

ALMA MATER STUDIORUM · UNIVERSITÀ DI BOLOGNA

---

FACOLTÀ DI SCIENZE MATEMATICHE, FISICHE E NATURALI  
Corso di Laurea Magistrale in Didattica della Matematica

**TEORIA DEI GIOCHI ED EVOLUZIONE**  
**La Selezione Naturale**

Tesi di Laurea magistrale in Storia della Scienza  
di Michele Agostini

Relatore:  
Prof.  
Giuliano Pancaldi

Correlatore:  
Prof.  
Paolo Freguglia

Sessione 2  
Anno Accademico 2013/2014

*Ogni viaggio di mille miglia  
inizia con un piccolo passo...*

*Lao Tze*



# Introduzione

La Teoria dei giochi fu introdotta da John Von Neumann e Oskar Morgenstern, i quali definirono la prima teoria matematica sullo studio del comportamento umano di fronte a decisioni e strategie economiche. Questa nuova visione si occupa in generale delle tecniche matematiche per analizzare situazioni in cui due o più individui prendono decisioni che influenzeranno il proprio e il benessere altrui. Le situazioni che i teorici della Teoria dei Giochi studiano non sono meramente ricreative come potrebbe far pensare il termine *gioco*, il quale si riferisce ad una situazione sociale che coinvolge duo o più individui detti *giocatori*. I giocatori sono supposti sempre decisori razionali, cioè prenderanno decisioni tali da massimizzare il *payoff* della propria utilità attesa.

Un esempio di comportamento che tende a massimizzare il guadagno può essere trovato nei *modelli di selezione evolutiva*.

La capacità riproduttiva degli individui di una determinata specie non è una costante, ma dipende in relativa proporzione o frequenza dai diversi tipi fenotipici della popolazione in esame. La *Fitness*, intesa come tasso, valore numerico, di riproduzione è dipendente dalla frequenza dei singoli caratteri. La Teoria dei Giochi Evolutiva si presenta come un approccio generico della dinamica evuzionistica quale si incontra nella Teoria dell'Evolutione formulata da Charles Darwin e contiene un caso speciale per il processo di *selezione naturale*.

In un universo dove il disordine crescente è una legge fisica, gli organismi complessi (incluso gli uomini o più in generale le organizzazioni sociali) possono sopravvivere solo se si comportano in un modo che tende a fare aumentare le loro probabilità di sopravvivenza e riproduzione.

Allora un argomento di dinamica evolutiva suggerisce che gli individui tendono a mas-

simizzare il valore atteso di una qualche misura di sopravvivenza naturale e idoneità riproduttiva, altrimenti vengono rimpiazzati ( Maynard Smith 1992 ). Come egli stesso dice nell'introduzione al suo libro *Evolution and Theory of Games*, paradossalmente la Teoria dei Giochi si applica meglio alla biologia che al comportamento economico per cui è stata inventata. Il vantaggio, afferma Maynard Smith, è che in questo contesto ci sono varie ragioni per aspettarsi che la popolazione evolva verso stati stabili e invece ci sono molti dubbi sulla razionalità del comportamento umano, infatti la *Teoria dei Giochi Evolutiva* non confida sulla razionalità ma prende in esame una popolazione di giocatori in interazione continua durante il gioco e per questo viene anche chiamata Teoria dei Giochi Ripetuti.

Qui gli individui hanno strategie fissate mentre interagiscono in maniera casuale con gli altri individui. Il guadagno finale è interpretato come la fitness *darwiniana* e il successo del gioco è interpretato come *successo riproduttivo della specie*. I giocatori possono adottare strategie più rapide che vengono trasmesse a generazioni successive oppure povere ed incomplete che portano all'estinzione. Questa è la diretta conseguenza della *Selezione Naturale Darwiniana*.

Nel presente contributo proporrò una introduzione alla Teoria dell'Evolutione formulata da Charles Darwin nella sua opera *L'Origine delle Specie*, per poi analizzarne alcuni punti fondamentali attraverso modelli matematici introdotti dalla Teoria matematica dei Giochi ed in particolare dalla Teoria Evolutiva dei Giochi. Come applicazione conclusiva, affronteremo il processo della diretta selezione naturale che ci porta ad un'importante conclusione: il guadagno complessivo di una popolazione o gruppo di una certa specie è sempre in crescita - legge di *Hardy-Weinberg* - e prendendo spunto dalle opere di *Martin Nowak* vedremo come questo risultato è raggiungibile solo mediante un fondamentale approccio *Cooperativo* tra gli individui di una stessa specie.

# Indice

<b>Introduzione</b>	<b>i</b>
<b>1 Darwin e la Teoria dell'Evoluzione</b>	<b>1</b>
1.1 <i>1859: L'origine delle specie per mezzo della selezione naturale</i>	2
1.2 <i>La teoria darwiniana della selezione naturale: aspetti teorici principali</i>	3
1.3 <i>Reazioni alla teoria darwiniana</i>	5
1.4 <i>Selezione naturale e competizione riproduttiva</i>	8
1.5 <i>Gradualismo fletico, specie e speciazione</i>	8
1.6 <i>Selezione naturale e sistemi complessi</i>	9
1.7 <i>Il concetto di economia della natura</i>	10
1.7.1 <i>L'immagine dell'economia della natura</i>	11
1.8 <i>Cosa c'entra la matematica con la teoria dell'Evoluzione?</i>	17
<b>2 La Teoria dei Giochi Classica</b>	<b>19</b>
2.1 <i>Introduzione alla Teoria dei Giochi Classica</i>	19
2.1.1 <i>Esempio A: Lucy e Charlie Brown</i>	21
2.2 <i>Giochi non Cooperativi</i>	24
2.2.1 <i>Strategie e Payoff</i>	25
2.2.2 <i>Strategie Miste</i>	25
2.2.3 <i>Equilibri di Nash</i>	26
2.2.4 <i>Giochi non cooperativi a due giocatori simmetrici</i>	29
2.2.5 <i>Esempio B: Il Dilemma Del Prigioniero</i>	30

<b>3</b>	<b>La Teoria Evoluzionistica e Adattiva dei Giochi</b>	<b>33</b>
3.1	La Teoria Evoluzionistica dei Giochi e le Scienze Sociali . . . . .	36
3.2	Formalizzazione Matematica dei concetti . . . . .	37
3.3	Gioco Evolutivo a due giocatori . . . . .	41
3.4	Equilibrio di Nash Evolutivo . . . . .	44
3.4.1	Esempi di gioco . . . . .	44
3.5	<i>ESS</i> : Strategie Evolutivamente Stabili . . . . .	45
3.6	Giochi Evolutivi a Strategie Miste . . . . .	46
3.7	Dinamica Evolutiva di gioco . . . . .	49
3.7.1	Caso dinamico per 2 Strategie . . . . .	49
3.8	Teorema d'Esistenza di un Equilibrio di Nash in un gioco Evolutivo . . .	50
3.8.1	Sei Falco o Colomba? . . . . .	51
3.8.2	Esempio A : lo Scontro . . . . .	53
3.8.3	Esempio B: la Valanga . . . . .	54
3.9	Alcuni aspetti paradossali del mondo vivente . . . . .	56
3.9.1	Gioco della Guerra di Logoramento . . . . .	57
<b>4</b>	<b>Modello Matematico per la Selezione Naturale</b>	<b>67</b>
4.0.2	La Legge di Hardy-Weinberg . . . . .	67
4.0.3	Teorema fondamentale della selezione naturale . . . . .	69
4.0.4	Un modello continuo . . . . .	72
<b>5</b>	<b><i>L'Evolutione della cooperazione nella Teoria dei Giochi</i></b>	<b>75</b>
5.0.5	<i>Giochi evolucionistici e scienze sociali: apprendimento e cooperazione</i> . . . . .	76
<b>6</b>	<b>Alcune considerazioni finali</b>	<b>83</b>
<b>7</b>	<b>Ringraziamenti</b>	<b>87</b>
	<b>Bibliografia</b>	<b>89</b>

# Capitolo 1

## Darwin e la Teoria dell'Evoluzione

L'impatto rivoluzionario del pensiero di Charles Darwin (1809 – 1882), autore della teoria dell'evoluzione per selezione naturale, non interessò unicamente l'ambito scientifico-biologico: esso si estese ad una pluralità di aree differenti del pensiero, conducendo ad una radicale messa in discussione dei principali dogmi relativi alla natura dell'uomo e del mondo.

Anzitutto, alla tradizionale credenza nella stabilità e nell'apparenza del cambiamento, Darwin oppose l'immagine di un mondo dinamico in continuo mutamento: presentò l'esistente come il prodotto temporaneo di un processo di trasformazione continua, graduale, progressiva in chiara opposizione alla visione creazionista e fissista dominante.

Sostenendo la provenienza di tutti gli organismi viventi da un antenato comune, Darwin contribuì poi alla demolizione di ogni concezione antropocentrica, di ogni fede nella superiorità dell'uomo rispetto agli altri esseri viventi.

Presentando l'evoluzione come un processo casuale - poiché casuali sono le variazioni ereditabili su cui agisce la selezione naturale, principio deterministico del *cambiamento evolutivo adattivo* - Darwin negò inoltre ogni finalismo cosmico, ogni argomentazione a favore di un disegno divino nell'universo e in natura, e sfidò dunque apertamente il credo creazionistico.



## 1.1 *1859: L'origine delle specie per mezzo della selezione naturale*

Darwin espose organicamente la propria teoria nell'opera: *Origine delle specie per mezzo della Selezione Naturale*, pubblicata nel 1859.

Fondamentali risultarono, in particolare, l'esperienza maturata nel corso del viaggio sulla *Beagle* (1831 – 1836), la successiva analisi del materiale d'osservazione accumulato in tale circostanza, le riflessioni e i dati concernenti la pratica della selezione artificiale da parte degli allevatori ( consistente nella scelta selettiva di riproduttori con caratteri utili all'uomo). Tutto ciò concorse a suggerire a Darwin l'ipotesi della continua, graduale trasformazione delle specie nel corso del tempo e, quindi la teoria della Selezione Naturale. In tal senso, un contributo notevole venne a Darwin anche dalla lettura dei *Principi di Geologia* (1830 – 1833) di *Charles Lyell* e del *Saggio sul principio della popolazione* (1798) dell'economista inglese *Thomas Malthus*: da Lyell, Darwin recepì la teoria attualistica, gradualistica, uniformataristica formulata in ambito geologico, per la quale i processi geologici passati e presenti sono determinati dalle medesime leggi naturali, costanti ed eterne, e dunque é possibile interpretare i primi alla luce dei secondi, in un contesto di cambiamento continuo e graduale. Da Malthus ricavò l'osservazione relativa alla strutturale insufficienza della quantità di risorse disponibili (che tendono a crescere secondo una progressione aritmetica) rispetto alla dimensione della popolazione umana (che tende a crescere secondo una progressione geometrica), insufficienza che conduce inevitabilmente ad una lotta per l'esistenza tra organismi, tra loro in competizione per l'accaparramento dei medesimi, limitati mezzi di sopravvivenza.

Darwin sviluppò lentamente le proprie idee: nel 1837 lo scienziato iniziò la stesura dei primi taccuini sulla trasmutazione delle specie; un saggio del 1844 conteneva il nucleo fondamentale della successiva *Origine delle specie* e nel 1858, in *Sulla tendenza delle specie a formare varietà e sulla perpetuazione delle varietà e delle specie con i mezzi naturali di selezione*, fu pubblicata una piccola parte degli scritti inediti di Darwin.

Nel 1859 comparve *L'Origine delle Specie*, in cui Darwin diede forma organica ed argomentata alla propria teoria, confortandola con un'enorme quantità di fatti e dati d'osservazione, innescando così una tra le principali rivoluzioni nella storia del pensiero

occidentale.

## 1.2 *La teoria darwiniana della selezione naturale: aspetti teorici principali*

Quale principale autore di riferimento, abbiamo scelto lo scienziato statunitense Stephen Jay Gould (1941-2002), uno dei maggiori esponenti della corrente naturalistica. La produzione gouldiana é indicativa di un notevole eclettismo culturale: lo scienziato affronta ed espone, con rigore e chiarezza, una pluralità di temi scientifici, rivelando al contempo una profonda conoscenza umanistica [1][2][3]. Tra gli elementi sviluppati dalla teoria darwiniana dell'evoluzione per selezione naturale da egli analizzati si ricordano i seguenti:

a) *Variabilità intraspecifica.*

Gli organismi di una specie si differenziano l'uno dall'altro e presentano variazioni individuali che li distinguono dai loro conspecifici.

b) *Ereditarietà*

Gli organismi tendono a somigliare ai propri genitori: esistono caratteristiche ereditabili che una generazione é in grado di trasmettere alla generazione successiva in proporzioni differenti.

c) *Finitezza delle risorse e sovrabbondanza della prole.*

Ad ogni generazione, nascono più organismi di quanti possano effettivamente sopravvivere e riprodursi in rapporto alla disponibilità di risorse, che é finita e limitata.

d) *Lotta per la sopravvivenza*

Conseguenza inevitabile di tale situazione é la competizione, la lotta fra individui per la vita: in un mondo di risorse finite e di pericoli reali, solamente un sottoinsieme di una generazione riesce a sopravvivere e a riprodursi. Tale sottoinsieme comprenderà, in generale, gli individui dotati di caratteri che insorgono casualmente, spontaneamente, e che si rivelano utili alla sopravvivenza degli individui

stessi nel loro ambiente. I portatori di tali caratteri godono, rispetto ai propri conspecifici, di un vantaggio differenziale, relativo, risultando maggiormente capaci di soddisfare le necessità della vita e di conseguire il successo riproduttivo. Se ereditabili, le variazioni mostratesi vantaggiose alla sopravvivenza dei genitori tenderanno dunque a conservarsi e a trasmettersi ai discendenti, i quali a loro volta avranno maggiori probabilità di sopravvivere e di riprodursi rispetto ai propri conspecifici.

e) *Selezione naturale*

Darwin definì la selezione naturale come il principio per cui ogni lieve variazione, se utile alla sopravvivenza dell'individuo nelle particolari condizioni ambientali cui l'individuo è esposto, si conserva e tende a trasmettersi ai discendenti. Nella concezione darwiniana, la selezione naturale si presenta quindi come il processo naturale che determina il cambiamento evolutivo adattivo; essa si configura come un filtro che mantiene e registra i tratti ereditabili risultati vantaggiosi per la generazione precedente e che, agendo sulla variazione ereditabile disponibile, migliora l'adattamento degli organismi al loro ambiente.

Darwin, come si è detto, propose l'immagine di un mondo in continuo mutamento. Il cambiamento ambientale è incessante ed inevitabile; in risposta ad esso, le specie si modificano continuamente nel corso della loro esistenza, sfumando l'una dall'altra per gradi impercettibili, all'interno di un flusso ininterrotto di cambiamento evolutivo adattivo graduale, progressivo, costante, mediato dalla selezione naturale. Se la trasformazione ambientale è rapida, il cambiamento evolutivo adattivo delle specie sarà rapido, determinato da una selezione naturale direzionale che modifica gli adattamenti per adeguarli all'ambiente; invece in condizioni di sostanziale stabilità ambientale si realizzerà comunque un cambiamento evolutivo adattivo, per quanto esiguo, determinato da una selezione naturale stabilizzatrice che perfeziona, più che modificare, gli adattamenti. L'accumulo di una sufficiente quantità di cambiamenti evolutivi adattivi nell'ambito di una specie porta all'emergere di una nuova specie, distinta dalla specie progenitrice. *La speciazione*, il processo che conduce alla nascita di una o più specie discendenti a partire da una specie originaria, si configura dunque come sottoprodotto, una conseguenza secondaria del generale processo di evoluzione lenta e costante delle specie al trascorrere del tempo geologico. Nell' *Origine delle specie*, il fenomeno dettagliato della speciazione non è ana-

lizzato. Entro la prospettiva di un mutamento continuo e graduale, esso avrebbe infatti costituito un elemento di discontinuità di cui dover rendere conto.

Il gradualismo fletico - la tesi della trasformazione lenta e costante di un'intera specie nel corso della sua esistenza - richiese a Darwin una rivalutazione dell'antichità della Terra, che lo scienziato stimò nell'ordine delle centinaia di milioni di anni: si procurò in tal modo la quantità di tempo necessaria a consentire alla selezione naturale di produrre l'amplessima diversità del mondo naturale che osserviamo oggi.

Inoltre, per comprovare la prospettiva gradualistica, in particolare la derivazione di tutte le forme di vita da un progenitore comune e la loro conseguente interconnessione storica, Darwin dovette rifiutare in qualche misura il concetto di specie come entità reali e distinte in natura. Con il trascorrere del tempo e l'ininterrotta trasformazione dell'ambiente, le specie - purché presentino una variazione ereditabile sufficiente sulla quale possa agire la selezione naturale - sono in continuo mutamento, si evolvono ordinariamente sino alla loro estinzione, momenti secondari all'interno di una corrente continua di modifiche.

### 1.3 *Reazioni alla teoria darwiniana*

*L'Origine delle specie* suscitò reazioni immediate sia in ambito strettamente scientifico che in ambito più genericamente culturale.

Le principali implicazioni ideologiche del darwinismo per la tradizionale immagine del mondo, dell'uomo e delle istituzioni umane risultarono palesi già al tempo di Darwin, suscitando una subitanea pletera di opinioni e polemiche.

La visione darwiniana contraddisse esplicitamente le credenze cosmologiche ed antropologiche legate anzitutto ad un'interpretazione letterale della Scrittura, la quale venne rigettata come descrizione credibile della natura e dello sviluppo della realtà biologica. Venne riconosciuta l'antichità della Terra e dell'uomo, in contrasto con quanto affermato a tal proposito nella Bibbia, infatti la prospettiva di un mondo dinamico, in divenire, in continuo mutamento, confliggeva con il creazionismo fissista professato dalla tradizione cristiana. L'affermazione dell'origine comune di tutti gli organismi, e dunque della fondamentale animalità umana, insidiava la fede nella superiorità ontologica dell'uomo in quanto prodotto privilegiato, apice e fine ultimo della creazione divina.

La casualità del processo di evoluzione per selezione naturale ( la quale determina il cambiamento evolutivo agendo su tratti ereditabili che insorgono casualmente, spontaneamente, fortuitamente) respingeva ogni finalismo, ogni teologia, ogni pretesa di provvidenzialismo, rifiutandole quali principi esplicativi plausibili, razionali, scientifici del mondo naturale.

L'ostilità della comunità scientifica nei confronti del darwinismo era di frequente alimentata da ragioni ideologiche legate al contesto culturale generale cui gli scienziati appartenevano e dal quale erano inevitabilmente influenzati: in tal senso, essa confluì entro la più ampia reazione suscitata dall'opera di Darwin a diversi livelli della società vittoriana, scossa dalla minaccia che la teoria darwiniana chiaramente rappresentava per la familiare concezione dell'Uomo (detronizzato dalla sua posizione egemone nell'universo ed equiparato ad ogni altro essere vivente come risultato temporaneo e contingente di un processo evolutivo continuo e casuale, governato dalla selezione naturale) e del mondo (presentato come teatro di una trasformazione incessante, regolata da un principio afinalistico quale la selezione naturale) e per l'autorità culturale e religiosa consolidata (contestata nei suoi dogmi principali).

