 1 viene introdotta la teoria evolutiva mentre nel Capitolo 2 ci si concentra sull'approccio dell'*Adaptive Dynamics* e sulle condizioni di *branching*. Il Capitolo 3 è dedicato allo studio in parte analitico e in parte numerico del modello e alla presentazione dei risultati ottenuti. Infine nel Capitolo 4 si riassumono le conclusioni a cui si è giunti, si citano alcune possibili varianti modellistiche e le possibili estensioni future.

Capitolo 1

Introduzione

In questo capitolo è ripercorsa la storia della teoria dell'evoluzione e vengono introdotti alcuni concetti molto importanti, fra cui quelli di mutazione e selezione, che risultano essere i processi fondamentali da cui trae origine la dinamica evolutiva. In seguito si accenna a come l'evoluzione possa portare sia all'aumento di diversità sia all'estinzione di alcune forme di vita. In chiusura del capitolo viene presentata una breve rassegna dei possibili approcci modellistici utilizzabili per studiare appunto la dinamica del processo evolutivo.

1.1 Origine della teoria evolutiva

L'idea che gli organismi viventi che popolano il nostro pianeta si siano diversificati fra di loro nel tempo partendo da un'origine comune risale alla filosofia naturalistica degli antichi greci. Fino al XVIII secolo, però, non ci sono stati ulteriori contributi allo sviluppo della teoria evolutiva, in quanto l'idea più diffusa fra gli intellettuali europei era quella di un universo creato già nel suo stato attuale. Durante il Settecento, invece, il lavoro di intellettuali illuministi noti come enciclopedici mostrò, attraverso un procedimento di classificazione sistematica degli organismi viventi all'interno di gruppi, la presenza di caratteristiche strutturali comuni fra i viventi. Tutto ciò portò ad una migliore comprensione del concetto di specie e svelò fondamentali similitudini fra i più disparati organismi. Questi studi minarono alla base la teoria creazionista e spianarono la strada per la teoria evolutiva. Contributi fondamentali arrivarono da George-Louis Leclerc Buffon (1707-1788) e da Erasmus Darwin (1731-1802), nonno

di Charles, che per primo ipotizzò che la vita potesse essersi evoluta a partire da un progenitore comune e pose la questione di come una specie potesse evolvere in un'altra. La prima esplicita teoria evolutiva fu formulata da Jean Baptiste Lamarck (1744-1829), discepolo di Buffon, che introdusse il concetto di ereditarietà. L'ipotesi lamarckiana fu però molto criticata dai naturalisti dell'epoca. A questo punto Charles Darwin (1809-1882) e Alfred Russel Wallace (1823-1913) formularono la teoria evolutiva che viene accettata fino ad oggi. Nel 1858 presentarono separatamente la teoria dell'evoluzione attraverso la *selezione naturale*, sostenendo che

- esistono variazioni individuali in innumerevoli caratteristiche di una popolazione, alcune delle quali possono influire sulla sopravvivenza dell'individuo e sul suo successo riproduttivo;
- esiste probabilmente una componente ereditaria alla base di queste variazioni, ma il processo evolutivo si fonda sulla nascita di nuove forme di organismi, chiamate *mutanti*;
- di generazione in generazione esiste una selezione naturale delle caratteristiche associate ad una maggiore probabilità di sopravvivenza o ad un maggiore successo riproduttivo, la cui frequenza nella popolazione cresce dunque col passare del tempo;
- gli effetti cumulativi delle mutazioni e della selezione naturale, sul lungo periodo, alterano le caratteristiche delle specie da quelle dei loro antenati;
- tutti gli organismi viventi discendono attraverso successive modifiche da un progenitore comune, sviluppando in questo modo somiglianze gerarchiche ricorrenti (Darwin e Wallace (1858)).

Darwin e Wallace combinarono osservazioni sperimentali con la teoria derivata dal lavoro di Thomas Robert Malthus sulla competizione e sulla crescita delle popolazioni (Malthus (1798)). Ebbero un'idea precisa della selezione naturale e della possibilità delle mutazioni. Comunque, non erano consapevoli delle leggi della genetica, scoperte sette anni dopo da Gregor Mendel (1822-1884), che scoprì la natura dell'ereditarietà in unità discrete che successivamente furono chiamate geni (Mendel (1865)) .

Dopo più di un secolo dalla pubblicazione della teoria dell'evoluzione, si può affermare che l'impatto che essa ha avuto sul pensiero è andato ben oltre l'ambito della biologia. Ridotto all'essenziale, il processo evuzionistico può essere descritto da un processo a due passi:

- *innovazione*, cioè la nascita di variazioni;
- *competizione*, che porta alla selezione delle varianti migliori.

Questo paradigma astratto può essere applicato a moltissimi processi e spiegare quindi l'evoluzione di complessi sistemi sia naturali che artificiali, composti da un gran numero di agenti (o unità), ognuno caratterizzato dai propri tratti individuali che vengono trasmessi, con possibili variazioni, alla generazione successiva e selezionati naturalmente o artificialmente tramite l'efficacia rispetto ad un criterio di ottimizzazione. Dopo la rivoluzione darwiniana anche fenomeni totalmente estranei all'ambito biologico (quali reti socio-culturali, economia globale, processi industriali, sistemi tecnologici) possono essere interpretati e studiati come processi evuzionistici (per approfondire si vedano Dawkins (1976), Dawkins (1982) e Dercole e Rinaldi (2008) su cui si basa questo capitolo introduttivo).

1.2 Cenni di teoria evolutiva

1.2.1 Mutazioni

Come Darwin e Wallace per primi capirono, i cambiamenti evuzionistici si basano sulla comparsa di nuove forme di organismi, chiamati mutanti, caratterizzati da variazioni nei loro *fenotipi*¹ rispetto ai loro conspecifici. Questi cambiamenti fenotipici rispecchiano cambiamenti ereditari del materiale genetico dell'organismo, cioè delle *mutazioni*. Cambiamenti fenotipici ereditabili sono stati documentati in moltissimi organismi e per ogni tipo di caratteristica, inclusi l'intelligenza e le strategie comportamentali. Variazioni in tali caratteristiche possono conferire vantaggi o svantaggi

¹Il *genotipo* di un individuo consiste in una particolare realizzazione del *genoma* della propria specie, ed è formato dai cromosomi effettivamente posseduti dall'individuo. Invece una qualsiasi caratteristica individuale determinata dal genotipo prende il nome di *fenotipo*, ed è quindi una caratteristica ereditabile dai genitori ai figli (Li (1955)).

nella competizione per le risorse comuni oppure in termini di sopravvivenza o successo riproduttivo. Le mutazioni risultano il primo passo fondamentale per il processo evolutivo e rappresentano il materiale di base su cui poi agisce la selezione naturale. Da notare, però, che questo non è l'unico modo per immettere una nuova variante in un sistema, dato che tratti diversi possono anche provenire dall'esterno, tramite un processo di immigrazione. Comunque ciò avvenga, i nuovi tratti riguardano sempre un unico individuo o una piccola frazione della popolazione. Quindi queste variazioni possono avere un impatto di lungo periodo sul sistema solo se altri processi (per esempio la selezione, si veda Paragrafo 1.2.2) possono portare all'aumento della frequenza del nuovo tratto all'interno della popolazione.

1.2.2 Selezione

Dal punto di vista evolutivo, ciò che importa è l'effetto di una mutazione sul fenotipo dell'individuo mutante. Infatti il comportamento di un individuo nella lotta per la sopravvivenza dipende dalle sue caratteristiche fenotipiche e dalle condizioni ambientali in cui vive. Tali condizioni ambientali consistono in tutti i fattori fisici (come per esempio il clima, l'altitudine, il livello degli oceani, l'inquinamento dell'aria o dell'acqua, ecc.) che definiscono l'*ambiente abiotico*, e in tutti gli individui della stessa o di altre specie che interagiscono con l'individuo considerato, che definiscono l'*ambiente biotico* (Lewontin (1983)). Il comportamento di un individuo continuamente coinvolto nella competizione intra- e interspecifica e in interazioni ambientali dipende quindi dal suo fenotipo, dalle abbondanze e dai fenotipi degli altri individui, e dalle condizioni abiotiche dell'ambiente, che tipicamente fluttuano nel tempo.

Individui con diversi fenotipi rispetto a quelli del resto della popolazione possono così avere una diversa probabilità di sopravvivere nell'età riproduttiva (*viability*), un diverso successo riproduttivo o una differente abbondanza della loro progenie (*fertilità*). Come risultato, se immaginassimo un ambiente abiotico costante, senza mutazioni o fenomeni di immigrazione, allora la dinamica demografica della popolazione tenderà a promuovere il fenotipo che si adatta meglio a tali condizioni, che nel lungo periodo arriverà a dominare l'intera popolazione. Quindi sotto queste ipotesi la selezione risulta essere un processo dinamico autonomo, e porterà il sistema verso

un regime, che può essere stazionario come non stazionario (ciclico o addirittura *caotico*, si veda Turchin (2003)). Questi regimi corrispondono agli *attrattori* del processo dinamico, in quanto attraggono gli stati vicini.

Avvicinandosi ad un attrattore, alcuni fenotipi potrebbero scomparire dalla comunità, in quanto gli individui che li presentano sono eliminati da individui più competitivi. Quando si raggiunge un attrattore i fenotipi che coesistono nella popolazione prendono il nome di *residenti*, come il gruppo di individui che li presenta. Se una popolazione è costituita da individui che presentano tutti un unico fenotipo residente allora viene detta *monomorfica*. In realtà, la selezione potrebbe essere interrotta da una mutazione, dall'immigrazione o da una perturbazione dell'ambiente abiotico, tutti eventi che non permetterebbero al sistema di raggiungere un attrattore. Comunque, nella maggioranza dei casi, i tempi fra due mutazioni successive oppure fra perturbazioni ambientali risultano essere talmente lunghi da permettere alla selezione di portare il sistema su di un attrattore e quindi definire il gruppo residente della popolazione.

La scala temporale in cui agisce la selezione viene definita *scala temporale demografica*. Analogamente anche la dinamica guidata dalla selezione e gli attrattori a cui tende il sistema prendono il nome di *demografici*. In letteratura spesso si usa anche l'aggettivo *ecologico*, in quanto l'ecologia studia appunto gli organismi viventi su una scala temporale per cui le mutazioni e le perturbazioni esterne possono essere trascurate (si veda ad esempio Roughgarden (1983)).

Per comodità, nel contesto biologico si usa il termine *fitness*² per indicare l'abilità di sopravvivere e di riprodursi. Quantitativamente, la *fitness* di un individuo è definita come l'abbondanza della sua progenie nella prossima generazione, oppure come il tasso di crescita procapite del gruppo di individui caratterizzati dal medesimo fenotipo (cioè la variazione di abbondanza nell'unità di tempo rispetto all'abbondanza totale). Queste due definizioni (la prima per un approccio a tempo discreto e la seconda per uno a tempo continuo) affermano che l'abbondanza degli individui caratterizzati da un particolare tratto fenotipico crescerà, in un dato istante, se la *fitness* associata risulta essere rispettivamente maggiore dell'unità oppure positiva.

²Si è deciso di mantenere alcuni termini in lingua originale in quanto in letteratura non è ancora presente un termine equivalente in italiano.

Questo approccio quantitativo risulterà fondamentale per la modellizzazione della dinamica evolutiva (si veda Capitolo 2).

Come discusso nel Paragrafo 1.2.1, una mutazione appare generalmente in un singolo individuo o in una piccolissima frazione del gruppo residente. Mutazioni svantaggiose riducono la sopravvivenza e il successo riproduttivo degli individui mutanti, cosicché essi saranno eliminati nella competizione con gli individui residenti. Questo è un'altro ruolo fondamentale della selezione, cioè tenere sotto controllo caratteristiche indesiderate e svantaggiose per gli individui. Al contrario, mutazioni che determinano dei vantaggi agli individui che le manifestano verranno selezionate, facendo aumentare l'abbondanza del gruppo mutante. Comunque, nelle fasi iniziali, in cui le abbondanze risultano scarse, questi mutanti affrontano il rischio di estinzioni accidentali e potrebbero non riuscire ad invadere la popolazione e sostituire il gruppo residente. Quando la mutazione è appena comparsa la *fitness* dei mutanti prende il nome di *fitness di invasione* (Metz *et al.* (1992)), e il suo valore fornisce un'indicazione quantitativa del fatto per cui ci siano vantaggi o svantaggi per i suoi portatori. Come si vedrà nel Paragrafo 1.2.3, il processo evolutivo continua finché esistono dei tratti fenotipici che influenzano in modo favorevole la *fitness* dei mutanti che riescono a sfuggire ad estinzioni accidentali diventando i nuovi individui residenti.

1.2.3 Evoluzione

Intuitivamente, si potrebbe definire la dinamica evolutiva come la dinamica di lungo periodo delle distribuzioni fenotipiche di popolazioni interagenti fra loro. Se ci sono più popolazioni di specie diverse che interagiscono fra loro (per esempio con rapporti di predazione, simbiosi, competizione per risorse comuni, ecc.), molto probabilmente l'evoluzione di una popolazione influirà sull'evoluzione di tutte le altre, quindi deve essere studiata la loro *coevoluzione* (Futuyma e Slatkin (1983), Thompson (1994)).

L'evoluzione naturale risulta quindi dalla combinazione del processo di mutazione (la cui probabilità risulta tipicamente dell'ordine di uno su un milione sulla scala temporale demografica) e della selezione naturale, che avviene tramite interazioni

di predazione, simbiosi, competizione per risorse comuni, sfruttamento di nicchie ecologiche, risultando quindi un fenomeno molto lento e graduale.

Fino a questo punto sono stati considerati fenotipi che influenzano la demografia delle popolazioni coevolventi, tramite la *fitness* di invasione degli individui mutanti, e si è visto come l'evoluzione derivi dalla combinazione dei processi di mutazione e selezione delle varianti migliori (rispetto a qualche criterio). Fenotipi con effetto sulla *fitness* sono in grado di adattarsi alle condizioni ambientali e quindi si dicono *adattativi* (o *adattivi*). In linea di principio, però, possono anche esserci fenotipi che non influenzano la *fitness*, oppure mutazioni che non hanno effetto sul fenotipo. Questi fenotipi non subiscono alcuna pressione evolutiva da parte del meccanismo della selezione naturale, quindi la loro evoluzione segue le regole della *deriva genetica*. Quindi si possono distinguere due tipi diversi di evoluzione:

- processi di mutazione e selezione, che coinvolgono fenotipi che hanno un'influenza sulla *fitness* degli individui;
- deriva genetica dei fenotipi che non influenzano la *fitness* degli individui.

Da notare che gli individui affetti da mutazioni e quindi da diversi fenotipi sono presenti inizialmente con abbondanze molto piccole, quindi senza la forza della selezione la probabilità di incorrere in una estinzione accidentale risulta essere molto elevata. Quindi la deriva genetica è un processo ancora più lento e tipicamente dominato dal processo di mutazione-selezione.

A questo punto è conveniente identificare due diverse scale temporali:

- scala temporale demografica (o ecologica) in cui agisce la selezione;
- scala temporale *evoluzionistica*, per la quale gli effetti di successive mutazioni e selezione della variante migliore risultano apprezzabili.

Infatti, come si è visto nel Paragrafo 1.2.2, il tempo che intercorre fra due successive mutazioni risulta essere sufficientemente lungo da permettere alla selezione di portare il sistema su di un attrattore e di definire quindi il gruppo residente. Più precisamente, se una mutazione porta dei vantaggi ai suoi portatori e se questi ultimi sono in grado di sfuggire ai meccanismi di estinzione accidentale, allora la selezione

porta il sistema su di un nuovo attrattore, in cui i mutanti sono diventati residenti. Nel caso contrario, i mutanti spariscono e il sistema torna sull'attrattore precedente.

In questo modo, nel caso ideale di mutazioni molto rare, si può definire come *dinamica evoluzionistica* la sequenza degli attrattori visitati dalla dinamica demografica. Con queste ipotesi le due scale temporali risultano completamente separate. Inoltre le mutazioni, oltre ad essere rare sulla scala temporale demografica, hanno spesso piccoli effetti sui fenotipi, cosicché la dinamica evoluzionistica risulta essere lenta e dolce. Immaginando una sequenza di mutazioni con piccoli effetti sui fenotipi e assumendo che ogni volta il gruppo mutante risulti avvantaggiato, sostituendo quindi il gruppo residente, è possibile tracciare una traiettoria evoluzionistica. In un dato istante sulla scala temporale evoluzionistica, si può definire uno spazio dei tratti fenotipici, con un asse per ogni tratto del gruppo residente. Quindi lo stato evolutivo attuale corrisponde ad un punto in questo spazio, che lentamente si muove durante il processo evolutivo, cioè mano a mano che un gruppo mutante sostituisce il gruppo residente. Si noti che la dimensione dello spazio dei tratti cambia ogni volta che un nuovo gruppo residente compare nella comunità oppure un vecchio gruppo residente sparisce a favore di uno mutante.

Come si vedrà nel Capitolo 2, queste ipotesi semplificative sono alla base di molti approcci modellistici delle dinamiche evolutive, e nonostante possano sembrare delle semplificazioni esagerate della realtà, si vedrà che permetteranno comunque una descrizione delle dinamiche demografiche ed evolutive che almeno qualitativamente possono fornire intuizioni molto utili sulla reale dinamica del sistema.

Come per la dinamica demografica (si veda Paragrafo 1.2.2), è possibile anche studiare gli attrattori della dinamica evoluzionistica. Comunque, il processo evolutivo risulta essere non autonomo, in quanto dipende da particolari sequenze di mutazioni e sulle fluttuazioni dell'ambiente abiotico. Nonostante ciò, nella presente trattazione le caratteristiche abiotiche dell'ambiente verranno supposte costanti, non solo per semplificare la trattazione analitica ma anche per focalizzare sugli effetti evolutivi dovuti a cause endogene del sistema e del processo di mutazione-selezione, trascurando le cause esogene. In questo modo, l'evoluzione può essere studiata come un processo dinamico autonomo e i risultati ottenuti restano comunque validi se le variazioni esogene dell'ambiente abiotico risultano avere frequenze non comparabili con quelle demografiche ed evoluzionistiche e se si interpretano i risultati come una

media di tutte le possibili realizzazioni del processo mutazionale. Quindi la dinamica evolutiva tenderà ad attrattori stazionari o non stazionari (periodici o caotici), inoltre esiste anche la possibilità di attrattori multipli, il che rende i risultati a lungo termine dell'evoluzione dipendenti dallo stato evolutivo ancestrale (Dercole e Rinaldi (2008)).

1.2.4 Nascita della biodiversità

Una delle ipotesi su cui si basa la teoria evolutiva è quella per cui tutti gli organismi viventi sono i discendenti di molecole organiche auto-replicanti che si formarono a partire da sostanze inorganiche più di tre miliardi di anni fa. Le successive forme di vita sono state prodotte dalla selezione naturale delle mutazioni migliori per adattarsi all'ambiente. Finora è stato spesso usato il concetto di *specie* senza averne dato una definizione precisa. Comunque, nella maggior parte dei casi, una specie può essere definita come un gruppo di organismi morfologicamente e geneticamente simili fra loro, isolati da altri gruppi e che (quando la riproduzione è di tipo sessuale) sono capaci di incrociarsi fra loro generando prole fertile (Mayr (1942)). Per le specie a riproduzione sessuale quindi la distinzione risulta essere abbastanza semplice, mentre per quelle asessuate bisogna fare affidamento su misure di somiglianza.

La formazione di nuove specie, chiamata *speciazione*, è certamente uno dei problemi centrali della teoria evolutiva e anche uno dei più ricercati (si vedano ad esempio Hutchinson (1959), Maynard Smith (1966), Felsenstein (1981), Kawecki (1996), Dieckmann *et al.* (2004)). Il fenomeno della speciazione avviene attraverso la divergenza genetica e fenotipica di popolazioni conspecifiche che si adattano a diverse nicchie ambientali nello stesso o in diversi habitat. Nel caso di specie sessuate, la divergenza deve essere tale da generare alcuni ostacoli all'incrocio (incompatibilità morfologiche o strutturali, sterilità degli ibridi, differenti preferenze di habitat oppure diversi periodi, siti e rituali di accoppiamento).

Il meccanismo tradizionalmente accettato dalla comunità scientifica (proposto da Darwin), prevede che due popolazioni di una data specie vengano isolate geograficamente e seguano poi due percorsi evolutivi diversi. Visto che diverse pressioni selettive e diverse derive genetiche possono accadere in ambienti diversi, le popolazioni isolate possono diventare due specie separate. Questa forma di speciazione

è detta *allopatrica* quando le due popolazioni vengono isolate geograficamente da barriere naturali o artificiali, oppure *parapatrica* quando evolvono verso l'isolamento geografico sfruttando diverse nicchie di habitat adiacenti. Nonostante questi meccanismi siano supportati da moltissime osservazioni per cui varianti della stessa specie (candidate a diventare specie separate) spesso occupano territori diversi, resta il fatto che l'ingrediente principale, cioè l'isolamento geografico, appare in qualche modo come un fattore esogeno piuttosto che come una conseguenza propria del processo evolutivo.

Un diverso meccanismo di speciazione, chiamata *simpatrica* (Maynard Smith (1966)), considera invece popolazioni nella stessa zona geografica. In questo caso l'ingrediente principale è una pressione selettiva che favorisca fenotipi agli estremi di un range di polimorfismo. Questa cosiddetta *disruptive selection* può risultare, per esempio, dalla competizione per nicchie ambientali alternative, dove la specializzazione per una nicchia specifica può essere vantaggiosa rispetto al fatto di essere generalisti. Sotto l'effetto di una *disruptive selection* una specie monomorfa può diventare dimorfa rispetto ad un certo fenotipo: questo fenomeno prende il nome di *branching evolutivo*. La popolazione monomorfa si divide in due gruppi residenti inizialmente molto simili fra loro, che successivamente divergono seguendo percorsi evolutivi separati (*branches*), ognuno guidato dalle proprie mutazioni. Nello spazio dei tratti, una traiettoria evolutiva si avvicina ad un equilibrio, chiamato *punto di branching*; a questo punto lo spazio dei tratti acquista una nuova dimensione, cioè il tratto che caratterizza il nuovo gruppo residente (Dercole e Rinaldi (2008)).

Ciò che rende molto interessante il fenomeno del *branching* evolutivo sta appunto nel fatto che esso fornisce una spiegazione autonoma ed evolutiva per il processo di speciazione, senza dover ricorrere a cause esogene come l'isolamento geografico. Comunque va notato che il *branching* evolutivo favorisce un maggiore polimorfismo dei fenotipi di una certa popolazione e quindi può essere alla base di un possibile fenomeno di speciazione.

1.2.5 Estinzione evoluzionistica

Si è visto come il meccanismo di speciazione possa dare una spiegazione evoluzionistica alla diversità della vita. Eppure stime sul numero di specie nella storia (Wilson (1988)), mostrano che la biodiversità attuale è il risultato di un piccolo surplus di generazione di nuove specie rispetto alla perdita di specie, quindi le cause di queste estinzioni sono tanto importanti quanto quelle della speciazione.

Nella storia della vita, infatti, sono anche esistiti periodi di diminuzione della biodiversità, in cui le estinzioni erano quindi maggiori delle speciazioni, fra cui spiccano le cinque estinzioni di massa (Raup e Sepkoski (1982)). A parte queste estinzioni di massa, quasi sicuramente causate da catastrofi naturali a scala globale, esistono anche moltissime altre evidenze di fenomeni di estinzioni minori. Comunque, anche se causate da eventi catastrofici, queste estinzioni non sono dei processi casuali. Infatti sono conseguenza di un rapido cambiamento delle condizioni abiotiche dell'ambiente sulla scala temporale evoluzionistica, che genera un transitorio evolutivo nel quale le specie cercano di adattarsi alle nuove condizioni. Alcune possono non esserci riuscite, quindi risulta corretto parlare di *estinzione evoluzionistica*.

Come è già stato osservato (si veda Paragrafo 1.2.3), la coevoluzione delle popolazioni cambia l'ambiente biotico in cui esse vivono, che a sua volta influenza la loro evoluzione. Quindi, come un cambiamento delle condizioni abiotiche può portare all'estinzione di alcune specie, allora questo può valere anche per un cambiamento delle condizioni biotiche. In altre parole, la coevoluzione di più popolazioni all'interno di un ambiente abiotico costante può portare i fenotipi di alcune di queste popolazioni verso valori per i quali tali popolazioni non possono sopravvivere. Il fatto che l'evoluzione possa autonomamente portare all'estinzione fu addirittura intuito già da Darwin, che osservò che il processo di mutazione-selezione favorisce fenotipi favorevoli ai singoli individui, ma che sul lungo periodo possono rivelarsi sconvenienti o addirittura dannosi per la popolazione.