Su un piano più specificamente scientifico, parte della resistenza all'accettazione della teoria proposta da Darwin derivò dalla supposta deviazione di quest'ultimo dal tradizionale metodo induttivo e predittivo, di stile newtoniano, ritenuto il solo accettabile nella pratica della scienza.

La teoria darwiniana fornisce una spiegazione soddisfacente della varietà e della complessità della natura, ma, dato il carattere casuale della variazione ereditabile su cui agisce la selezione naturale, non permette alcuna predizione circa il futuro corso dell'evoluzione. Alla teoria darwiniana, inoltre, venivano spesso contestate la mancanza di una solida base empirica e sperimentale e l'incapacità di soddisfare il criterio di verificabilità scientifica. Anche in seguito alla sostanziale accettazione del darwinismo da parte dei biologi nei primi due decenni successivi alla pubblicazione dell'*Origine delle Specie*, numerose perplessità continuavano a suscitare i temi relativi alla selezione naturale. Importanti argomenti di discussione erano poi il modo in cui opera l'evoluzione, le modalità tramite cui si realizza la trasmissione ereditaria delle variazioni e le caratteristiche di queste ultime.

Ancora oggi, a testimonianza della sua qualità profondamente rivoluzionaria, il pensiero darwiniano non ha cessato di stimolare riflessioni filosofiche e scientifiche. In ambito culturale e religioso, un nutrito fronte antievoluzionista, alimentato soprattutto da fondamentalisti religiosi e creazionisti, continua a percepire la teoria di Darwin come una minaccia e, dunque, ad osteggiarla, nell'intento - non di rado coronato da successo - non solo di difendere, ma anche di applicare e, di fatto, imporre, i dogmi teologici sfidati dalla prospettiva darwiniana, e in generale, da ogni tendenza critica e laica. Il movimento creazionista è diffuso in particolare negli Stati Uniti, dove gode di ampi sostegni politici ed economici e dove il suo impiego oscurantista e reazionario non ha mancato di produrre risultati concreti. In alcuni Stati la dottrina creazionista è presentata da numerosi istituti scolastici alla stregua di una teoria scientifica mentre l'evoluzionismo viene eliminato dai programmi di insegnamento. Di matrice statunitense è anche la teoria del *disegno intelligente*, emersa soprattutto negli anni Novanta del ventesimo secolo: secondo tale posizione, l'universo, nella sua complessità e varietà, è non il prodotto di un processo ateologico e casuale quale l'evoluzione per selezione naturale e deriva genetica, bensì il risultato, rispondente ad un preciso scopo o disegno, del diretto intervento di un agente intelligente sovranaturale, di un progettista divino della cui azione creatrice è possibile individuare evidenze empiriche in natura (in particolare nelle strutture biochimiche).

Anche se i suoi sostenitori la presentano come un'alternativa razionale ed oggettiva alle spiegazioni puramente naturalistiche e non finalistiche della realtà, la teoria del *disegno intelligente*, così come il *creazionismo*, non può essere ragionevolmente ritenuta scientifica: essa non è testabile né falsificabile mediante esperimenti ripetibili e controllabili, né è correggibile mediante altre teorie (non presenta dunque i requisiti che permettono di qualificare una teoria come scientifica).

In ambito scientifico, nel corso del Novecento, il dibattito sull'evoluzione per selezione naturale, focalizzato in particolare sui temi connessi alla natura dell'evoluzione e della trasmissione ereditaria, si è arricchito delle acquisizioni della genetica, e si è assistito allo sviluppo di numerose teorie di derivazione darwiniana - quali il neodarwinismo, l'ultradarwinismo ed il naturalismo.

## 1.4 *Selezione naturale e competizione riproduttiva*

Nella prospettiva darwinista, la selezione naturale - il principio che determina il cambiamento evolutivo adattivo agendo sulla variazione ereditaria presente nelle singole popolazioni - si configura come il motore necessario e sufficiente dell'evoluzione, come il solo o principale meccanismo alla base di ogni fenomeno biologico.

Il concetto di selezione naturale é stato formulato in chiave decisamente attivistica per Darwin: la selezione naturale é un filtro che registra i tratti ereditabili rivelatisi utili alla sopravvivenza dei genitori e li trasmette alle generazioni successive; essa é una forza attiva intesa in termini di successo riproduttivo tra i membri di una popolazione:

*scopo della riproduzione di un individuo é [...] massimizzare la rappresentazione del materiale ereditario delle proprie cellule germinali, relativamente a quello di altri membri della stessa popolazione.*

Riproducendosi, un organismo mira a trasmettere ai discendenti una quota di geni maggiore rispetto ai propri conspecifici; la riproduzione si configura come fine ultimo dell'organismo, cui ogni altra azione compresa l'attività economica é subordinata, realizzata unicamente in funzione al successo riproduttivo relativo. La selezione naturale si presenta così come l'agente attivo che promuove la trasmissione differenziale dei geni nella competizione per il successo riproduttivo, nella lotta tra gli individui di una popolazione per superare i rivali, nel lasciare alla generazione successiva un numero relativamente maggiore di copie dei propri geni; tutte le attività degli organismi e tutti gli adattamenti sono interpretabili quali mezzi per sostenere tale competizione, per favorire la trasmissione dei geni ai discendenti. Tale concetto di selezione naturale permette quindi di dare ragione di ogni fenomeno di cambiamento evolutivo e della natura e struttura di ogni sistema biologico.

## 1.5 *Gradualismo filetico, specie e speciazione*

Per quanto concerne la rappresentazione del modo di procedere dell'evoluzione, viene accettato fondamentalmente il *gradualismo filetico*: in risposta al continuo cambiamento

ambientale, le specie si modificano incessantemente nel corso della loro esistenza, sfumando l'una nell'altra per gradi impercettibili all'interno di un flusso, di un continuum ininterrotto di cambiamento evolutivo adattivo lento, costante, progressivo, mediato dalla selezione naturale che agisce sulla variazione ereditabile nell'ambito delle singole popolazioni. Le specie esistono non quali entità reali e distinte in natura, ma come stadi intermedi e temporanei di un processo ininterrotto di trasformazione evolutiva adattiva, processo di cui la *speciazione* è un sottoprodotto, un effetto secondario.

Negli anni Trenta del Novecento, allo scopo di illustrare tale prospettiva gradualistica, Sewall Wright propose, riferendolo alla genetica dei singoli individui, il modello di *passaggio adattivo*, che negli anni Quaranta fu esteso ed applicato alla genetica delle popolazioni. In tale estensione, i picchi e le valli di un grafico tridimensionale sono interpretati rispettivamente come ambienti e come non-ambienti. Ciascun ambiente comprende specie diverse, adattate all'ambiente in misure diverse; specie ed individui si collocano in punti diversi del picco adattativo a seconda del loro grado di adattamento ambientale (le configurazioni adattative ottimali saranno situate in prossimità del picco della curva). Con il trascorrere del tempo, l'ambiente muta necessariamente, frammentandosi e determinando la frammentazione di una specie, inizialmente unita, in più popolazioni tra loro isolate che sviluppano storie evolutive indipendenti, modificandosi lentamente ed incessantemente per adeguarsi alle mutate condizioni ambientali. Il progressivo accumulo di cambiamenti adattivi nelle diverse popolazioni farà sì che queste non possano più incrociarsi tra loro, configurandosi come specie distinte.

La speciazione, dunque, non è che un effetto casuale del reale processo evolutivo, lento e costante per il quale le specie, in risposta all'inevitabile mutamento ambientale, si trasformano ordinariamente nel corso della loro esistenza, sfumando gradualmente l'una nell'altra e risultando così di fatto prive di realtà spaziale e temporale costante.

## 1.6 *Selezione naturale e sistemi complessi*

La selezione naturale, intesa in termini di lotta tra conspecifici per il successo riproduttivo differenziale, è concepita come il processo evolutivo fondamentale: tutti i fenomeni di cambiamento evolutivo e tutte le realtà biologiche, compresi i sistemi complessi,



sono interpretabili quali epifenomeni della competizione riproduttiva, privi di un'esistenza autonoma. Le dinamiche microevolutive, interspecifiche della selezione naturale e della deriva genetica (le quali, agendo sulla variazione ereditaria disponibile all'interno delle singole popolazioni, determinano il cambiamento evolutivo adattivo da una generazione all'altra) risultano estrapolate ed applicate ad ogni processo biologico, senza distinzione, e ritenute sufficienti a spiegare anche gli eventi macroevolutivi, relativi all'evoluzione dei sistemi complessi.

### ***1.7 Il concetto di economia della natura***

Esiste una tradizione di studi, [4], che sostiene come l'applicazione dei concetti economici alla natura debba considerarsi il frutto di interessi comuni tra economisti e naturalisti. Da un lato Thomas Malthus attinge a piene mani dagli esempi naturali per le sue teorie, dall'altro Lyell e i De Condolle si servono di dati inerenti agli insediamenti umani per proiettarli sul regno vegetale e animale. L'incremento delle risorse prevede uno scenario più violento di quello che emerge dalla guerra di De Candolle. Nonostante ciò l'equilibrio della natura sarebbe garantito dal libero scontro delle forze in campo. Charles Darwin applica la teoria economica al complesso di rapporti che sottende quello che oggi chiameremmo ecosistema. Il concetto di divisione fisiologica del lavoro, ben conosciuto da un Darwin che vive nella Londra del vapore e delle catene di montaggio, diventa la strada del successo di ogni variazione utile. L'interesse di Darwin per l'enorme quantità di specie che affollano il pianeta affonda le sue radici nel lungo viaggio sul brigantino. In seguito, dallo studio compiuto sui cirripedi, sulle orchidee e le differenti forme di fiori in piante della stessa specie, esce rafforzata una lettura economica della natura che giudica le variazioni in base al profitto che sono in grado di assicurare, in base alla loro capacità di aprire, come cunei che battono incessantemente, un vuoto nella natura. Queste nicchie di mercato costituiscono la spinta che allontana Darwin da un'idea di speciazione di tipo allopatrico per favorirne una simpatria fondata sull'isolamento ecologico.

Una volta abbandonata l'antica armonia naturale, in Darwin può finalmente darsi l'incontro tra variabilità dell'ambiente e la variabilità del vivente.

### 1.7.1 L'immagine dell'*economia della natura*

Che la teoria di Darwin abbia per oggetto la genealogia degli esseri viventi, é quanto si continua a pensare, con la forza delle convinzioni ovvie, fin dall'apparizione della *Origin of Species*. C'è chi pensa che questa opinione debba subire delle significative rettifiche, [5]. La pubblicazione degli appunti darwiniani contenenti le prime formulazioni della teoria e le ricerche che ne sono seguite, hanno posto le basi per un'approfondita rilettura. Data la natura di nuovi materiali disponibili, la revisione in atto riveste più Darwin che il darwinismo, ma, alla fine, potrebbe avere conseguenze per l'interpretazione della più vasta serie di argomenti che hanno portato alla definizione moderna di un'idea di ambiente dove l'economia dei rapporti (lotta per l'esistenza), riproduzione (aumento della popolazione), reazioni (relazione e connessione fra gli organismi) e biodiversità (variabilità) é basilare. Per una nuova definizione dell'oggetto della teoria darwiniana appaiono decisive le vicende d un espressione, *l'economia della natura*, che sembra abbia svolto una parte importante nei testi dei naturalisti dei primi decenni dell'Ottocento e continui a svolgerla nell'opera stessa di Darwin, dove essa risulta coinvolta nella costituzione della teoria della selezione naturale.

C'è un momento preciso in cui Darwin trova la soluzione al problema delle specie; é qualcosa che cambia la sua vita, tanto che ne ricorda ogni dettaglio, anche dopo quasi quarant'anni, nel giorno in cui si siede a scrivere la sua autobiografia:

*Sono in grado di ricordare il luogo esatto della strada che percorrevo in carrozza, quando mi venne in mente la soluzione del problema, con mia grande gioia: ciò accadde molto tempo dopo che ci eravamo trasferiti a Down. La soluzione, secondo me, consiste nel fatto che la discendenza modificata delle forme dominanti e in via di sviluppo tende ad adattarsi a parecchi luoghi che hanno caratteristiche molto diverse nell'economia della natura [6].*

Le variazioni dei viventi si inseriscono nei più difforni posti ritagliati nel mercato concorrenziale della natura. L'economia della natura si sviluppa sul meccanismo della concorrenza, dà luogo a strategie di mercato e di produzione sempre nuove e sempre diverse. Quella di Darwin somiglia a una teoria economica applicata alla natura.

L'ipotesi che la riflessione darwiniana non sia scaturita da un'immagine naturale é un *leit*

*motiv* di diverse biografie del naturalista inglese. Secondo Desmond and Moore,[7], nella biografia di Charles Darwin già precedentemente segnalata, tutto sembra preferibilmente partire dai fumi delle torri della metropoli, la Londra da cui fugge ogni qual volta gli é possibile, l'officina delle industrie in cui spende tutti i suoi risparmi con investimenti mirati e prudenti. Allo stesso modo in cui la sua concezione malthusiana é derivata dalla teoria della popolazione, così il meccanismo da lui immaginato in funzione della creazione della varietà sembra la copia sbiadita del processo industriale.

Desmond e Moore sviluppano una riflessione, basata sulla formazione darwiniana, circa le relazioni presenti tra la società industriale e la selezione naturale.

Darwin realizza consistenti investimenti nell'industria, i suoi cugini Wegwood sono fra le avanguardie dell'organizzazione della manifattura: hanno creato una mentalità da catena di montaggio, mediante un'accentuata suddivisione del lavoro fra la manodopera e hanno incrementato la produttività assegnando a ciascun operaio un'unica funzione delimitata e qualificata. Questa meccanizzazione della forza del lavoro e i suoi effetti sulla produzione sono argomenti che Darwin conosce a fondo. La biblioteca della casa di Down é assai ben fornita di libri sull'economia, il sistema produttivo e l'attività manifatturiera. Qualsiasi gentiluomo che vive, in quegli anni, del reddito delle proprie azioni industriali dev'essere in grado di comprendere la divisione del lavoro. É sinonimo, nella società basata sull'energia prodotta per mezzo del vapore, di specializzazione e di velocità.

Può darsi che Darwin abbia supposto che, come l'industria si espande a misura della professionalizzazione degli operai, così possa accadere per la vita. Certo la natura ha una realtà industriale più efficiente. Seguendo le strategie industriali, la selezione naturale può aumentare automaticamente la divisione fisiologica del lavoro fra gli animali costretti in situazioni concorrenziali, spingendo gli organismi a distribuirsi meglio nel mercato o a ritagliarsi una nicchia fuori dalla grande competizione. La concorrenza stressante nelle aree sovraffollate, quelle descritte più volte come gli opifici della specie in natura, favorisce varianti capaci di utilizzare gli spazi liberi. Questi organismi colgono al volo le possibilità che si presentano e sfruttano le aperture a disposizione. L'isolamento sulle isole (con tutto il lavoro portato dall'esperienza delle Galapagos) é per l'appunto un fattore meno cruciale di quanto gli é capitato di pensare, [8]. La concorrenza forza le popolazioni locali, folte e appartate, ad aprirsi, le dissemina e ne obbliga un numero maggiore

a sottrarsi all'affannosa competizione con la premessa di un rifugio tranquillo. Le nuove varietà vengono energicamente respinte lontano dal gruppo familiare, mitigando in tal modo la mescolanza risultate dell'ibridazione.

*Allo stesso modo in cui una metropoli affollata come Londra poteva ospitare le attività specialistiche più diverse operanti tutte quante una vicino all'altra, eppure senza alcuna concorrenza diretta, così le specie si sottraevano alla pressione esercitata su di loro, scoprendo, sul mercato della natura, nicchie non ancora occupate. Quanto più accentuata era la varietà funzionale degli animali, tanto maggiore era il numero che un determinato territorio ne poteva sostenere [9].*

L'applicazione della metafora è applicata fino a risultare completa. La natura è un officina capace di perfezionare sè stessa; l'evoluzione è l'economia dinamica della vita. La creazione della ricchezza e la produzione di specie obbediscono a leggi simili tra loro, [16]. La divisione del lavoro è una modalità propria tanto della natura quanto dell'uomo. Darwin ne parla ripetutamente nei suoi testi facendo riferimenti ai lavori dello zoologo Henri Milne-Edwards, cui attribuisce le sue espressioni inerenti la divisione del lavoro.

*Considerando la natura delle piante o degli animali che in qualsiasi paese hanno lottato con successo con le specie indigene, e si sono naturalizzati, possiamo farci un'idea approssimativa di come alcuni indigeni si sarebbero dovuti modificare per acquisire un vantaggio sui loro compatrioti; e possiamo almeno dedurre che la differenziazione di struttura tra gli abitati di una stessa regione è praticamente uguale a quello della divisione fisiologica del lavoro negli organi del singolo individuo - argomento così bene illustrato da Milne-Edwards [10]*

Gli organismi che non sono in grado di specializzarsi, di intraprendere delle svolte qualificanti nel libero mercato della natura sono destinati a soccombere. Queste sono le condizioni in cui opera la selezione naturale.

Il progresso nella scala organica consiste nel complesso di differenziazioni e di specializzazioni delle diverse parti di un essere vivente quando ha raggiunto il suo pieno sviluppo. Ora, gli organismi hanno stabilito lentamente un felice adattamento ai particolari modi della vita per mezzo della selezione naturale. Ogni parte del vivente è venuta sempre

più differenziandosi e specializzandosi in ogni sua funzione, data l'utilità della *divisione fisiologica del lavoro*. Le stesse parti, gli stessi organi, le stesse articolazioni, si sono modificate un tempo per un determinato scopo. Non é però da escludersi che in seguito, siano modificate nuovamente per uno scopo totalmente diverso, così tutte le parti sono divenute sempre più complesse, [11]. Nel tentativo di mostrare che la sua teoria non solo si accorda con le osservazioni più recenti e le idee più accreditate della biologia del tempo, ma le spiega e riformulandole in termini evoluzionistici, le unifica in una grande sintesi, Darwin riflette intensamente sui problemi della classificazione. Mayr, [12], ha notato che, quando nel settembre 1854 Darwin riprende lo studio della questione delle specie dopo otto anni di lavoro sui cirripedi, una delle questioni che si trova ad affrontare - ma che gli si é presentata come problema già in seguito al primo anno di lavoro sui crostacei - é trovare una spiegazione alle cause che portano i grandi generi (quelli che comprendono molte specie) a variare più degli altri con la tendenza a diventare ancora più grandi e diffusi, ovvero, in linguaggio tassonomico, il perché grandi generi con molte specie tendono a diventare famiglie con molti generi. Darwin si pone una domanda precisa: perché la ramificazione crescente dei gruppi tassonomici é una tendenza costante e non il risultato occasionale della dispersione accidentale della specie in ambienti diversi? , [13]. La continuità di questa tendenza alla divergenza delle forme gli é stata confermata dallo stesso studio, embriologico e classificatorio, dei cirripedi. La risposta di Darwin, e l'ipotesi su cui lavora dall'autunno del 1854 al maggio 1858, é che le forme più diversificate hanno miglior successo. Nel corso di queste riflessioni, egli giunge a formulare il principio della divergenza dei caratteri, lavorando nella tradizione della cosiddetta aritmetica botanica. Darwin calcola instancabilmente e a più riprese il numero delle specie in una grande quantità di generi botanici grandi e piccoli e nel fare ciò si serve dei dati sull'ampiezza della distribuzione geografica di generi e specie per elaborare un modello di spiegazione storica dell'origine della divergenza e della formazione della gerarchia tassonomica. Queste tabulazioni mostrano a Darwin, o piuttosto confermano, che i generi piccoli con distribuzione locale e comprendenti specie molto simili sono generi nascenti; i generi piccoli e sparpagliati, comprendenti un numero di specie minore rispetto alla media della famiglia e specie molto diverse l'una dall'altra sono in via di diminuzione ed estinzione; i grandi generi sono lo stato evolutivo ed intermedio tra i due preceden-

ti, hanno ampia e regolare distribuzione e presentano specie polimorfe perché esposte a condizioni ambientali, inorganiche e organiche, molto diverse. Dunque l'evoluzione è di per sé divergente e ramificata: nicchia dentro nicchia, si può dire, produce gruppo dentro gruppo.