Recentemente la possibilità di un'evoluzione verso l'estinzione in un ambiente abiotico costante è stata studiata teoricamente (Matsuda e Abrams (1994), Gyllenberg e Parvinen (2001), Dieckmann e Ferrière (2004), Parvinen (2005)) e sono stati individuati tre meccanismi fondamentali:

- il primo, chiamato *evolutionary runaway*, è presente quando la selezione porta

i fenotipi verso valori per cui la popolazione è presente con basse abbondanze, aumentando così il rischio di un'estinzione accidentale.

Gli altri due meccanismi si basano sul fatto che la regione dello spazio dei tratti che permette una coesistenza di tutte le popolazioni coevolventi è tipicamente limitata da una frontiera di estinzione, dato che valori estremi dei fenotipi sono solitamente morfologicamente e/o fisiologicamente incompatibili con le condizioni abiotiche e biotiche dell'ambiente. Nel corso dell'evoluzione l'abbondanza della popolazione può gradualmente annullarsi avvicinandosi alla frontiera di estinzione, oppure può persistere con valori elevati anche nelle vicinanze della frontiera e improvvisamente collassare (sulla scala temporale demografica) quando si raggiunge effettivamente tale frontiera, come spesso capita in molti sistemi in cui è necessaria una certa soglia per la sopravvivenza. Quindi

- nel primo caso si ha a che fare con un fenomeno detto *evolutionary murder*, in quanto il tasso di variazione fenotipica della popolazione (essendo proporzionale al numero dei mutanti generati nell'unità di tempo) si annulla gradualmente insieme all'abbondanza stessa della popolazione. Quindi il confine di estinzione viene raggiunto a causa dell'evoluzione delle altre popolazioni coevolventi, che si comportano quindi come assassini;
- al contrario, nel secondo caso, chiamato *evolutionary suicide*, la popolazione stessa evolve attivamente verso l'auto-distruzione, cioè i mutanti vicini al confine di estinzione sono comunque avvantaggiati rispetto agli individui residenti, anche se sono sempre più vicini all'estinzione. Ciò che è vantaggioso per l'individuo si rivela quindi essere disastroso per la popolazione.

La sottile differenza fra questi tre meccanismi è difficile da osservare nei dati sperimentali, eppure questo approccio teorico resta comunque molto importante in quanto permette di mostrare concettualmente che l'evoluzione è anche in grado di distruggere autonomamente delle specie.

1.3 Approcci modellistici

Il processo evolutivo risulta essere talmente complesso che una descrizione dettagliata risulta praticamente impossibile. Ogni modello matematico prende in considera-

approccio	geno- tipi	feno- tipi	breve periodo	lungo periodo	perc. evol.	mod. deter.	mod. stoc.
population genetics*	✓		✓			✓	✓
individual-based evolut. models	✓	✓	✓	✓	✓		✓
quantitative genetics		✓	✓			✓	
evolutionary game theory		✓				✓	
replicator dynamics		✓	✓			✓	
fitness landscapes		✓		✓		✓	
Adaptive Dynamics		✓		✓	✓	✓	✓

*formulazione classica: distribuzioni genotipiche di breve periodo.

Tabella 1.1: Analisi comparativa dei vari approcci modellistici.

zione alcuni meccanismi rilevanti e trascura gli altri. Il *trade-off* fra il realismo e la possibilità di un'analisi matematica ha prodotto una grande varietà di approcci, ognuno concentrato su aspetti diversi del processo evolutivo. Anche una netta distinzione fra i vari modelli è difficile, in quanto spesso le ipotesi si sovrappongono. Come in Dercole e Rinaldi (2008) in questo lavoro vengono citati sette diversi approcci:

- *population genetics* (Fisher (1930), Wright (1931), Haldane (1932));
- *individual-based evolutionary models* (Bolker e Pacala (1997), Dieckmann e Law (2000), Grimm e Railsback (2005));
- *quantitative genetics* (Bulmer (1980), Falconer (1989));
- *evolutionary game theory* (Maynard Smith e Price (1973), Nash (1950), von Neumann e Morgenstern (1953));
- *replicator dynamics* (Taylor e Jonker (1978), Schuster e Sigmund (1983));

- *fitness landscapes* (Levins (1968), Leon (1974), Metz *et al.* (1992));
- *Adaptive Dynamics* (Dieckmann e Law (1996), Metz *et al.* (1996), Geritz *et al.* (1997)).

La scelta di uno di questi approcci dipende dal livello di descrizione che si desidera, dalle particolari domande a cui si cerca di rispondere e dagli strumenti tecnologici di analisi disponibili per raggiungere i propri scopi. Da un punto di vista biologico, i principali aspetti distintivi riguardano l'approccio basato sui genotipi o sui fenotipi, la scala temporale (si veda Paragrafo 1.2.3) e la capacità di predire il percorso evolutivo della comunità in esame. Al contrario, da un punto di vista tecnico, il principale discriminante è fra modelli stocastici e modelli deterministici. Si veda la Tabella 1.1 per un'analisi comparativa degli approcci modellistici citati, rispetto agli aspetti sia biologici sia puramente tecnici.

Capitolo 2

Adaptive Dynamics

In questo capitolo viene presentato l'approccio dell'*Adaptive Dynamics*, con il quale viene condotto questo studio. Si parte con una descrizione generale di tale approccio e delle ipotesi sulle quali è basato, per continuare poi con una parte più specifica che descrive matematicamente come si possa arrivare alla formulazione del modello evuzionistico (*equazione canonica*). Questa parte fa già riferimento al caso studiato in questo lavoro, cioè quello di un sistema risorsa-consumatore. Infine vengono introdotte le condizioni di *branching* evuzionistico, fondamentali per lo scopo che ci siamo prefissi.

2.1 Descrizione e ipotesi

La frontiera degli approcci dinamici basati sui fenotipi è rappresentata dall'*Adaptive Dynamics* (Dieckmann e Law (1996), Metz *et al.* (1996), Geritz *et al.* (1997), Dercole e Rinaldi (2008)), che fornisce le *fitness* prendendo esplicitamente in considerazione le interazioni demografiche fra residenti e mutanti. Ciò permette anche di identificare le condizioni per le quali un tratto residente venga rimpiazzato da uno mutante (*invasion implies substitution theorem*, Dercole e Rinaldi (2008)). Inoltre vengono formalmente spiegati anche i fenomeni del *branching evuzionistico* (si veda Paragrafo 1.2.4) e dell'*estinzione evuzionistica* (si veda Paragrafo 1.2.5), che sono necessari nel presente studio.

Con questo approccio i dettagli genetici vengono ignorati tramite la separazione delle scale temporali (si veda Paragrafo 1.2.3), che permette anche l'uso di modelli

demografici asessuati (Dercole e Rinaldi (2008)). In tal modo, quando si verifica una mutazione, il sistema demografico può essere considerato a regime. Inoltre la competizione fra le popolazioni residenti e quelle mutanti è esplicitamente descritta dal *modello residenti-mutanti*, un sistema di Equazioni Differenziali Ordinarie (EDO) che descrive la dinamica delle popolazioni residenti e mutanti per ogni valore dei tratti considerati. In assenza di mutanti tale modello degenera nel *modello residenti*, che definisce la regione dello spazio dei tratti in cui tutte le popolazioni residenti coesistono sulla scala temporale demografica (*insieme di evoluzione*). Se la dinamica evolutiva spinge i tratti verso la frontiera di questa regione (si veda Paragrafo 1.2.5), almeno una popolazione residente si estinguerà.

L'uso di modelli demografici deterministici è giustificato quando le popolazioni sono abbondanti, cioè in assenza di rischio di estinzione accidentale (per esempio tramite il meccanismo della *stocasticità demografica*). Chiaramente questo non è il caso di una popolazione mutante inizialmente molto scarsa (si veda Paragrafo 1.2.1), quindi il modello residenti-mutanti può essere applicato per prevedere la dinamica di popolazioni mutanti che siano sfuggite al rischio di un'estinzione accidentale. Le mutazioni sono descritte come un processo stocastico e ogniqualvolta una mutazione si presenta viene calcolata la probabilità di sfuggire ai meccanismi di estinzione accidentale tramite la probabilità che i mutanti hanno di raggiungere una soglia di abbondanza che garantisca la loro sopravvivenza. In tal modo la dinamica evolutiva risulta essere il prodotto di una sequenza di sostituzioni successive da parte dei mutanti a danno dei residenti, e può quindi essere descritta nello spazio dei tratti da un modello di tipo *random walk*. La nascita di un nuovo tratto residente si verifica quando una popolazione mutante sfugge all'estinzione accidentale e coesiste con i residenti, diventando essa stessa residente (*branching* evolutivistico). Al contrario un'estinzione evolutivistica si verifica ogniqualvolta l'evoluzione porta all'estinzione di una popolazione residente, riducendo così il numero dei tratti residenti e quindi la dimensione dello spazio dei tratti. Fatto molto importante, è stato dimostrato che un tale modello (formato da una descrizione individuale stocastica delle mutazioni e dal modello residenti-mutanti) converge per valori molto bassi delle probabilità di mutazione (Champagnat *et al.* (2001)). Quindi l'*equazione canonica* dell'*Adaptive Dynamics* (Dieckmann e Law (1996)) descrive, tramite un sistema di EDO (una per ogni tratto considerato), l'evoluzione di lungo periodo del valore dei tratti fenotipici

che caratterizzano una certa comunità, nel caso di mutazioni rare ed infinitesime.

Per derivare il sistema dell'*equazione canonica* è necessario fare affidamento sull'*invasion implies substitution theorem*, che è stato dimostrato per le seguenti condizioni:

1. l'eterogeneità spaziale e fisiologica delle popolazioni non è descritta, cosicché il modello residenti-mutanti risulta composto da un'equazione per ogni popolazione;
2. coesistenza stazionaria delle popolazioni residenti;
3. la comunità è formata da
 - (a) una singola popolazione residente caratterizzata da mutazioni indipendenti su vari tratti, oppure
 - (b) varie popolazioni residenti caratterizzate da mutazioni indipendenti su di un unico tratto.

Queste condizioni non risultano però valide agli equilibri dell'*equazione canonica*. Quindi, quando si raggiunge un tale punto, è necessaria un'ulteriore analisi del modello residenti-mutanti. Esistono specifiche condizioni analitiche per stabilire se la coesistenza di mutanti e residenti sia possibile e, in caso positivo, se i tratti inizialmente simili siano sottoposti a una *disruptive selection* e tendano quindi a diversificarsi. In tal caso l'equilibrio in questione è un punto di *branching*: la popolazione mutante coesiste con i residenti e i tratti divergono seguendo la dinamica descritta da una *equazione canonica* caratterizzata da una dimensione in più (si vedano Paragrafo 1.2.4 e Geritz *et al.* (1998)). In questo modo una popolazione inizialmente monomorfa si trasforma in una dimorfa, aumentando la biodiversità della comunità.

Quindi le traiettorie evolutivistiche prodotte dall'*equazione canonica* possono portare a regimi evolutivistici stazionari (che possono essere punti terminali oppure punti di *branching*), regimi evolutivistici non stazionari (ciclici o caotici) o a casi di estinzione evolutiva.

2.2 Comunità evolvente

Nel presente lavoro si considera una comunità composta da più popolazioni residenti con individui caratterizzati da un unico tratto fenotipico adattativo continuo (condizione 3b del Paragrafo 2.1). Si immagina che questo tratto possa essere descritto da una variabile reale mappata nel valore fenotipico attraverso una opportuna trasformazione (eventualmente non lineare). In questo modo è possibile considerare i tratti come adimensionali.

Ogni popolazione è un gruppo omogeneo di individui appartenenti alla medesima specie e con il medesimo valore del tratto. Alcune delle popolazioni residenti possono essere conspecifiche, ma caratterizzate da un diverso valore del tratto o *forme*. Specie presenti con un'unica forma si dicono *monomorfe*, mentre specie presenti con più forme prendono il nome di *polimorfe* (o *dimorfe* nel caso di due forme). In tal modo specie monomorfe sono rappresentate da una singola popolazione residente, mentre specie polimorfe sono composte da più popolazioni residenti, una per ogni forma.

La dinamica evolucionistica è il risultato di un processo di innovazione (le mutazioni), che introducono nella comunità popolazioni caratterizzate da un nuovo valore del tratto fenotipico, e di un processo di competizione (la selezione), che regola la dinamica della comunità sulla scala dei tempi demografici. Darwin per primo capì che le popolazioni più adatte a sopravvivere e a riprodursi avrebbero dominato la comunità e chiamò *selezione naturale* il processo demografico che porta alla dominanza della popolazione più adatta (si veda Capitolo 1).

La selezione naturale viene descritta da modelli demografici deterministici, senza dettagli spaziali o fisiologici (si veda Paragrafo 2.1). In tal modo tutti gli individui di una popolazione sono identici e uniformemente distribuiti in un habitat omogeneo, cosicché ogni popolazione è totalmente descritta dalla sua abbondanza e dal valore assunto dal tratto fenotipico che la caratterizza.

Le mutazioni vengono considerate come un processo che influenza il valore di un unico tratto. La popolazione mutante risulta quindi identificata dallo stesso tratto che caratterizza la popolazione residente ma con un valore leggermente diverso. Dopo ogni mutazione, la popolazione mutante è presente con un basso valore di abbondanza, ma ha il potenziale per potersi diffondere nella comunità e sostituire i

residenti. Visto che le mutazioni sono fenomeni molto rari sulla scala temporale demografica, la selezione ha il tempo necessario, fra una mutazione e la successiva, per agire sulla comunità, portarla a regime e definire quindi il nuovo gruppo residente. Così è possibile focalizzarsi sulle conseguenze di una singola mutazione per volta.

Viene introdotta ora la notazione usata nel presente lavoro. Ci si ispira a Dercole e Rinaldi (2008), ma piuttosto che fornire una descrizione generale ci si riferisce direttamente al caso dei sistemi risorsa-consumatore. In particolare, quindi, si indica l'abbondanza della risorsa con R e quella del consumatore con C . A sua volta il valore del tratto fenotipico che caratterizza la risorsa viene indicato con x , mentre quello del consumatore con y . Quando si verifica una mutazione, il tratto leggermente diverso della popolazione mutante e la sua abbondanza vengono indicati con un'apice, per esempio nel caso in cui sia la risorsa a subire una mutazione si indica con x' il tratto e con R' l'abbondanza dei mutanti. Analogamente, se la mutazione coinvolge il consumatore, si indica con y' il tratto e con C' l'abbondanza della popolazione mutante. D'ora in avanti, per alleggerire la notazione, si considera il caso in cui sia la risorsa a mutare, quindi in caso di mutazione la comunità sarà composta da due popolazioni residenti (la risorsa e il consumatore) e da una mutante (la risorsa). La notazione che ne deriva è analoga anche nel caso di mutazione del consumatore, è sufficiente invertire R con C e x con y .

2.3 Modello residenti-mutanti

La demografia delle popolazioni è regolata dalle interazioni dei singoli individui con l'ambiente circostante, inteso sia come componente abiotica che biotica. La componente biotica è rappresentata dall'intera comunità risorsa-consumatore ed è quindi rappresentata dalle abbondanze R , R' e C dei residenti e dei mutanti e da un insieme di parametri demografici che possono dipendere dal tratto degli individui.

I tassi di crescita \dot{R} , \dot{R}' e \dot{C} delle popolazioni residenti e mutanti sono quindi funzione di tutte le abbondanze R , R' e C e di tutti i tratti x , x' e y , così come di altri parametri demografici e ambientali costanti che per brevità non verranno comunque mai indicati esplicitamente. Visto che una popolazione è composta da individui identici, la pratica comune è quella di definire il tasso di crescita di una

popolazione quando la sua abbondanza è pari all'unità, ovvero il tasso di crescita procapite.

Si denoti appunto con $f_R(R, R', C, x, x', y)$ il tasso di crescita procapite \dot{R}/R della risorsa residente. Questo tasso di crescita procapite è la differenza tra tasso di natalità procapite e tasso di mortalità procapite, quindi risulta

$$f_R(R, R', C, x, x', y) = b_R(R, R', C, x, x', y) - d_R(R, R', C, x, x', y),$$

dove con $b_R(R, R', C, x, x', y)$ e $d_R(R, R', C, x, x', y)$ si denotano rispettivamente il tasso di natalità e quello di mortalità procapite.

Una volta note le funzioni b_R , d_R e quindi f_R per la risorsa residente, possono essere subito ottenute anche quelle dei mutanti. Infatti residenti e mutanti sono individui conspecifici che differiscono solo nel valore di un tratto, quindi sono coinvolti negli stessi fenomeni di competizione intra- ed interspecifica e di interazioni ambientali descritti dalle medesime funzioni b_R , d_R e f_R . In altre parole, ognuna delle due popolazioni può essere considerata come mutante, se l'altra è considerata residente e viceversa. Risulta quindi sufficiente scambiare gli argomenti delle funzioni, ottenendo $b_R(R', R, C, x', x, y)$, $d_R(R', R, C, x', x, y)$ e $f_R(R', R, C, x', x, y)$.

Per quanto riguarda il consumatore il discorso è del tutto analogo e si indica il suo tasso di crescita procapite con $f_C(R, R', C, x, x', y)$. In questo modo la dinamica demografica della comunità risulta essere data dalle seguenti equazioni:

$$\begin{aligned}\dot{R} &= Rf_R(R, R', C, x, x', y) \\ \dot{R}' &= R'f_R(R', R, C, x', x, y) \\ \dot{C} &= Cf_C(R, R', C, x, x', y),\end{aligned}\tag{2.1}$$

in cui le abbondanze R , R' e C rappresentano le variabili di stato mentre i tratti x , x' e y hanno il ruolo di parametri costanti. Il modello (2.1) prende il nome di *modello residenti-mutanti*.

A questo punto è opportuno mettere in evidenza alcune proprietà delle funzioni f_R e f_C che risulteranno importanti per lo studio del modello residenti-mutanti (2.1). La funzione f_R , per definizione, fornisce il valore del tasso di crescita procapite della popolazione la cui abbondanza e il cui valore del tratto compaiono al primo e al quarto argomento. Se il secondo argomento si annulla, allora f_R non dipenderà

più dal quinto argomento, in quanto la crescita di una popolazione non può essere influenzata dal tratto di una popolazione inesistente, quindi

$$f_R(R, 0, C, x, x', y) = f_R(R, 0, C, x, \cdot, y), \quad (2.2)$$

dove la notazione (\cdot) sta per qualsiasi valore del tratto. Al contrario, se il primo argomento si annulla, il valore di f_R è ancora influenzato dal suo quarto argomento, in quanto la potenzialità di crescita di una nuova popolazione dipende dal valore del suo tratto.

Una seconda proprietà di f_R riguarda il caso di una risorsa residente e una mutante identiche, cioè caratterizzate dallo stesso valore del tratto $x' = x$. In realtà esiste quindi una sola popolazione, caratterizzata dal tratto x , con abbondanza $R + R'$ e tasso di crescita procapite

$$f_R(R + R', 0, C, x, \cdot, y).$$

Infatti, se per ipotesi si volesse suddividere la popolazione in due sottopopolazioni con abbondanze pari a R e R' , risulterebbe

$$\begin{aligned} (\dot{R} + \dot{R}') \Big|_{x'=x} &= R f_R(R, R', C, x, x, y) + R' f_R(R', R, C, x, x, y) \\ &= (R + R') f_R(R + R', 0, C, x, \cdot, y), \end{aligned}$$

che implica che le due sottopopolazioni siano caratterizzate dallo stesso tasso di crescita procapite, in particolare

$$f_R(R, R', C, x, x, y) = f_R(R', R, C, x, x, y)$$

per ogni valore di R e R' , o in modo equivalente

$$f_R(R, R', C, x, x, y) = f_R((1 - \phi)(R + R'), \phi(R + R'), C, x, x, y) \quad (2.3)$$

per $0 \leq \phi \leq 1$. Analogamente, per la funzione f_C si trova che

$$f_C(R, 0, C, x, x', y) = f_C(R, 0, C, x, \cdot, y), \quad (2.4)$$

e in più

$$f_C(R, R', C, x, x', y) = f_C(R', R, C, x', x, y), \quad (2.5)$$

dato che la crescita di un consumatore interagente con due risorse conspecifiche non può dipendere dall'ordine con il quale queste ultime vengono considerate.

In assenza della popolazione mutante quindi il modello residenti-mutanti (2.1) degenera nel *modello residenti*

$$\begin{aligned}\dot{R} &= Rf_R(R, 0, C, x, \cdot, y) \\ \dot{C} &= Cf_C(R, 0, C, x, \cdot, y),\end{aligned}\tag{2.6}$$

che identifica l'attrattore demografico delle popolazioni residenti prima della comparsa della popolazione mutante. Assumendo che per valori appropriati dei tratti x e y il modello (2.6) abbia un equilibrio stabile strettamente positivo, le abbondanze delle popolazioni residenti sono costanti e indicate da

$$R = \bar{R}(x, y) \quad \text{e} \quad C = \bar{C}(x, y),\tag{2.7}$$

e in particolare

$$\begin{aligned}f_R(\bar{R}(x, y), 0, \bar{C}(x, y), x, \cdot, y) &= 0 \\ f_C(\bar{R}(x, y), 0, \bar{C}(x, y), x, \cdot, y) &= 0.\end{aligned}\tag{2.8}$$

Si assume inoltre che l'equilibrio (2.7) sia l'unico attrattore strettamente positivo del modello residenti (2.6) sul quale le popolazioni residenti possano coesistere. Questa condizione, che non è necessaria ma semplifica la trattazione, in seguito potrà essere rilassata. In questo modo la dinamica evolutiva della comunità può essere definita solo nell'insieme aperto χ dello spazio dei tratti (x, y) in cui esiste l'equilibrio (2.7). Tale insieme χ viene definito *insieme di evoluzione* della comunità (si veda Paragrafo 2.1).

L'equilibrio (2.7) è un punto dello spazio demografico (R, C) stabile e strettamente positivo per ogni $(x, y) \in \chi$, mentre attraversando la frontiera di χ esso perde almeno una delle sue proprietà (esistenza, stabilità o positività). Più precisamente, l'equilibrio (2.7) può sparire collidendo con una *sella* strettamente positiva, perdere stabilità dando origine ad un piccolo ciclo limite oppure perdere la positività (e la stabilità) attraversando una faccia dello spazio di stato (R, C) . È dato che tali facce sono degli *invarianti* del modello residenti (2.6), l'unico modo per l'equilibrio (2.7) di attraversarle è tramite la collisione con una sella giacente sulla faccia. Tecnicamente tutti i casi sopra citati sono delle *biforcazioni* e possono quindi essere rivelate dallo studio degli autovalori della *matrice Jacobiana* del sistema (2.6)

valutato all'equilibrio (2.7), ovvero

$$J_r(x, y) = \begin{bmatrix} \bar{R}(x, y) \frac{\partial}{\partial R} f_R(R, 0, \bar{C}(x, y), x, \cdot, y) & \bar{R}(x, y) \frac{\partial}{\partial C} f_R(\bar{R}(x, y), 0, C, x, \cdot, y) \\ \bar{C}(x, y) \frac{\partial}{\partial R} f_C(R, 0, \bar{C}(x, y), x, \cdot, y) & \bar{C}(x, y) \frac{\partial}{\partial C} f_C(\bar{R}(x, y), 0, C, x, \cdot, y) \end{bmatrix} \begin{matrix} R = \bar{R}(x, y) \\ C = \bar{C}(x, y). \end{matrix} \quad (2.9)$$

Essendo l'equilibrio (2.7) stabile, la parte reale degli autovalori della matrice (2.9) risulta essere negativa per $(x, y) \in \chi$. In caso di biforcazione tali autovalori invece si annullano.

2.4 L'invasione implica la sostituzione?

Nel presente paragrafo viene studiata la competizione tra le popolazioni residenti e quelle mutanti. In particolare si cercano le condizioni per le quali la popolazione mutante si diffonda nella comunità (*invasione*) e sostituisca la popolazione residente (*sostituzione*), portando così ad un piccolo passo, da x a x' , nell'evoluzione del valore del tratto affetto dalla mutazione. Le conclusioni a cui si giunge per un modello demografico deterministico (come il modello residenti-mutanti (2.1)), valgono solo se la popolazione mutante, inizialmente presente con abbondanza molto scarsa, riesce a sfuggire alle dinamiche di estinzione accidentale. Se così non fosse, anche se le condizioni di invasione risultassero soddisfatte, la popolazione mutante scomparirebbe lasciando il tratto invariato al suo valore x . Gli effetti dell'estinzione accidentale verranno però discussi nel Paragrafo 2.5.

Appena prima di una mutazione, le popolazioni residenti sono all'equilibrio (2.7) del modello residenti (2.6), o nelle sue vicinanze. Subito dopo la mutazione, le popolazioni residenti e mutante sono quindi vicine all'equilibrio

$$(R, R', C) = (\bar{R}(x, y), 0, \bar{C}(x, y)) \quad (2.10)$$

del modello residenti-mutanti (2.1) (volume scuro in Figura 2.1).

Le facce $R' = 0$ e $R = 0$ dello spazio di stato demografico (R, R', C) sono chiaramente degli invarianti del modello residenti-mutanti (2.1). In particolare, sulla faccia $R' = 0$ il modello (2.1) degenera nel modello residenti (2.6), mentre sulla faccia $R = 0$ si riduce a

$$\begin{aligned} \dot{R}' &= R' f_R(R', 0, C, x', \cdot, y) \\ \dot{C} &= C f_C(0, R', C, \cdot, x', y) \end{aligned} \quad (2.11)$$

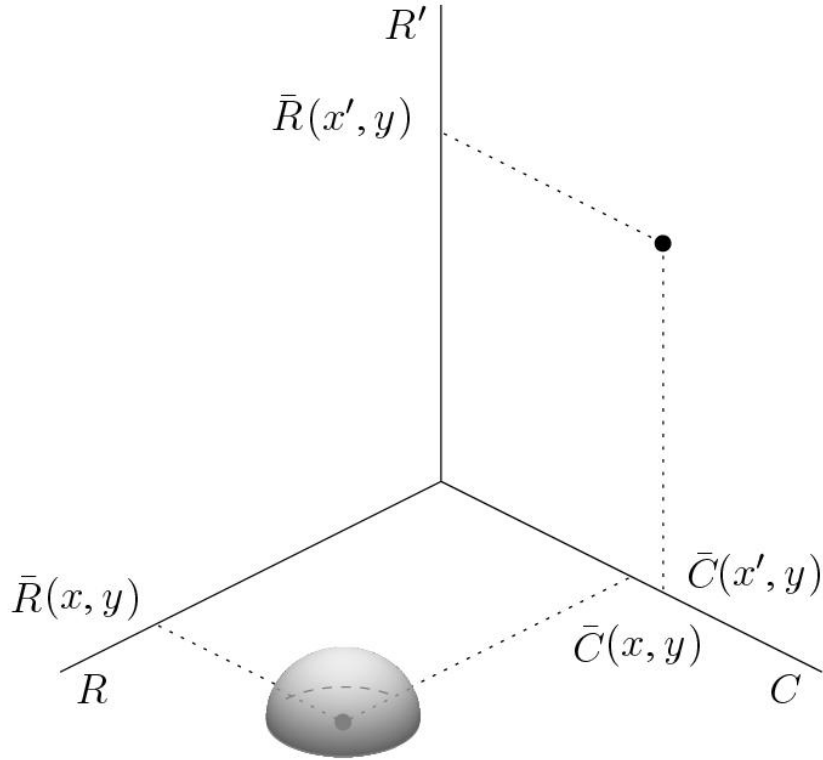


Figura 2.1: Lo spazio di stato demografico residenti-mutanti (R, R', C) in tre dimensioni. Subito dopo una mutazione, lo stato del modello residenti-mutanti (2.1) è vicino all'equilibrio (2.10) (volume scuro). Inoltre è rappresentato l'equilibrio (2.12).

che, in virtù della (2.5), è semplicemente il modello (2.6) con R e x rimpiazzati da R' e x' . In tal modo, se $(x', y) \in \chi$, l'equilibrio

$$(R', C) = (\bar{R}(x', y), \bar{C}(x', y))$$

è l'unico equilibrio stabile strettamente positivo del modello (2.11) e gli autovalori associati ad esso sono quelli della matrice Jacobiana $J_r(x', y)$ ottenuta dalla (2.9) sostituendo x con x' . Inoltre, il punto

$$(R, R', C) = (0, \bar{R}(x', y), \bar{C}(x', y)) \tag{2.12}$$

mostrato in Figura 2.1, è un'altro equilibrio del modello residenti-mutanti (2.1).

La stabilità dell'equilibrio (2.10) può essere studiata tramite linearizzazione. Ordinando opportunamente le variabili di stato R , R' e C , si può facilmente dimostrare (Dercole e Rinaldi (2008)) che la matrice Jacobiana del modello residenti-mutanti

(2.1) valutata all'equilibrio (2.10) è data da

$$J(x, x', y) = \begin{bmatrix} J_r(x, y) & & \cdots \\ 0 & f_R(0, \bar{R}(x, y), \bar{C}(x, y), x', x, y). & \end{bmatrix} \quad (2.13)$$

Vista la struttura triangolare a blocchi della matrice (2.13), gli autovalori associati all'equilibrio (2.10) sono quelli della matrice $J_r(x, y)$ (che hanno parte reale negativa) e l'autovalore

$$\lambda_R(x, x', y) = f_R(0, \bar{R}(x, y), \bar{C}(x, y), x', x, y), \quad (2.14)$$

che è il tasso di crescita di una popolazione mutante con abbondanza molto scarsa. Se questo autovalore è positivo l'abbondanza di questa popolazione aumenterà, quindi la popolazione mutante invaderà la comunità. Per questo motivo $\lambda_R(x, x', y)$ prende il nome di *autovalore di invasione*.

L'autovalore di invasione fornisce l'iniziale tasso di crescita esponenziale della popolazione mutante che compare nella comunità. Tale quantità è stata chiamata tradizionalmente *fitness di invasione* (o semplicemente *fitness*, si veda Paragrafo 1.2.3) della popolazione mutante e la funzione (2.14) verrà chiamata spesso *funzione di fitness*. Una *fitness* positiva caratterizza mutazioni che conferiscono ai mutanti alcuni vantaggi, in termini di sopravvivenza o successo riproduttivo, nella competizione con gli individui residenti, mentre valori negativi di *fitness* caratterizzano mutazioni svantaggiose.

Allo stesso modo, gli autovalori associati all'equilibrio (2.12) sono quelli della matrice $J_r(x', y)$ e l'autovalore di invasione è $\lambda_R(x', x, y)$. Per concludere, dato che le matrici $J_r(x, y)$ e $J_r(x', y)$ hanno autovalori con parte reale negativa (si veda Paragrafo 2.3), la stabilità degli equilibri (2.10) e (2.12) è legata solo al segno dell'autovalore di invasione.

Da notare che $\lambda_R(x, x, y) = 0$. Infatti, se la popolazione residente e quella mutante sono identiche ($x' = x$), si possono usare la (2.2), la (2.3) con $\phi = 0$ e la (2.8) per ottenere

$$\begin{aligned} \lambda_R(x, x, y) &= f_R(0, \bar{R}(x, y), \bar{C}(x, y), x, x, y) \\ &= f_R(\bar{R}(x, y), 0, \bar{C}(x, y), x, \cdot, y) = 0. \end{aligned}$$

Inoltre, usando anche la (2.4) e la (2.5) si ottiene che

$$\begin{aligned} f_R((1 - \phi)\bar{R}(x, y), \phi\bar{R}(x, y), \bar{C}(x, y), x, x, y) &= 0 \\ f_C((1 - \phi)\bar{R}(x, y), \phi\bar{R}(x, y), \bar{C}(x, y), x, x, y) &= 0 \end{aligned}$$

per $0 \leq \phi \leq 1$, cioè tutti i punti

$$(R, R', C) = ((1 - \phi)\bar{R}(x, y), \phi\bar{R}(x', y), (1 - \phi)\bar{C}(x, y) + \phi\bar{C}(x', y)) \quad (2.15)$$

del segmento che connette i due equilibri (2.10) e (2.12) sono equilibri del modello residenti-mutanti (2.1) quando $x' = x$. Tutti questi equilibri sono semplicemente stabili perchè hanno un autovalore nullo ($\lambda_R(x, x, y)$) mentre gli altri sono quelli della matrice Jacobiana $J_r(x, y)$.

Inoltre, gli autovalori di invasione $\lambda_R(x, x', y)$ e $\lambda_R(x', x, y)$ sono solitamente di segno opposto, cosicchè se l'equilibrio (2.10) è stabile, allora l'equilibrio (2.12) sarà instabile, e viceversa. Infatti, per ogni valore di y , la funzione $\lambda_R(x, x', y)$ si annulla per $x' = x$. Questo significa che, escludendo casi non generici, si ha

$$\left. \frac{\partial}{\partial x'} \lambda_R(x, x', y) \right|_{x'=x} \neq 0,$$

quindi la funzione $\lambda_R(x, x', y)$ avrà segno opposto per $x' > x$ e $x' < x$ (con x' vicino a x).

Guardando ora agli autovettori della matrice Jacobiana $J(x, x', y)$ è possibile sfruttare nuovamente la sua struttura triangolare a blocchi (si veda la (2.13)) e concludere che tutti gli autovettori di $J_r(x, y)$, che giacciono sul piano (R, C) , diventano autovettori di $J(x, x', y)$ semplicemente aggiungendo la componente $R' = 0$. Al contrario, l'autovettore associato all'autovalore di invasione $\lambda_R(x, x', y)$ (detto autovettore di invasione) è quasi allineato con il segmento (2.15) e tende ad esso per x' che tende a x (come in Figura 2.2).

Espandendo $\lambda_R(x, x', y)$ in serie di Taylor fino al primo ordine intorno a $x' = x$ si ottiene (Dercole e Rinaldi (2008))

$$\lambda_R(x, x', y) \approx \left. \frac{\partial}{\partial x'} \lambda_R(x, x', y) \right|_{x'=x} (x' - x), \quad (2.16)$$

che risulta positivo se

$$\left. \frac{\partial}{\partial x'} \lambda_R(x, x', y) \right|_{x'=x} > 0 \quad \text{e} \quad x' > x$$

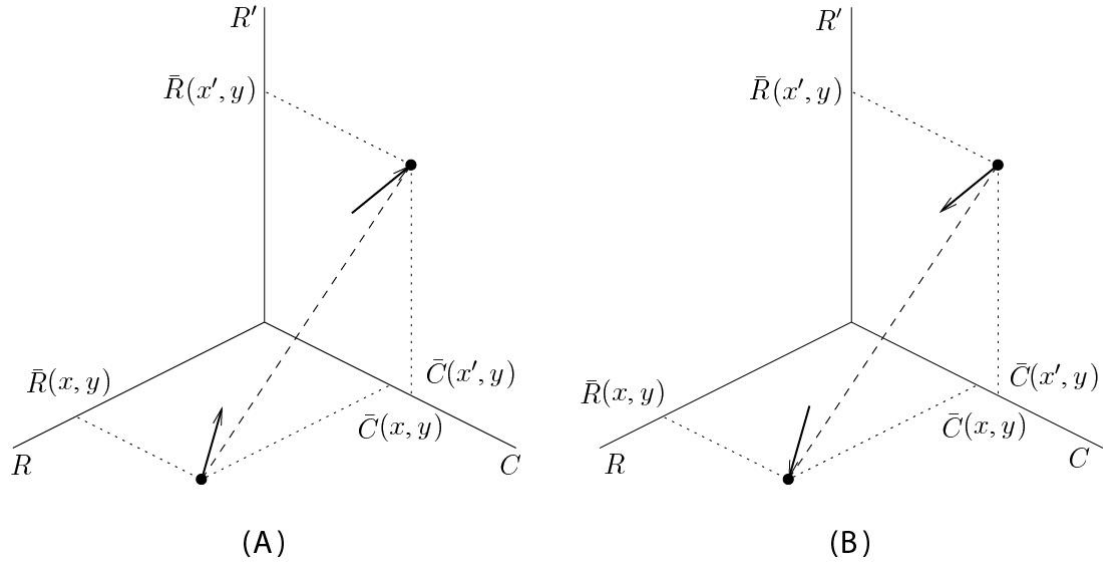


Figura 2.2: Stabilità degli equilibri (2.10) e (2.12) del modello residenti-mutanti (2.1). (A) (2.16) positiva: l'equilibrio (2.10) è instabile mentre l'equilibrio (2.12) è stabile. (B) (2.16) negativa: l'equilibrio (2.10) è stabile mentre l'equilibrio (2.12) è instabile. Le frecce puntano nella direzione della dinamica residente-mutante lungo l'autovettore di invasione (segmento tratteggiato (2.15)).

oppure se

$$\left. \frac{\partial}{\partial x'} \lambda_R(x, x', y) \right|_{x'=x} < 0 \quad \text{e} \quad x' < x.$$

In questo caso l'equilibrio (2.10) è instabile mentre l'equilibrio (2.12) risulta stabile. Viceversa, se $\lambda_R(x, x', y)$ è negativo l'equilibrio (2.10) è stabile mentre l'equilibrio (2.12) è instabile (si veda Figura 2.2). Inoltre le traiettorie si avvicinano velocemente all'autovettore di invasione e lo percorrono allontanandosi o avvicinandosi all'equilibrio a seconda della sua stabilità (Dercole e Rinaldi (2008)).

Fino a questo punto si è dimostrato, tramite linearizzazione, che se il termine del primo ordine (2.16) è positivo la popolazione mutante invade, mentre se (2.16) è negativo i mutanti si estingueranno. Però stabilire se l'invasione implica la sostituzione non è dimostrabile da un'analisi locale del modello residenti-mutanti (2.1), ma è necessario, in linea principio, lo studio del suo comportamento globale. Il fatto che l'invasione implichi la sostituzione è stato assunto come vero fin dalla prima formulazione dell'*equazione canonica* dell'*Adaptive Dynamics* (Dieckmann e Law (1996)) e anche prima (negli approcci di tipo *fitness landscape*, si veda Paragrafo 1.3). Tale

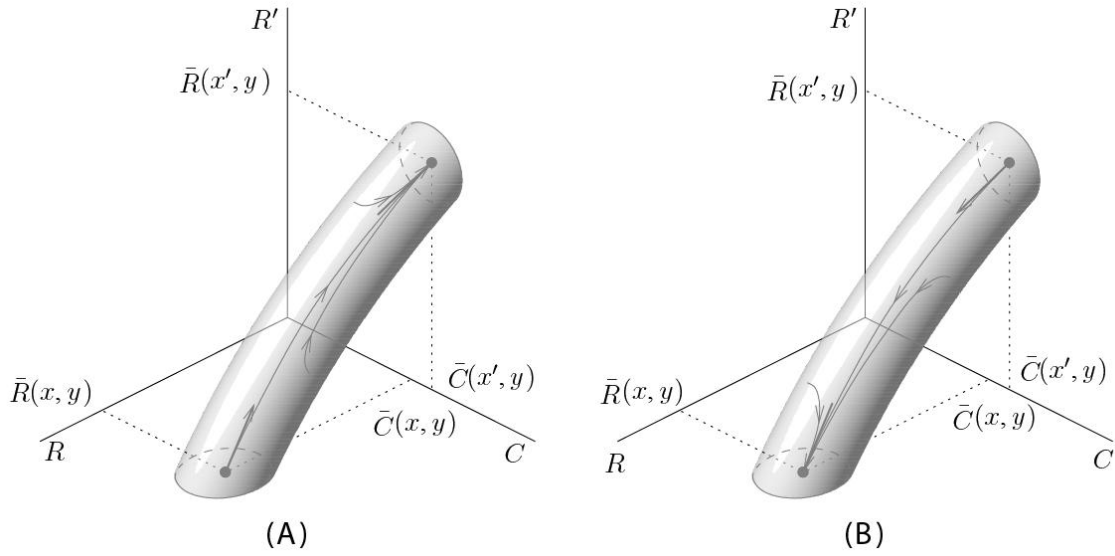


Figura 2.3: L'invasione implica la sostituzione.

assunzione, chiamata *invasion implies substitution principle*, è stata poi dimostrata e trasformata in un teorema (Dercole e Rinaldi (2008)). Ciò che è interessante è che il teorema è dimostrato sotto le stesse ipotesi fatte finora, cioè

1. $(x, y) \in \chi$;
2. x' vicino a x ;
3. (2.16) positiva;
4. condizioni iniziali del transitorio di invasione vicine all'equilibrio (2.10) (si veda Figura 2.1).

Le prime due condizioni garantiscono che esiste un tubo invariante che connette gli equilibri (2.10) e (2.12) (si veda Figura 2.3). Se la terza condizione è vera tutte le traiettorie che partono all'interno del tubo convergono all'equilibrio (2.12), garantendo così la sostituzione. Se invece la terza condizione è falsa ((2.16) negativa), allora le traiettorie convergono all'equilibrio (2.10), con la conseguente estinzione dei mutanti.

2.5 L'equazione canonica dell'Adaptive Dynamics

In questo paragrafo si accenna alla derivazione dell'*equazione canonica*, che descrive l'evoluzione di ogni tratto $(x, y) \in \chi$ che caratterizza la comunità in esame attraverso le due EDO

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \frac{1}{2}\mu_x(x)\sigma_x^2(x)\bar{R}(x, y)\frac{\partial}{\partial x'}\lambda(x, x', y)\Big|_{x'=x} \\ \dot{y} &= \frac{1}{2}\mu_y(y)\sigma_y^2(y)\bar{C}(x, y)\frac{\partial}{\partial y'}\lambda(y, y', x)\Big|_{y'=y}, \end{aligned} \quad (2.17)$$

in cui il tempo si riferisce alla scala temporale evuzionistica e $\mu_x(x)[\mu_y(y)]$ e $\sigma_x(x)[\sigma_y(y)]$ sono rispettivamente la probabilità che un nuovo individuo della risorsa [del consumatore] sia un mutante e la deviazione standard del passo di mutazione $(x' - x)[(y' - y)]$. Inoltre

$$\begin{aligned} k(x) &= \frac{1}{2}\mu_x(x)\sigma_x^2(x) \\ k(y) &= \frac{1}{2}\mu_y(y)\sigma_y^2(y) \end{aligned}$$

vengono spesso chiamati *tassi di mutazione* e riassumono le statistiche del processo mutazionale.

L'evoluzione di ogni tratto è il risultato di una sequenza di mutazioni vantaggiose dopo le quali la popolazione mutante sostituisce quella residente e diventa essa stessa la nuova popolazione residente. L'*Adaptive Dynamics* trasforma questo processo passo-passo in un processo continuo descritto dalla (2.17) considerando il caso di mutazioni molto rare e infinitesime.

In tal modo, ritornando al caso della mutazione nella risorsa, x' può essere immaginato vicino a x a piacere e la popolazioni residenti sono all'equilibrio demografico (2.7) quando avviene la mutazione, quindi lo stato iniziale del modello residenti-mutanti (2.1) appena dopo la mutazione sarà certamente all'interno del tubo di Figura 2.3. Dal Paragrafo 2.4 segue che se

$$\frac{\partial}{\partial x'}\lambda_R(x, x', y)\Big|_{x'=x} \quad (2.18)$$

è positivo [negativo], allora la popolazione mutante caratterizzata da un valore del tratto $x' > x$ [$x' < x$] sostituirà la popolazione residente, mentre mutazioni caratterizzate da $x' < x$ [$x' > x$] non lasceranno alcuna traccia nella comunità.

La (2.18) misura la pressione selettiva agente sul tratto x , selezionando valori maggiori del tratto se positiva e valori inferiori del tratto se negativa, ed è per questo che prende il nome di *selection derivative*. In altre parole, \dot{x} avrà lo stesso segno della (2.18), quindi la dinamica dei tratti sarà regolata dal segno della (2.18).

Come già accennato nel Paragrafo 2.1, l'evoluzione è un processo stocastico basato principalmente su due forme di stocasticità: il processo di mutazione e la stocasticità demografica, ossia il fatto che anche mutazioni vantaggiose (cioè con segno favorevole della (2.18)), possono non invadere, in quanto gli individui mutanti inizialmente scarsi possono affrontare il rischio di un'estinzione accidentale. In tal modo, una descrizione deterministica del tasso di evoluzione \dot{x} può essere interpretata come la media dell'evoluzione fra tutte le possibili realizzazioni del processo di mutazione e di stocasticità demografica, quindi

$$\dot{x} = \lim_{dt \rightarrow 0} \frac{E[x(t+dt) - x(t)]}{dt}, \quad (2.19)$$

in cui $E[\cdot]$ è l'operatore standard di valore atteso e t si riferisce alla scala temporale evolutiva.

Denotando con

$$P(x, x', y, dt)dx' \quad (2.20)$$

la probabilità che una comunità caratterizzata dai tratti (x, y) al tempo t sia caratterizzata da tratti compresi fra (x', y) e $(x' + dx', y)$ al tempo $t + dt$, la (2.19) diventa

$$\dot{x} = \lim_{dt \rightarrow 0} \frac{1}{dt} \int_{-\infty}^{+\infty} (x' - x)P(x, x', y, dt)dx'. \quad (2.21)$$

Per calcolare esplicitamente l'integrale (2.21), è necessario determinare la probabilità (2.20), che è il prodotto di tre probabilità:

- la probabilità che una mutazione avvenga nell'intervallo di tempo infinitesimo $[t, t + dt]$;
- la probabilità che il tratto dei mutanti sia compreso fra x' e $x' + dx'$;
- la probabilità che i mutanti sfuggano al rischio di un'estinzione accidentale e sostituiscano i residenti.

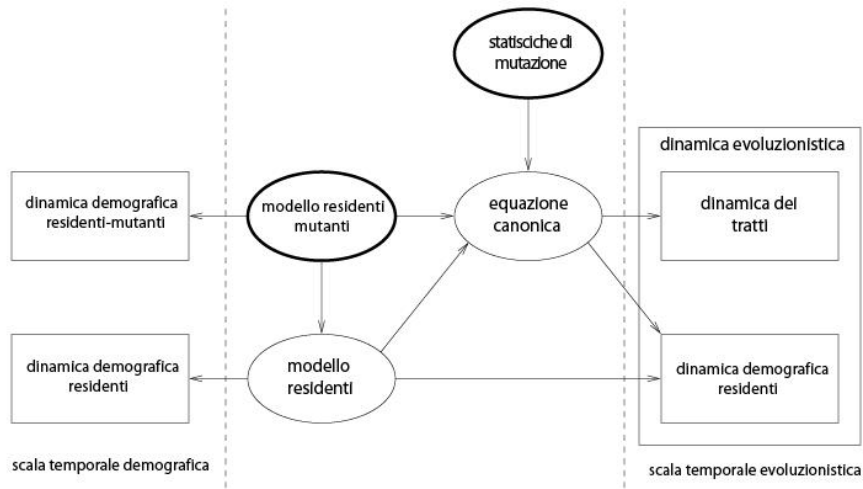


Figura 2.4: Riassunto schematico delle relazioni fra modello residenti-mutanti (2.1), modello residenti (2.6), le statistiche di mutazione, l'*equazione canonica* (2.17) dell'*Adaptive Dynamics* e le corrispondenti dinamiche demografiche ed evolutivistiche.

Si dimostra (Dercole e Rinaldi (2008)) che calcolando queste tre probabilità e sostituendole nella (2.21) si arriva alla prima della (2.17). Lo stesso ragionamento si può effettuare nel caso di mutazione nella popolazione dei consumatori invertendo come già detto R con C e x con y .

2.5.1 Riassunto schematico

La Figura 2.4 riassume schematicamente l'approccio dell'*Adaptive Dynamics* ed evidenzia le relazioni fra i tre modelli introdotti: il modello residenti-mutanti (2.1), il modello residenti (2.6) e l'*equazione canonica* (2.17). Si vede come il modello residenti-mutanti e le statistiche di mutazione siano le fondamentali fonti di informazione da cui può essere derivata l'*equazione canonica*.

Data una condizione ancestrale evolutiva $(x(0), y(0)) \in \chi$, l'*equazione canonica* (2.17) descrive la traiettoria evolutivistica $(x(t), y(t))$, con $t > 0$, seguita dai tratti che caratterizzano la comunità. Nel frattempo, l'equilibrio demografico (2.7) del modello residenti (2.6) è trascinato sulla scala temporale evolutivistica dalla variazione dei tratti.

2.6 Diagrammi di stato evoluzionistici

L'*equazione canonica* (2.17) è un sistema dinamico a tempo continuo le cui traiettorie sono definite nell'insieme di evoluzione χ e il cui stato sono i tratti fenotipici che caratterizzano la comunità evolvente. Inoltre, l'*equazione canonica* è tipicamente non lineare, quindi la dinamica evoluzionistica avrà la tipica complessità delle dinamiche non lineari. Gli attrattori dell'*equazione canonica* (2.17), chiamati *attrattori evoluzionistici*, possono quindi essere *equilibri evoluzionistici*, così come *cicli*, *tori* e *strani attrattori evoluzionistici*, a patto che il numero di tratti fenotipici caratterizzanti la comunità siano in numero sufficiente (in particolare almeno due per i cicli e almeno tre per i tori e gli strani attrattori). Equilibri, cicli, tori e strani invarianti evoluzionistici possono altresì essere instabili (selle o repulsori) e la dinamica evoluzionistica può essere caratterizzata da più insiemi invarianti, per esempio da attrattori multipli, nel cui caso la dinamica evoluzionistica di lungo periodo dipende dalle condizioni ancestrali. L'insieme di tutte le traiettorie dell'*equazione canonica* (2.17), una per ogni condizione ancestrale nell'insieme di evoluzione χ , fornisce il cosiddetto *diagramma di stato evoluzionistico*. Ovviamente, questi ultimi sono delle rappresentazioni grafiche molto utili quando lo spazio dei tratti sia al massimo tridimensionale e il massimo dell'efficacia è raggiunta per il caso bidimensionale, per cui vengono tipicamente rappresentati la frontiera dell'insieme evolutivo χ , gli invarianti e qualche traiettoria significativa da cui tutte le altre possono essere dedotte.