È a fronte di queste considerazioni che Darwin ha rivisto il ruolo dell'isolamento nella speciazione, al quale ha in un primo tempo attribuito grande importanza. Le forme di isolamento, in generale, consentono a una varietà di occupare un posto relativamente libero nell'economia della natura e di consolidarsi al riparo dall'effetto diluitore dell'incrocio con le altre varietà e con la specie parente. Ora la forma particolare dell'isolamento geografico è meno necessaria perché la continua proliferazione di specie nei generi in crescita produce un affollamento di forme diverse anche in aree continue e uniformi, con conseguente concorrenza e forte selezione. Al tempo stesso, la divergenza produce forme organiche nuove, che a loro volta creano nuovi posti nell'economia naturale, instaurano cioè nuove reti di rapporti con gli altri organismi, e in virtù della loro specializzazione si sottraggono alla concorrenza con le forme madri e al pericolo di ricaduta nell'incrocio. La divergenza quindi produce un isolamento 'ecologico' e insieme 'etologico' altrettanto efficace di quello prodotto dalle altre barriere. Dunque la formazione di specie nuove si precisa come un fenomeno ecologico, piuttosto che geografico. Darwin, insomma, si concentra su quella che - diremo noi oggi - si chiama *speciazione simpatica* e accantona, peraltro senza risolverla e riservandosi il privilegio di ritornarci di quando in quando, il problema della *speciazione allopatrica*.

Quanto più gli organismi si diversificano, tante più possibilità hanno di occupare posti ancora non sfruttati nell'economia della natura. Qui si dimostra ancora la straordinaria flessibilità della metafora darwiniana della lotta per l'esistenza, poiché in molti casi il vantaggio della specializzazione consiste nel procurarsi uno spazio relativamente libero in cui rifugiarsi sottraendosi alla concorrenza delle forme affini.

Lottare vittoriosamente può voler dire riuscire, in un certo senso, a evitare la lotta. Così avviene, ad esempio, quando un carnivoro passa a cacciare animali diversi dalle solite prede abituali o addirittura a nutrirsi di vegetali. La diversificazione attenua la concorrenza, come mostra il caso della flora artica, [14], la divergenza è dunque premiata dalla selezione naturale, ma la condiziona a sua volta.

Perciò, come dice Darwin, il mutamento tende a produrre altro mutamento. Ma se è così, se nuovi posti possono essere aperti nell'economia naturale, allora va riveduto il concetto di una quantità stazionaria di vita sulla terra. Infatti, la quantità complessiva di vita deve aumentare con l'aumento delle diversità delle forme. In una nota del 30 Gennaio 1855 Darwin scrive:

*La teoria della discendenza implica una divergenza e io credo che ciò implichi a sua volta che la diversità di struttura sostenga una maggior quantità di vita ... Sono stato indotto a questo dal considerare una brughiera fittamente ricoperta di erica e un prato fertile: entrambi erano affollati [di forme di vita], ma nessuno può dubitare che nel secondo trovasse sostegno più vita che nella prima e quindi (in parte) più animali vi trovassero da sostentarsi. Questa non è una causa finale, ma un semplice risultato della lotta (devo riflettere fin in fondo su quest'ultima affermazione)[15].*

Darwin sottolinea ancora che le relazioni più importanti sono quelle fra organismo e organismo. Il fatto che anche il numero di specie aumenti in progressione geometrica, è testimonianza di come le relazioni si facciano sempre più complesse. L'estensione iperbolica della *superfecondità malthusiana* dagli organismi, alla specie, segna una trasformazione della parte meno originale del concetto darwiniano di lotta per l'esistenza, la parte che Darwin ha preso direttamente dai De Condolle e da Lyell e che è passata indenne, per così dire, attraverso la lettura di Malthus ossia la lotta interspecifica. Ora le specie lottano fra loro non solo per contendersi lo spazio, ma anche per la stessa causa fondamentale che provoca la lotta fra i componenti della medesima specie: la proliferazione irresistibile della vita, che è proliferazione sia di quantità che di qualità, ovvero di varietà. È significativo rilevare che i limiti teorici all'accrescimento numerico cadono sia per le specie che per i singoli soggetti. Infatti la divergenza può al tempo stesso assicurare un aumento sia del numero di soggetti nella specie sia del numero delle specie. È come se gli organismi destinati a morire, perché non vi è nutrimento a sufficienza per tutti i componenti di una specie, potessero sopravvivere diversificandosi, cioè cambiando specie o accedendo a risorse nuove.

*Il vantaggio che ogni gruppo trae dal diversificarsi quanto più possibile può essere paragonato al fatto che con la divisione del lavoro ogni regione può sostenere la maggior quantità possibile di abitanti [16].*

La risposta a come si può avere il *massimo di vita* è semplice: con la diversità. Infatti ogni regione può sostenere un numero molto maggiore di organismi, generati dagli stessi genitori, se essi sono modificati notevolmente in molti modi nelle abitudini, nella costituzione e nella struttura, così da occupare quanti più posti è possibile nella compagine della natura, al contrario di quanto accade se quegli organismi non si modificano o si modificano poco.

## 1.8 *Cosa c'entra la matematica con la teoria dell'Evoluzione?*

Nel testo: *L'Origine delle specie*, non compare neanche una formula matematica, ma se esaminiamo lo sviluppo storico della teoria dell'evoluzione successivo a Darwin, il contributo matematico diventa determinante e fondamentale in ambiti quali: ereditarietà, biometria, sviluppo genetico.

Per questo ci proponiamo di affrontare il contesto in cui la teoria matematica dei giochi ed in particolare la teoria evuzionistica dei giochi può spiegare il comportamento di alcune specie ed altri aspetti del mondo vivente ritenuti paradossali.





# Capitolo 2

## La Teoria dei Giochi Classica

### 2.1 Introduzione alla Teoria dei Giochi Classica

Il modello scientifico di un fenomeno reale é un sistema di leggi matematiche, il più semplice possibile, che funzioni in maniera analoga alle caratteristiche del fenomeno che si vogliono studiare. Un modello matematico serve a studiare il fenomeno, a capirlo meglio, a prevederne i risultati.

Con un modello si possono analizzare non solo fenomeni naturali ma anche attività umane. In particolare si possono analizzare i casi di conflitto tra esseri umani, in cui si hanno interessi opposti ed ognuno cerca di prevalere sugli altri. Con un modello si possono prevedere i risultati delle scelte/azioni di una persona in funzione delle scelte fatte da tutti gli avversari.

Esiste un'ampia categoria di giochi che si basano sul conflitto tra due o più persone; partendo dallo studio di tali giochi si può capire come costruire dei modelli, sempre più complessi, che permettano poi di analizzare una vastissima gamma di attività umane, nei campi dell'economia, ma anche della politica o dei rapporti sociali. I giochi che meglio imitano le attività umane, e che andremo a studiare, sono quelli strategici.

Si chiamano *giochi di strategia* quelli in cui le scelte dei giocatori influenzano, in modo più o meno determinante, l'esito del gioco.

Si chiamano *giochi tecnici* quelli in cui vi sono delle determinate regole che limitano le possibili scelte dei giocatori (dama, scacchi).

Si chiamano *giochi d'azzardo* quelli in cui interviene una componente casuale (lancio di dadi, distribuzione carte.).

Un gioco può appartenere a più di una categoria (briscola, monopoli).

Fattori importanti in ogni gioco sono, oltre alle regole, anche la distribuzione dei mezzi/risorse tra i giocatori, che all'inizio può essere uguale per tutti *gioco equo* o non esserlo.

Un gioco finisce con la vittoria di un giocatore; questa può corrispondere con la sconfitta totale degli avversari (giochi vinci-perdi) oppure con un maggior profitto del vincitore rispetto agli avversari, in questi casi spesso si può anche elaborare una graduatoria della vincita.

Si chiama *strategia* di un giocatore un piano d'azione globale che tiene conto delle mosse proprie e degli avversari, cioè un piano d'azione che considera tutte le scelte che il giocatore deve effettuare in risposta a tutte le possibili mosse degli avversari, dall'inizio del gioco fino alla sua conclusione.

Si chiama *strategia ottimale* per un giocatore quella che lo porta ad ottenere il migliore risultato finale.

Analizzando i giochi faremo la supposizione che tutti i giocatori sceglieranno secondo logica la strategia per loro ottimale, cioè che giochino nel migliore dei modi possibili, con 'intelligenza' e 'cautela'; in tal caso si chiama *soluzione* di un gioco l'insieme delle soluzioni ottimali di ogni giocatore.

Invece in casi di giochi più complessi o di giochi in cui vi è una componente di azzardo, trovare la soluzione diventa molto più complicato per la enorme quantità di casi possibili da considerare. Alcuni giochi, come gli scacchi, non sono ancora stati risolti. Però, anche se non si può praticamente trovare la soluzione, è comunque possibile studiare il gioco per capire quali sono alcuni fattori che possono portare alla vittoria di uno dei giocatori. Oppure possiamo dividere un gioco complesso in vari sotto giochi indipendenti da analizzare separatamente, analizzando per ogni parte la strategia che porterà ad una posizione favorevole per il proseguo del gioco e la vittoria finale.

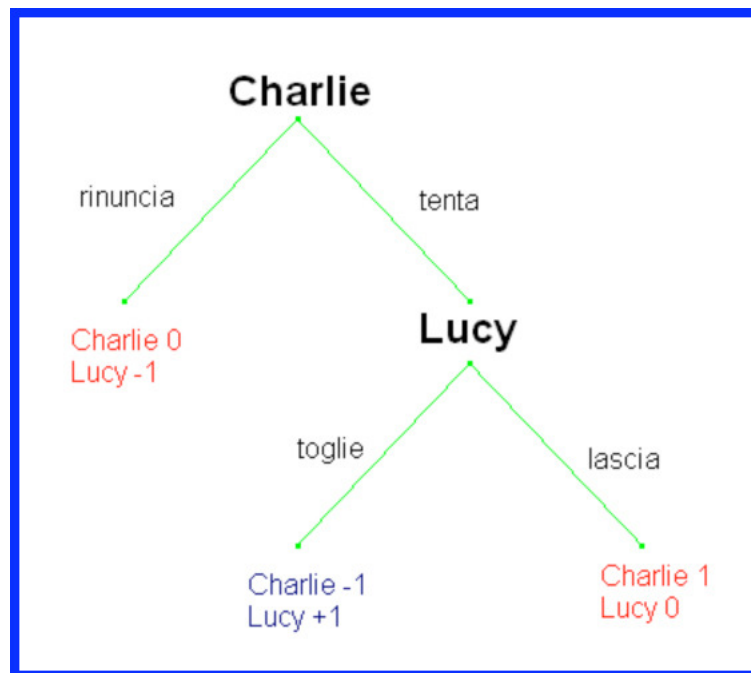
### 2.1.1 Esempio A: Lucy e Charlie Brown

Questa situazione decisionale, proposta dal prof. Marco Li Calzi durante la conferenza *Guarda prima di saltare* reperibile nel sito <http://www.liceobenedetti.it>, analizza una situazione ricorrente nelle strisce dei Peanuts (di C. Schultz), desumibile dal seguente fumetto:



*Descrizione della situazione:*

Lucy e Charlie Brown decidono di giocare come ogni anno a rugby. Ogni anno Lucy tiene il pallone a Charlie Brown e lo toglie un attimo prima che lui lo calci. Quest'anno Lucy promette a Charlie che non toglierà il pallone. Charlie Brown ora si trova davanti a una scelta: può o tentare di calciare il pallone o rinunciare. Se Charlie Brown calcia il pallone allora Lucy può decidere o di mantenere la promessa o di infrangerla e togliere il pallone a Charlie Brown. Lo scopo di Lucy è fare lo scherzo a Charlie Brown, quello di Charlie Brown è di calciare il pallone.



Analisi dell'albero:

- Se Charlie Brown rinuncia a calciare, non ha raggiunto il suo obiettivo e quindi guadagna 0 punti, e contemporaneamente non consente a Lucy di fargli lo scherzo e quindi quest'ultima perde (gL = -1).
- Se Charlie Brown sceglie di tentare, allora Lucy può o togliere il pallone e beffarsi di Charlie Brown, raggiungendo il suo obiettivo e guadagnando un punto, mentre Charlie Brown perde un punto, o lasciare che Charlie Brown calci abbandonando il suo obiettivo (gL = 0) e facendo realizzare quello di Charlie (gC = 1).

Si noti che in questa situazione decisionale le vincite di un 'giocatore' non corrispondono sempre alle perdite dell'altro 'giocatore'. Si dice in questo caso che costituisce un gioco a somma non nulla.

Charlie Brown, che consideriamo come primo giocatore, dispone di 2 strategie possibili:

- Rinuncia = non calcia il pallone;

- Tenta = tenta di calciare il pallone.

Mentre Lucy, che consideriamo come secondo giocatore, dispone di 2 strategie possibili:

- Lascia = lascia il pallone, se Charlie Brown ha adottato la strategia (e unica mossa) Tenta;
- Toglie = toglie il pallone, se Charlie Brown ha adottato la strategia (e unica mossa) Tenta.

La situazione per Charlie può venir schematizzata nella seguente matrice:

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 1 & -1 \end{pmatrix}$$

ove la prima riga della matrice si riferisce al guadagno nullo che prende Charlie nel caso decide di non calciare il pallone, scelta indipendente dalla scelta di Lucy. Mentre nella seconda riga, il primo valore si riferisce alla situazione per cui Charlie decide di calciare il pallone e Lucy glielo permette ed il secondo al caso in cui Lucy gli toglie il pallone al momento del calcio.

Sempre seguendo la casista della combinazioni delle strategie possibili, otteniamo per Lucy invece la seguente panoramica:

$$\begin{pmatrix} -1 & -1 \\ 0 & +1 \end{pmatrix}$$

Come si può osservare, la strategia ottimale di Charlie Brown é quella di non calciare il pallone. Infatti se Charlie Brown decide di rinunciare a calciare non ha possibilità di essere sconfitto: sicuramente non raggiunge il suo obiettivo ma non cade. Se invece decide di tentare, a Lucy converrà togliere il pallone, giocandosi così ancora una volta del povero Charlie Brown.

## 2.2 Giochi non Cooperativi

Si definiscono *Giochi non cooperativi* quei giochi in cui giocatori, che possono anche essere più di due, non perseguono dei fini comuni ma non sono neanche in competizione diretta tra loro. Quindi la vittoria di un giocatore non corrisponde alla sconfitta degli altri, ma ognuno punta ad ottenere il massimo punteggio per sé considerando però che la possibilità di guadagno di ognuno dipenderà comunque dalle scelte di tutti. Tale tipologia di giochi è particolarmente adatta per lo studio dei problemi di economia.

Secondo le teorie economiche di Adam Smith, considerato uno dei padri dell'economia moderna, l'ambizione individuale serve al bene comune e di conseguenza un gruppo di persone ottiene il massimo risultato quando ogni componente del gruppo fa ciò che è meglio per sé stesso. John Nash (nel 1949) formulò però un risultato diverso e più completo dimostrando un celebre teorema (che gli fece vincere il premio Nobel per l'economia):

*Teorema di Nash: il risultato migliore si ottiene quando ogni componente del gruppo fa ciò che è meglio per sé e per il gruppo.*

Quindi nei giochi non cooperativi è possibile raggiungere una situazione nella quale tutti ottengono il miglior risultato possibile a condizione che si instauri una cooperazione tra i giocatori, vale a dire che tutti agiscano non col fine di ottenere il miglior risultato solo per sé, ma di ottenere il miglior risultato per il gruppo, e quindi, indirettamente, ottenendo un risultato migliore anche per sé.

Questo capitolo contiene alcuni concetti della teoria dei giochi classica, indispensabili per lo studio della teoria dell'Evoluzione. Saranno introdotti i giochi discreti non cooperativi in forma normale e saranno descritte alcune loro proprietà, limitatamente a quello che è necessario per la trattazione successiva. Per discussioni più dettagliate sulla teoria dei giochi classica, si possono consultare numerosissimi testi che si occupano dell'argomento, per esempio [17], oppure [18].

### 2.2.1 Strategie e Payoff

Sia  $I = 1, 2, \dots, n$  un insieme di possibili giocatori, ognuno dei quali ha a disposizione un insieme  $\sigma(i)$  di strategie  $i = 1, \dots, n$ . A seconda della strategia scelta durante il gioco ciascun giocatore riceverà un guadagno, o payoff, dato da:

$$\pi_i : \prod_{i=0}^n \sigma(i) \rightarrow \mathbf{R}$$

Detto  $\sigma := \prod_{i=0}^n \sigma(i)$  il prodotto totale di tutte le strategie e  $\pi = (\pi_1, \dots, \pi_n)$ , il vettore di  $n$  componenti corrispondenti ai singoli guadagni per i giocatori, definiamo la nostra panoramica di gioco come:

**Definizione 2.1.** *Un gioco non cooperativo in forma normale è rappresentato da una terna  $(I, \sigma, \pi)$*

Da ora in poi prenderemo in esame principalmente giochi nei quali  $n = 2$  e ciascun insieme di strategie  $\sigma(i)$  è finito. Questi tipi di giochi vengono chiamati *giochi discreti a 2 giocatori*.

Ci risulta facile osservare che i guadagni o *payoff* per i 2 giocatori sono rappresentati dalle matrici  $A = (a_{hk})$  e  $B = (b_{hk})$  dove  $a_{hk} = \pi_1(h, k)$ ,  $b_{hk} = \pi_2(h, k)$ , quindi il primo giocatore 'gioca le righe' della matrice di payoff, mentre il secondo 'gioca le colonne'.

### 2.2.2 Strategie Miste

Ora consideriamo la casistica per cui un utente possa nel corso del gioco cambiare la propria strategia nell'insieme delle possibili scelte e combinarle tra loro per assumere quella più vantaggiosa.

Una strategia mista per il giocatore  $i$ -esimo assume la forma di una distribuzione di probabilità sull'insieme  $\sigma(i)$ .

Nel caso discreto, con un numero finito di strategie assumibili, la distribuzione è un vettore  $x = (x_1, \dots, x_{k_i})$  con  $k_i = |\sigma(i)|$  e  $\sum x_j = 1$ . Se il giocatore  $i$  sceglie la strategia mista  $x$  significa che userà strategie originarie, che vengono chiamate strategie *pure*.

L'insieme di tutte le possibili strategie miste per il giocatore  $i$  può essere rappresentato



con un particolare poligono chiamato Simpleso e nella fattispecie la nostra figura é unitaria  $k_i$ -dimensionale della seguente forma:

$$S_{k_i} = \{(x_1, \dots, x_{k_i}) \in [0, 1]^{k_i} \mid \sum x_j = 1\}.$$

ove ogni punto del simpleso é riferito ad una particolare strategia assumibile.