La Figura 2.5 mostra un esempio di diagramma di stato evoluzionistico bidimensionale, proprio relativo ad un sistema risorsa-consumatore. Si nota subito che l'insieme evolutivo χ è limitato, in quanto valori estremi dei tratti tipicamente sono incompatibili con la coesistenza delle popolazioni residenti.

Gli equilibri evoluzionistici sono dei punti nello spazio dei tratti in cui tutte le *selection derivative* (2.18) si annullano per entrambi i tratti x e y che caratterizzano la comunità. Quando si raggiungono tali punti, però, l'*equazione canonica* non è più giustificata, in quanto l'*invasion implies substitution theorem* non garantisce che la popolazione mutante che invade sfuggendo all'estinzione accidentale sostituisca in effetti la popolazione residente. Per questo, nelle vicinanze di un equilibrio evoluzionistico, è necessaria un'analisi approfondita del modello residenti-mutanti (2.1) (si vedano i Paragrafi 2.1 e 2.7).

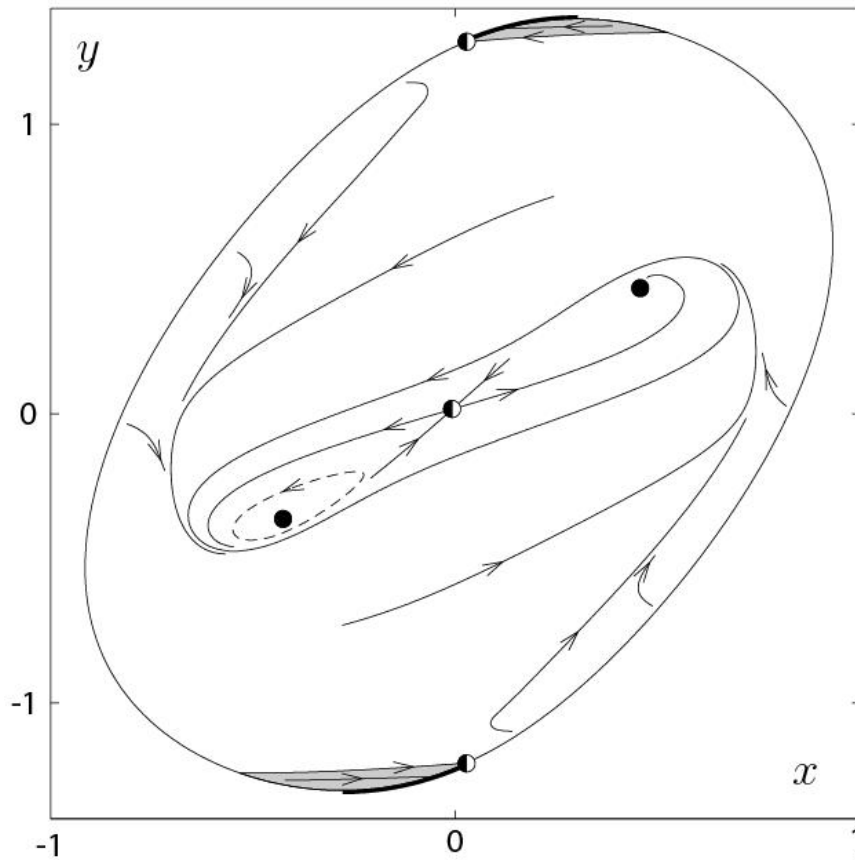


Figura 2.5: Esempio di diagramma di stato evolutivistico. Punti pieni: equilibri evolutivistici stabili. Punti semi-pieni: selle evolutivistiche. Traiettorie chiuse continue: cicli evolutivistici stabili. Traiettorie chiuse tratteggiate: cicli evolutivistici instabili. Regioni bianche: *viable set*, insieme di persistenza a lungo termine. Regioni grigie: *unviable set*, insieme di estinzione a lungo termine. Segmenti spessi: *segmenti di estinzione*.

Si vede inoltre che le traiettorie evolutivistiche possono tendere verso la frontiera dell'insieme evolutivo χ . Su tale frontiera l'abbondanza di equilibrio di una popolazione è nulla (quella del consumatore), quindi le traiettorie evolutivistiche si avvicinano orizzontalmente, in quanto \dot{y} è nulla ($\bar{C}(x, y) = 0$, si veda la (2.17)). In tal modo l'abbondanza di equilibrio dei consumatori residenti si annulla gradualmente mentre la traiettoria evolutivistica si avvicina alla frontiera di χ , quindi anche il tasso di evoluzione \dot{y} di tale popolazione si annulla gradualmente avvicinandosi a tale frontiera. In altre parole, l'evoluzione della popolazione in questione rallenta e la frontiera dell'insieme evolutivo viene raggiunto (in tempo finito) a causa dell'evoluzione del tratto che caratterizza l'altra popolazione residente (la risorsa). Quando

la frontiera è raggiunta, i consumatori si estinguono, cosicché la risorsa gioca il ruolo di assassina (si veda Paragrafo 1.2.5, *evolutionary murder*). Al contrario, senza assassini, l'estinzione sarebbe stata ottenuta asintoticamente (si veda Paragrafo 1.2.5, *evolutionary runaway*).

Si è mostrato come in entrambi i casi raggiungere la frontiera dell'insieme evolutivo χ porta ad una estinzione evoluzionistica di una o più popolazioni residenti. Dopo un'estinzione evoluzionistica, se le restanti popolazioni residenti coesistono ad un equilibrio demografico, la dinamica evoluzionistica della comunità procede seguendo un'equazione canonica di ordine ridotto, visto che i tratti che caratterizzavano la popolazione estinta saranno andati persi.

Per concludere, è anche possibile suddividere l'insieme evolutivo χ in un sottoinsieme di condizioni ancestrali che danno luogo a traiettorie che restano per sempre in χ , chiamato *viable set*, e in un altro sottoinsieme di condizioni ancestrali che portano ad una estinzione evoluzionistica, chiamato *unviable set* (si veda Figura 2.5). Le parti della frontiera dell'*unviable set* sulle quali si verifica l'estinzione prendono il nome di *segmenti di estinzione*. In ogni punto di un segmento di estinzione il vettore (\dot{x}, \dot{y}) tangente alla traiettoria evoluzionistica punta verso l'esterno di χ , cosicché i segmenti di estinzione sono delimitati da punti in cui i vettori (\dot{x}, \dot{y}) dei tassi di evoluzione sono anche tangenti alla frontiera di χ , i cosiddetti *punti di tangenza*, oppure si annullano su un equilibrio evoluzionistico sulla frontiera (si veda Figura 2.5). Un'altra proprietà geometrica interessante è quella per cui le frontiere che separano il *viable set* dall'*unviable set* sono o traiettorie evoluzionistiche che giungono ad un punto di tangenza, oppure varietà stabili di selle sulla frontiera o all'interno di χ (si veda Figura 2.5).

2.7 Condizioni di *branching* evoluzionistico

Come già accennato nei paragrafi 2.1 e 2.6, quando la dinamica dei tratti raggiunge un punto di equilibrio evoluzionistico (\bar{x}, \bar{y}) , cioè un punto appartenente all'insieme di evoluzione χ in cui tutte le *selection derivative* (2.18) si annullano, la condizione 3 del Paragrafo 2.4 non è più valida, quindi l'invasione di una popolazione mutante non implica la sostituzione. Perciò è necessario uno studio più approfondito del modello residenti-mutanti (2.1) e della funzione di *fitness* $\lambda_R(x, x', y)$ fino al secondo

ordine (si veda la (2.16)). Sotto alcune condizioni, nelle vicinanze di questi punti di equilibrio una popolazione mutante può quindi invadere e coesistere con le popolazioni residenti, dando origine ad una popolazione residente aggiuntiva con valore del tratto molto simile inizialmente e quello della popolazione per cui si è verificata la mutazione. A questo punto la dinamica evuzionistica della comunità sarà descritta da una nuova *equazione canonica* con una EDO aggiuntiva che descrive appunto la dinamica del nuovo tratto residente. Sotto opportune condizioni i tratti delle due popolazioni inizialmente simili fra loro divergeranno, dando origine al fenomeno del *branching* evuzionistico (si veda Paragrafo 1.2.4). A questo punto è possibile che il nuovo sistema con una dimensione aggiuntiva giunga di nuovo ad un regime stazionario e a un nuovo *branching* evuzionistico di ogni popolazione residente del nuovo sistema. Questo possibile susseguirsi di *branching* può portare all'aumento della biodiversità della comunità, partendo da una situazione a biodiversità minima (un tratto per ogni specie).

Analiticamente parlando (si vedano Geritz *et al.* (1998) e Dercole e Rinaldi (2008)), la coesistenza fra risorse mutanti e residenti è possibile per $y = \bar{y}$ e x, x' vicini ad \bar{x} se

$$\left. \frac{\partial^2}{\partial x \partial x'} \lambda_R(x, x', \bar{y}) \right|_{x=x'=\bar{x}} < 0 \quad (2.22)$$

(si veda anche Figura 2.6), mentre la divergenza dei tratti delle due popolazioni della risorsa inizialmente simili nel nuovo sistema allargato è garantita se

$$\left. \frac{\partial^2}{\partial^2 x'^2} \lambda_R(\bar{x}, x', \bar{y}) \right|_{x'=\bar{x}} > 0. \quad (2.23)$$

Le condizioni (2.22) e (2.23) prendono il nome di *condizioni di branching* per la risorsa. Analogamente con la solita sostituzione si ricavano le condizioni di *branching* anche per il consumatore.

Note queste condizioni è possibile classificare i punti di equilibrio evuzionistici in

- *punti di branching*, cioè quei punti che soddisfano entrambe le condizioni per almeno uno dei due tratti x e y ;
- *punti terminali*, cioè quei punti per i quali non si verifica nessun *branching* per nessun tratto, con conseguente termine della dinamica evuzionistica.

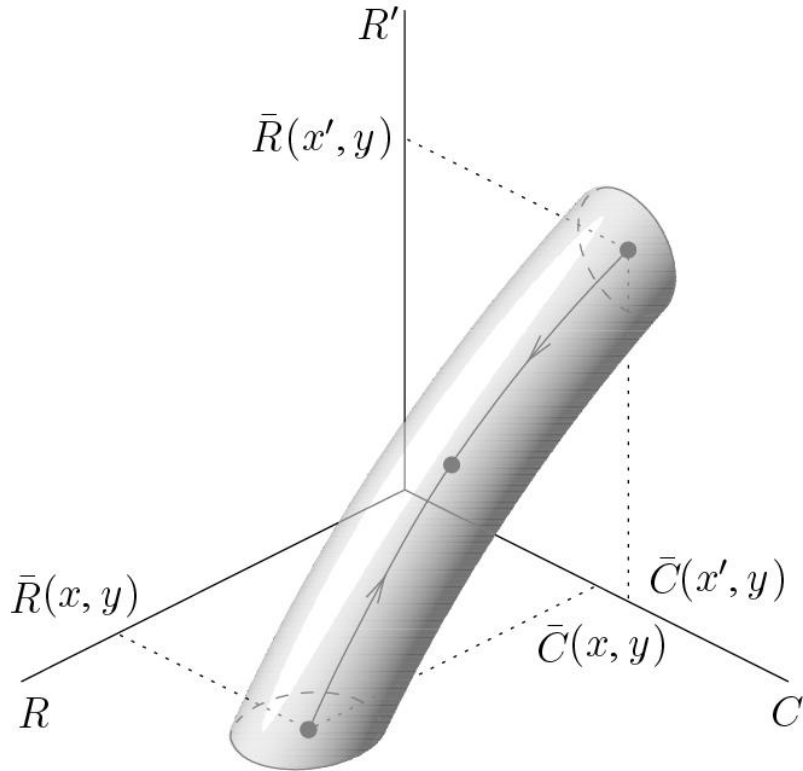


Figura 2.6: Diagramma di stato demografico (R, R', C) del modello residenti-mutanti (2.1) nel caso di *branching*, con coesistenza fra mutanti e residenti.

Da notare che i punti di *branching*, pur essendo tecnicamente punti di equilibrio dell'*equazione canonica*, non sono equilibri del processo evolutivo. Infatti l'evoluzione della comunità prosegue con un sistema allargato (con un tratto in più) seguendo un'*equazione canonica* di dimensione superiore.

Se in prossimità di un equilibrio evolutivistico le condizioni di *branching* risultano verificate sia per x sia per y , significa che sia la risorsa che il consumatore possono effettuare il *branching* evolutivistico. Quale popolazione lo farà per prima è solo una questione di casualità, legata al processo mutazionale (l'*equazione canonica* di dimensione superiore non dà nessuna informazione a riguardo). Ad ogni *branching* la popolazione in questione guadagna una forma, incrementando il proprio polimorfismo. Quindi i punti di *branching* sono una fonte di diversità per la comunità evolvente e possono quindi essere ritenuti la base di un possibile meccanismo di speciazione simpatica (si veda Paragrafo 1.2.4).

Capitolo 3

Coevoluzione di un sistema risorsa-consumatore

In questo capitolo viene presentato lo studio del modello evuzionistico. Il problema in esame riguarda la coevoluzione di una comunità formata da risorse e consumatori, eventualmente presenti in più forme, un'argomento che ha ricevuto una grande attenzione nella storia della biologia (per una recente rassegna si veda Abrams (2000)). Si considera l'evoluzione di un singolo tratto fenotipico per ogni popolazione, cosicché nel caso più semplice di due sole popolazioni, l'*equazione canonica* risulterà bidimensionale.

La congettura che si vuole supportare con questo studio a carattere modellistico è che la coevoluzione sia capace, anche in assenza di diversità spazio-temporali dell'habitat, di creare biodiversità, cioè di trasformare lentamente una comunità povera in una comunità ricca di forme.

Il punto di partenza è dato dal noto modello risorsa-consumatore di Rosenzweig-MacArthur (Rosenzweig e MacArthur (1963)), nato in ambito ecologico, dal quale viene derivata la corrispondente *equazione canonica* dell'*Adaptive Dynamics*. Quest'ultimo modello è poi studiato tramite simulazione per diversi valori di alcuni parametri demografici e ambientali rilevanti dal punto di vista biologico (Dercole *et al.* (2003)). In particolare ci si concentra sul regime stazionario, l'unico in grado di dare origine al fenomeno del *branching*.

Guardando al problema dal punto di vista biologico, ci si può aspettare che il primo *branching* riguardi la risorsa e ciò è in effetti confermato dal nostro studio.

Di conseguenza, il sistema successivo sarà composto da due popolazioni residenti di risorse e da una di consumatori. Agli equilibri di tale sistema allargato si potranno valutare nuovamente le condizioni di *branching*, per vedere se è possibile una diversificazione del consumatore. Se così sarà, si potrà passare allo studio di un nuovo sistema allargato, con due popolazioni residenti di risorse e due di consumatori, ognuna delle quali dovrebbe evolvere per specializzarsi nel consumo di una delle due risorse. In tal modo sarà possibile un nuovo *branching* delle risorse e così si potrà procedere ulteriormente. Se questo susseguirsi di *branching* alternati di risorse e consumatori fosse effettivamente possibile, risulterebbe dimostrato che la coevoluzione è in grado di portare alla diversificazione delle popolazioni che formano una comunità. In altre parole, partendo da una situazione a biodiversità minima, l'evoluzione, tramite la diversificazione delle risorse e la conseguente specializzazione dei consumatori, sarebbe effettivamente capace di trasformare lentamente la comunità in un sistema ad alta biodiversità.

Il capitolo è organizzato come segue: vengono inizialmente introdotti il più semplice sistema residenti (una risorsa e un consumatore), le dipendenze dei parametri dai tratti, il sistema residenti-mutanti, la relativa *equazione canonica* e le condizioni di *branching*. Successivamente, verificato che il *branching* della risorsa è possibile, si passa al modello residenti allargato con due risorse e un consumatore, al modello residenti-mutanti, all' *equazione canonica* e le condizioni di *branching*. Infine, verificato che il *branching* del consumatore è possibile, si analizza il nuovo modello con due risorse e due consumatori fino alle condizioni di *branching*. Successivamente vengono illustrati e discussi i risultati di tutte le simulazioni effettuate su questi modelli.

3.1 Modello di coevoluzione (1risorsa/1consumatore)

Si consideri una comunità composta da una risorsa e un consumatore, rispettivamente descritti dalle abbondanze R_1 e C_1 e dai tratti x_1 e y_1 . Tali tratti sono variabili reali ottenute dall'effettivo tratto fenotipico attraverso un'opportuna trasformazione non lineare che mappa l'intervallo positivo del tratto effettivo sull'asse reale. Vista l'importanza delle dimensioni del corpo (taglia) nel determinare le interazioni fra risorsa e consumatore (Abrams (2000), Dieckmann *et al.* (1995)), si considerano x_1

e y_1 come dimensioni riscalate della taglia degli individui adulti della popolazione delle risorse e dei consumatori.

3.1.1 Modello residenti

Il modello più spesso usato negli ultimi decenni per predire la dinamica delle abbondanze di risorse e consumatori sulla scala temporale demografica è il modello di Rosenzweig-MacArthur:

$$\begin{aligned}\dot{R}_1 &= R_1 \left(r - cR_1 - \frac{a}{1 + ahR_1} C_1 \right) \\ \dot{C}_1 &= C_1 \left(e \frac{aR_1}{1 + ahR_1} - d \right),\end{aligned}\tag{3.1}$$

in cui r e c rappresentano rispettivamente il tasso di crescita netto procapite e la competizione intraspecifica della risorsa, mentre a , h , e e d sono, rispettivamente, il tasso di attacco, il tempo di manipolazione, l'efficienza di conversione e il tasso di mortalità procapite del consumatore. Risulta importante che sia sempre soddisfatta la condizione $e > dh$, in quanto, altrimenti, la popolazione del consumatore non potrebbe crescere anche in presenza di una abbondanza infinita delle risorse. Inoltre si impone che $ahr/c < 1$, per garantire che il modello (3.1) non possa avere come attrattore un ciclo limite (Dercole e Rinaldi (2008)). In tal modo esiste un equilibrio globalmente stabile, che è l'equilibrio banale $(r/c, 0)$ (in cui $r/c = K$ rappresenta la cosiddetta capacità portante della risorsa) se $e < d(h + c/(ra))$, e l'equilibrio strettamente positivo

$$(\bar{R}_1, \bar{C}_1) = \left(\frac{d}{a(e - dh)}, \frac{e(ar(e - dh) - cd)}{a^2(e - dh)^2} \right) \quad \text{se } e > d \left(h + \frac{c}{ra} \right).\tag{3.2}$$

La transizione fra i due casi è una biforcazione transcritica, in cui l'equilibrio strettamente positivo (3.2) collide con quello banale $(r/c, 0)$, implicando l'estinzione della popolazione dei consumatori (Dercole e Rinaldi (2008)).

3.1.1.1 Dipendenza dei parametri dai tratti

Per studiare la dinamica evolutiva delle taglie x_1 e y_1 della risorsa e del consumatore è necessario specificare la dipendenza dei parametri del modello (3.1) dai tratti (si veda Paragrafo 2.3, (2.6)). Il numero di possibilità è praticamente illimitato, in

quanto esistono molte opzioni ugualmente sensate. A questo livello di astrazione, è ragionevole limitare il numero di parametri dipendenti dai tratti ed evitare dipendenze che possano dare dinamiche evoluzionistiche biologicamente non realistiche (per esempio la crescita illimitata di un tratto, la cosiddetta *evolutionary runaway*, si veda Paragrafo 1.2.5). Si è scelto quindi di considerare r , e e d come parametri costanti, mentre c , a e h come dipendenti dai tratti. Visto che x_1 e y_1 sono variabili reali non limitate ottenute da una opportuna trasformazione degli effettivi valori dei tratti fenotipici, è lecito considerare uno spazio dei tratti illimitato e specificare c , a e h come funzioni limitate dei tratti.

La competizione intraspecifica c della risorsa è il prodotto di due funzioni c_1 e c_2 :

- la prima tiene conto del fatto per cui, a seconda delle condizioni ambientali, esistono dei fenotipi che sono avvantaggiati rispetto ad altri permettendo agli individui di subire una competizione inferiore ed è data dalla funzione

$$c_1(x_1) = \frac{\gamma_1 + \gamma_2(x_1 - \gamma)^2}{1 + \gamma_0(\gamma_1 + \gamma_2(x_1 - \gamma)^2)},$$

in cui il parametro γ (che può essere sia positivo che negativo) rappresenta il valore di x_1 (chiamato *tratto ottimo della risorsa*) per cui la competizione intraspecifica è minima (e pari a $\gamma_1/(1 + \gamma_0\gamma_1)$). Per valori di x_1 lontani da γ , invece, la competizione intraspecifica risulta maggiore e satura a $1/\gamma_0$.

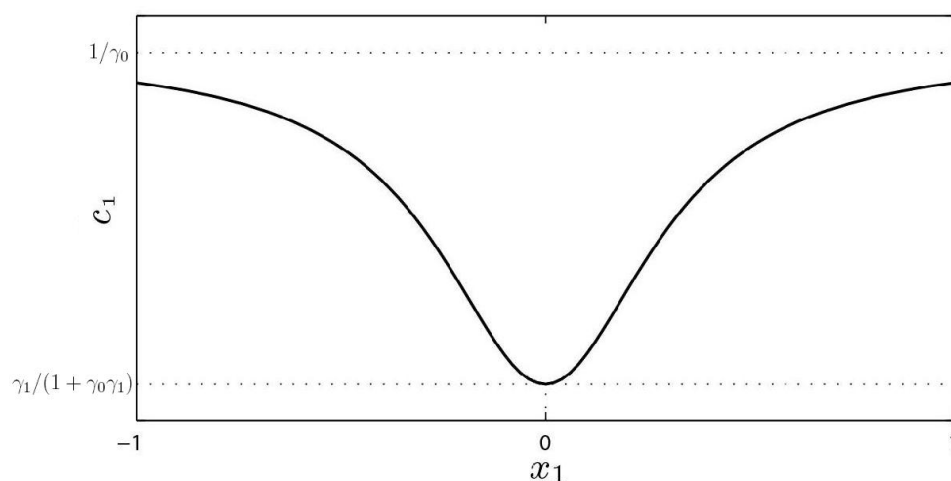


Figura 3.1: Competizione intraspecifica: la funzione c_1 , tracciata per $\gamma = 0$.

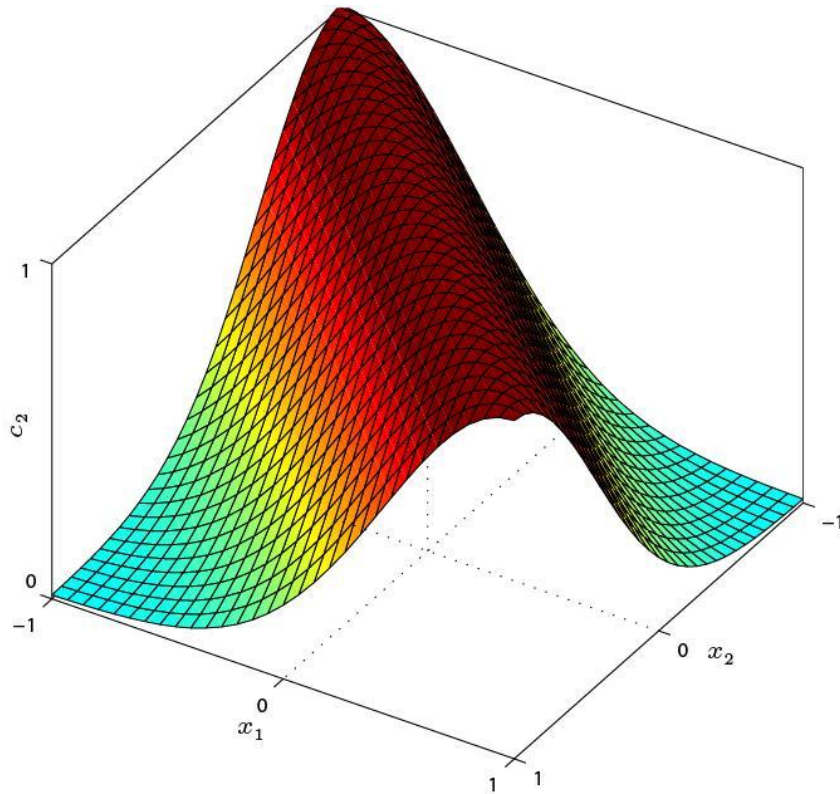


Figura 3.2: Competizione intraspecifica: la funzione c_2 .

- la seconda, invece, tiene conto dell'interazione fra individui con fenotipi diversi tra loro. Infatti è sensato ritenere che un individuo soffra una competizione maggiore con individui caratterizzati dallo stesso tratto, mentre subisca meno la presenza di individui con tratto diverso dal proprio (per esempio i mutanti). Ciò è rappresentato dalla funzione

$$c_2(x_1, x_2) = \exp\left(-\left(\frac{x_1 - x_2}{\gamma_3}\right)^2\right),$$

che rappresenta la frazione di competizione subita da un individuo con tratto x_1 per la presenza di un individuo con tratto x_2 . Da notare che individui con lo stesso tratto subiscono la frazione di competizione massima (pari all'unità). La funzione c_2 presenta quindi un massimo lungo la bisettrice $x_1 = x_2$ e decresce con andamento gaussiano (si veda Figura 3.2). Il parametro γ_3 può allargare o restringere la campana della gaussiana.

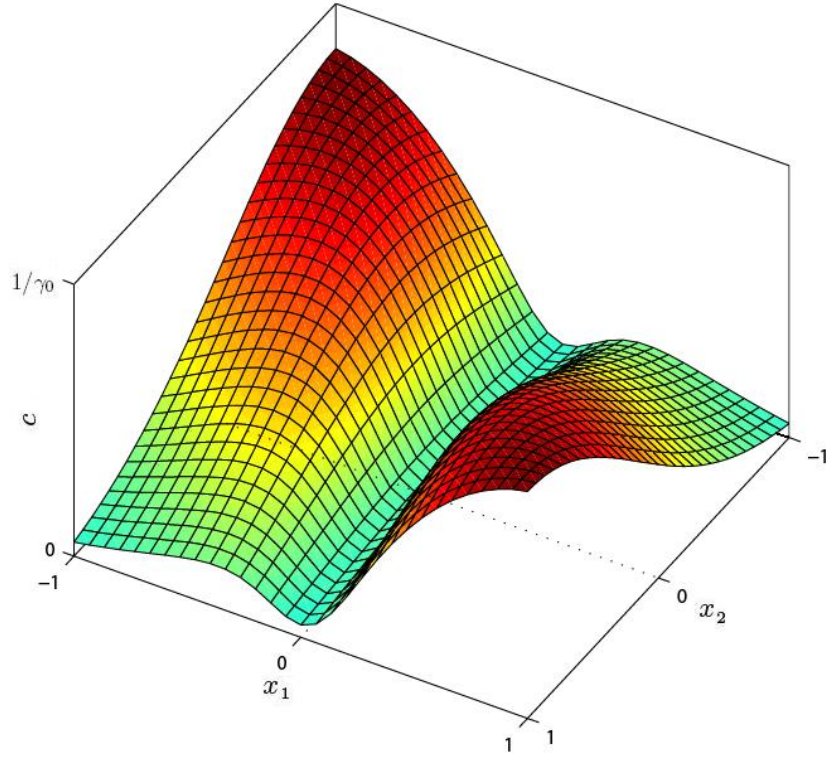


Figura 3.3: Competizione intraspecifica: la funzione c , tracciata per $\gamma = 0$.

La competizione intraspecifica c diventa quindi

$$c(x_1, x_2) = c_1(x_1)c_2(x_1, x_2), \quad (3.3)$$

ed ha la forma rappresentata in Figura 3.3. Da notare che in assenza di popolazioni diverse la (3.3) diventa $c(x_1, x_1) = c_1(x_1)$.

Il tasso di attacco del consumatore a è espresso come combinazione convessa di due funzioni a_1 e a_2 , cioè

$$\begin{aligned} a(x_1, y_1) &= \beta a_1(x_1, y_1) + (1 - \beta) a_2(x_1, y_1), \quad \text{con} \\ a_1(x_1, y_1) &= \alpha_0 + \alpha \exp\left(-\left(\frac{y_1 - \alpha_2 x_1}{\alpha_1}\right)\right) \\ a_2(x_1, y_1) &= \alpha_0 + \alpha \exp\left(\left(\frac{y_1 - \alpha_2 x_1}{\alpha_1}\right)\right) \\ \beta &= \frac{\tanh\left(\alpha_3(y_1 - \alpha_2 x_1)\right) + 1}{2}. \end{aligned} \quad (3.4)$$

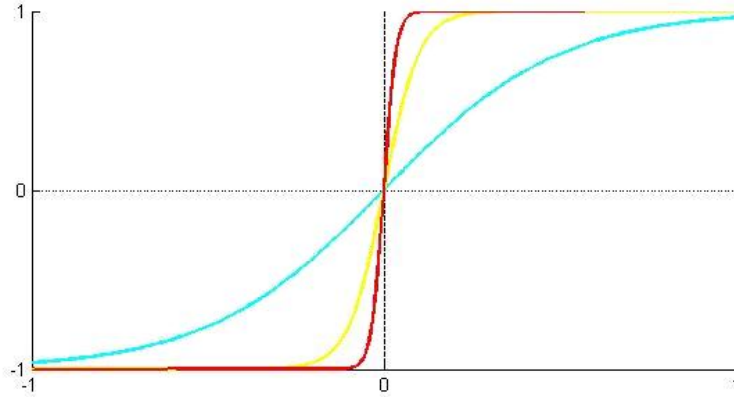


Figura 3.4: La funzione tangente iperbolica (\tanh) per valori crescenti di α_3 (ciano-giallo-rosso).

Si noti che a presenta un massimo pari a $\alpha_0 + \alpha$ lungo la retta $y_1 = \alpha_2 x_1$. Ciò significa che la taglia del consumatore deve essere proporzionale a quella della risorsa per massimizzarne il consumo. Il parametro α_2 modifica quindi il grado di proporzionalità tra la taglia del consumatore e la taglia della risorsa che massimizza il tasso d'attacco. Allontanandosi da tale retta la funzione decresce esponenzialmente fino a α_0 grazie all'introduzione della funzione β , che, sfruttando la particolare forma della tangente iperbolica (\tanh), pesa sempre il termine giusto fra a_1 e a_2 (si veda Figura 3.4). Il risultato è quello di una funzione a campana attorno alla retta $y_1 = \alpha_2 x_1$ (si veda Figura 3.5). Il parametro α_3 permette di stringere o allargare a piacimento la campana, mentre α_1 permette di alzare o abbassare le code degli esponenziali.

Il tempo di manipolazione del consumatore h è il prodotto di una funzione sigmoide crescente con il tratto della risorsa x_1 e di una funzione sigmoide decrescente con il tratto del consumatore y_1 ed ha la seguente espressione formale:

$$h(x_1, y_1) = \theta \left[1 + \theta_1 - \frac{2\theta_1}{1 + \exp(\theta_3 x_1)} \right] \left[1 + \theta_2 - \frac{2\theta_2}{1 + \exp(-\theta_4 y_1)} \right], \quad (3.5)$$

in cui il parametro θ rappresenta il valore del tempo di manipolazione nella situazione $x_1 = y_1 = 0$. Questa funzione rappresenta il fatto che il tempo di manipolazione generalmente cresce con la taglia della risorsa e decresce con quella del consumatore, come mostrato in Figura 3.6.

I parametri r , d e la maggior parte dei parametri che compaiono nelle funzioni (3.3), (3.4) e (3.5) sono fissati per garantire che le condizioni $e > dh(x_1, y_1)$ e

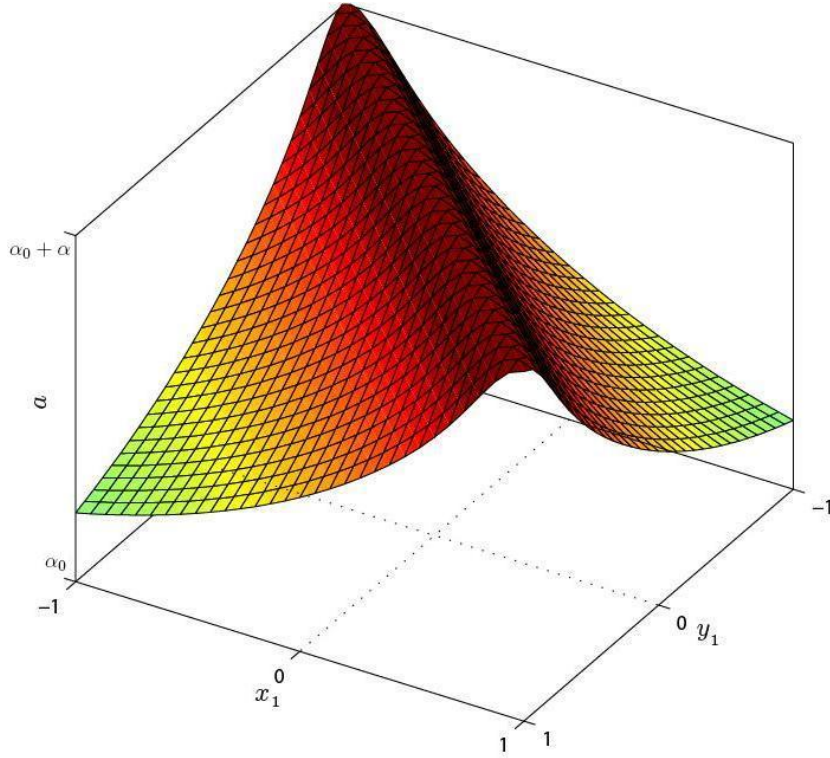


Figura 3.5: Tasso d'attacco: la funzione a .

$a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)r/c(x_1, x_1) < 1$ valgano per ogni coppia (x_1, y_1) (si veda anche Paragrafo 3.4.1). Come già detto, queste condizioni garantiscono che il consumatore possa crescere quando la risorsa è abbondante e che la coesistenza ciclica delle due popolazioni sia esclusa. Quindi la risorsa e il consumatore possono coesistere solo all'equilibrio demografico

$$\begin{aligned} \bar{R}_1(x_1, y_1) &= \frac{d}{a(x_1, y_1)(e - dh(x_1, y_1))} \\ \bar{C}_1(x_1, y_1) &= e \left(\frac{(a(x_1, y_1)r(e - dh(x_1, y_1)) - c(x_1, x_1)d)}{a(x_1, y_1)^2(e - dh(x_1, y_1))^2} \right), \end{aligned} \quad (3.6)$$

che risulta stabile e strettamente positivo per tutte le coppie (x_1, y_1) che soddisfano la relazione

$$e > d \left(h(x_1, y_1) + \frac{c(x_1, x_1)}{ra(x_1, y_1)} \right) \quad (3.7)$$

(si veda la (3.2)). La (3.7) stabilisce perciò l'insieme di evoluzione χ della comunità (si veda Paragrafo 2.3). Sulla frontiera di χ l'equilibrio (3.6) collide con l'equilibrio

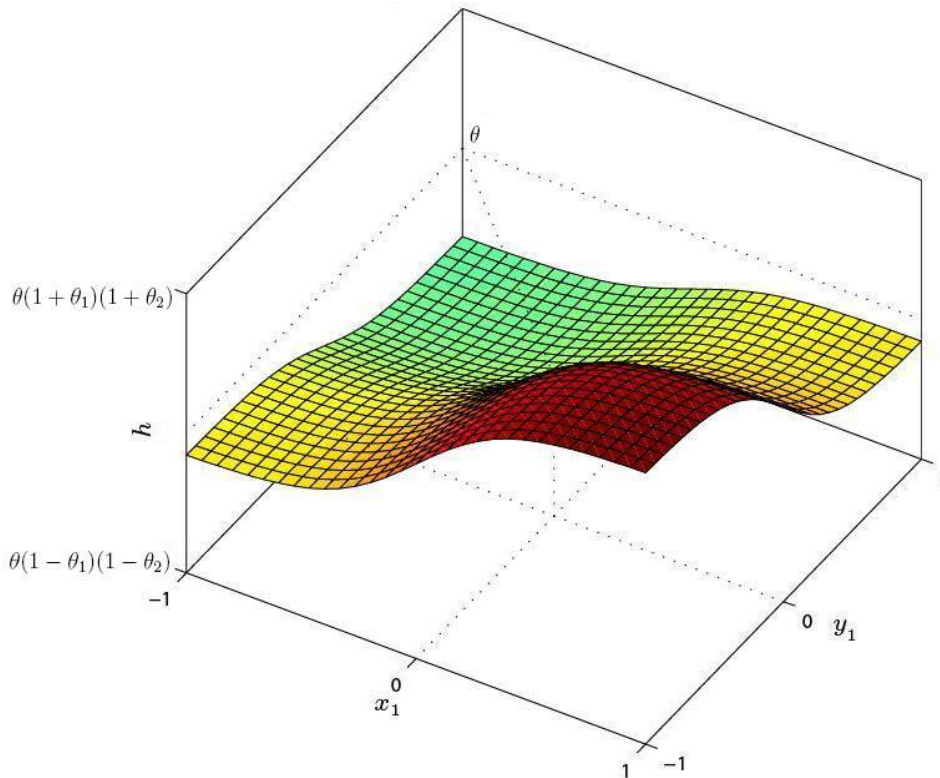


Figura 3.6: Tempo di manipolazione: la funzione h .

banale $(r/c, 0)$ (biforcazione transcritica), quindi $\bar{C}_1(x_1, y_1)$ si annulla, provocando l'estinzione della popolazione dei consumatori.

3.1.2 Modello residenti-mutanti

Il modello (3.1), insieme con le funzioni (3.3), (3.4) e (3.5) che descrivono la dipendenza dei parametri dai tratti, definisce il modello residenti (si veda Paragrafo 2.3, (2.6)) della comunità risorsa-consumatore. Dopo una mutazione, è necessario allargare il modello residenti aggiungendo una terza EDO per descrivere la popolazione dei mutanti, ottenendo così il modelloo residenti-mutanti (si veda Paragrafo 2.3, (2.1)).

Naturalmente, sono possibili due casi: mutazione nella popolazione delle risorse oppure mutazione nella popolazione dei consumatori. Nel primo caso il modello residenti-mutanti è

$$\dot{R}_1 = R_1 \left(r - c(x_1, x_1)R_1 - c(x_1, x'_1)R'_1 - \frac{a(x_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x'_1, y_1)h(x'_1, y_1)R'_1} C_1 \right)$$

$$\dot{R}'_1 = R'_1 \left(r - c(x'_1, x_1)R_1 - c(x'_1, x'_1)R'_1 - \frac{a(x'_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x'_1, y_1)h(x'_1, y_1)R'_1} C_1 \right)$$

$$\dot{C}_1 = C_1 \left(e^{\frac{a(x_1, y_1)R_1 + a(x'_1, y_1)R'_1}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x'_1, y_1)h(x'_1, y_1)R'_1}} - d \right).$$

Nel secondo caso, invece, il modello residenti-mutanti è

$$\begin{aligned} \dot{R}_1 &= R_1 \left(r - c(x_1, x_1)R_1 - \frac{a(x_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1} C_1 - \frac{a(x_1, y'_1)}{1 + a(x_1, y'_1)h(x_1, y'_1)R_1} C'_1 \right) \\ \dot{C}_1 &= C_1 \left(e^{\frac{a(x_1, y_1)R_1}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1}} - d \right) \\ \dot{C}'_1 &= C'_1 \left(e^{\frac{a(x_1, y'_1)R_1}{1 + a(x_1, y'_1)h(x_1, y'_1)R_1}} - d \right). \end{aligned}$$

3.1.3 *Equazione canonica*

A questo punto è possibile ottenere l'*equazione canonica* che governa l'evoluzione dei tratti x_1 e y_1 della risorsa e del consumatore nell'insieme di evoluzione χ . Seguendo la definizione (2.14) del Paragrafo 2.4, la *fitness* di invasione delle popolazioni mutanti della risorsa e del consumatore sono date da

$$\lambda_{R_1}(x_1, y_1, x'_1) = \left(r - c(x'_1, x_1)\bar{R}_1(x_1, y_1) - \frac{a(x'_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)\bar{R}_1(x_1, y_1)} \bar{C}_1(x_1, y_1) \right)$$

$$\lambda_{C_1}(x_1, y_1, y'_1) = \left(e^{\frac{a(x_1, y'_1)\bar{R}_1(x_1, y_1)}{1 + a(x_1, y'_1)h(x_1, y'_1)\bar{R}_1(x_1, y_1)}} - d \right), \quad (3.8)$$

e l'equazione canonica risulta essere

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= k_{x_1} \bar{R}_1(x_1, y_1) \frac{\partial}{\partial x'_1} \lambda_{R_1}(x_1, y_1, x'_1) \Big|_{x'_1=x_1} \\ \dot{y}_1 &= k_{y_1} \bar{C}_1(x_1, y_1) \frac{\partial}{\partial y'_1} \lambda_{C_1}(x_1, y_1, y'_1) \Big|_{y'_1=y_1}, \end{aligned} \quad (3.9)$$

in cui $k_{x_1} = (1/2)\mu_{x_1}\sigma_{x_1}^2$ e $k_{y_1} = (1/2)\mu_{y_1}\sigma_{y_1}^2$ sono i tassi di mutazione costanti, proporzionali alla frequenza e alla varianza delle mutazioni, rispettivamente nelle popolazioni della risorsa e del consumatore. Le espressioni esplicite non vengono riportate per brevità. Sono comunque facilmente calcolabili tramite software di elaborazione simbolica.

3.1.4 Condizioni di *branching*

A questo punto è possibile simulare il sistema (3.9) per ottenere l'andamento nel tempo evolutivo dei tratti della comunità. Se il sistema converge ad un equilibrio evolutivo (\bar{x}_1, \bar{y}_1) è possibile valutare le condizioni di *branching* per determinare se il processo evolutivo ha effettivamente termine in (\bar{x}_1, \bar{y}_1) oppure può procedere grazie a un *branching*, cioè grazie all'apparizione, per mutazione, di un nuovo tratto residente (si veda Paragrafo 2.7). A questo proposito è possibile immaginare che il *branching* riguardi la risorsa o il consumatore oppure entrambe le popolazioni. Per determinare quale di queste possibilità sia quella corretta è sufficiente calcolare le condizioni di *branching* all'equilibrio evolutivo stabile per entrambe le popolazioni, quindi

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2}{\partial x_1 \partial x'_1} \lambda_{R_1}(x_1, \bar{y}_1, x'_1) \Big|_{x_1=\bar{x}_1, x'_1=\bar{x}_1} &< 0 \\ \frac{\partial^2}{\partial x_1^2} \lambda_{R_1}(\bar{x}_1, \bar{y}_1, x'_1) \Big|_{x'_1=\bar{x}_1} &> 0 \end{aligned} \quad (3.10)$$

per quanto riguarda la risorsa e

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2}{\partial y_1 \partial y'_1} \lambda_{C_1}(\bar{x}_1, y_1, y'_1) \Big|_{y_1=\bar{y}_1, y'_1=\bar{y}_1} &< 0 \\ \frac{\partial^2}{\partial y_1^2} \lambda_{C_1}(\bar{x}_1, \bar{y}_1, y'_1) \Big|_{y'_1=\bar{y}_1} &> 0 \end{aligned} \quad (3.11)$$

per il consumatore.

Come osservato in Dercole *et al.* (2003), ci si può però aspettare che il *branching* del consumatore risulti impossibile (in quanto violerebbe il *principio di esclusione competitiva*, Hardin (1960)). Quindi esistono solo due possibilità: o (\bar{x}_1, \bar{y}_1) è un punto di *branching* per la popolazione delle risorse oppure è un punto terminale.

3.2 Modello di coevoluzione (2risorse/1consumatore)

Si consideri una comunità composta da tre popolazioni residenti, due risorse e un consumatore. Tali popolazioni vengono descritte dalle loro abbondanze R_1 , R_2 (risorse) e C_1 (consumatore) e dai loro tratti fenotipici x_1 , x_2 e y_1 . Inizialmente l'abbondanza R_2 della seconda risorsa è molto piccola se deriva da una mutazione, e il tratto x_2 è inizialmente molto vicino a x_1 , ma la seconda condizione di *branching* (3.10) vista nel Paragrafo 3.1.4 garantisce la successiva diversificazione dei tratti.

3.2.1 Modello residenti

Il modello residenti è composto da tre EDO, una per ogni popolazione residente, quindi

$$\begin{aligned}\dot{R}_1 &= R_1 \left(r - c(x_1, x_1)R_1 - c(x_1, x_2)R_2 \right. \\ &\quad \left. - \frac{a(x_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \right) \\ \dot{R}_2 &= R_2 \left(r - c(x_2, x_1)R_1 - c(x_2, x_2)R_2 \right. \\ &\quad \left. - \frac{a(x_2, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \right) \\ \dot{C}_1 &= C_1 \left(e^{\frac{a(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)R_2}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2}} - d \right),\end{aligned}\quad (3.12)$$

in cui compaiono termini di competizione mista nelle equazioni delle risorse (ogni individuo compete sia con gli individui della sua stessa popolazione sia con quelli dell'altra popolazione residente) e un termine di consumo su entrambe le popolazioni

di risorse residenti (con la medesima risposta funzionale). Le funzioni c , a e h sono le stesse del paragarfo 3.1.1.1.

Da notare che per questo modello l'equilibrio demografico

$$(\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1), \bar{R}_2(x_1, x_2, y_1), \bar{C}_1(x_1, x_2, y_1)) \quad (3.13)$$

non è più noto analiticamente.

3.2.2 Modello residenti-mutanti

Dopo una mutazione, è necessario allargare il modello residenti aggiungendo una quarta EDO per la popolazione mutante e modificando leggermente le equazioni delle popolazioni residenti.

A questo punto sono possibili tre casi: mutazione nella popolazione della risorsa R_1 , mutazione nella popolazione della risorsa R_2 oppure mutazione nella popolazione dei consumatori. Nel primo caso il modello residenti-mutanti è

$$\begin{aligned} \dot{R}_1 &= R_1 \left(r - c(x_1, x_1)R_1 - c(x_1, x'_1)R'_1 - c(x_1, x_2)R_2 \right. \\ &\quad \left. - \frac{a(x_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x'_1, y_1)h(x'_1, y_1)R'_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \right) \\ \dot{R}'_1 &= R'_1 \left(r - c(x'_1, x_1)R_1 - c(x'_1, x'_1)R'_1 - c(x'_1, x_2)R_2 \right. \\ &\quad \left. - \frac{a(x'_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x'_1, y_1)h(x'_1, y_1)R'_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \right) \\ \dot{R}_2 &= R_2 \left(r - c(x_2, x_1)R_1 - c(x_2, x'_1)R'_1 - c(x_2, x_2)R_2 \right. \\ &\quad \left. - \frac{a(x_2, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x'_1, y_1)h(x'_1, y_1)R'_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \right) \\ \dot{C}_1 &= C_1 \left(e \frac{a(x_1, y_1)R_1 + a(x'_1, y_1)R'_1 + a(x_2, y_1)R_2}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x'_1, y_1)h(x'_1, y_1)R'_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} - d \right). \end{aligned}$$

Nel secondo caso il modello residenti-mutanti è invece

$$\begin{aligned}\dot{R}_1 &= R_1 \left(r - c(x_1, x_1)R_1 - c(x_1, x_2)R_2 - c(x_1, x'_2)R'_2 \right. \\ &\quad \left. - \frac{a(x_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2 + a(x'_2, y_1)h(x'_2, y_1)R'_2} C_1 \right) \\ \dot{R}_2 &= R_2 \left(r - c(x_2, x_1)R_1 - c(x_2, x_2)R_2 - c(x_2, x'_2)R'_2 \right. \\ &\quad \left. - \frac{a(x_2, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2 + a(x'_2, y_1)h(x'_2, y_1)R'_2} C_1 \right) \\ \dot{R}'_2 &= R'_2 \left(r - c(x'_2, x_1)R_1 - c(x'_2, x_2)R_2 - c(x'_2, x'_2)R'_2 \right. \\ &\quad \left. - \frac{a(x'_2, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2 + a(x'_2, y_1)h(x'_2, y_1)R'_2} C_1 \right) \\ \dot{C}_1 &= C_1 \left(e \frac{a(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)R_2 + a(x'_2, y_1)R'_2}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2 + a(x'_2, y_1)h(x'_2, y_1)R'_2} - d \right).\end{aligned}$$

Infine, nel caso di mutazione del consumatore il modello residenti-mutanti è

$$\begin{aligned}\dot{R}_1 &= R_1 \left(r - c(x_1, x_1)R_1 - c(x_1, x_2)R_2 \right. \\ &\quad \left. - \frac{a(x_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \right. \\ &\quad \left. - \frac{a(x_1, y'_1)}{1 + a(x_1, y'_1)h(x_1, y'_1)R_1 + a(x_2, y'_1)h(x_2, y'_1)R_2} C'_1 \right) \\ \dot{R}_2 &= R_2 \left(r - c(x_2, x_1)R_1 - c(x_2, x_2)R_2 \right. \\ &\quad \left. - \frac{a(x_2, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \right. \\ &\quad \left. - \frac{a(x_2, y'_1)}{1 + a(x_1, y'_1)h(x_1, y'_1)R_1 + a(x_2, y'_1)h(x_2, y'_1)R_2} C'_1 \right)\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\dot{C}_1 &= C_1 \left(e^{\frac{a(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)R_2}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2}} - d \right) \\ \dot{C}'_1 &= C'_1 \left(e^{\frac{a(x_1, y'_1)R_1 + a(x_2, y'_1)R_2}{1 + a(x_1, y'_1)h(x_1, y'_1)R_1 + a(x_2, y'_1)h(x_2, y'_1)R_2}} - d \right).\end{aligned}$$

3.2.3 *Equazione canonica*

A questo punto è possibile ottenere l'*equazione canonica* che governa l'evoluzione dei tratti x_1 , x_2 e y_1 della comunità. Le tre *fitness* di invasione delle tre popolazioni mutanti sono date da

$$\lambda_{R_1}(x_1, x_2, y_1, x'_1) = \left(r - c(x'_1, x_1)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1) - c(x'_1, x_2)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1) \right. \\ \left. - \frac{a(x'_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1) + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1)} \bar{C}_1(x_1, x_2, y_1) \right)$$

$$\lambda_{R_2}(x_1, x_2, y_1, x'_2) = \left(r - c(x'_2, x_1)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1) - c(x'_2, x_2)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1) \right. \\ \left. - \frac{a(x'_2, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1) + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1)} \bar{C}_1(x_1, x_2, y_1) \right)$$

$$\lambda_{C_1}(x_1, x_2, y_1, y'_1) = \left(e^{\frac{a(x_1, y'_1)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1) + a(x_2, y'_1)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1)}{1 + a(x_1, y'_1)h(x_1, y'_1)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1) + a(x_2, y'_1)h(x_2, y'_1)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1)}} - d \right) \quad (3.14)$$

e l'*equazione canonica* tridimensionale risulta quindi essere

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= k_{x_1} \bar{R}_1(x_1, x_2, y_1) \frac{\partial}{\partial x'_1} \lambda_{R_1}(x_1, x_2, y_1, x'_1) \Big|_{x'_1=x_1} \\ \dot{x}_2 &= k_{x_2} \bar{R}_2(x_1, x_2, y_1) \frac{\partial}{\partial x'_2} \lambda_{R_2}(x_1, x_2, y_1, x'_2) \Big|_{x'_2=x_2} \\ \dot{y}_1 &= k_{y_1} \bar{C}_1(x_1, x_2, y_1) \frac{\partial}{\partial y'_1} \lambda_{C_1}(x_1, x_2, y_1, y'_1) \Big|_{y'_1=y_1},\end{aligned} \quad (3.15)$$

in cui $k_{x_1} = (1/2)\mu_{x_1}\sigma_{x_1}^2$, $k_{x_2} = (1/2)\mu_{x_2}\sigma_{x_2}^2$ e $k_{y_1} = (1/2)\mu_{y_1}\sigma_{y_1}^2$ sono i tassi di mutazione costanti, proporzionali alla frequenza e alla varianza delle mutazioni, rispettivamente nelle popolazioni delle due risorse e del consumatore. Poichè in questo caso l'equilibrio demografico (3.13) non è noto analiticamente, è necessario simulare il modello residenti (3.12) per poter integrare il sistema dell'*equazione canonica* (3.15) (si veda Paragrafo 3.4).