Indicando con  $A$  e  $B$  le matrici di guadagno riferite a due utenti che partecipano al gioco, otteniamo i seguenti valori: se il primo giocatore gioca la strategia mista  $x$ , e il secondo gioca la strategia mista  $y$ , il guadagno atteso per il primo giocatore sar :

$$P_1(x, y) = \sum x_i \sum a_{ij} y_j = x^T A y$$

mentre per il secondo sar :

$$P_2(x, y) = \sum x_i \sum b_{ij} y_j = x^T B y.$$

Possiamo concludere che, se abbiamo un gioco non cooperativo  $(\sigma(1), \sigma(2), A, B)$  con  $n = |\sigma(1)|$ , numero di strategie assumibili dal primo giocatore e  $m = |\sigma(2)|$ , numero di strategie assumibili dal secondo giocatore, allora possiamo estendere la nostra panoramica discreta considerando anche le combinazioni tra le varie scelte ed ottenendo una estensione mista della seguente forma :  $(S_n, S_m, P_1, P_2)$ .

### 2.2.3 Equilibri di Nash

Una nozione fondamentale nella storia della teoria dei giochi é quella di *Equilibrio di Nash*: se due giocatori prendono l'accordo di usare ciascuno una strategia, diciamo  $x_1$  e  $x_2$  e nessuno dei due guadagna a fare il furbo e usare un'altra strategia, abbiamo un Equilibrio di Nash. Cio  un *Equilibrio di Nash* é un punto del simpleso, una coppia di strategie  $(x_1, x_2)$  che garantisce ad entrambi i giocatori di avere il massimo guadagno finale. Pi  formalmente diamo la seguente definizione:

**Definizione 2.2.** Dato un gioco tra due giocatori  $(\sigma(1), \sigma(2), A, B)$ , diciamo che la coppia di strategie  $(x_1, x_2) \in \sigma(1) \times \sigma(2)$  é un equilibrio di Nash se:

$$P_1(y_1, x_2) \leq P_1(x_1, x_2) \quad \forall y_1 \in \sigma(1) \quad y_1 \neq x_1$$

$$P_2(x_1, y_2) \leq P_1(x_1, x_2) \quad \forall y_2 \in \sigma(2) \quad y_2 \neq x_2.$$

Si dice che l'equilibrio é stretto se valgono strettamente le diseguaglianze.

In altri termini  $x_1$  é una risposta ottima a  $x_2$  per il primo giocatore e  $x_2$  é una risposta ottima a  $x_1$  per il secondo giocatore.

Quindi possiamo definire le funzioni *risposta ottima* o (*best reply*) come delle applicazioni che dall'insieme delle strategie assumibili dal giocatore avversario confluiscono in una porzione del gruppo delle strategie di un giocatore e cioè:

$$BR_1 : \sigma(2) \rightarrow \mathcal{P}(\sigma(1))$$

$$BR_2 : \sigma(1) \rightarrow \mathcal{P}(\sigma(2))$$

definite da:

$$BR_1(x_2) = \{z \mid P_1(z, x_2) \geq P_1(w, x_2) \quad \forall w \in \sigma(1)\}$$

$$BR_2(x_1) = \{z \mid P_2(x_1, z) \geq P_2(x_1, w) \quad \forall w \in \sigma(2)\}$$

Sia ora  $BR : \sigma(1) \times \sigma(2) \rightarrow \mathcal{P}(\sigma(1) \times \sigma(2))$  definita da  $BR(x_1, x_2) = BR_1(x_2) \times BR_2(x_1)$ .

Con queste notazioni possiamo dire che  $(x_1, x_2)$  é Equilibrio di Nash per il gioco se e solo se é punto fisso per l'applicazione  $BR$ , prodotto cartesiano delle singole risposte ottime  $BR_1$  e  $BR_2$ . Ove  $(x_1, x_2)$  é punto fisso per una funzione a più valori  $BR$ , se e solo se il punto appartiene all'immagine della funzione cioè:  $x \in BR(x)$ .

**Definizione 2.3.** Diciamo che  $(x, y)$  é un equilibrio misto (o nelle strategie miste) di Nash per un gioco a due giocatori, se  $(x, y)$  é un equilibrio di Nash per l'estensione mista del gioco.

Quindi un equilibrio misto di Nash, é una coppia di strategie miste che risulta essere un punto fisso per  $BR$ , considerando, però, che per l'estensione mista  $(S_n, S_m, P_1, P_2)$  di un gioco discreto a due giocatori, le funzioni di risposta ottima sono:

$$BR_1 : S_m \rightarrow \mathcal{P}(S_n)$$

$$BR_2 : S_n \rightarrow \mathcal{P}(S_m)$$

e,  $BR : S_n \times S_m \rightarrow \mathcal{P}(S_n \times S_m)$ ; definita come già detto, da  $BR(x, y) = BR_1(x) \times BR_2(y)$ , notiamo che le funzioni di risposta ottima per strategie miste sono a loro volta delle funzioni miste, ma tuttavia esiste sempre una risposta ottima pura riferita ad una coppia appartenente alle strategie pure del gioco.

**Proposizione 1.** *Siano  $x \in S_m$ ,  $y \in S_n$  strategie nell'estensione mista di un gioco discreto a due giocatori, se definiamo le risposte ottime pure come  $PBR_2(x) := BR_2 \cap \sigma(2)$  e  $PBR_1(y) := BR_1 \cap \sigma(1)$ ; si ha che  $PBR_2(x), PBR_1(y) \neq \emptyset$ , inoltre gli elementi di  $BR_2(x)$  (risp  $BR_1(y)$ ) sono tutte e sole le combinazioni convesse delle strategie di  $PBR_2(x)$  ( risp.  $PBR_1(y)$ ).*

*Dimostrazione.* Dimostriamo solo la metà delle affermazioni, l'altra metà é analoga. Innanzitutto  $BR_1(y) \neq \emptyset$ , perché contiene i massimi di una funzione continua su un compatto. Prendiamo, allora,  $z = (z_1, \dots, z_m) \in BR_1(y)$ . Per nessun indice  $i$ , tale che  $z_i \neq 0$ , può valere la relazione  $e_i^T Ay < z^T Ay$ , perché altrimenti avremmo

$$z^T Ay = \sum_{z_i \neq 0} z_i e_i^T Ay < \sum_{z_i \neq 0} z_i z^T Ay = z^T Ay$$

ne segue che, per questi indici, si ha  $z^T Ay = e_i^T Ay$ , cioè

$$\{e_i | z_i \neq 0\} \subset BR_1(y).$$

Quindi un elemento  $z$  di  $BR_1(y)$  é una combinazione convessa delle strategie pure di  $BR_1(y)$ . Viceversa, sempre per la linearità della funzione di payoff, una qualsiasi combinazione convessa delle strategie pure di risposta ottima é anche essa a sua volta una risposta ottima.  $\square$

Da questa proposizione seguono immediatamente due importanti corollari:

**Corollario 2.** *Gli insiemi delle funzioni di risposta ottima  $BR_1(y)$  e  $BR_2(x)$  sono le facce dei poligoni che mi definiscono il gioco,  $S_m$  e  $S_n$ , ed in particolare sono insiemi chiusi e convessi.*

**Corollario 3.** *Un equilibrio di Nash stretto é necessariamente una coppia di strategie pure.*

Nei giochi a strategie miste, diversamente che da quelli completamente a strategia pura é sempre possibile trovare un punto del semplice che é un equilibrio di Nash (per i giochi discreti); ed uno strumento molto utile per dimostrare l'esistenza di questi equilibri di Nash é il teorema del punto fisso di Kakutani, di cui tralasciamo la trattazione.

### 2.2.4 Giochi non cooperativi a due giocatori simmetrici

Nella teoria dei giochi spesso si ha una popolazione di giocatori che vengono considerati indistinguibili, in questo caso ci troviamo di fronte a una particolare categoria di giochi, detti giochi simmetrici.

**Definizione 2.4.** *Un gioco discreto a due giocatori  $(\sigma(1), \sigma(2), P_1, P_2)$  si dice simmetrico se  $\sigma(1) = \sigma(2)$  e  $P_1(s_i, s_j) = P_2(s_j, s_i)$ , per ogni  $s_i, s_j \in \sigma(1)$ .*

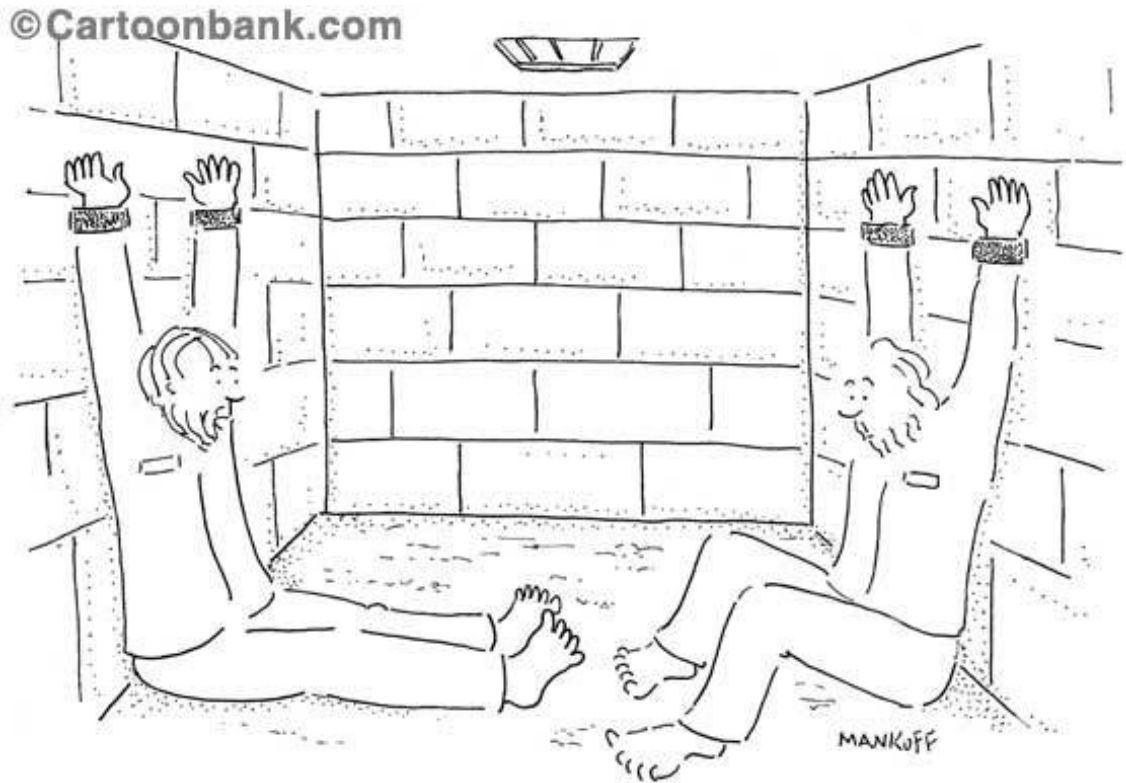
Ora, se chiamiamo  $A$  e  $B$  le matrici dei payoff, un gioco simmetrico é tale che  $A$  e  $B$  sono matrici quadrate e vale  $B = A^T$ . Un esempio di gioco simmetrico é il famosissimo **Dilemma del Prigioniero**, un caso molto particolare della teoria dei giochi che nel corso del tempo é diventato oggetto di studio generale per capire il comportamento dell'uomo (vedi esempio A).

Un equilibrio di Nash  $(x, y)$ , punto del poligono che mi definisce il gioco, si dice *simmetrico* se  $x = y$ , cioè se i due giocatori durante la partita decidono di adottare la stessa strategia (pura o mista).

Questo significa che  $x$  é risposta ottima a se stesso.

*Osservazione 1.* *Un gioco simmetrico non ha necessariamente solo equilibri simmetrici, tuttavia esistono sempre equilibri simmetrici (nelle strategie miste), per convincersene si può applicare il teorema di Kakutani alla funzione di risposta ottima  $BR_1(= BR_2)$ , sull'insieme  $S_m$ , per trovare un punto fisso di  $BR_1$ , cioè una risposta ottima a se stesso, vale a dire equilibrio simmetrico.*

### 2.2.5 Esempio B: Il Dilemma Del Prigioniero



*“Look, you’ve got to accept some curtailment of your freedom in exchange for increased security.”*

Probabilmente l’esempio più conosciuto è il *Dilemma del Prigioniero* in cui 2 delinquenti vengono fatti prigionieri, messi in celle separate e gli viene chiesto se intendono confessare la loro colpa, ovvero se *cooperare* con le forze dell’ordine o rimanere in silenzio quindi in gergo, assumere un comportamento *defezionista*. Se uno dei due confessa e l’altro no, chi confessa sarà rilasciato immediatamente mentre l’altro trascorre 5 anni di galera; se entrambi confessano la colpa, faranno 4 anni di galera ciascuno, invece se entrambi manterranno il silenzio, trascorreranno ‘solamente’ 1 anno di galera ciascuno. Quindi le matrici dei payoff del gioco simmetrico sono:

$$A = B^T = \begin{pmatrix} -4 & 0 \\ -5 & -1 \end{pmatrix}$$

L'estensione mista é data dal gioco  $(S_2, S_2, P_1, P_2)$  ove  $P_1(x, y) = x^T A y$  e  $P_2(x, y) = x^T A^T y$ , sono i rispettivi guadagni per i giocatori. Possiamo controllare che prendendo la coppia  $(e_1, e_1)$  in  $(S_2, S_2)$ , questa é un equilibrio di Nash nelle strategie pure; infatti se un giocatore sceglie la seconda strategia, ovvero quella di rimanere in silenzio invece di confessare, ci perde qualsiasi cosa faccia l'altro giocatore (in questa situazione si dice anche che la prima riga domina la seconda).

Il dilemma nasce proprio dal fatto che, se entrambi i giocatori scegliessero la seconda strategia, corrispondente alla coppia  $(e_2, e_2)$ , otterrebbero una pena piú lieve. Tuttavia questo punto non é un equilibrio di Nash, infatti, se i due prigionieri si accordassero di non confessare, ciascuno dei due avrebbe un guadagno a non mantenere l'accordo e cambiare la strategia presa. Osserviamo, dunque, che un punto equilibrio di Nash non massimizza necessariamente il profitto medio dei giocatori.



## Capitolo 3

# La Teoria Evoluzionistica e Adattiva dei Giochi

Negli anni settanta del secolo scorso venne formulata una nuova versione della teoria dei giochi, nota come *Teoria Evoluzionistica dei Giochi*, caratterizzata da profonde novità concettuali rispetto alle teorie razionalistiche. La prima formulazione di questa teoria si deve a *John Maynard Smith* e ai suoi collaboratori, i quali, nell'intento di far luce sull'evoluzione del comportamento animale, combinarono la teoria classica dei giochi con la biologia evoluzionistica. Ben presto si scoprì che i concetti fondamentali della Teoria Evoluzionistica dei Giochi potevano essere applicati anche nelle scienze sociali, per esempio nell'analisi del dilemma del prigioniero precedentemente analizzato e di altre forme di interazione tra esseri umani.

La Teoria Evoluzionistica dei Giochi si basa sull'idea che le interazioni fra gli esseri viventi presentano notevoli somiglianze e alcune significative differenze con le interazioni strategiche umane, analizzate nell'ambito delle teorie razionalistiche. La somiglianza fondamentale consiste nel fatto che in una interazione animale, proprio come in un rapporto strategico umano, il risultato dell'interazione dipende dalle strategie adottate dai partecipanti. Due importanti differenze consistono, invece, nel fatto che, mentre i partecipanti a un'interazione strategica umana scelgono razionalmente le proprie strategie e attribuiscono ai possibili risultati dell'interazione determinati *payoff* che riflettono le loro preferenze soggettive, nelle interazioni animali le strategie adottate dai partecipanti



sono *schemi di comportamento istintivi* acquisiti per via ereditaria e le ricompense (cibo, territorio, partner sessuali e così via) che essi possono trarre dai possibili risultati dell'interazione si traducono in un unico *payoff* dato dal vantaggio riproduttivo - cioè dall'accresciuta numerosità della prole determinata da quelle ricompense.

La Teoria Evoluzionistica dei Giochi fornisce appropriati modelli formali per l'analisi di molti interessanti problemi relativi all'evoluzione delle strategie animali.

Supponiamo che le interazioni fra i membri di una popolazione animale abbiano la forma del dilemma ripetuto del prigioniero, quindi consideriamo l'esempio del capitolo precedente con un numero ripetuto di incontri tra i partecipanti al gioco. Poi assumiamo che valgano le seguenti condizioni:

- 1) le interazioni sono del tutto casuali, nel senso che, in qualunque momento, un individuo ha le stesse probabilità di interagire con qualunque altro membro della popolazione;
- 2) un individuo usa la stessa strategia in qualsiasi interazione, cosicché ogni possibile strategia è rappresentata da una percentuale, eventualmente nulla, di membri della popolazione.

Allora i *payoff* ottenuti da un individuo in una lunga serie di interazioni non dipenderanno solo dalla strategia, ma anche da quelle degli altri membri della popolazione.

Poiché un individuo trasmette la propria strategia alla prole e *payoff* più elevati si traducono in maggiori vantaggi riproduttivi, cioè in una prole più numerosa, ci sarà una riproduzione *differenziale* delle strategie rappresentate nella popolazione, a vantaggio di quelle che hanno garantito *payoff* più elevati agli individui che le hanno adottate. Questo significa che, con l'arrivo della seconda generazione, le strategie di maggiore successo verranno adottate da una crescente percentuale di membri della popolazione.

In tal modo, con il passare delle generazioni, può accadere che una determinata strategia diventi sempre più frequente e, in certi casi, finisca con l'invadere la popolazione, nel senso di venire adottata da tutti, o quasi, i suoi membri.

Ci si può chiedere allora:

*a quali condizioni determinate strategie potranno diffondersi in una popolazione, e persino invaderla, mentre le altre si avvieranno all'estinzione?*

Un compito fondamentale della Teoria Evoluzionistica dei Giochi consiste, appunto, nell'offrire risposte plausibili a interrogativi di questo tipo e, più in generale, nel far luce sui meccanismi che governano l'evoluzione strategica delle popolazioni animali.

In quest'ultimo quarantennio tale compito é stato affrontato con notevole successo da una folta schiera di studiosi, i quali si sono avvalsi di svariati metodi di indagine, dall'osservazione sul campo alle tecniche di simulazione computerizzata.

Lo studio delle interazioni animali ha rivelato che, in molti casi, la loro struttura é identica a quelle di ben note forme di interazione umana [19]. In particolare, alcune interazioni animali condividono le caratteristiche fondamentali della teoria dei Giochi. Si pensi ad esempio alle grida d'allarme che un uccello può emettere per segnalare al proprio gruppo l'avvicinarsi di un predatore. Così facendo, l'uccello produce un beneficio al gruppo, che consiste nell'accresciuta sicurezza del gruppo, ma lo fa a sue spese, poiché deve affrontare un costo rappresentato dal rischio di attirare su di sé l'attenzione del predatore.