3.2.4 Condizioni di *branching*

Simulando il sistema (3.15) è possibile ottenere l'andamento dei tratti della comunità. Se il sistema (3.15) converge ad un equilibrio $(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{y}_1)$ è possibile valutare le condizioni di *branching* per determinare se il processo evolutivo ha effettivamente termine oppure può procedere grazie a un nuovo *branching*, cioè grazie all'apparizione, per mutazione, di un nuovo tratto residente. Per ottenere questi risultati è sufficiente calcolare le condizioni di *branching* all'equilibrio evolutivistico stabile per tutte e tre le popolazioni, quindi

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2}{\partial x_1 \partial x'_1} \lambda_{R_1}(x_1, \bar{x}_2, \bar{y}_1, x'_1) \Big|_{x_1=\bar{x}_1, x'_1=\bar{x}_1} &< 0 \\ \frac{\partial^2}{\partial^2 x_1'^2} \lambda_{R_1}(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{y}_1, x'_1) \Big|_{x'_1=\bar{x}_1} &> 0 \end{aligned} \quad (3.16)$$

per quanto riguarda la risorsa R_1 ,

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2}{\partial x_2 \partial x'_2} \lambda_{R_2}(\bar{x}_1, x_2, \bar{y}_1, x'_2) \Big|_{x_2=\bar{x}_2, x'_2=\bar{x}_2} &< 0 \\ \frac{\partial^2}{\partial^2 x_2'^2} \lambda_{R_2}(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{y}_1, x'_2) \Big|_{x'_2=\bar{x}_2} &> 0 \end{aligned} \quad (3.17)$$

per quanto riguarda la risorsa R_2 e infine

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2}{\partial y_1 \partial y'_1} \lambda_{C_1}(\bar{x}_1, \bar{x}_2, y_1, y'_1) \Big|_{y_1=\bar{y}_1, y'_1=\bar{y}_1} &< 0 \\ \frac{\partial^2}{\partial^2 y_1'^2} \lambda_{C_1}(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{y}_1, y'_1) \Big|_{y'_1=\bar{y}_1} &> 0 \end{aligned} \quad (3.18)$$

per il consumatore.

Anche qui il fatto di non conoscere analiticamente l'equilibrio demografico (3.13) comporta la necessità di un passaggio aggiuntivo, che verrà trattato nel paragrafo 3.4.

È lecito immaginare che, in seguito alla ormai avvenuta diversificazione dei tratti delle due risorse, il consumatore sia spinto ad effettuare anche lui un *branching*, in modo tale da permettere alle sue due nuove forme di diversificarsi specializzandosi ognuna su una delle due forme della risorsa, piuttosto che rimanere in una condizione generalista in cui le consuma entrambe ma con successo inferiore. Con il *branching*, invece, ognuno dei due consumatori residenti tende a massimizzare il consumo di una sola delle due risorse divergendo nel valore dei tratti ed evolvendo per raggiungere la dimensione ottima di consumo rispetto ad una sola forma della risorsa.

3.3 Modello di coevoluzione (2risorse/2consumatori)

Si consideri una comunità composta da quattro popolazioni residenti, due risorse e due consumatori. Tali popolazioni vengono descritte dalle loro abbondanze R_1 , R_2 (risorse), C_1 , C_2 (consumatori) e dai loro tratti fenotipici x_1 , x_2 , y_1 , y_2 . Inizialmente l'abbondanza C_2 della seconda risorsa è molto piccola se deriva da una mutazione, e il tratto y_2 è inizialmente molto vicino a y_1 , ma la seconda condizione di *branching* (3.18) vista nel Paragrafo 3.2.4 garantisce la successiva diversificazione.

3.3.1 Modello residenti

Il modello residenti è composto da quattro EDO, una per ogni popolazione residente, quindi

$$\dot{R}_1 = R_1 \left(r - c(x_1, x_1)R_1 - c(x_1, x_2)R_2 - \frac{a(x_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 - \frac{a(x_1, y_2)}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2} C_2 \right)$$

$$\begin{aligned}
\dot{R}_2 &= R_2 \left(r - c(x_2, x_1)R_1 - c(x_2, x_2)R_2 \right. \\
&\quad \left. - \frac{a(x_2, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \right. \\
&\quad \left. - \frac{a(x_2, y_2)}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2} C_2 \right) \\
\dot{C}_1 &= C_1 \left(e \frac{a(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)R_2}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} - d \right) \\
\dot{C}_2 &= C_2 \left(e \frac{a(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)R_2}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2} - d \right),
\end{aligned} \tag{3.19}$$

Le funzioni c , a e h sono le stesse del paragrafo 3.1.1.1. Da notare che anche per questo modello l'equilibrio demografico

$$(\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1, y_2), \bar{R}_2(x_1, x_2, y_1, y_2), \bar{C}_1(x_1, x_2, y_1, y_2), \bar{C}_2(x_1, x_2, y_1, y_2)) \tag{3.20}$$

non è noto analiticamente.

3.3.2 Modello residenti-mutanti

Per descrivere la dinamica post-mutazione, è necessario allargare il modello residenti aggiungendo una quinta EDO e modificando leggermente le equazioni delle popolazioni residenti.

In questo caso esistono quattro possibilità: mutazione nella popolazione della risorsa R_1 , mutazione nella popolazione della risorsa R_2 , mutazione nella popolazione del consumatore C_1 oppure mutazione nella popolazione del consumatore C_2 . Nel primo caso il modello residenti-mutanti è

$$\begin{aligned}
\dot{R}_1 &= R_1 \left(r - c(x_1, x_1)R_1 - c(x_1, x'_1)R'_1 - c(x_1, x_2)R_2 \right. \\
&\quad \left. - \frac{a(x_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x'_1, y_1)h(x'_1, y_1)R'_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \right. \\
&\quad \left. - \frac{a(x_1, y_2)}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x'_1, y_2)h(x'_1, y_2)R'_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2} C_2 \right)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \dot{R}'_1 = R'_1 & \left(r - c(x'_1, x_1)R_1 - c(x'_1, x'_1)R'_1 - c(x'_1, x_2)R_2 \right. \\ & - \frac{a(x'_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x'_1, y_1)h(x'_1, y_1)R'_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \\ & \left. - \frac{a(x'_1, y_2)}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x'_1, y_2)h(x'_1, y_2)R'_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2} C_2 \right) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \dot{R}_2 = R_2 & \left(r - c(x_2, x_1)R_1 - c(x_2, x'_1)R'_1 - c(x_2, x_2)R_2 \right. \\ & - \frac{a(x_2, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x'_1, y_1)h(x'_1, y_1)R'_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \\ & \left. - \frac{a(x_2, y_2)}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x'_1, y_2)h(x'_1, y_2)R'_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2} C_2 \right) \end{aligned}$$

$$\dot{C}_1 = C_1 \left(e^{\frac{a(x_1, y_1)R_1 + a(x'_1, y_1)R'_1 + a(x_2, y_1)R_2}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x'_1, y_1)h(x'_1, y_1)R'_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} - d} \right)$$

$$\dot{C}_2 = C_2 \left(e^{\frac{a(x_1, y_2)R_1 + a(x'_1, y_2)R'_1 + a(x_2, y_2)R_2}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x'_1, y_2)h(x'_1, y_2)R'_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2} - d} \right).$$

Nel secondo caso il modello residenti-mutanti è

$$\begin{aligned} \dot{R}_1 = R_1 & \left(r - c(x_1, x_1)R_1 - c(x_1, x_2)R_2 - c(x_1, x'_2)R'_2 \right. \\ & - \frac{a(x_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2 + a(x'_2, y_1)h(x'_2, y_1)R'_2} C_1 \\ & \left. - \frac{a(x_1, y_2)}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2 + a(x'_2, y_2)h(x'_2, y_2)R'_2} C_2 \right) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \dot{R}_2 = R_2 & \left(r - c(x_2, x_1)R_1 - c(x_2, x_2)R_2 - c(x_2, x'_2)R'_2 \right. \\ & - \frac{a(x_2, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2 + a(x'_2, y_1)h(x'_2, y_1)R'_2} C_1 \\ & \left. - \frac{a(x_2, y_2)}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2 + a(x'_2, y_2)h(x'_2, y_2)R'_2} C_2 \right) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \dot{R}'_2 &= R'_2 \left(r - c(x'_2, x_1)R_1 - c(x'_2, x_2)R_2 - c(x'_2, x'_2)R'_2 \right. \\ &\quad - \frac{a(x'_2, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2 + a(x'_2, y_1)h(x'_2, y_1)R'_2} C_1 \\ &\quad \left. - \frac{a(x'_2, y_2)}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2 + a(x'_2, y_2)h(x'_2, y_2)R'_2} C_2 \right) \\ \dot{C}_1 &= C_1 \left(e^{-\frac{a(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)R_2 + a(x'_2, y_1)R'_2}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2 + a(x'_2, y_1)h(x'_2, y_1)R'_2} - d} \right) \\ \dot{C}_2 &= C_2 \left(e^{-\frac{a(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)R_2 + a(x'_2, y_2)R'_2}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2 + a(x'_2, y_2)h(x'_2, y_2)R'_2} - d} \right). \end{aligned}$$

Nel caso di mutazione del primo consumatore, invece, il modello residenti-mutanti è

$$\begin{aligned} \dot{R}_1 &= R_1 \left(r - c(x_1, x_1)R_1 - c(x_1, x_2)R_2 \right. \\ &\quad - \frac{a(x_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \\ &\quad - \frac{a(x_1, y'_1)}{1 + a(x_1, y'_1)h(x_1, y'_1)R_1 + a(x_2, y'_1)h(x_2, y'_1)R_2} C'_1 \\ &\quad \left. - \frac{a(x_1, y_2)}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2} C_2 \right) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \dot{R}_2 &= R_2 \left(r - c(x_2, x_1)R_1 - c(x_2, x_2)R_2 \right. \\ &\quad - \frac{a(x_2, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \\ &\quad - \frac{a(x_2, y'_1)}{1 + a(x_1, y'_1)h(x_1, y'_1)R_1 + a(x_2, y'_1)h(x_2, y'_1)R_2} C'_1 \\ &\quad \left. - \frac{a(x_2, y_2)}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2} C_2 \right) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\dot{C}_1 &= C_1 \left(e^{\frac{a(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)R_2}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2}} - d \right) \\ \dot{C}'_1 &= C'_1 \left(e^{\frac{a(x_1, y'_1)R_1 + a(x_2, y'_1)R_2}{1 + a(x_1, y'_1)h(x_1, y'_1)R_1 + a(x_2, y'_1)h(x_2, y'_1)R_2}} - d \right) \\ \dot{C}_2 &= C_2 \left(e^{\frac{a(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)R_2}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2}} - d \right).\end{aligned}$$

Infine, nell'ultimo caso, quello di mutazione nella popolazione del secondo consumatore, il modello residenti-mutanti è

$$\begin{aligned}\dot{R}_1 &= R_1 \left(r - c(x_1, x_1)R_1 - c(x_1, x_2)R_2 \right. \\ &\quad - \frac{a(x_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \\ &\quad - \frac{a(x_1, y_2)}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2} C_2 \\ &\quad \left. - \frac{a(x_1, y'_2)}{1 + a(x_1, y'_2)h(x_1, y'_2)R_1 + a(x_2, y'_2)h(x_2, y'_2)R_2} C'_2 \right)\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\dot{R}_2 &= R_2 \left(r - c(x_2, x_1)R_1 - c(x_2, x_2)R_2 \right. \\ &\quad - \frac{a(x_2, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2} C_1 \\ &\quad - \frac{a(x_2, y_2)}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2} C_2 \\ &\quad \left. - \frac{a(x_2, y'_2)}{1 + a(x_1, y'_2)h(x_1, y'_2)R_1 + a(x_2, y'_2)h(x_2, y'_2)R_2} C'_2 \right)\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\dot{C}_1 &= C_1 \left(e^{\frac{a(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)R_2}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)R_1 + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)R_2}} - d \right) \\ \dot{C}_2 &= C_2 \left(e^{\frac{a(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)R_2}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)R_1 + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)R_2}} - d \right) \\ \dot{C}'_2 &= C'_2 \left(e^{\frac{a(x_1, y'_2)R_1 + a(x_2, y'_2)R_2}{1 + a(x_1, y'_2)h(x_1, y'_2)R_1 + a(x_2, y'_2)h(x_2, y'_2)R_2}} - d \right).\end{aligned}$$

3.3.3 Equazione canonica

A questo punto è possibile ottenere l'*equazione canonica* che governa l'evoluzione dei tratti x_1 , x_2 , y_1 e y_2 della comunità. Le *fitness* di invasione delle popolazioni mutanti delle due risorse e dei due consumatori sono date da

$$\begin{aligned}
\lambda_{R_1}(x_1, x_2, y_1, y_2, x'_1) &= \left(r - c(x'_1, x_1)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1, y_2) - c(x'_1, x_2)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1, y_2) \right. \\
&\quad \left. - \frac{a(x'_1, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1, y_2) + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1, y_2)}\bar{C}_1(x_1, x_2, y_1, y_2) \right. \\
&\quad \left. - \frac{a(x'_1, y_2)}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1, y_2) + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1, y_2)}\bar{C}_2(x_1, x_2, y_1, y_2) \right) \\
\lambda_{R_2}(x_1, x_2, y_1, y_2, x'_2) &= \left(r - c(x'_2, x_1)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1, y_2) - c(x'_2, x_2)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1, y_2) \right. \\
&\quad \left. - \frac{a(x'_2, y_1)}{1 + a(x_1, y_1)h(x_1, y_1)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1, y_2) + a(x_2, y_1)h(x_2, y_1)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1, y_2)}\bar{C}_1(x_1, x_2, y_1, y_2) \right. \\
&\quad \left. - \frac{a(x'_2, y_2)}{1 + a(x_1, y_2)h(x_1, y_2)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1, y_2) + a(x_2, y_2)h(x_2, y_2)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1, y_2)}\bar{C}_2(x_1, x_2, y_1, y_2) \right) \\
\lambda_{C_1}(x_1, x_2, y_1, y_2, y'_1) &= \\
&\quad \left(e \frac{a(x_1, y'_1)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1, y_2) + a(x_2, y'_1)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1, y_2)}{1 + a(x_1, y'_1)h(x_1, y'_1)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1, y_2) + a(x_2, y'_1)h(x_2, y'_1)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1, y_2)} - d \right) \\
\lambda_{C_2}(x_1, x_2, y_1, y_2, y'_2) &= \\
&\quad \left(e \frac{a(x_1, y'_2)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1, y_2) + a(x_2, y'_2)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1, y_2)}{1 + a(x_1, y'_2)h(x_1, y'_2)\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1, y_2) + a(x_2, y'_2)h(x_2, y'_2)\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1, y_2)} - d \right)
\end{aligned} \tag{3.21}$$

e l'*equazione canonica* quadridimensionale risulta essere

$$\begin{aligned}
\dot{x}_1 &= k_{x_1}\bar{R}_1(x_1, x_2, y_1, y_2) \frac{\partial}{\partial x'_1} \lambda_{R_1}(x_1, x_2, y_1, y_2, x'_1) \Big|_{x'_1=x_1} \\
\dot{x}_2 &= k_{x_2}\bar{R}_2(x_1, x_2, y_1, y_2) \frac{\partial}{\partial x'_2} \lambda_{R_2}(x_1, x_2, y_1, y_2, x'_2) \Big|_{x'_2=x_2} \\
\dot{y}_1 &= k_{y_1}\bar{C}_1(x_1, x_2, y_1, y_2) \frac{\partial}{\partial y'_1} \lambda_{C_1}(x_1, x_2, y_1, y_2, y'_1) \Big|_{y'_1=y_1} \\
\dot{y}_2 &= k_{y_2}\bar{C}_2(x_1, x_2, y_1, y_2) \frac{\partial}{\partial y'_2} \lambda_{C_2}(x_1, x_2, y_1, y_2, y'_2) \Big|_{y'_2=y_2},
\end{aligned} \tag{3.22}$$

in cui $k_{x_1} = (1/2)\mu_{x_1}\sigma_{x_1}^2$, $k_{x_2} = (1/2)\mu_{x_2}\sigma_{x_2}^2$, $k_{y_1} = (1/2)\mu_{y_1}\sigma_{y_1}^2$ e $k_{y_2} = (1/2)\mu_{y_2}\sigma_{y_2}^2$ sono i tassi di mutazione costanti, proporzionali alla frequenza e alla varianza delle mutazioni, rispettivamente nelle popolazioni delle due risorse e dei due consumatori. Anche in questo caso l'equilibrio demografico (3.20) non è noto analiticamente, per cui è necessario simulare il modello residenti (3.19) per integrare il sistema dell'*equazione canonica* (3.22) (si veda Paragrafo 3.4).

3.3.4 Condizioni di *branching*

Simulando il sistema (3.22) si ottiene l'andamento dei tratti della comunità. Se il sistema (3.22) converge ad un equilibrio $(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{y}_1, \bar{y}_2)$ è possibile valutare le condizioni di *branching* per determinare se il processo evolutivo ha effettivamente termine oppure può procedere grazie a un nuovo *branching*, cioè grazie all'apparizione, per mutazione, di un nuovo tratto residente. Per ottenere questi risultati è sufficiente calcolare le condizioni di *branching* all'equilibrio evolutivo stabile per tutte e quattro le popolazioni, quindi

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial^2}{\partial x_1 \partial x'_1} \lambda_{R_1}(x_1, \bar{x}_2, \bar{y}_1, \bar{y}_2, x'_1) \right|_{x_1=\bar{x}_1, x'_1=\bar{x}_1} &< 0 \\ \left. \frac{\partial^2}{\partial x_1'^2} \lambda_{R_1}(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{y}_1, \bar{y}_2, x'_1) \right|_{x'_1=\bar{x}_1} &> 0 \end{aligned} \quad (3.23)$$

per quanto riguarda la risorsa R_1 ,

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial^2}{\partial x_2 \partial x'_2} \lambda_{R_2}(\bar{x}_1, x_2, \bar{y}_1, \bar{y}_2, x'_2) \right|_{x_2=\bar{x}_2, x'_2=\bar{x}_2} &< 0 \\ \left. \frac{\partial^2}{\partial x_2'^2} \lambda_{R_2}(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{y}_1, \bar{y}_2, x'_2) \right|_{x'_2=\bar{x}_2} &> 0 \end{aligned} \quad (3.24)$$

per quanto riguarda la risorsa R_2 ,

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial^2}{\partial y_1 \partial y'_1} \lambda_{C_1}(\bar{x}_1, \bar{x}_2, y_1, \bar{y}_2, y'_1) \right|_{y_1=\bar{y}_1, y'_1=\bar{y}_1} &< 0 \\ \left. \frac{\partial^2}{\partial y_1'^2} \lambda_{C_1}(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{y}_1, \bar{y}_2, y'_1) \right|_{y'_1=\bar{y}_1} &> 0 \end{aligned} \quad (3.25)$$

per il consumatore C_1 e infine

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2}{\partial y_2 \partial y_2'} \lambda_{C_2}(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{y}_2, y_2, y_2') \Big|_{y_2=\bar{y}_2, y_2'=\bar{y}_2} &< 0 \\ \frac{\partial^2}{\partial^2 y_2'} \lambda_{C_2}(\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{y}_1, \bar{y}_2, y_2') \Big|_{y_2'=\bar{y}_2} &> 0 \end{aligned} \quad (3.26)$$

per il consumatore C_2 . Anche qui il fatto di non conoscere analiticamente l'equilibrio demografico (3.20) comporta la necessità di un passaggio aggiuntivo (si veda Paragrafo 3.4).

È lecito immaginare che, in seguito alla ormai avvenuta diversificazione dei consumatori, siano le risorse a subire un nuovo *branching* per cercare di minimizzare la mortalità dovuta al loro consumo. Se questo accadesse, verrebbe eseguito un passo in più nel processo di alternanza di *branching* fra risorse e consumatori e tale processo potrebbe ripetersi ancora per molte volte portando ogni volta un nuovo tratto residente nella comunità e quindi diversificando sempre più il sistema. Qui non si va, tuttavia, oltre al caso di sistemi con due risorse e due consumatori, non perchè il proseguimento dell'analisi non sia interessante, ma perchè la mole di lavoro richiesta va ben oltre quella che è lecito affrontare in una tesi di laurea.

3.4 Analisi numerica

Al fine di verificare che la coevoluzione sia capace di trasformare una comunità povera di forme in una comunità più ricca attraverso una cascata di *branching* alternati di risorse e consumatori, sono state condotte in modo sistematico un gran numero di simulazioni in ambiente *MATLAB*. In particolare si è ricorso ad integratori numerici di EDO che, fornite le condizioni iniziali del sistema differenziale, calcolano attraverso metodi numerici la dinamica dello stato del sistema su un certo orizzonte temporale. Le simulazioni sono condotte fino a che il sistema raggiunga un regime e, in caso di regime stazionario, sono interrotte quando tutte le derivate delle variabili di stato rispetto al tempo sono simultaneamente inferiori ad una certa soglia (10^{-9}). Per poter interrompere le simulazioni nel caso il sistema tenda verso regimi non stazionari si è fissato a priori un numero ragionevole di iterazioni oltre il quale si è ipotizzato che il regime non potesse essere stazionario. Così facendo, è stato

possibile calcolare le condizioni di *branching* tramite calcolo simbolico e valutarle all'equilibrio evolutivo raggiunto.