### 3.1 La Teoria Evoluzionistica dei Giochi e le Scienze Sociali

Riflettendo sulle identità strutturali tra interazioni animali e umane, alcuni studiosi hanno suggerito che l'apparato formale e i metodi di indagine della Teoria Evoluzionistica dei Giochi avrebbero potuto essere applicati anche nelle scienze sociali e più precisamente, nell'analisi dell'evoluzione culturale del comportamento strategico umano. Le loro ricerche hanno permesso di sviluppare versioni delle teorie evoluzionistiche che potremmo chiamare *Teorie Evoluzionistico - Adattive dei Giochi* [20].

Le teorie adattive dei giochi si fondano sull'osservazione che, in molte interazioni strategiche umane, il grado di razionalità esibito dai partecipanti si colloca a un livello intermedio tra quelli ipotizzati, rispettivamente, dalle teorie evoluzionistiche e razionalistiche. Ciò significa che, diversamente da quanto accade nelle interazioni animali, descritte dalle teorie evoluzionistiche, nelle interazioni umane i partecipanti sono quasi sempre consapevoli delle loro scelte strategiche. D'altra parte, diversamente da quanto ipotizzato dalle teorie razionalistiche, accade piuttosto spesso che essi non abbiano la possibilità di basare le loro scelte strategiche su una ponderata valutazione razionale della struttura del gioco e del tipo di concorrenti con cui hanno a che fare. Vi sono, infatti, molte situazioni in cui gli esseri umani devono interagire frequentemente con una grande varietà di concorrenti. In situazioni di questo genere, occorre limitarsi a una rapida valutazione intuitiva delle prospettive di successo delle strategie disponibili, a cominciare dalle più semplici e, su questa base, scegliere la strategia da adottare, almeno per un certo lasso di tempo, in qualunque interazione.

Naturalmente, può benissimo darsi che la scelta così operata sia tutt'altro che ottimale. Tuttavia, secondo le teorie adattive, gli esseri umani possono migliorare, nel corso del tempo, le loro strategie, attraverso un processo di *apprendimento dall'esperienza* che li mette in grado di ottenere un crescente *adattamento* all'ambiente, cioè alla popolazione di individui con cui sono soliti interagire.

Più precisamente, le teorie adattive ipotizzano che, dopo un certo numero di interazioni, il giocatore si guarderà intorno e confronterà i propri *payoff* con quelli ottenuti dai membri della popolazione che hanno adottato altre strategie. L'esito di questo confronto

potrà indurlo a sostituire la sua strategia con quella che, a quanto gli risulta, ha ottenuto il maggiore successo fino a quel momento; e, in linea di principio, questa procedura di perfezionamento strategico può venire attuata per un numero indefinito di volte.

Secondo i sostenitori delle teorie adattive, il processo di ripetuta *imitazione* delle strategie di maggiore successo svolge un ruolo molto importante nell'evoluzione strategica di una popolazione umana. Come si può facilmente intuire, tale processo di imitazione conduce alla riproduzione differenziale delle strategie di maggiore successo svolgendo, in tal modo, un ruolo strettamente simile a quello delle trasmissioni genetiche nell'evoluzione delle popolazioni animali. La stretta somiglianza tra i processi di riproduzione differenziale delle strategie di maggior successo nelle popolazioni animali e umane apre la strada all'impiego sistematico dell'apparato formale delle teorie evoluzionistiche nell'analisi dell'evoluzione strategica delle popolazioni umane [21].

## 3.2 Formalizzazione Matematica dei concetti

Mentre nel precedente capitolo abbiamo osservato come la Teoria dei Giochi Classica si occupa principalmente di interazioni che avvengono una sola volta tra giocatori, quasi sempre umani, che si comportano in maniera perfettamente razionale e conoscendo tutti i dettagli del gioco, nella Teoria Evoluzionistica dei Giochi invece si considera un gioco che si ripete continuamente nel tempo e avviene tra giocatori scelti a caso tra una popolazione sufficientemente vasta.

Tali giocatori sono 'programmati' per agire in un determinato modo, ovvero usare una determinata strategia del gioco, poi qualche *Processo Evolutivo* può modificarne i tipi di comportamento e la loro distribuzione all'interno della popolazione. La Teoria Evolutiva dei giochi è stata inizialmente formulata dai biologi, che si occupavano dei conflitti tra animali e della teoria dell'evoluzione per mezzo della selezione naturale formulata inizialmente da Charles Darwin; noi partendo dalle idee e dai risultati del matematico inglese Martin Nowak espressi nel libro *Evolutionary Dynamics* [22], formalizzeremo matematicamente i concetti chiave della sua visione.

Nella panoramica della teoria dell'evoluzione una strategia viene spesso interpretata come un comportamento geneticamente programmato ove i payoff corrispondenti sono determinati dalla *fitness darwiniana*, che misura il successo riproduttivo di un individuo o della specie nel caso si prendano in studio intere popolazioni.

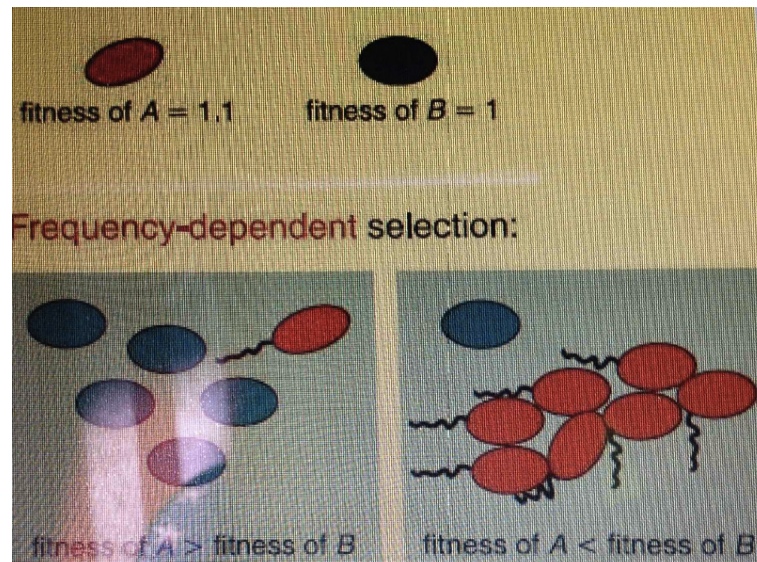


Figura 3.1:

La selezione costante considera che la fitness è indipendente dalla composizione della popolazione e non cambia nel tempo. Per esempio se  $A$  ha fitness costante 1.1 mentre  $B$  ha fitness costante 1.

In contrasto, nella seconda configurazione in cui ho dipendenza della selezione in base alla frequenza, la fitness è dipendente della frequenza dei singoli individui. L'individuo  $A$  ha la capacità di muoversi e se ci sono poche altre unità di questo tipo allora la fitness ad esso corrispondente è maggiore di quella di  $B$ ; mentre se molte altre entità  $A$  sono per strada la capacità riproduttiva di  $B$  è maggiore di quella di  $A$ .

In figura 3.1 possiamo vedere due esempi di fenotipi che chiamiamo  $A$  e  $B$ . Il primo fenotipo può muoversi e spende un certo costo per avere acquisito questa capacità che gli porta sicuramente un guadagno; mentre il secondo è vincolato a rimanere immobile. Supponiamo che la relazione costo-beneficio del primo fenotipo ha una fitness di 1.1 e viene comparata con la fitness di  $B$  pari a 1.

In questa configurazione, in cui la fitness si mantiene costante nel tempo, sicuramente  $A$  ha un vantaggio e domina su  $B$ . Ma immaginiamo che il vantaggio per  $A$  dato dalla sua abilità di muoversi sia grande quando ci sono pochi altri individui dello stesso tipo per strada e diminuisce fino a bloccarsi quando la sua popolosità cresce, allora la fitness del primo tipo è non costante ma è una funzione decrescente in relazione alla frequenza di  $A$  all'interno della popolazione. Risultato:  $A$  ha una fitness maggiore di  $B$  quando è rara la sua presenza mentre ha una capacità riproduttiva minore di quella del secondo tipo quando il suddetto fenotipo è comune all'interno della popolazione. Allora da questo esempio possiamo domandarci:

*Cosa regola e cosa otteniamo attraverso il processo di selezione naturale, motore dell'evoluzione, ipotizzato da Darwin?*

*Quali sono i comportamenti che entrano in gioco nel regno animale?*

Per rispondere a questi quesiti, ci aiutiamo grazie all'analisi dei risultati ottenuti da Nowak reperibili in [22] e caratterizziamo inizialmente il caso generale di dipendenza della capacità riproduttiva di un individuo (o specie) dalla frequenza delle due strategie  $A$  e  $B$ , corrispondenti ai due diversi fenotipo possibili come nella configurazione precedente. Chiamiamo con  $x_A$  la frequenza di  $A$  e con  $x_B$  la frequenza del secondo fenotipo. Il vettore  $\vec{x} = (x_A, x_B)$  ci definisce la composizione della popolazione in esame.

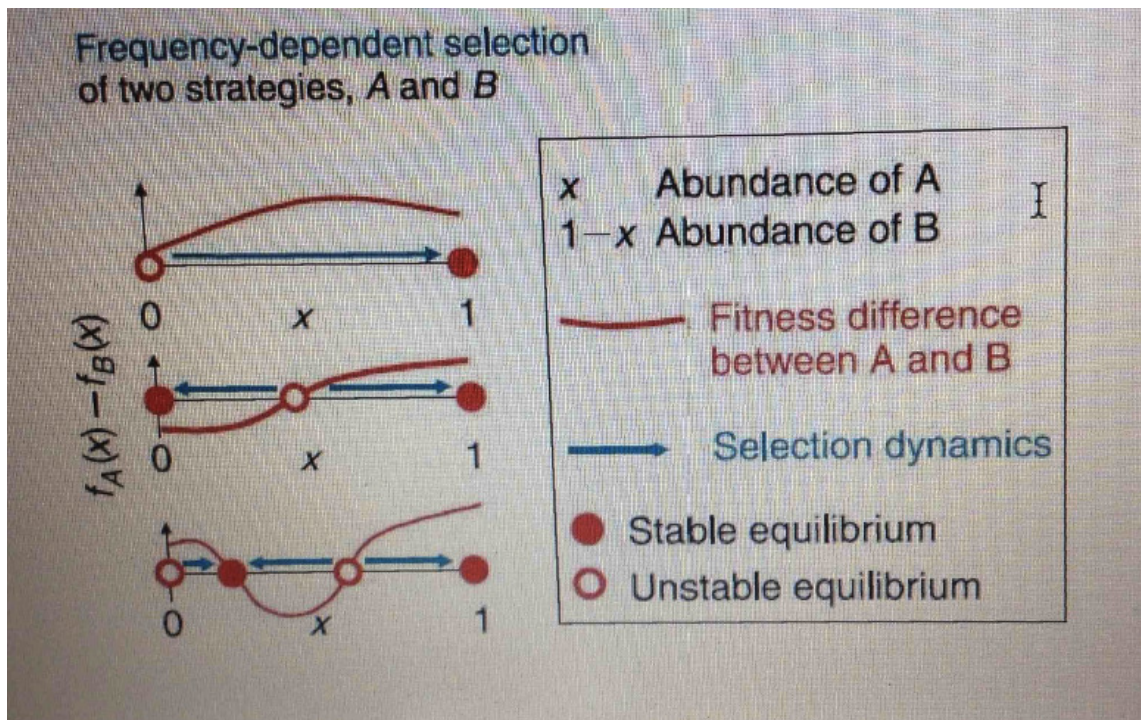


Figura 3.2:

Chiamando poi  $f_A(\vec{x})$  la fitness di A e  $f_B(\vec{x})$  la fitness di B; la dinamica selettiva corrispondente alla configurazione può essere scritta come:

$$\hat{x}_A = x_A[f_A(\vec{x}) - \phi]$$

$$\hat{x}_B = x_B[f_B(\vec{x}) - \phi]$$

Ove  $\phi = x_A f_A(\vec{x}) + x_B f_B(\vec{x})$  corrisponde alla fitness tra A e B.

Otteniamo dunque un sistema dinamico che ci permette di calcolare il successo riproduttivo di un fenotipo rispetto ad un altro al termine di un processo di selezione, che nel nostro caso è il motore dell'evoluzione. Poiché vale  $x_A + x_B = 1$  in ogni configurazione possibile, possiamo introdurre la variabile  $x$  come  $x = x_A$  e  $x_B = 1 - x$  e riscriviamo la funzione di fitness come  $f_A(x)$  e  $f_B(x)$ . L'equazione precedente diventa:

$$\hat{x} = x(1 - x)[f_A(x) - f_B(x)]$$

Il punto di equilibrio di Nash per questa equazione differenziale é dato dai casi  $x = 0$ ,  $x = 1$ , e se  $x \in (0, 1)$  sia verificata l'uguaglianza:  $f_A(x) = f_B(x)$ .

L'equilibrio  $x = 0$  é stabile se  $f_A(0) < f_B(0)$ , mentre nel caso  $x = 1$  quando vale  $f_A(1) > f_B(1)$ .

Un equilibrio interno all'intervallo,  $x'$ , é stabile se le derivate delle funzioni  $f_A$  e  $f_B$  soddisfano:  $f_A'(x') > f_B'(x')$ . La figura precedente rappresenta graficamente le varie situazioni e mostra che é possibile anche la presenza di un equilibrio stabile ed uno instabile nell'interno dell'intervallo  $[0, 1]$ .

Dunque vediamo come un gioco evoluzionistico tra due diversi fenotipo,  $A$  e  $B$ , che interagiscono tra loro, é definito attraverso una matrice di payoff quadrata  $2 \times 2$ .

### 3.3 Gioco Evolutivo a due giocatori

Normalmente, una popolazione composta da due fenotipi:  $A$  e  $B$ , che interagiscono continuamente tra loro, é descritta attraverso la matrice di payoff del seguente tipo:

$$\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

La capacità riproduttiva di un fenotipo rispetto all'altro viene letta nel seguente modo:  $A$  prende  $a$  quando incontra un altro fenotipo  $A$ ,  $A$  prende  $b$  quando incontra un giocatore  $B$ ; mentre  $B$  riceve  $c$  se sfida un  $A$  ed infine riceve  $d$  se si scontra con un altro tipo  $B$ .

La chiave di lettura della teoria evolutiva per mezzo della selezione naturale é provare a considerare una popolazione di fenotipi  $A$  e  $B$  con rispettivo payoff e fitness.

Se chiamiamo  $x_A$  la frequenza per il tipo  $A$  e  $x_B$ , quella del tipo  $B$ ; allora i rispettivi payoff sono dati dalle seguente equazioni:

$$f_A = ax_A + bx_B$$

$$f_B = cx_A + dx_B$$

In queste equazioni assumo che la probabilità di venire a contatto con un tipo  $A$  vale  $x_A$ , mentre é di  $x_B$  per il secondo tipo, ed inoltre che le interazioni tra le entità siano



completamente casuali.

Ora inserendo l'equazione lineare della fitness nel sistema dinamico e ponendo,  $x = x_A$ , abbiamo trovato:

$$\hat{x} = x(1-x)[(a-b-c+d)x+b-d]$$

e possiamo classificare il comportamento dell'equazione non lineare, tramite i coefficienti della matrice di payoff dei due giocatori ottenendo le seguenti possibilità:

- $A$  é dominante rispetto a  $B$ . In questo caso  $a > c$  e  $b > d$  e se tu partecipi al gioco contro un'altra persona, scegliendo la strategia  $A$  hai la certezza di ottenere per te un guadagno ottimale non curandoti della scelta del tuo avversario. Per una popolazione composta da giocatori di tipo  $A$  e  $B$ , la fitness comune per il tipo  $A$  ha un valore sempre maggiore di quella di  $B$  e di conseguenza la selezione orienta al tipo  $A$  la composizione della popolazione e raggiunge un equilibrio stabile quando tutti i componenti siano del primo tipo  $x_A = 1$ .
- $B$  é dominante  $A$ . In questa configurazione  $a < c$  e  $b < d$  e la situazione si evolve in maniera specchiata alla precedente scambiando i ruoli di  $A$  e  $B$ .
- $A$  e  $B$  sono bistabili. Qui  $a > c$  e  $b < d$  e se si partecipa ad un gioco con un'altra persona é scelta ottimale quella di assumere la stessa strategia del tuo avversario:  $A$  é la migliore risposta per una giocata di tipo  $A$  e  $B$  per uno scontro con un avversario di tipo  $B$ . Per la selezione dinamica, la predominanza finale tra le due strategie é condizionata dalle condizioni iniziali e si genera un ruolo di equilibrio instabile nel interno del intervallo  $[0, 1]$  dato dal punto  $x' = \frac{d-b}{a-b-c+d}$ . Se la condizione iniziale,  $x(0)$  é minore di questo valore:  $x(0) < x'$ , il sistema converge ad una popolazione composta da tutte strategie di tipo  $B$ , mentre se  $x(0) > x'$  avremo una popolazione di tutti  $A$  dopo un certo intervallo temporale.
- $A$  e  $B$  sono coesistenti. In questa panoramica  $a < c$  e  $b > d$  e scontrandosi con un altro giocatore, risulta ottimale effettuare la scelta contraria a quest'ultimo:  $A$  é la miglior risposta per una giocata di tipo  $B$ , e di conseguenza  $B$  lo é per ogni strategia di carattere  $A$ . La popolazione di elementi  $A$  e  $B$  converge in un

punto di equilibrio stabile dentro l'interno del intervallo  $[0, 1]$  dato dall'uguaglianza:

$$x' = \frac{b-d}{a-b-c+d}$$

- $A$  e  $B$  sono *neutrali*. Ovvero vale  $a = c$  e  $b = d$  e non importa quale strategia si decida di assumere perché si ottiene sempre lo stesso guadagno del proprio avversario. La selezione naturale non influisce sulla composizione della popolazione e un mix tra i due generi risulta essere un punto di equilibrio stabile.

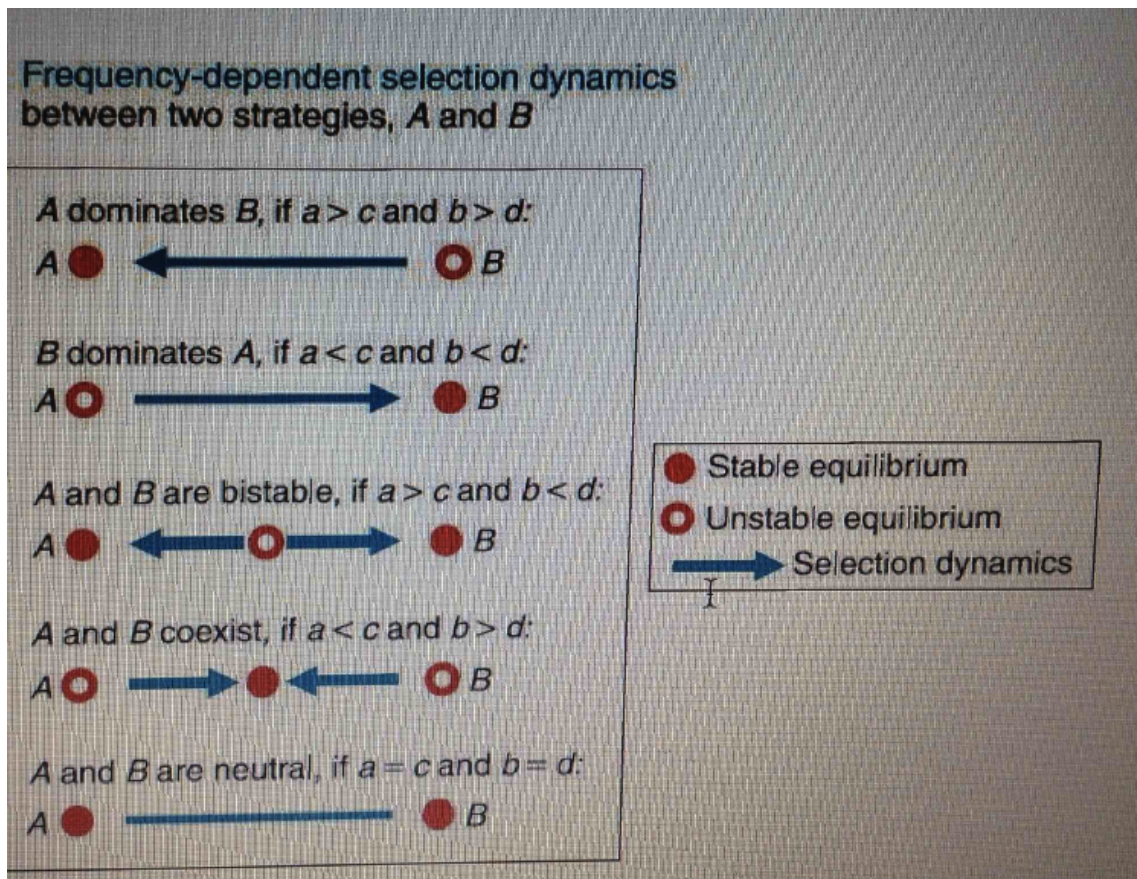


Figura 3.3:

Ora, definita la panoramica di un gioco evoluzionistico, osserviamo come vengono tradotti i principali concetti della Teoria dei Giochi Classica.

### 3.4 Equilibrio di Nash Evolutivo

Il concetto di equilibrio di Nash Evolutivo é definito nel seguente modo: immaginiamo un gioco tra due individui in cui un giocatore decide di adottare la strategia  $A$  che é un equilibrio di Nash; allora in nessuna maniera l'altro giocatore può cambiare la sua strategia ed incrementare il suo guadagno nei confronti dell'avversario.

Considerando la matrice generale di guadagno tra due strategie,  $A$  e  $B$ :

$$\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

Abbiamo il seguente criterio:

- i)*  $A$  é un Equilibrio di Nash Stretto se  $a > c$
- ii)*  $A$  é un Equilibrio di Nash se  $a \geq c$
- iii)*  $B$  é un Equilibrio di Nash Stretto se  $d > b$
- iv)*  $B$  é un Equilibrio di Nash se  $d \geq b$

#### 3.4.1 Esempi di gioco

Consideriamo ora la seguente matrice di guadagno di un gioco tra due strategie,  $A$  e  $B$ :

$$\begin{pmatrix} 3 & 0 \\ 5 & 1 \end{pmatrix}$$

*Descrizione:* Se entrambi i giocatori scelgono  $A$ , allora per un giocatore risulta scelta migliore cambiare la propria strategia per incrementare il suo payoff; mentre se entrambi scelgono  $B$ , nessuno dei due individui ottiene un guadagno maggiore se decide di cambiare strategia. Quindi la strategia  $B$  é l'Equilibrio di Nash del gioco e  $A$  é dominata da essa. Da notare che in questa configurazione, il guadagno preso assumendo la strategia  $B$  é minore per un singolo giocatore di quello che si guadagnerebbe optando per la strategia

denominata  $A$ ; questo genere di matrice é relazionata al celebre esempio del *Dilemma del Prigioniero* visto nel precedente capitolo.

Consideriamo ora il gioco dato dalla seguente matrice di payoff:

$$\begin{pmatrix} 3 & 1 \\ 5 & 0 \end{pmatrix}$$

*Descrizione:* Se entrambi i giocatori scelgono  $A$ , allora per un giocatore risulta scelta migliore cambiare la propria strategia per incrementare il suo payoff; se entrambi giocano  $B$ , si può incrementare il proprio guadagno cambiando la strategia in  $A$ . Quindi: né  $A$ , né  $B$  sono in equilibrio di Nash e questa particolare configurazione é un classico esempio del gioco *Falchi e Colombe* di cui daremo una trattazione più dettagliata in seguito.

Consideriamo ora il gioco dato dalla seguente matrice di payoff:

$$\begin{pmatrix} 5 & 0 \\ 3 & 1 \end{pmatrix}$$

*Descrizione:* Se entrambi i giocatori scelgono  $A$ , allora per un giocatore risulta scelta migliore non cambiare la propria strategia per incrementare il suo payoff; ma anche se entrambi assumono la strategia  $B$ , la scelta migliore per entrambi é quella di mantenere la suddetta strategia. Allora sia  $A$  che  $B$  sono un equilibrio di Nash per il gioco.

### 3.5 ***ESS***: Strategie Evolutivamente Stabili

Il concetto di *Strategia Evolutivamente Stabile* fu introdotto per la prima volta da John Maynard Smith considerando le seguente panoramica.

Immaginiamo una popolazione di soli individui di tipo  $A$  nella quale inseriamo dei singoli individui *mutanti* di tipo  $B$ ; il gioco tra i due tipi viene descritto dalla nostra matrice di

payoff precedentemente definita

$$\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

e dall'equazione lineare di fitness ad essa associata :  $\hat{x} = x(1-x)[(a-b-c+d)x+b-d]$ .

Ora ci poniamo la seguente domanda:

*Qual' é la condizione di selezione con cui la popolazione di tipo A si oppone all'invasione di B?*

Assumendo una quantità infinitamente piccola di invasori  $B$ , la cui frequenza é  $\epsilon$ ; sappiamo che la frequenza del tipo  $A$  vale  $1 - \epsilon$  ed inserendo i valori nel equazione lineare otteniamo che la fitness di  $A$  é maggiore di quella di  $B$  se vale:

$$a(1 - \epsilon) + b\epsilon > c(1 - \epsilon) + d\epsilon$$

Cancellando in entrambi i membri il termine  $\epsilon$ , la disequazione diventa:

$$a > c$$

e se  $a = c$ , per mantenere vera la disequaglianza occorre assumere la condizione  $b > d$ .

*Risultato:* Il tipo  $A$  é una **ESS**, strategia evolutivamente stabile, dunque un genere di fenotipo che mantiene integra la propria presenza all'interno della popolazione e continua a riprodursi durante il corso dell'evoluzione anche se la sua popolazione viene invasa da fenotipi mutanti se si verificano le condizioni: *i)*  $a > c$ ; o nel caso  $a = c$  se, *ii)*  $b > d$ .

Ciò garantisce che la selezione si oppone all'invasione del fenotipo mutante di  $B$  in  $A$  nel caso in cui si considera un' infinita e larga popolazione di un certo tipo e una piccola ed infinitesima quantità di invasori mutanti.

### 3.6 Giochi Evolutivi a Strategie Miste

Consideriamo ora giochi evolutivi con  $n$  strategie miste che definiamo come l'insieme  $S_1, \dots, S_n$ .

Il guadagno per la strategia  $S_k$  rispetto alla strategia  $S_j$  é denotato come  $E(S_k, S_j)$  e si verifica che:

i) la strategia  $S_k$  é un equilibrio stretto di Nash quando

$$E(S_k, S_k) > E(S_i, S_k) \quad \forall i \neq k$$

ii) la strategia  $S_k$  é un equilibrio di Nash quando

$$E(S_k, S_k) \geq E(S_i, S_k) \quad \forall i$$

iii) la strategia  $S_k$  é una ESS ( Strategia Evolutiva Stabile), se  $\forall i \neq k$  vale:

$$E(S_k, S_k) > E(S_i, S_k)$$

o

$$E(S_k, S_k) = E(S_i, S_k) \quad e \quad E(S_k, S_i) > E(S_i, S_i).$$

Ricordiamo che il caso in cui  $S_k$  sia una *ESS* ci garantisce l'opposizione della selezione da ogni possibile invasore. Questo risultato é ottenuto anche per una strategia  $S_k$  che risulta essere un equilibrio stretto di Nash, ma non per una  $S_k$  che é un equilibrio di Nash. Infatti se  $E(S_k, S_k) = E(S_i, S_k)$  e  $E(S_k, S_j) < E(S_j, S_j)$ , allora  $S_k$  é un equilibrio di Nash ma la selezione é favorevole all'invasione di  $S_j$  su  $S_k$ .

Aggiungiamo di conseguenza a questo fatto un'ulteriore definizione:

iv) la strategia  $S_k$  é stabile per la selezione rispetto ad ogni invasione di qualche altra strategia mutante (e la chiamiamo *weak ESS*), se  $\forall i \neq k$  vale:

$$E(S_k, S_k) > E(S_i, S_k)$$

o

$$E(S_k, S_k) = E(S_i, S_k) \quad e \quad E(S_k, S_i) \geq E(S_i, S_i).$$

Se la strategia é un equilibrio stretto di Nash, allora é anche una ESS e una *weak ESS*. Se una strategia é una *weak ESS*, questo ci porta a concludere che é anche un equilibrio di Nash.

Vale la seguente catena di implicazioni:

*Equilibrio stretto di Nash*  $\rightarrow$  *ESS*  $\rightarrow$  *weak ESS*  $\rightarrow$  *Equilibrio di Nash*.

Aggiungiamo anche la definizione di *Strategia Invincibile*,  $S_k$ , che si verifica se :  $\forall i \neq k$ :

$$E(S_k, S_k) > E(S_i, S_k) \quad e \quad E(S_k, S_i) > E(S_i, S_k)$$

Essa fu introdotta per la prima volta da William Hamilton e come il nome sottolinea indica una scelta il cui utilizzo comporta sempre la dominanza su tutte le altre strategie. I concetti appena descritti giocano un ruolo chiave nello studio della dinamica evolutiva della teoria dell'evoluzione per mezzo della selezione naturale quando il processo porta a relazionare la capacità riproduttiva di un genere in funzione della sua frequenza all'interno della popolazione. Ora, esaminata la parte statica, affrontiamo insieme i caratteri dinamici della teoria in esame.

## 3.7 Dinamica Evolutiva di gioco

La nozione di stabilità evolutiva si basa su considerazioni dinamiche implicite delle quali Peter Taylor e Leo Jonker furono i primi ad introdurre le equazioni differenziali nei giochi dinamici evolutivi.

Consideriamo nuovamente la configurazione in cui abbiamo l'interazione tra  $n$  strategie e il guadagno per la strategia  $i$  quando incontra la strategia  $j$  è chiamato  $a_{ij}$ . Allora la matrice  $n \times n$ ,  $A = [a_{ij}]$ , è chiamata matrice di payoff e  $x_i$  denota la frequenza della strategia  $i$ . Il rispettivo payoff per la strategia  $i$  è dato da  $f_i = \sum_{j=1}^n x_j a_{ij}$  mentre il guadagno comune vale  $\phi = \sum_{i=1}^n x_i f_i$ . Con questa notazione, l'equazione differenziale associata alla fitness diventa:

$$\dot{x}_i = x_i(f_i - \phi) \quad i = 1, \dots, n.$$

I valori della fitness sono funzioni lineari delle frequenze dei due giocatori e l'equazione precedente è definita nel semplice  $S_n$  ove si assume l'uguaglianza  $\sum_{i=1}^n x_i = 1$ . La parte interna del semplice è un invariante e cioè se la traiettoria inizia nell'interno, sicuramente ivi rimane o converge verso il bordo del semplice, ma mai oltrepassa questa soglia. Le facce del poligono rappresentano i luoghi ove la strategia ha frequenza 0 e si estingue nella popolazione, mentre gli angoli (vertici) del poligono sono i punti fissi dati dalla dinamica replicativa.

### 3.7.1 Caso dinamico per 2 Strategie

Per  $n = 2$  abbiamo già completato la classificazione possibile della dinamica evolutiva nella sezione precedente; qui il semplice  $S_2$  è l'intervallo chiuso  $[0,1]$ . Gli estremi dell'intervallo,  $x_1 = 0$  e  $x_1 = 1$ , sono punti fissi dell'equazione replicativa. Nell'interno dell'intervallo c'è al massimo un punto fissato isolato e la sua esistenza si verifica se  $(a_{11} - a_{21})(a_{12} - a_{22}) < 0$ .

Questa condizione implica che nessuna delle sue strategie  $A$  e  $B$  domina sull'altra, e che esse o sono *coesistenti* o sono *bistabili*.

Questo punto interno è un equilibrio stabile quando  $A$  e  $B$  coesistono che si verifica quando per i valori della matrice di payoff vale:  $a_{11} < a_{21}$  e  $a_{12} > a_{22}$ .



Il caso neutro,  $a_{11} = a_{21}$  e  $a_{12} = a_{22}$  implica che ogni punto dell'intervallo  $[0, 1]$  è un punto di equilibrio. In questo caso la dinamica replicativa non cambia la configurazione della popolazione e le due strategie hanno identico fitness di conseguenza questa situazione non la consideriamo adeguata a descrivere il reale comportamento biologico del sistema. La selezione costante tra  $A$  e  $B$  è ottenuta come caso particolare dell'equazione se  $a_{11} = a_{12} \neq a_{21} = a_{22}$ .

Questo gioco dinamico evolutivo è un generale modello per la *selezione naturale*, ove la selezione naturale *costante* rappresenta un caso molto speciale.

### 3.8 Teorema d'Esistenza di un Equilibrio di Nash in un gioco Evolutivo

Consideriamo un gioco dato da una matrice quadrata  $A$  di guadagno  $n \times n$  ove sono presenti  $n$  strategie pure,  $S_1, \dots, S_n$ . Gli elementi della matrice  $A$  dicono se vi è la possibilità o meno di incontrare un punto di equilibrio tra le strategie pure. Uno studio approfondito del gioco porta a concludere che vi è sempre un punto di equilibrio di Nash se si considera l'insieme di tutte le strategie e di tutte quelle pure. Questo è un profondo risultato per la Teoria dei Giochi Evolutivi.

*Dimostrazione.* Assumiamo che una strategia è data dal vettore  $\vec{p} = (p_1, \dots, p_n)$ . Qui  $p_i$  mi indica la possibilità di giocare la strategia  $S_i$ . Chiaramente  $\sum_{i=1}^n p_i = 1$ , ed il guadagno della strategia  $\vec{q}$  contro la strategia  $\vec{p}$  è data dall'equazione:

$$E(\vec{q}, \vec{p}) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{ij} q_i p_j$$

che in notazione vettoriale possiamo scrivere come

$$E(\vec{q}, \vec{p}) = \vec{q}A\vec{p}.$$

→ è possibile mostrare che per ogni genere di matrice di payoff  $A$ , esiste una strategia  $\vec{q}$  con la proprietà di :

$$\vec{q}A\vec{q} \geq \vec{p}A\vec{p}.$$

Questa strategia  $\vec{q}$  é risposta ottima per qualsiasi altra strategia e quindi un equilibrio evolutivo di Nash.  $\square$

Ora esaminiamo degli esempi classici della teoria dei Giochi Evolutiva, utili per verificare le nozioni sopraelencate e che conducono ad una mera analisi della nostra realtà.

### 3.8.1 Sei Falco o Colomba?

Gli animali della stessa specie combattono continuamente tra di loro, questi scontri possono essere per il cibo, per il territorio ed in particolare si lotta per la supremazia e la riproduzione sessuale. Per molto tempo, i biologi distinguono quei combattimenti detti *convenzionali*, che sono frequenti in natura e sono produttivi per il genere stesso, e altri scontri che invece recano seri danni all'evoluzione della specie.

Il processo di selezione naturale in generale tiene in considerazione popolazioni o gruppi di specie, ma spesso la sua forza é posta sulle spalle dei singoli.

Se un individuo della popolazione riesce ad evadere dalle regole che governano la riproduzione della sua specie assumendo comportamenti diversi e compromettenti, genera probabilmente conflitti interni con serie conseguenze; e se la sua ribellione termina in modo vincente, c'è la possibilità di cambiamento che riproduce geni nuovi e talvolta più efficienti dei precedenti.

Questo genere di combattimento *convenzionale* nell'ottica della selezione individuale fu analizzato per la prima volta da John Maynard Smith, il quale attribuisce ad un individuo di una popolazione due specifici atteggiamenti che egli può assumere durante un conflitto contro un altro membro della propria specie: agire da *Falco*, o fare la *Colomba*.

*Descrizione dello scenario di Gioco:* I Falchi combattono sempre, mentre le Colombe si ritirano quando il loro avversario attacca. Il beneficio di vincita dato dal combattimento é  $b$ , mentre il costo dello scontro vale  $c$ .

- i)* Se due Falchi si incontrano: il guadagno finale per il vincitore é di  $\frac{b-c}{2}$ , uno vince e l'altro perde; e se entrambi hanno la stessa forza, la probabilità di vittoria o sconfitta é di  $\frac{1}{2}$ .

- ii) Se un Falco si scontra con una Colomba: il guadagno finale del primo é  $b$ , mentre la Colomba ritirandosi ottiene un payoff finale pari a 0.
- iii) Se due Colombe si incontrano: il guadagno finale per entrambe é di  $\frac{b}{2}$  in quanto non avviene nessuno scontro.

Quindi la matrice di guadagno inerte al gioco assume la seguente forma:

$$\begin{pmatrix} \frac{b-c}{2} & b \\ 0 & \frac{b}{2} \end{pmatrix}$$

*Risultato:* se  $b < c$ , il beneficio finale é minore del costo dello scontro, nessuna strategia é un equilibrio di Nash e se tutti gli individui si comportano come 'Falchi' é meglio assumere un atteggiamento 'Colomba' ed al contrario se tutti fanno le 'Colombe', l'atteggiamento ottimale é quello di agire da 'Falco'. Convieni per garantire una corretta evoluzione della specie mantenere sempre il comportamento contrario a quello dell'avversario. Individui con entrambi gli atteggiamenti possono coesistere nella popolazione, e frequentemente la selezione dinamica ne crea un mix che raggiunge un punto di equilibrio stabile quando la frequenza dei falchi  $x_F$  vale  $= \frac{b}{c}$ . Mentre se il costo del conflitto é molto maggiore del beneficio della vittoria,  $c \gg b$ , allora la frequenza di equilibrio per i falchi é infinitamente piccola.

Il nome del gioco é un pò ambiguo in quanto consideriamo scontri tra individui della stessa specie che possono assumere due particolari comportamenti, mentre le reali Colombe spesso combattono fino alla morte quando di trovano chiuse in gabbia (*cit. Nowak, pag 62 di [21]*).