In particolare si è partiti dal sistema (3.9) che, insieme alla (3.8) e alla (3.6) definisce il modello evolutivo della comunità (1/1) formata da una risorsa e da un consumatore. Si è integrato numericamente tale sistema con la funzione *MATLAB ode45* a partire dalla condizione iniziale $(x_1(0), y_1(0)) = (0, 0)$ fino a regime, ottenendo quindi una traiettoria $(x_1(t), y_1(t))$ e, in caso di regime stazionario, l'equilibrio (\bar{x}_1, \bar{y}_1) . Con questo equilibrio sono state calcolate le condizioni di *branching* (3.10) e (3.11) e in tutti i casi analizzati (presentati in seguito nel Paragrafo 3.5) si è trovato che tali condizioni o non erano soddisfatte o erano soddisfatte per la sola risorsa. Nel secondo caso, si è passati a considerare il sistema (2/1), cioè la comunità costituita da due risorse e un consumatore (sistema (3.15) e (3.14)). Questo nuovo sistema è stato integrato numericamente partendo dalla seguente condizione iniziale

$$\begin{aligned} (x_1(0), x_2(0), y_1(0)) &= (\bar{x}_1 - \delta, \bar{x}_1 + \delta, \bar{y}_1) \\ (R_1(0), R_2(0), C_1(0)) &= (\bar{R}_1, \delta \bar{R}_1, \bar{C}_1), \end{aligned} \tag{3.27}$$

in cui δ è un valore piccolo dell'ordine di 10^{-3} e le grandezze segnate si riferiscono alle variabili di equilibrio del sistema precedente. Infatti nel sistema (2/1) il tratto della risorsa R_2 inizialmente differisce di pochissimo da quello della risorsa R_1 e l'abbondanza iniziale di R_2 (che deriva da una mutazione) è una piccola frazione di quella di R_1 . Costruendo in tal modo le condizioni iniziali del sistema (2/1) è garantita la coesistenza delle due risorse su di un equilibrio demografico stazionario (si vedano Paragrafo 2.7 e Figura 2.6).

Partendo quindi da tali condizioni iniziali è possibile integrare numericamente il sistema (2/1) fino a regime. In questo caso, però, come già anticipato nel Paragrafo 3.2.1, l'equilibrio demografico non è noto analiticamente, per cui bisogna procedere nel modo seguente: si integrano insieme il sistema evolutivo (3.15) e il sistema demografico (3.12) con due diverse velocità, in modo tale che il sistema demografico converga velocemente all'equilibrio e si possa poi simulare il sistema evolutivo lento con le variabili di stato demografico all'equilibrio. Per questo, risulta sufficiente integrare il seguente sistema

$$\begin{aligned}
\dot{R}_1 &= \frac{1}{\epsilon} R_1 f_{R_1}(R_1, R_2, C_1, x_1, x_2, y_1) \\
\dot{R}_2 &= \frac{1}{\epsilon} R_2 f_{R_2}(R_1, R_2, C_1, x_1, x_2, y_1) \\
\dot{C}_1 &= \frac{1}{\epsilon} C_1 f_{C_1}(R_1, R_2, C_1, x_1, x_2, y_1) \\
\dot{x}_1 &= k_{x_1} R_1(x_1, x_2, y_1) \frac{\partial}{\partial x'_1} \lambda_{R_1}(x_1, x_2, y_1, x'_1) \Big|_{x'_1=x_1} \\
\dot{x}_2 &= k_{x_2} R_2(x_1, x_2, y_1) \frac{\partial}{\partial x'_2} \lambda_{R_2}(x_1, x_2, y_1, x'_2) \Big|_{x'_2=x_2} \\
\dot{y}_1 &= k_{y_1} C_1(x_1, x_2, y_1) \frac{\partial}{\partial y'_1} \lambda_{C_1}(x_1, x_2, y_1, y'_1) \Big|_{y'_1=y_1},
\end{aligned} \tag{3.28}$$

con ϵ piccolo (dell'ordine di 10^{-3}). In tal modo la dinamica demografica converge velocemente all'equilibrio e si possono utilizzare R_1 , R_2 e C_1 al posto di \bar{R}_1 , \bar{R}_2 e \bar{C}_1 nel sistema evolucionistico. Si ha quindi a che fare con un sistema lento-veloce a sei dimensioni, integrabile in ambiente *MATLAB* con la funzione *ode15s*, adatta all'integrazione numerica di tale tipo di sistemi (*stiff problems*, si veda documentazione *MATLAB*).

Una volta simulato il sistema fino a regime e in caso di regime stazionario è possibile valutare le condizioni di *branching* (3.16), (3.17) e (3.18). Anche qui però sorge una difficoltà: infatti la prima condizione che riguarda la coesistenza è costituita anche da una derivata rispetto al tratto residente. Tale tratto è implicitamente contenuto nelle componenti dell'equilibrio demografico (non noto analiticamente) che compaiono in λ , quindi derivando λ rispetto al tratto residente compaiono dei termini di derivate delle componenti dell'equilibrio demografico rispetto al tratto residente. Tali termini sono incogniti, ma possono essere calcolati derivando rispetto allo stesso tratto il modello residenti all'equilibrio (si veda Appendice A).

In tutti i casi analizzati (presentati in seguito nel Paragrafo 3.5) si è trovato che le condizioni di *branching* o non sono verificate o lo sono per il solo consumatore. Nel secondo caso si può quindi passare all'analisi del sistema (2/2), cioè del sistema costituito da due risorse e due consumatori descritto dalla (3.22) e dalla (3.21). Anche qui è necessaria una simulazione lento-veloce insieme con il sistema demografico (3.19), non essendo noto analiticamente l'equilibrio demografico del modello residenti (si veda analogia con la (3.28)). Le condizioni iniziali da cui partire per la

simulazione del sistema (2/2) sono le seguenti:

$$(x_1(0), x_2(0), y_1(0), y_2(0)) = (\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{y}_1 - \delta, \bar{y}_1 + \delta)$$

$$(R_1(0), R_2(0), C_1(0), C_2(0)) = (\bar{R}_1, \bar{R}_2, \bar{C}_1, \delta\bar{C}_1),$$

in cui, analogamente alla (3.27), le variabili soprasedgnate si riferiscono all'equilibrio raggiunto dal sistema (2/1).

Anche qui il sistema può convergere ad un equilibrio evolucionistico, al quale è possibile valutare le condizioni di *branching* (3.23), (3.24), (3.25) e (3.26) (si veda Appendice A, il procedimento è del tutto analogo).

Di nuovo, tutte le simulazioni eseguite hanno evidenziato che l'unico *branching* possibile è quello delle risorse. In altri termini, la coevoluzione trasforma il sistema (2/2) nel sistema (3/2), cioè in una comunità con tre risorse e due consumatori.

Se si dovesse continuare, ci si dovrebbe eventualmente aspettare un nuovo *branching* del consumatore e così via fino a convergere a una situazione terminale caratterizzata da molteplici forme di risorse e dallo stesso numero di forme di consumatori specializzate su ognuna di esse.

3.4.1 Scelta dei parametri

I valori dei parametri che compaiono nei modelli fin qui descritti sono stati scelti o per confronto con alcuni modelli discussi in letteratura (Dercole *et al.* (2003)) oppure per tentativi. In particolare sono state rispettate le condizioni viste nel Paragrafo 3.1.1.1 per garantire che il sistema demografico bidimensionale abbia un regime stazionario.

L'obiettivo dell'analisi era anche quello di presentare i risultati al variare di alcuni parametri ambientali biologicamente significativi, quali e , γ e θ (si vedano Paragrafi 3.1.1 e 3.1.1.1), che possono appunto essere diversi per specie e habitat diversi. Per questo motivo i risultati delle analisi numeriche eseguite sono esposti nel Paragrafo 3.5 nei piani e, γ ed e, θ .

Dopo numerose prove numeriche sono stati scelti i seguenti valori di riferimento per i parametri:

$$\begin{aligned}
 r &= 0.5, d = 0.05; \\
 \gamma_0 &= 0.01, \gamma_1 = 0.5, \gamma_2 = 2.3, \gamma_3 = 1; \\
 \alpha &= 1, \alpha_0 = 0.01, \alpha_1 = 10, \alpha_2 = 1, \alpha_3 = 10; \\
 \theta_1 &= 0.5, \theta_2 = 0.5, \theta_3 = 1, \theta_4 = 1; \\
 k_{x_1} &= 1, k_{x_2} = 1, k_{y_1} = 1, k_{y_2} = 1.
 \end{aligned}$$

Da notare che gli unici parametri non fissati risultano appunto e , γ e θ , i quali assumono valori diversi su di una griglia discreta.

3.5 Risultati

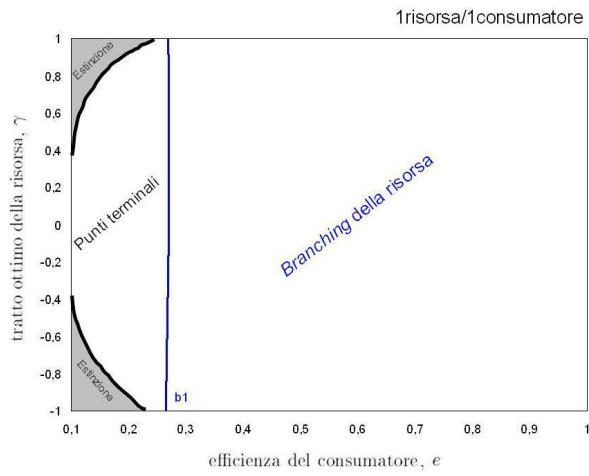
Vengono ora presentati i risultati di tutte le analisi effettuate. In particolare i sistemi sono stati studiati nel piano e, γ (con $\theta = 0.5$, Figura 3.7) e successivamente nel piano e, θ (con $\gamma = 0.2$, Figura 3.8). Effettuando un gran numero di simulazioni con griglie sempre più fitte nelle zone di interesse è stato possibile tracciare, tramite interpolazione, le frontiere che separano le zone dello spazio dei parametri in cui il *branching* non può avvenire (punti terminali) da quelle in cui invece si verifica. Sono inoltre evidenziate le zone in cui si verifica un'estinzione evoluzionistica oppure un regime non stazionario.

Si vede che alti valori di efficienza di conversione e favoriscono i fenomeni di *branching*, che risultano essere sempre alternati fra risorsa e consumatore. L'effetto di γ e θ risulta invece molto contenuto, soprattutto sui *branching* di ordine elevato.

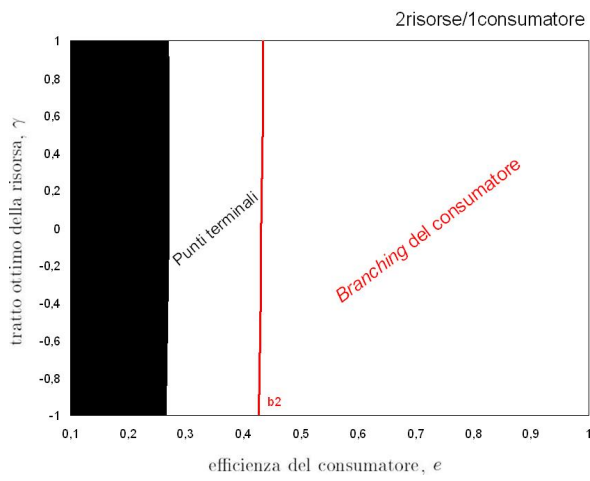
I risultati ottenuti possono essere utilmente condensati in due sole figure (si vedano Figura 3.9 e Figura 3.10) nelle quali si indicano nello spazio dei due parametri le regioni che hanno comunità terminale costituita da m risorse e n consumatori ($m \geq n$). L'analisi qui condotta permette di evidenziare soltanto le regioni (1/1), (2/1), (2/2) e (m/n) con $m \geq 3$.

Infine, fissando tutti i parametri, è possibile simulare l'evoluzione dei tratti (si veda Figura 3.11) e evidenziare bene il primo *branching* della risorsa e successivamente quello del consumatore che produce due forme, ognuna delle quali si specializza su

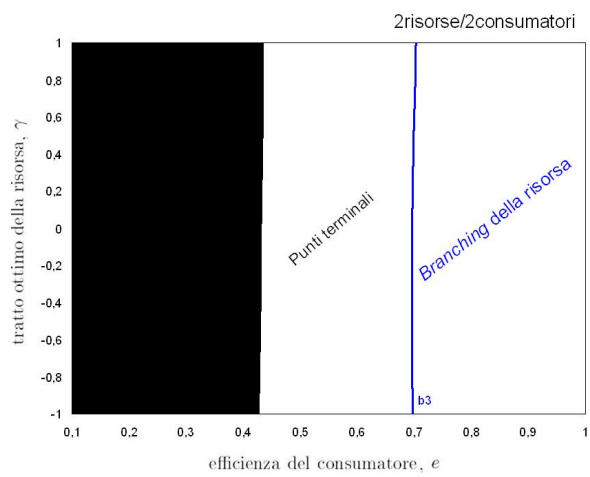
una delle due particolari forme di risorsa. L'equilibrio così raggiunto risulta in realtà essere di *branching* per entrambe le forme della risorsa, dando quindi la possibilità per un'ulteriore diversificazione.



(a) Sistema (1/1).

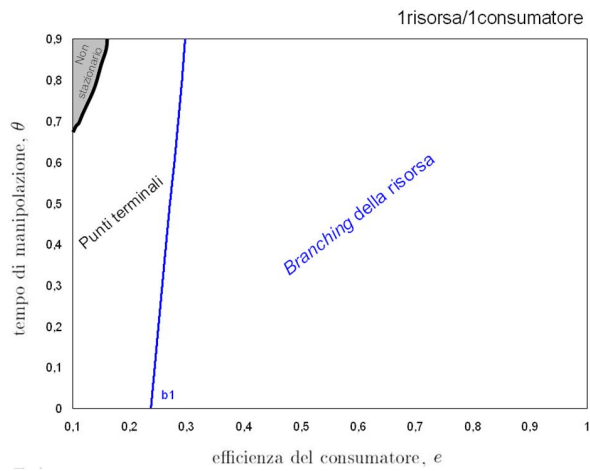


(b) Sistema (2/1).

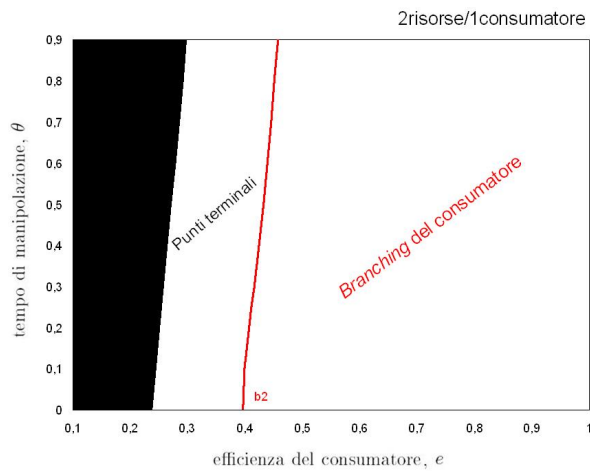


(c) Sistema (2/2).

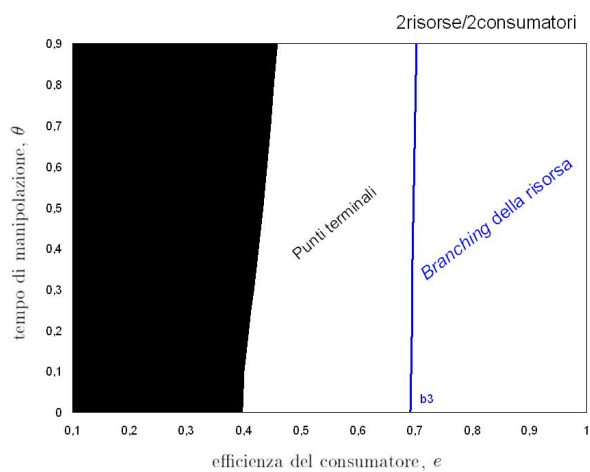
Figura 3.7: Comportamento dei sistemi (1/1), (2/1) e (2/2) al variare dei parametri e, γ .



(a) Sistema (1/1).



(b) Sistema (2/1).



(c) Sistema (2/2).

Figura 3.8: Comportamento dei sistemi (1/1), (2/1) e (2/2) al variare dei parametri e, θ .

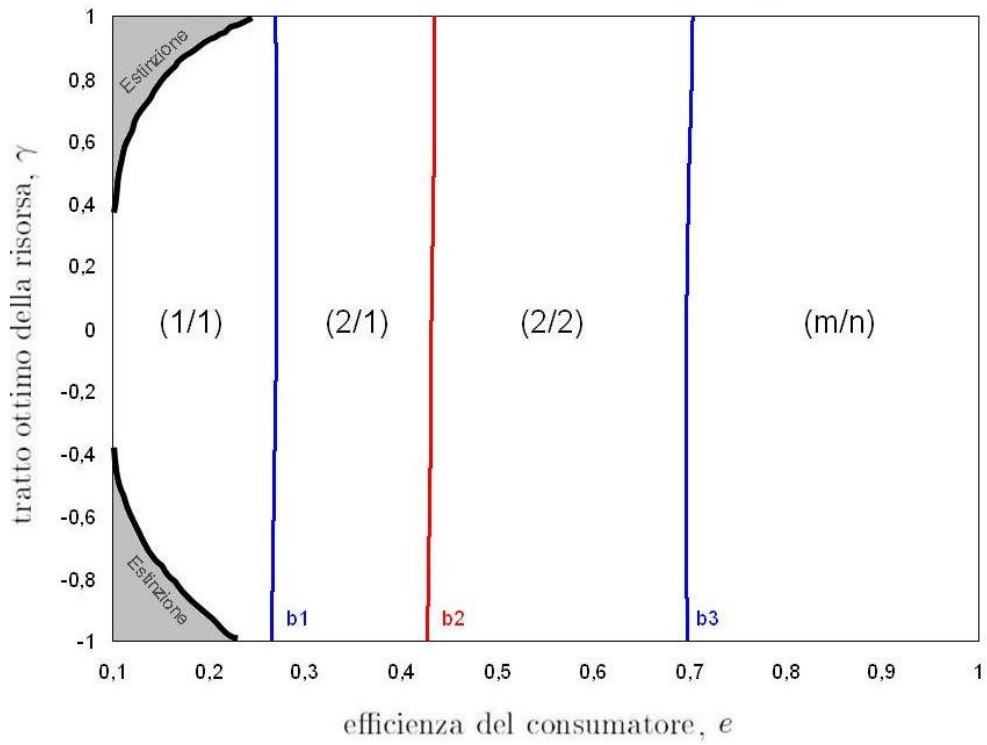


Figura 3.9: Comunità terminali al variare dei parametri e, γ ($m \geq n, m \geq 3$).

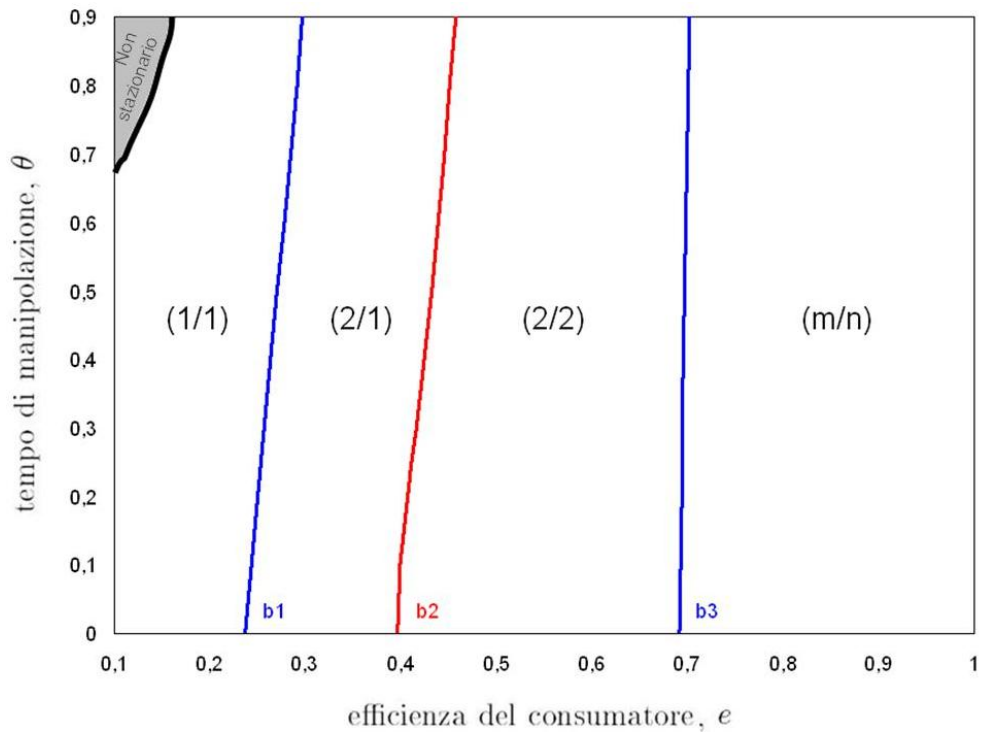


Figura 3.10: Comunità terminali al variare dei parametri e, θ ($m \geq n, m \geq 3$).

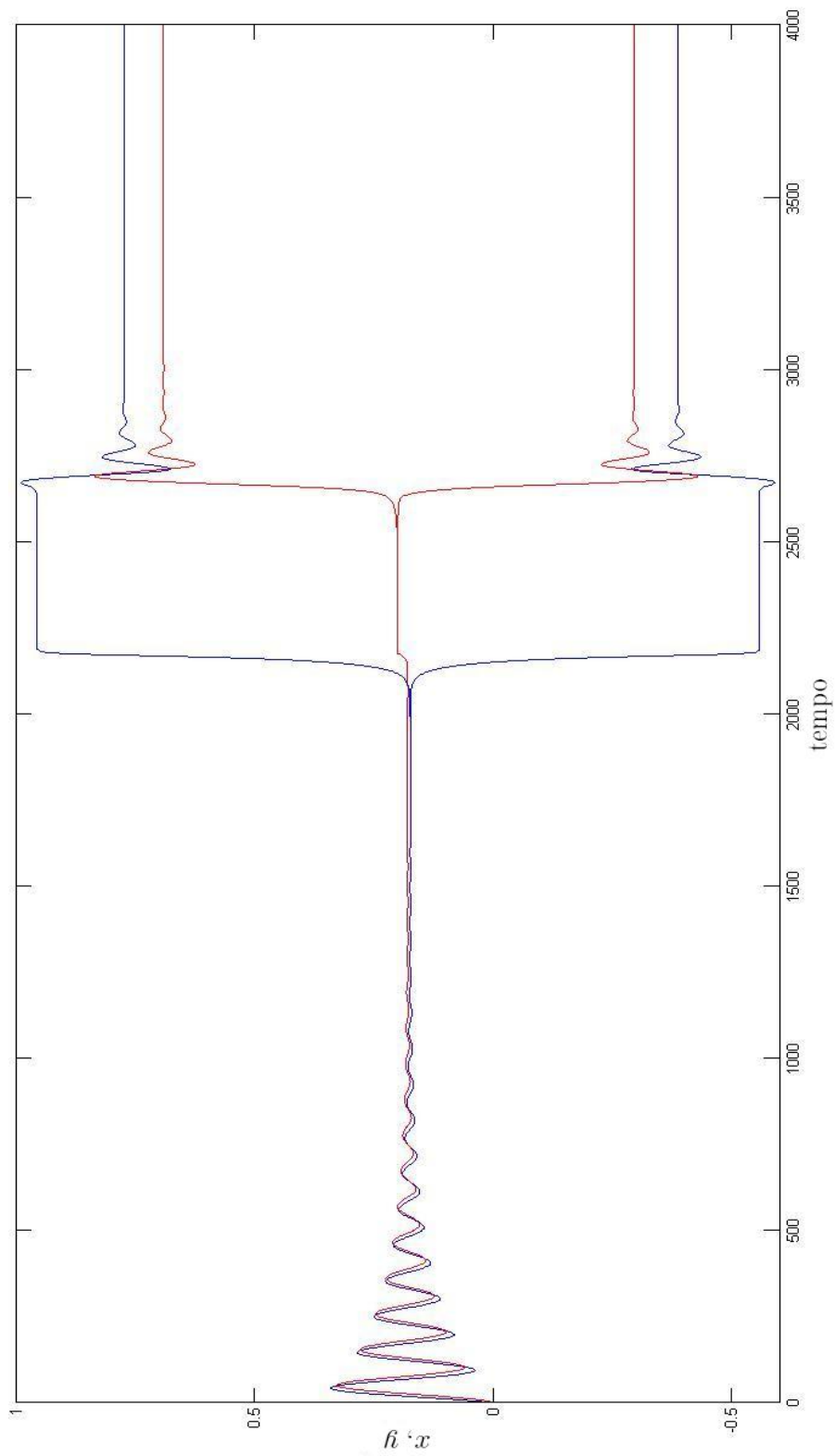


Figura 3.11: Dinamica dei tratti su scala temporale evuzionistica, in blu i tratti x_1 e x_2 delle risorse e in rosso i tratti y_1 e y_2 dei consumatori.