Abbiamo considerato la panoramica composta dalle sole strategie pure che generano comportamenti 'Falco' o 'Colomba' continui per tutto il tempo, ma ora decidiamo di mixare i possibili atteggiamenti di un individuo e assegnare il valore  $p$  alla probabilità che un entità sia una Colomba e di conseguenza  $1 - p$  nel caso sia Falco. Non otteniamo più un set discreto composto da due strategie ma un intervallo infinito continuo di strategie dato dall'intervallo chiuso  $[0, 1]$ . Il guadagno per la strategia  $p_1$  contro la strategia  $p_2$  é

data dall'equazione:

$$E(p_1, p_2) = \frac{b}{2}(1 + p_1 - p_2 - \frac{c}{b}p_1p_2).$$

Da questa funzione possiamo notare che la strategia  $p^* = \frac{b}{2}$  é evolutivamente stabile (ESS), infatti:

$$E(p^*, p^*) = \frac{b}{2}(1 - \frac{b}{c})$$

$$E(p, p^*) = \frac{b}{2}(1 - \frac{b}{c})$$

$$E(p^*, p) = \frac{b}{2}(1 + \frac{b}{c} - 2p)$$

$$E(p, p) = \frac{b}{2}(1 - \frac{c}{b}p^2)$$

e vale  $E(p, p^*) = E(p^*, p)$  per tutti i  $p$ . Allora  $p^*$  é un equilibrio di Nash, ma non é un equilibrio stretto di Nash. Mentre  $E(p^*, p) > E(p, p)$  per tutti i  $p^* \neq p$ , ci mostra che  $p^*$  é una strategia evolutivamente stabile.

### 3.8.2 Esempio A : lo Scontro

Consideriamo il gioco tra due automobili che viaggiano in senso opposto a gran velocità e sono prossime a uno scontro. La perdente é la macchina che viene eliminata prima dalla strada mentre quella che vi rimane é la vincitrice. I piloti delle vetture in prossimità dell'incontro possono decidere se autoeliminarsi o continuare il loro percorso e di conseguenza rischiare l'urto con il veicolo che proviene dalla direzione opposta. Se nessuno dei due giocatori decide di escludersi allora, le due automobili subiranno un impatto che produce un costo di valore pari  $c$ .

Chiamiamo  $A$ , la strategia di rimanere sulla strada,  $B$  quella di autoeliminarsi prima che avvenga l'urto,  $b$ , il guadagno per l'automobile vincitrice e  $c$  il costo dello scontro. Se entrambi i giocatori decidono per autoescludersi, allora la probabilità di vincita é pari a  $\frac{1}{2}$ .

La matrice di payoff della panoramica sopraelencata assume la seguente forma:

$$\begin{pmatrix} -c & b \\ 0 & \frac{b}{2} \end{pmatrix}$$

*Analisi del risultato:* Essendo  $a < c$  e  $b > d$ , siamo nel medesimo esempio del comportamento 'Falco-Colomba', e traiamo la conclusione che é sempre meglio adottare la strategia opposta a quella dell'avversario e che la combinazione di comportamenti di entrambi i tipi risulta una strategia evolutivamente stabile (ESS).

### 3.8.3 Esempio B: la Valanga

Consideriamo la panoramica ove due giocatori stanno rientrando a casa ma la loro strada é bloccata da una valanga di neve. Essi hanno due possibili strategie: *cooperare* o *disertare*. La cooperazione porta ad un lavoro di squadra per sgomberare la strada dalla neve e permette ad entrambi i giocatori di rientrare a casa prima ottenendo un beneficio  $b$  seguito da un costo di valore  $c$  dovuto all'attività fisica di liberazione della strada dalla neve. Il disertare porta l'individuo a rimanere comodamente in attesa nella propria automobile ed aspettare che altri risolvono il problema.

La matrice di guadagno del seguente gioco assume la seguente forma:

$$\begin{pmatrix} b - \frac{c}{2} & b - c \\ b & 0 \end{pmatrix}$$

*Analisi del risultato:* Se  $b > c$ , si ha la stessa struttura di gioco del esempio del *Dilemma del Prigioniero* precedentemente analizzata.

Quindi disertare é la strategia vincente quando gli altri decidono di cooperare ed inversamente la cooperazione produce un risultato ottimale quando gli altri scelgono di disertare.

Se  $b < c$ , non vi é alcun motivo di cooperare e quindi é sempre conveniente rimanere in attesa ed aspettare che altri compiano il lavoro per noi.

Finora abbiamo analizzato esempi della Teoria dei Giochi Classica e Teoria Evoluzionistica dei Giochi che seguendo le regole e il formalismo della disciplina portano a risultati in linea con gli aspetti teorici analizzati; ma le eccezioni alle regole esistono sempre e soprattutto nella immensa varietà che la Natura offre, possiamo trovare ben più di un comportamento anomalo di qualche individuo o specie animale finalizzato sempre ad un maggior successo riproduttivo.

Di seguito ne tratteremo alcuni casi noti prendendo spunto dall'opera di Lucia Pussilo che possiamo reperire nel *Appendice A* del libro [22].

### 3.9 Alcuni aspetti paradossali del mondo vivente

Comportamenti animali anomali possono essere compresi nel contesto delle strategie evolutivamente stabili, l'importante è capire a quale *gioco* gli esseri viventi stanno giocando.

La scienza del comportamento animale deve a volte affrontare alcuni parametri, cioè alcuni atteggiamenti animali che sembrano mere contraddizioni. Consideriamo ad esempio il famoso *principio dell'handicap*: l'etologo A.Zahavi di Tel Aviv afferma che animali in conflitto possono sviluppare dei comportamenti costosi per chi li attua, cioè dei comportamenti che possono abbassare la loro probabilità di sopravvivenza.

L'animale mostrando che può sopportare un *handicap* mette in mostra la sua forza, cioè lancia un messaggio che gli altri animali dovrebbero rispettare.

Quando una gazzella vede un leone, prima di scappare può spiccare in alto in salto, anche molte volte, dimostrando così di essere in buone condizioni fisiche e il leone sprecherebbe invano la sua energia tentando di inseguirla.

Questa ipotesi fu dapprima respinta dagli studiosi perché andrebbe contro il principio che l'evoluzione dovrebbe favorire i segnali che costano meno fatica per gli animali, ma tramite la collaborazione tra biologi e matematici si è riuscito, attraverso degli strumenti analitici chiamati: *giochi* e oggetto di studio della *Teoria Matematica dei giochi* precedentemente analizzata, a matematizzare questi casi *anomali*. Nel nostro caso la soluzione al gioco è il comportamento che ci aspettiamo si sviluppi come conseguenza della selezione naturale. Se un comportamento è fissato in una popolazione reale, allora dev'essere vero almeno che ogni altro comportamento possibile, che compaia per mutazione in una piccola percentuale della popolazione, darebbe un' utilità minore, perché altrimenti il comportamento alternativo si sarebbe diffuso nella popolazione. Il concetto rilevante di soluzione introdotto da John Maynard Smith, è quello precedentemente illustrato di *strategia evolutivamente stabile*, cioè una strategia che dà un utilità maggiore di ogni possibile strategia mutante.

Lo studio delle *ESS*, può aiutare a risolvere alcuni apparenti paradossi nel comportamento animale. Un paradosso nasce quando l'evidenza contraddice l'intuizione, il che può succedere solo se l'intuizione si basa su ipotesi false, anche se implicite. Quindi l'unico modo di risolvere un paradosso è smascherare le ipotesi false. In altre parole, se esiste

un paradosso nel comportamento di una certa specie di animali, allora noi abbiamo 'indovinato' in modo sbagliato il gioco a cui gli animali stanno giocando. Per risolvere il paradosso noi dobbiamo cambiare il modello, più volte se necessario, finché non troviamo il gioco giusto. Assumendo che il comportamento osservato corrisponda ad una strategia evolutivamente stabile, ci sono cinque cose che potrebbero essere sbagliate: l'ecotipo, la struttura informativa, l'insieme delle strategie, le modalità d'interazione e la funzione utilità.

### 3.9.1 Gioco della Guerra di Logoramento

Alcuni anni fa J.Marden (professore del Dipartimento di Biologia della Penn State University) e J.Waage (professore di Ecologia e Biologia Evolutiva dell'università del Michigan), studiarono alcune lotte territoriali tra farfalle maschi *Calopteryx maculata*.

Le farfalle avevano riserve di grasso, diverse una dall'altra, come indicatori di forza; nel senso che ogni animale paragona la sua forza a quella del suo avversario e si ritira quando pensa di perdere. Questo fatto è stato sperimentato e confermato su molte specie animali: la durata della lotta è più lunga quando i contendenti hanno la stessa forza così è più difficile sapere chi vincerà. I duelli tra farfalle *Calopteryx* sembrano non seguire questa logica. Sebbene l'animale più debole alla fine ceda al suo avversario in più del 90 per cento dei casi, non si trovò alcuna correlazione tra la durata della lotta e la differenza di forza tra i due animali. Questo è un paradosso, tanto più sconcertante in quanto in altri animali si verifica diversamente. Allora cosa c'è di sbagliato nel nostro ragionamento?

Un'ipotesi sbagliata potrebbe essere che le farfalle riescono a valutare le forze reciproche. Di solito questa è una buona ipotesi per animali con la vista acuta (come ad esempio i cervi), ma negli insetti, il grasso è immagazzinato internamente quindi una farfalla non può vedere le riserve di grasso dell'avversario.

Marden non ha trovato nessuna relazione tra le riserve di grasso e ad esempio l'apertura alare o la lunghezza del corpo; può darsi che le farfalle non abbiano alcuna possibilità di valutare le risorse dell'avversario.

Qui di seguito presenteremo il modello matematico del *gioco della guerra di logoramento* dove i giocatori conoscono solo la propria forza e una strategia è un proporzione delle riserve iniziali che l'animale è disposto a spendere in una lotta prolungata per conqui-



starsi un sito. Tante più riserve un animale risparmia, tante più energie avrà e quindi possibilità di successo nell'attrarre una compagna, nel trovare cibo, nel difendere il suo territorio e quindi un maggior successo riproduttivo.

Possiamo così individuare lo spazio delle strategie e la funzione utilità.

Abbiamo bisogno anche di due parametri:  $c$ ,  $R$  ove:

$c \in [0, 1]$ , è il coefficiente di variazione e intuitivamente misura la variazione delle riserve di energia intorno alla sua media ( ad esempio se diciamo  $c = 0.6$ , significa che la deviazione standard delle riserve di grasso è il 60 per cento della media ).

L'altro coefficiente,  $R \in [0, 1]$ , ci fornisce il rapporto *costi-benefici*, cioè paragona il costo di spendere una unità di riserve di grasso con eventuale beneficio del vincitore per una unità risparmiata.

In altre parole confronta il costo della lotta al beneficio di conquistare il sito, entrambi in termini di successo riproduttivo futuro.

Nella realtà  $R$  varia da individuo ad individuo, ma noi supponiamo sia uguale per tutti per semplificare il nostro modello.

Supponiamo inoltre che le riserve di energia siano distribuite uniformemente tra le farfalle.

Vedremo che esistono delle *ESS*, strategie evolutive stabili, se  $c$  è molto grande ( cioè c'è una gran varietà di farfalle) e  $R$  molto piccolo ( cioè il valore del sito è elevato).

L'utilità  $\pi(\cdot)$  è calcolata come utilità attesa e cioè come l'utilità media della farfalla A ( giocatore 1 del nostro modello), al variare della sua energia e di quella dell'avversario ( farfalla B) in tutti i modi possibili nella popolazione. Per studiare il modello matematico ci inoltreremo in alcuni laboriosi calcoli integrali, dei quali il lettore non interessato può saltare e procedere direttamente alla fine.

*Descrizione:* il gioco è formalizzato con l'insieme  $G = (X, X, \pi_1, \pi_2)$ . Chiamiamo A,B, i due animali che lottano e  $X = [0, 1]$  è lo spazio delle strategie che è uguale per i due giocatori.

La strategia per una farfalla è la percentuale di energia che essa è disposta a spendere prima di abbandonare la lotta.

Sia  $(x_1, x_2)$  in  $X \times X$  e  $\pi_1(x_1, x_2) = \pi_2(x_2, x_1)$  dove  $\pi_i$  con  $(i = 1, 2)$  sono le funzioni

utilità delle due farfalle (siamo nella panoramica ove il gioco considerato é simmetrico). Indichiamo con  $e_1, e_2$  le riserve di energia iniziale delle due farfalle e supponiamo che le riserve di energia siano distribuite uniformemente tra le farfalle, tra un minimo di  $1 - c$  e un massimo di  $1 + c$  ( indichiamo cioè con 1 l'energia media e con  $c$  la semiampiezza dell'intervallo di variazione). Risulta  $c \in [0, 1]$ .

L'utilità  $\pi(x_1, x_2)$  é calcolata come l'utilità attesa cioè come utilità media della farfalla A al variare della sua energia  $e_1$  e di quella dell'avversario  $e_2$  in tutti i modi possibili nella popolazione. Se supponiamo allora di conoscere  $e_1, e_2$ , l'utilità di ciascuna farfalla dipende dal fatto che essa vinca o perda la lotta. Supponiamo che una farfalla abbia un'utilità proporzionale alle riserve di energia che le rimangono e quest'utilità venga ridotta di un fattore  $R$  nel caso che la farfalla perda la lotta.

Indichiamo con  $V(x_1, x_2, e_1, e_2)$  l'utilità di A conoscendo i valori di  $e_1, e_2$ .

Poiché A é disposta a spendere un energia  $x_1 e_1$  e B un'energia  $x_2 e_2$ , allora si verifica la seguente casistica:

- A vince se  $x_1 e_1 > x_2 e_2$
- A perde se  $x_1 e_1 < x_2 e_2$
- A vince con probabilità  $\frac{1}{2}$  se  $x_1 e_1 = x_2 e_2$

Supponiamo che A,B consumino energia con la stessa velocità, allora vale:

$$V(x_1, x_2, e_1, e_2) :$$

- a)  $e_1 - x_2 e_2$  se A vince ( cioè  $x_1 e_1 > x_2 e_2$ )
- b)  $R e_1 (1 - x_1)$  se A perde ( cioè  $x_1 e_1 < x_2 e_2$ )
- c)  $(R + 1) e_1 \frac{(1 - x_1)}{2}$  se  $x_1 e_1 = x_2 e_2$

Per calcolare  $\pi(x_1, x_2)$  dobbiamo fare una media pesata di  $V(x_1, x_2, e_1, e_2)$  al variare di  $e_1, e_2$  in  $[1 - c, 1 + c]$ .

Se indichiamo con  $de_1$  una piccola variazione di  $e_1$  e analogamente  $de_2$  una piccola variazione di  $e_2$ , la probabilità che A abbia un'energia in  $[e_1, e_1 + de_1]$  e B in  $[e_2, e_2 + de_2]$  é data

da  $\frac{(de_1de_2)}{4c^2}$  ( perché l'integrale totale vale 1 e  $4c^2$  é l'area del quadrato  $Q = [1 - c, 1 + c]^2$ ), allora  $\pi(x_1, x_2)$  deve essere calcolato come integrale doppio esteso a  $Q$ :

$$\pi(x_1, x_2) = \int \int_Q V(x_1, x_2, e_1, e_2) ds = \frac{1}{4c^2} \int \int_Q V(x_1, x_2, e_1, e_2) de_1 de_2$$

Data l'espressione di  $V$  dobbiamo distinguere quattro casi:

1)  $\frac{x_1}{x_2} \leq \frac{(1-c)}{(1+c)}$  cioè A perde sempre

$$\pi(x_1, x_2) = \frac{1}{4c^2} \int \int_Q Re_1(1 - x_1) de_1 de_2 = \frac{R(1-x_1)}{4c^2} \int_{1-c}^{1+c} de_1 \int_{1-c}^{1+c} e_1 de_2 = R(1 - x_1)$$

2)  $\frac{1-c}{1+c} \leq \frac{x_1}{x_2} \leq 1$

$$\begin{aligned} \pi(x_1, x_2) &= \frac{1}{4c^2} \int \int_Q V(x_1, x_2, e_1, e_2) de_1 de_2 = \\ &= \frac{1}{4c^2} \int \int_T (e_1 - x_2 e_2) de_1 de_2 + \frac{1}{4c^2} \int \int_{Q-T} Re_1(1 - x_1) de_1 de_2 = \\ &= R(1 - x_1) + \frac{(1-R+Rx_1)}{4c^2} a(x_1, x_2) - \frac{x_2}{4c^2} b(x_1, x_2) \end{aligned}$$

dove:

$$\begin{aligned} a(x_1, x_2) &= \frac{x_2^2}{6x_1^2} (1 - c)^3 + \frac{x_1}{3x_2} (1 + c)^3 - \frac{(1-c)(1+c)^2}{2} \\ b(x_1, x_2) &= \frac{x_1^2}{6x_2^2} (1 - c)^3 + \frac{x_2}{3x_1} (1 - c)^3 - \frac{(1+c)(1-c)^2}{2} \\ \rightarrow \pi(x_1, x_2) &= \left(\frac{1}{4c^2}\right) \int \int_Q (e_1 - x_2 e_2) de_1 de_2 = 1 - x_2 \end{aligned}$$

3)  $1 \leq \frac{x_1(1+c)}{x_2(1-c)}$

$$\pi(x_1, x_2) = \frac{1}{4c^2} \int \int_{Q-V} (e_1 - x_2 e_2) de_1 de_2 + \frac{1}{4c^2} \int \int_V Re_1(1 - x) de_1 de_2$$

4)  $\frac{x_1}{x_2} \geq \frac{(1+c)}{(1-c)}$  cioè A vince sempre.

$$\pi(x_1, x_2) = 1 - x_2 + (R - Rx_1 - 1) \frac{g(x_1, x_2)}{4c^2} + x_2 \frac{d(x_1, x_2)}{4c^2}$$

dove

$$\begin{aligned} g(x_1, x_2) &= \frac{x_2^2(1+c)^3}{(6x_1^2)} + \frac{x_1(1-c)^3}{3x_2} - \frac{(1+c)(1-c)^2}{2} \\ d(x_1, x_2) &= \frac{x_1^2(1+c)^3}{(6x_2^2)} + \frac{x_2(1-c)^3}{3x_1} - \frac{(1-c)(1+c)^2}{2} \end{aligned}$$

Vediamo di discutere i casi limite per la funzione guadagno:  $\pi(x_1, 0), \pi(0, 0)$ .

- Se  $x_2 = 0$  e  $x_1 > 0$ , A vince e ottiene  $e_1 - x_2 e_2 = e_1$  ( in media ottiene 1). Quindi otteniamo che  $\pi(x_1, 0) = 1$  se  $x_1 > 0$ .
- Se  $x_1 = x_2 = 0$ , A vince nel 50 per cento dei casi e ottiene  $e_1$  ( in media ottiene 1). A perde nel 50 per cento dei casi e ottiene  $R e_1$  ( in media  $R$  ); quindi  $\pi(0, 0) = \frac{(R+1)}{2}$  cioè  $\pi$  non é continua in  $(0, 0)$ .

La funzione utilità risulta:

$$\pi(x_1, x_2) = \begin{cases} R(1 - x_1) & \text{se } \frac{x_1}{x_2} \leq \frac{(1-c)}{(1+c)} \\ R(1 - x_1) + a(x_1, x_2)\frac{1-R+Rx_1}{4c^2} - \frac{x_2}{4c^2}b(x_1, x_2) & \text{se } \frac{(1-c)}{(1+c)} \leq \frac{x_1}{x_2} < 1 \\ 1 - x_2 & \text{se } \frac{x_1}{x_2} \geq \frac{1-c}{1+c} \\ 1 - x_2 + g(x_1, x_2)\frac{R-Rx_1-1}{4c^2} + x_2 4c^2 d(x_1, x_2) & \text{se } 1 \leq \frac{x_1}{x_2} \leq \frac{1-c}{1+c} \end{cases}$$

dove:  $c \in [0, 1], R \in [0, 1]$  e

$$a(x_1, x_2) = \frac{x_2^2}{6x_1^2}(1 - c)^3 + \frac{x_1}{3x_2}(1 + c)^3 - \frac{(1-c)(1+c)^2}{2}$$

$$b(x_1, x_2) = \frac{x_1^2}{6x_2^2}(1 - c)^3 + \frac{x_2}{3x_1}(1 + c)^3 - \frac{(1+c)(1-c)^2}{2}$$

$$g(x_1, x_2) = \frac{x_2^2(1+c)^3}{(6x_1^2)} + \frac{x_1(1-c)^3}{3x_2} - \frac{(1+c)(1-c)^2}{2}$$

$$d(x_1, x_2) = \frac{x_1^2(1+c)^3}{(6x_2^2)} + \frac{x_2(1-c)^3}{3x_1} - \frac{(1-c)(1+c)^2}{2}$$

A questo punto il gioco é definito. Possiamo determinare le soluzioni e cioè gli equilibri di Nash che sono strategie evolutive stabili.