Capitolo 4

Conclusioni

L'evoluzione è da tempi immemorabili argomento di approfondite speculazioni e di accessi dibattiti. In particolare, l'interesse è stato frequentemente focalizzato sul problema della crescita (su tempi evolucionistici) della biodiversità, quantizzabile in numero di popolazioni viventi in un certo habitat. In questa tesi, l'argomento viene affrontato in modo decisamente matematico facendo uso di un approccio particolare, quello della cosiddetta *equazione canonica* dell'*Adaptive Dynamics* (Dieckmann e Law (1996)). I risultati qui ottenuti si differenziano quindi dai numerosi studi riguardanti la speciazione (Dieckmann e Doebeli (1999), Dieckmann *et al.* (2004), Maynard Smith (1966)), l'abbondanza delle specie (Scheffer e van Nes (2006), Hutchinson (1959), Hubbell (2001)) e l'aumento di complessità strutturale degli ecosistemi (Hiroshi e Takashi (2006)) ottenuti con tecniche di analisi differenti quali *evolutionary game theory*, *individual-based evolutionary models* e *quantitative genetics*.

In questa tesi si mostra come un sistema risorsa-consumatore possa coevolvere autonomamente verso una situazione ad elevata diversità partendo da una situazione iniziale a diversità minima tramite il succedersi di fenomeni di *branching* alternati fra risorse e consumatori. Interessante è che tale evoluzione non è forzata da alcun fattore esterno (per esempio diversità spatio-temporali dell'ambiente), ma si basa solo sulla coevoluzione. La presenza di consumatori favorisce la diversificazione delle risorse, che a sua volta spinge i consumatori alla specializzazione e quindi alla loro conseguente diversificazione. Tale alternanza può ripetersi più volte trasformando lentamente una comunità povera in una comunità ricca di forme.

In particolare si può notare che questo fenomeno è favorito da alti valori dell'efficienza di conversione del consumatore, mentre risulta scarsamente influenzato dal tratto ottimo della risorsa e dal tempo di manipolazione del consumatore (si veda Paragrafo 3.5). I risultati ottenuti e le conclusioni a cui si giunge sono quindi molto robusti, in quanto mantengono la loro validità per molte situazioni diverse di specie coinvolte e habitat.

È importante inquadrare, almeno a grandi linee, lo studio qui presentato nel contesto degli studi eseguiti in passato sull'evoluzione dei sistemi risorse-consumatori. Tali studi sono nella stragrande maggioranza dei casi stati svolti in campo ecologico, dove risorse e consumatori sono spesso chiamati prede e predatori. In tale contesto esistono molte teorie, alcune a carattere addirittura logico-verbale, altre a carattere più formale. Per citarne solo due, una antica e una recente, possiamo ricordare la teoria della nicchia di MacArthur e Levins (1967) e quella dell'emergenza dell'autosomiglianza di Scheffer e van Nes (2006). In molte di queste teorie l'habitat è supposto ricco e per di più tali risorse sono immaginate immutabili, cioè non dotate di capacità evolutiva. Ciò significa che benchè sia appropriato parlare di coevoluzione, in tali studi la coevoluzione riguarda soltanto le forme presenti di consumatori e non anche le forme presenti di risorse come in questa tesi. Un'altra differenza importante riguarda lo stato ancestrale cui la teoria fa riferimento. Per esempio, nella teoria dell'emergenza dell'autosomiglianza, si parte da un sistema che oltre a essere infinitamente ricco di risorse è anche infinitamente ricco di consumatori, per dimostrare che la coevoluzione dei consumatori tende a semplificare la loro comunità impacchettandoli in pochi gruppi con tratti molto simili all'interno di ogni gruppo. In questo studio si è invece affrontato il problema da un punto di vista totalmente opposto, mostrando come partendo dalla comunità più povera possibile (una sola forma di risorsa e una sola forma di consumatore) la coevoluzione possa generare ricchezza di forme attraverso cascate di *branching* alternati di risorse e consumatori. È interessante notare che i risultati ottenuti, studiando lo stesso problema da due punti di vista opposti, sono complementari e mostrano che sistemi risorse-consumatori tendono evolutivamente verso comunità con ricchezza di forme intermedia e determinata dai parametri caratterizzanti l'habitat.

Un'altra cosa importante è inquadrare lo studio qui presentato all'interno di quelli in cui la coevoluzione di risorse e consumatori è stata studiata con la teoria

dell'*Adaptive Dynamics*. Ma ciò è molto semplice perchè questi studi sono recenti e, quindi, pochissimi. Il primo di questi studi (Dieckmann *et al.* (1995)) si è occupato di coevoluzione nel caso di una sola risorsa e un solo consumatore con lo scopo principale di mettere in evidenza la possibilità di cicli evolutivisti. Nel secondo contributo (Dercole *et al.* (2003)) è stata sviluppata un'analisi di biforcazione completa dello stesso sistema e si è constatata la possibilità di un primo *branching* delle risorse. Nel terzo lavoro (Dercole e Rinaldi (2010)) si è studiato il sistema con una risorsa, un consumatore e un predatore del consumatore allo scopo di mostrare che la coevoluzione può portare a un regime evolutivistico caotico. In questo lavoro, invece, è stata esplorata per la prima volta la possibilità di *branching* dei consumatori verificando che la coevoluzione è capace di arricchire un sistema inizialmente povero attraverso cascate di *branching* alternati di risorse e consumatori.

L'ultimo *branching* indagato riguarda il sistema (2/2) costituito da due risorse e da due consumatori. In gran parte degli esperimenti effettuati entrambe le condizioni di *branching* sono verificate per entrambe le risorse ma non lo sono per i consumatori. Quale delle due risorse subisca per prima il *branching* è una questione puramente casuale legata al fenomeno delle mutazioni. Da questo punto in poi risulta quindi possibile la nascita di diversi scenari evolutivistici legati alla nascita di una mutazione favorevole nell'una o nell'altra popolazione delle risorse. Lo studio di questi possibili scenari è certamente interessante ma non è svolto in questa tesi.

Possibili estensioni possono riguardare lo studio di sistemi con $(m, n) > 2$, per verificare che il fenomeno dei *branching* alternati possa procedere ulteriormente e portare quindi la comunità ad una situazione di diversità sempre crescente. Potrebbe anche essere interessante dimostrare matematicamente la congettura su cui si basa il presente studio, qui soltanto supportata da esperimenti numerici. Oppure si potrebbe applicare lo stesso approccio anche per alcune varianti modellistiche. Per esempio si potrebbero utilizzare modelli ancora più complessi e realistici, sia dal punto di vista della struttura del modello in sé sia delle dipendenze dei parametri dai tratti. In particolare potrebbe essere interessante considerare un termine di competizione intraspecifica tra i consumatori, con un termine quadratico nell'abbondanza dei consumatori. Poichè la competizione favorisce il fenomeno del *branching* evolutivistico (Dercole e Rinaldi (2008)), ci si potrebbe lecitamente aspettare un allargamento delle zone nello spazio dei parametri in cui si verificano i *branching* e

quindi si potrebbero studiare percorsi evuzionistici ancora più lunghi e complessi. O, infine, si potrebbero studiare modelli con struttura d'età delle diverse popolazioni, e verificare che le conclusioni e i risultati ottenuti nel presente lavoro siano robusti anche rispetto alle possibili scelte modellistiche.

Un approccio simile a quello qui usato potrebbe essere utilizzato per lo studio di qualsiasi tipo di sistema risorsa-consumatore. Per esempio una possibile applicazione potrebbe riguardare il caso dello sfruttamento industriale delle risorse ittiche a scopi commerciali. Infatti negli ultimi decenni si è osservato come la flotta e la tecnologia si siano sempre più specializzate nei confronti della cattura di particolari specie ittiche, o addirittura solamente di individui di una determinata taglia. Si potrebbe quindi ricorrere a modelli con strutture d'età per le popolazioni ittiche e verificare se tale specializzazione e diversificazione della flotta e della tecnologia siano la conseguenza di un fenomeno di *branching* alternati dovuti alla coevoluzione di popolazioni ittiche e flotte, analogo a quello qui studiato. Infatti anche l'innovazione tecnologica può essere vista come un fenomeno evuzionistico (Dercole *et al.* (2010)), o meglio come un fenomeno di innovazione-competizione, che può quindi essere studiato con l'approccio dell'*Adaptive Dynamics*.

Bibliografia

- Abrams P. (2000). The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence. *Annual Review of Ecological Systems*, (31), 79–105.
- Bolker B.; Pacala S. (1997). Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theoretical Population Biology*, (52), 179–197.
- Bulmer M. (1980). *The Mathematical Theory of Quantitative Genetics*. Oxford University Press.
- Champagnat N. *et al.* (2001). The canonical equation of adaptive dynamics: A mathematical view. *Selection*, (2), 73–83.
- Darwin C.; Wallace R. (1858). On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society*.
- Dawkins R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford University Press.
- Dawkins R. (1982). *The Extended Phenotype: The Long Reach of the Gene*. Oxford University Press.
- Dercole F. *et al.* (2003). Bifurcation analysis of a prey-predator coevolution model. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, (63), 1378–1391.
- Dercole F. *et al.* (2010). Technological change and fisheries sustainability: The point of view of adaptive dynamics. *Ecological Modelling*, (221), 379–387.
- Dercole F.; Rinaldi S. (2008). *Analysis of Evolutionary Processes, The Adaptive Dynamics Approach and Its Applications*. Princeton University Press.

- Dercole F.; Rinaldi S. (2010). Evolutionary dynamics can be chaotic: A first example. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, (11), 3473–3485.
- Dieckmann U.; Doebeli M. (1999). On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, (400), 354–357.
- Dieckmann U. *et al.* (1995). Evolutionary cycling in predator-prey interactions: Population dynamics and the red queen. *Journal of Theoretical Biology*, (176), 91–102.
- Dieckmann U. *et al.* (2004). *Adaptive Speciation*. Cambridge University Press.
- Dieckmann U.; Ferrière R. (2004). Adaptive dynamics and evolving biodiversity. *Evolutionary Conservation Biology*, pp. 188–224. Cambridge University Press.
- Dieckmann U.; Law R. (1996). The dynamical theory of coevolution: A derivation from stochastic ecological processes. *Journal of Mathematical Biology*, (34), 579–612.
- Dieckmann U.; Law R. (2000). Relaxation projections and method of moments. *The Geometry of Ecological Interactions*, pp. 412–455. Cambridge University Press.
- Falconer D. (1989). *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman.
- Felsenstein J. (1981). Skepticism towards santa rosalia, or why are there so few kinds of animals? *Evolution*, (135), 124–138.
- Fisher R. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press.
- Futuyma J.; Slatkin M. (1983). *Coevolution*. Sinauer Associates.
- Geritz S. *et al.* (1997). The dynamics of adaptation and evolutionary branching. *Physical Review Letters*, (78), 2024–2027.
- Geritz S. *et al.* (1998). Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology*, (12), 35–57.
- Grimm V.; Railsback S. (2005). *Individual-based Modeling and Ecology*. Princeton University Press.

- Gyllenberg M.; Parvinen K. (2001). Necessary and sufficient conditions for evolutionary suicide. *Bulletin of Mathematical Biology*, (63), 981–993.
- Haldane J. (1932). *The Causes of Evolution*. Longmans Green.
- Hardin G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, (131), 1292–1298.
- Hiroshi C.; Takashi I. (2006). Food-web formation with recursive evolutionary branching. *Journal of Theoretical Biology*, (238), 1–10.
- Hubbell S. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press.
- Hutchinson G. (1959). Homage to santa rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, (93), 145–159.
- Kawecki T. (1996). Sympatric speciation driven by beneficial mutations. *Proceedings of the Royal Society of London*, (B 263), 1515–1520.
- Leon J. (1974). Selection in contexts of interspecific competition. *The American Naturalist*, (108), 739–757.
- Levins J. (1968). *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press.
- Lewontin R. (1983). Gene, organism and environment. *Evolution from Molecules to Men*, pp. 273–285. Cambridge University Press.
- Li C. (1955). *Population Genetics*. The University of Chicago Press.
- MacArthur R.; Levins R. (1967). The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, (101), 377–385.
- Malthus T. (1798). *An Essay on the Principle of Population*. Printed for J. Johnson in St. Paul's Church-Yard, London.
- Matsuda H.; Abrams P. (1994). Runaway evolution to self-extinction under asymmetrical competition. *Evolution*, (48), 1764–1772.
- Maynard Smith J. (1966). Sympatric speciation. *The American Naturalist*, (100), 637–650.

- Maynard Smith J.; Price J. (1973). The logic of animal conflicts. *Nature*, (246), 15–18.
- Mayr E. (1942). *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press.
- Mendel G. (1865). Experiments in plant hybridization. *Abhandlungen*, (4), 3–47.
- Metz J. *et al.* (1992). How should we define fitness for general ecological scenarios? *Trends in Ecology and Evolution*, (7), 198–202.
- Metz J. *et al.* (1996). Adaptive dynamics: A geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. *Stochastic and Spatial Structures of Dynamical Systems*, pp. 183–231. Elsevier Science.
- Nash J. (1950). Equilibrium points in n-person games. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, (36), 48–49.
- Parvinen K. (2005). Evolutionary suicide. *Acta Biotheoretica*, (53), 241–264.
- Raup D.; Sepkoski J. (1982). Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, (215), 1501–1503.
- Rosenzweig M.; MacArthur R. (1963). Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist*, (97), 209–223.
- Roughgarden J. (1983). The theory of coevolution. *Coevolution*, pp. 383–403. Sinauer Associates.
- Scheffer M.; van Nes E. (2006). Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, (16), 6230–6235.
- Schuster P.; Sigmund K. (1983). Replicator dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, (100), 533–538.
- Taylor P.; Jonker L. (1978). Evolutionarily stable strategies and game dynamics. *Mathematical Biosciences*, (40), 145–156.
- Thompson J. (1994). *The Coevolutionary Process*. Chicago University Press.

Turchin P. (2003). *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press.

von Neumann J.; Morgenstern O. (1953). *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton University Press.

Wilson E. (1988). *Biodiversity*. The National Academic Press.

Wright S. (1931). Evolution in mendelian populations. *Genetics*, (16), 97–159.

Appendice A

Prima condizione di *branching*

Riferendosi al Paragrafo 3.2, e in particolare alle (3.16), (3.17) e (3.18) si mostra come calcolare la prima condizione di *branching* nel caso in cui l'equilibrio demografico non sia noto analiticamente.

Infatti λ_{R_1} , λ_{R_2} e λ_{C_1} sono funzione di \bar{R}_1 , \bar{R}_2 e \bar{C}_1 che a loro volta sono funzioni di x_1 , x_2 e y_1 . Ma \bar{R}_1 , \bar{R}_2 e \bar{C}_1 non sono noti analiticamente. Quindi, derivando λ_{R_1} , λ_{R_2} e λ_{C_1} rispettivamente rispetto a x_1 , x_2 e y_1 si ottiene

$$\begin{aligned} & \frac{\partial \lambda_{R_1}}{\partial R_1} \frac{\partial \bar{R}_1}{\partial x_1} + \frac{\partial \lambda_{R_1}}{\partial R_2} \frac{\partial \bar{R}_2}{\partial x_1} + \frac{\partial \lambda_{R_1}}{\partial C_1} \frac{\partial \bar{C}_1}{\partial x_1} + \frac{\partial \lambda_{R_1}}{\partial x_1} \\ & \frac{\partial \lambda_{R_2}}{\partial R_1} \frac{\partial \bar{R}_1}{\partial x_2} + \frac{\partial \lambda_{R_2}}{\partial R_2} \frac{\partial \bar{R}_2}{\partial x_2} + \frac{\partial \lambda_{R_2}}{\partial C_1} \frac{\partial \bar{C}_1}{\partial x_2} + \frac{\partial \lambda_{R_2}}{\partial x_2} \\ & \frac{\partial \lambda_{C_1}}{\partial R_1} \frac{\partial \bar{R}_1}{\partial y_1} + \frac{\partial \lambda_{C_1}}{\partial R_2} \frac{\partial \bar{R}_2}{\partial y_1} + \frac{\partial \lambda_{C_1}}{\partial C_1} \frac{\partial \bar{C}_1}{\partial y_1} + \frac{\partial \lambda_{C_1}}{\partial y_1}. \end{aligned}$$

Ma $\frac{\partial \bar{R}_1}{\partial x_1}$, $\frac{\partial \bar{R}_2}{\partial x_1}$, $\frac{\partial \bar{C}_1}{\partial x_1}$, $\frac{\partial \bar{R}_1}{\partial x_2}$, $\frac{\partial \bar{R}_2}{\partial x_2}$, $\frac{\partial \bar{C}_1}{\partial x_2}$, $\frac{\partial \bar{R}_1}{\partial y_1}$, $\frac{\partial \bar{R}_2}{\partial y_1}$, $\frac{\partial \bar{C}_1}{\partial y_1}$ sono incognite.

Quindi in totale esistono nove incognite delle derivate delle componenti dell'equilibrio demografico rispetto ai tratti residenti. Per calcolarle si può ricorrere però al modello residenti (3.12) valutato all'equilibrio, cioè

$$\begin{aligned} f_{R_1}(\bar{R}_1, \bar{R}_2, \bar{C}_1, x_1, x_2, y_1) &= 0 \\ f_{R_2}(\bar{R}_1, \bar{R}_2, \bar{C}_1, x_1, x_2, y_1) &= 0 \\ f_{C_1}(\bar{R}_1, \bar{R}_2, \bar{C}_1, x_1, x_2, y_1) &= 0. \end{aligned}$$

Infatti derivando ognuna di queste tre equazioni rispetto ai tratti x_1 , x_2 e y_1 si ottiene

$$\begin{aligned}
& \frac{\partial f_{R_1}}{\partial R_1} \frac{\partial \bar{R}_1}{\partial x_1} + \frac{\partial f_{R_1}}{\partial R_2} \frac{\partial \bar{R}_2}{\partial x_1} + \frac{\partial f_{R_1}}{\partial C_1} \frac{\partial \bar{C}_1}{\partial x_1} + \frac{\partial f_{R_1}}{\partial x_1} = 0 \\
& \frac{\partial f_{R_1}}{\partial R_1} \frac{\partial \bar{R}_1}{\partial x_2} + \frac{\partial f_{R_1}}{\partial R_2} \frac{\partial \bar{R}_2}{\partial x_2} + \frac{\partial f_{R_1}}{\partial C_1} \frac{\partial \bar{C}_1}{\partial x_2} + \frac{\partial f_{R_1}}{\partial x_2} = 0 \\
& \frac{\partial f_{R_1}}{\partial R_1} \frac{\partial \bar{R}_1}{\partial y_1} + \frac{\partial f_{R_1}}{\partial R_2} \frac{\partial \bar{R}_2}{\partial y_1} + \frac{\partial f_{R_1}}{\partial C_1} \frac{\partial \bar{C}_1}{\partial y_1} + \frac{\partial f_{R_1}}{\partial y_1} = 0 \\
& \frac{\partial f_{R_2}}{\partial R_1} \frac{\partial \bar{R}_1}{\partial x_1} + \frac{\partial f_{R_2}}{\partial R_2} \frac{\partial \bar{R}_2}{\partial x_1} + \frac{\partial f_{R_2}}{\partial C_1} \frac{\partial \bar{C}_1}{\partial x_1} + \frac{\partial f_{R_2}}{\partial x_1} = 0 \\
& \frac{\partial f_{R_2}}{\partial R_1} \frac{\partial \bar{R}_1}{\partial x_2} + \frac{\partial f_{R_2}}{\partial R_2} \frac{\partial \bar{R}_2}{\partial x_2} + \frac{\partial f_{R_2}}{\partial C_1} \frac{\partial \bar{C}_1}{\partial x_2} + \frac{\partial f_{R_2}}{\partial x_2} = 0 \\
& \frac{\partial f_{R_2}}{\partial R_1} \frac{\partial \bar{R}_1}{\partial y_1} + \frac{\partial f_{R_2}}{\partial R_2} \frac{\partial \bar{R}_2}{\partial y_1} + \frac{\partial f_{R_2}}{\partial C_1} \frac{\partial \bar{C}_1}{\partial y_1} + \frac{\partial f_{R_2}}{\partial y_1} = 0 \\
& \frac{\partial f_{C_1}}{\partial R_1} \frac{\partial \bar{R}_1}{\partial x_1} + \frac{\partial f_{C_1}}{\partial R_2} \frac{\partial \bar{R}_2}{\partial x_1} + \frac{\partial f_{C_1}}{\partial C_1} \frac{\partial \bar{C}_1}{\partial x_1} + \frac{\partial f_{C_1}}{\partial x_1} = 0 \\
& \frac{\partial f_{C_1}}{\partial R_1} \frac{\partial \bar{R}_1}{\partial x_2} + \frac{\partial f_{C_1}}{\partial R_2} \frac{\partial \bar{R}_2}{\partial x_2} + \frac{\partial f_{C_1}}{\partial C_1} \frac{\partial \bar{C}_1}{\partial x_2} + \frac{\partial f_{C_1}}{\partial x_2} = 0 \\
& \frac{\partial f_{C_1}}{\partial R_1} \frac{\partial \bar{R}_1}{\partial y_1} + \frac{\partial f_{C_1}}{\partial R_2} \frac{\partial \bar{R}_2}{\partial y_1} + \frac{\partial f_{C_1}}{\partial C_1} \frac{\partial \bar{C}_1}{\partial y_1} + \frac{\partial f_{C_1}}{\partial y_1} = 0,
\end{aligned}$$

che è un sistema di nove equazioni in nove incognite.

Scritto in forma matriciale risulta $AX = b$

$$\begin{bmatrix}
\frac{\partial f_{R_1}}{\partial R_1} & \frac{\partial f_{R_1}}{\partial R_2} & \frac{\partial f_{R_1}}{\partial C_1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
0 & 0 & 0 & \frac{\partial f_{R_1}}{\partial R_1} & \frac{\partial f_{R_1}}{\partial R_2} & \frac{\partial f_{R_1}}{\partial C_1} & 0 & 0 & 0 \\
0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{\partial f_{R_1}}{\partial R_1} & \frac{\partial f_{R_1}}{\partial R_2} & \frac{\partial f_{R_1}}{\partial C_1} \\
\frac{\partial f_{R_2}}{\partial R_1} & \frac{\partial f_{R_2}}{\partial R_2} & \frac{\partial f_{R_2}}{\partial C_1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
0 & 0 & 0 & \frac{\partial f_{R_2}}{\partial R_1} & \frac{\partial f_{R_2}}{\partial R_2} & \frac{\partial f_{R_2}}{\partial C_1} & 0 & 0 & 0 \\
0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{\partial f_{R_2}}{\partial R_1} & \frac{\partial f_{R_2}}{\partial R_2} & \frac{\partial f_{R_2}}{\partial C_1} \\
\frac{\partial f_{C_1}}{\partial R_1} & \frac{\partial f_{C_1}}{\partial R_2} & \frac{\partial f_{C_1}}{\partial C_1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
0 & 0 & 0 & \frac{\partial f_{C_1}}{\partial R_1} & \frac{\partial f_{C_1}}{\partial R_2} & \frac{\partial f_{C_1}}{\partial C_1} & 0 & 0 & 0 \\
0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{\partial f_{C_1}}{\partial R_1} & \frac{\partial f_{C_1}}{\partial R_2} & \frac{\partial f_{C_1}}{\partial C_1}
\end{bmatrix}
\begin{bmatrix}
\frac{\partial \bar{R}_1}{\partial x_1} \\
\frac{\partial \bar{R}_2}{\partial x_1} \\
\frac{\partial \bar{C}_1}{\partial x_1} \\
\frac{\partial \bar{R}_1}{\partial x_2} \\
\frac{\partial \bar{R}_2}{\partial x_2} \\
\frac{\partial \bar{C}_1}{\partial x_2} \\
\frac{\partial \bar{R}_1}{\partial y_1} \\
\frac{\partial \bar{R}_2}{\partial y_1} \\
\frac{\partial \bar{C}_1}{\partial y_1}
\end{bmatrix}
=
\begin{bmatrix}
-\frac{\partial f_{R_1}}{\partial x_1} \\
-\frac{\partial f_{R_1}}{\partial x_2} \\
-\frac{\partial f_{R_1}}{\partial y_1} \\
-\frac{\partial f_{R_2}}{\partial x_1} \\
-\frac{\partial f_{R_2}}{\partial x_2} \\
-\frac{\partial f_{R_2}}{\partial y_1} \\
-\frac{\partial f_{C_1}}{\partial x_1} \\
-\frac{\partial f_{C_1}}{\partial x_2} \\
-\frac{\partial f_{C_1}}{\partial y_1}
\end{bmatrix}.$$

Risulta ora possibile trovare il vettore X delle incognite facendo $X = A^{-1}b$ oppure $X = A \setminus b$ ed utilizzarle per calcolare la prima condizione di *branching* per R_1 , R_2 e C_1 .