Si dimostra che esiste un equilibrio evolutivo se il rapporto costi-benefici  $R$  non supera una certa soglia critica  $f(c) = \frac{2c(c^2+3)}{c^2(c+6)+9(2-c)}$ .

Una strategia *ESS* esiste quando le farfalle combattono fino all'esaurimento consumando almeno il 66 per cento delle proprie energie.

Questo mostrato é un comportamento paradossale tanto piú perché si può dimostrare che l'equilibrio evolutivo associato é sempre non efficiente e quindi non massimizza il guadagno finale dei giocatori.

Esistono altri esempi in cui il comportamento paradossale degli animali può essere interpretato come una strategia evolutivamente stabile. Citeremo ora il *gioco della minaccia dei granchi*.

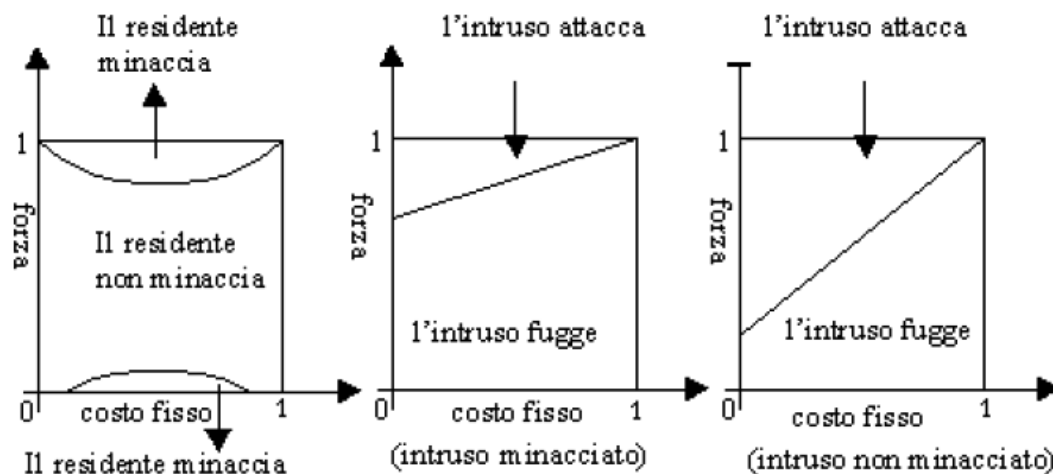
Adams e Caldwell dell'università della California osservarono una serie di lotte tra stomatopodi della specie *Gonodactylus Bredini* [23]. Questi crostacei abitano in alcune cavità della barriera corallina. La loro particolarità é quella per cui se un individuo della specie invade la cavità di un altro, il residente reagisce minacciando con delle specie di artigli. Queste minacce spaventano l'intruso senza che ci sia alcuna lotta o contatto fisico tra i due. L'osservazione sorprendente é che tanto piú i granchi sono deboli e incapaci di combattere, tanto piú minacciano.

Inoltre queste minacce spaventano intrusi molto piú forti che vincerebbero se ci fosse un combattimento. In pratica i piú deboli attuano un bluff e questo é una strategia *ESS*. Ma se i granchi piú deboli minacciano con successo, perché non lo fanno tutti? Se la minaccia viene fatta da animali che non possono attuarla, perché i loro avversari la rispettano?

Per spiegare il paradosso, consideriamo un gioco in cui il residente può minacciare o non minacciare e l'intruso può rispondere attaccando o fuggendo. Noi supponiamo che la forza degli animali vari nella popolazione e sia distribuita uniformemente tra 0 e 1. Introduciamo anche una funzione di utilità che é diversa da quella assunta da un modello di minaccia 'onesta'. Specificamente, la minaccia accresce la vulnerabilità del residente al danno che l'avversario gli farà (se ci sarà la lotta). La minaccia non costa niente se il residente non é attaccato, ma ha un costo aggiuntivo, il *costo della minaccia* se il residente viene attaccato e perde. Inoltre se c'è lotta entrambi i contendenti pagano un 'costo della lotta', che consiste in un 'costo fisso', pagato anche dal vincitore, e un 'costo marginale', che cresce con la debolezza ad un tasso costante. Il costo della lotta varia tra il costo fisso per un animale con forza 1 ed il costo fisso piú il costo marginale per

un animale con forza 0. Inoltre supponiamo che, se c'è lotta, l'animale più forte vinca sempre. Poiché la forza dei granchi non è visibile dall'esterno, assumiamo che (come nel gioco della guerra di logoramento) i granchi non conoscono la forza dell'avversario, e quindi il loro comportamento è determinato solo dalla propria forza. La decisione del residente di minacciare o no precede la decisione dell'intruso di attaccare o scappare. Un sito ha lo stesso valore (posto uguale a 1 per convenzione) per tutti gli animali. La forza (sconosciuta) di ciascuno dei 2 avversari è presa a caso dalla distribuzione uniforme della popolazione.

Per questo particolare gioco esiste sempre una e una sola *ESS*, che dipende dai parametri del modello (vedi figura, dove le strategie sono riportate in funzione del costo fisso, per valori costanti del costo marginale e del costo della minaccia). Se il costo marginale fosse 0, oppure se il costo della minaccia fosse pagato quando il residente è attaccato (anche se vince), non esisterebbe nessuna *ESS*. Quindi la strategia evolutivamente stabile è una conseguenza di una funzione di utilità molto speciale, identificata dal modello.



Secondo la *ESS*, gli animali più deboli più minacciano entrambi (quando sono residenti e sono attaccati), mentre quelli di forza intermedia non minacciano (vedi nella figura la situazione a sinistra). Perché questo comportamento paradossale, che è essenzialmente un esempio del cosiddetto *principio dell'handicap*? Perché gli animali più deboli non hanno altri mezzi per sopraffare l'avversario e perderebbero sicuramente se ci fosse lotta,

mentre gli animali più forti possono minacciare tranquillamente, perché è difficile che perdano e quindi pagano il costo della minaccia. Invece gli animali di forza intermedia non minacciano, perché il rischio di perdere la lotta supera i benefici della minaccia. Per quanto riguarda la strategia dell'intruso di attaccare o scappare, esso attaccherà se la sua forza supera un certo valore di soglia, che dipende dal costo della lotta e dal fatto che sia minacciato (vedi nella figura la situazione centrale) oppure no (vedi nella figura la situazione a destra). Il valore soglia è più alto quando il residente minaccia.

Un altro esempio interessante si osserva in una specie di ragno messicano, *Oecobius civitas*. Secondo uno studio di J.Wesley Burgess questi piccoli ragni vivono nell'oscurità e se un ragno è disturbato nel suo sito se ne va ed entra nel sito di un altro, questi non reagisce all'intrusione, ma va a cercare un altro sito. Ne segue un *effetto domino*. Anche questo comportamento è un paradossale e trova una spiegazione nello studio delle strategie evolutivamente stabili proposte dalla Teoria dei Giochi.

#### *Conclusione e riflessione.*

Da quanto detto possiamo dedurre che l'approccio alla Teoria dei Giochi evolutivi si focalizza sull'interazione simmetrica tra coppie di individui scelti tra una vasta popolazione. Nell'interpretazione biologica il criterio di stabilità evolutiva può essere visto come la generalizzazione della nozione darwiniana di sopravvivenza del più adatto dove il benessere di un dato comportamento (strategia) dipende dal comportamento (strategia) degli altri.

Come già detto l'equilibrio di Nash, la stabilità evolutiva non spiega come una popolazione arriva ad una tale strategia, invece dice che una volta raggiunta la strategia evolutiva è robusta alla pressione dell'evoluzione.

Una usuale interpretazione della Teoria dei Giochi Classica è che il gioco studiato prende in esame giocatori perfettamente razionali e che quindi conoscono tutti i dettagli del gioco e che possono prevedere anche le preferenze degli altri.

La Teoria dei giochi evolutivi invece immagina che il gioco è giocato più e più volte da giocatori condizionati biologicamente o socialmente e scelti a caso in una grande popo-

lazione.

Come abbiamo visto questa teoria ha lo scopo di analizzare la selezione evolutiva nei comportamenti interattivi tra gli individui di una popolazione e quindi possiamo applicare la Teoria dei Giochi evolutivi ogni qualvolta desideriamo spiegare un comportamento animale o le mutazioni che si sono insediate nel corso dei millenni.

I modelli della Teoria dei Giochi hanno il merito di suggerire dei modi per verificare nuove idee e i giochi hanno valore proprio perché ci permettono di verificare con calcoli precisi la logica delle nostre argomentazioni.

Proponiamo ora un modello matematico per il processo di selezione naturale che ci porta alla conclusione secondo cui *la fitness darwiniana* comune tra due alleli che caratterizzano una popolazione è una funzione sempre in crescita al suo interno.





# Capitolo 4

## Modello Matematico per la Selezione Naturale

Le cellule degli organismi superiori, a parte rare eccezioni, contengono un nucleo dove risiede l'informazione genica, all'interno dei cromosomi; il numero dei cromosomi varia da specie a specie, ma è sempre pari.

Consideriamo alcuni tratti espressi nel fenotipo (l'insieme delle caratteristiche manifeste) di un organismo, per esempio il colore degli occhi o il gruppo sanguigno. Nel caso più semplice, questo è determinato dall'azione combinata di una coppia di geni, presenti all'interno di una coppia di cromosomi; in molti casi, ci sono diversi tipi di geni, i cosiddetti alleli  $A_1, \dots, A_n$ . Il genotipo è determinato dalla coppia che realmente appare nei cromosomi: nel caso si tratti di  $A_i A_i$ , ovvero quando lo stesso allele appare due volte, il genotipo è *omozigote*, nel caso si abbia  $A_i A_j$  con  $i \neq j$ , allora è *eterozigote*. In quest'ultimo caso, un allele può sopprimere l'effetto dell'altro, nel senso che se la coppia di alleli  $A_i A_j$  si manifesta come  $A_i A_i$ ;  $A_i$  è allora detto allele *dominante* e  $A_j$  allele *recessivo*. I genotipi  $A_i A_j$  e  $A_j A_i$  non possono comunque essere distinti.

Informazioni più dettagliate a riguardo le possiamo trovare in [24],[25].

### 4.0.2 La Legge di Hardy-Weinberg

Supponiamo di avere  $n$  differenti alleli  $A_1, \dots, A_n$ . Denotiamo con  $N_{ij}$  il numero di individui con genotipo  $A_i A_j$ , all'interno di una data popolazione e  $N := \sum_{i,j} N_{ij}$  sarà il

numero totale degli individui. Le frequenze dei genotipi sono date da

$$p_{ij} = \frac{N_{ij}}{N}$$

Ogni individuo ha per ogni coppia di cromosomi due geni, pertanto il numero di geni è  $2N$ .

Un individuo con genotipo  $A_iA_i$  possiede due geni  $A_i$ , mentre un  $A_iA_j$  o un  $A_jA_i$  ne possiedono uno solo, pertanto la frequenza del gene  $i$ -iesimo è data da

$$p_i = \frac{\sum_j N_{ij} + \sum_j N_{ji}}{2N} = \frac{1}{2} \sum_j p_{ij} + \frac{1}{2} \sum_j p_{ji}$$

Consideriamo ora le generazioni successive e poniamoci nel caso più semplice in cui:

- viene creato un nuovo genotipo mediante la trasmissione di un allele da parte del padre e dell'altro da allele da parte della madre, scelti a caso tra quelli presenti nei rispettivi corredi genetici (per esempio se il padre è del tipo  $A_1A_2$  e la madre è del tipo  $A_3A_3$ , essi possono generare il genotipo  $A_1A_3$  o  $A_3A_1$  e il genotipo  $A_2A_3$  o  $A_3A_2$  con uguale probabilità;
- le generazioni sono separate, altrimenti bisognerebbe tenere conto della distribuzione dell'età all'interno della popolazione;
- i geni sono *autosomi*, cioè indipendenti dal sesso.

Sebbene queste ipotesi siano restrittive, sono alla base dei molti modelli di *genetica della popolazioni*. In questa condizioni vale una legge di *equilibrio genetico*, scoperta dal fisico tedesco *Weinberg* e dal matematico britannico *Hardy*, detta appunto legge di *Hardy-Weinberg*:

**Proposizione 4.** 1. *Le frequenze dei geni restano inalterate di generazione in generazione*

2. *Dalla prima generazione in poi, la frequenza del genotipo  $A_iA_j$  è  $p_i p_j$ .*

*Dimostrazione.* Ricordando che  $p_i$  e  $p_{ij}$  denotano rispettivamente le frequenze dei geni e dei genotipi, indichiamo con  $p_i'$  e  $p_{ij}'$  le corrispondenti frequenze nella generazione successiva; in base alle ipotesi fatte, la probabilità che venga generato il fenotipo  $A_iA_j$ , cioè la sua frequenza nella generazione successiva è  $p_{ij}'$ , è  $p_i p_j$ . Pertanto:

$$p_i' = \frac{1}{2} \sum_j p_{ij}' + \frac{1}{2} \sum_j p_{ji}' = \frac{1}{2} p_i 2 \sum_j p_j = p_i$$

□

*Osservazione 2.* Considerando il fatto che i genotipi  $A_iA_j$  e  $A_jA_i$  sono indistinguibili, la frequenza del genotipo (non ordinato) eterozigote  $A_iA_j$  è  $2p_i p_j$ , quella del genotipo omozigote  $A_iA_i$  è  $p_i^2$ .

La dinamica dell'evoluzione di queste frequenze è molto semplice:

- lo stato del pool genico  $(p_1, \dots, p_n)$  è costante;
- le frequenze genotipiche sono inizialmente  $p_{ij}$  e dopo una generazione raggiungono il valore di equilibrio dato da  $p_i p_j$ .

### 4.0.3 Teorema fondamentale della selezione naturale

Studiamo ora l'effetto della selezione naturale all'interno di una popolazione.

Siano  $A_1, \dots, A_n$  i possibili alleli e  $p_1, \dots, p_n$  le rispettive frequenze tra la popolazione; sia  $w_{ij}$  la probabilità che un individuo  $A_iA_j$  sopravviva fino all'età dell'accoppiamento, i valori  $w_{ij}$  soddisfano  $w_{ij} \geq 0$  e  $w_{ij} = w_{ji}$  dato che i genotipi  $A_iA_j$  e  $A_jA_i$  sono indistinguibili. Se  $N$  è il numero di zigoti nella generazione successiva, allora  $p_i p_j N$  sono del tipo  $A_iA_j$  dei quali  $w_{ij} p_i p_j N$  sopravvivono all'età adulta. Il numero totale di individui che raggiungono lo stadio dell'accoppiamento è  $\sum_{r,s} p_r p_s N$ ; ed assumeremo che questa quantità sia diversa da 0. Indicando con  $p_{ij}'$  la frequenza del genotipo  $A_iA_j$  e con  $p_i'$  la frequenza dell'allele  $A_i$ , nell'età adulta della generazione successiva, si ha che:

$$p_{ij}' = \frac{w_{ij} p_i p_j N}{\sum_{r,s} w_{rs} p_r p_s N}$$

per  $p_{ji}'$  otteniamo lo stesso risultato visto che  $w_{ij} = w_{ji}$ . Inoltre, essendo

$$p_i' = \frac{1}{2} \sum_j p_{ij}' + \frac{1}{2} \sum_j p_{ji}'$$

otteniamo che

$$p_i' = p_i \frac{\sum_j w_{ij} p_j}{\sum_{r,s} w_{r,s} p_r p_s}$$

per  $i = 1, \dots, n$ .

Queste relazioni ci forniscono un sistema dinamico discreto che descrive l'evoluzione della frequenza dei geni di generazione in generazione, detta  $W$  la matrice simmetrica

$$\begin{pmatrix} w_{11} & \dots & w_{1n} \\ \dots & \dots & \dots \\ w_{n1} & \dots & w_{nn} \end{pmatrix},$$

il sistema dinamico in questione è  $T : S_n \rightarrow S_n$  definito da

$$(Tp)_i = p_i \frac{(Wp)_i}{p^T W p}$$

per  $i = 1, \dots, n$ .

Un punto  $p$  è di equilibrio per il sistema se per ogni  $i$  si ha  $p_i = 0$  oppure  $(Wp) = p^T W p$ . La quantità  $p^T W p$ , che denotiamo anche con  $\bar{w}(p)$ , può essere interpretata come la fitness media della popolazione. Il seguente teorema, chiamato *Teorema fondamentale della selezione naturale*, afferma che la fitness media cresce di generazione in generazione.

**Teorema 5.** *la quantità  $\bar{w}(p)$  cresce lungo ogni orbita del sistema dinamico,  $(Tp)_i = p_i \frac{(Wp)_i}{p^T W p}$ , ovvero:*

$$\bar{w}(Tp) \geq \bar{w}(p)$$

con l'uguaglianza che vale se e solo se  $p$  è un punto di equilibrio.

*Dimostrazione.* Dal momento che  $p^T W p > 0$ , dobbiamo mostrare che

$$(p^T W p)^2 ((Tp)^T W (Tp)) \geq (p^T W p)^3.$$

Considerando che l'espressione per  $Tp$  è data dall'equazione sopraindicata, il primo membro diventa

$$\sum_{i,h} p_i w_{ih} p_h (Wp)_h = \sum_{i,j,h} p_i w_{ij} p_j w_{ih} p_h (Wp)_h = A,$$

scambiando gli indici  $j$  e  $h$  otteniamo:

$$\sum_{i,j,h} p_i w_{ih} p_h w_{ij} p_j (Wp)_j = B;$$

siccome  $A$  e  $B$  sono la stessa quantità, il primo membro é anche uguale alla loro media aritmetica.

$$\sum_{ijh} p_i w_{ij} p_h \frac{(Wp)_j + (Wp)_h}{2} \geq \sum_{ijh} p_i w_{ij} p_h (Wp)_j^{\frac{1}{2}} (Wp)_h^{\frac{1}{2}} = \sum_i p_i \left( \sum_j w_{ij} p_j (Wp)_j^{\frac{1}{2}} \right)^2$$

dove la prima disuguaglianza é quella tra la media aritmetica e le media geometrica.

$$\sum_i p_i \left( \sum_j w_{ij} p_j (Wp)_j^{\frac{1}{2}} \right)^2 = \left( \sum_j p_j (Wp)_j^{\frac{1}{2}} \sum_i w_{ij} \right)^2$$

Dal momento che la matrice  $W$  é simmetrica otteniamo:

$$\left( \sum_j p_j (Wp)_j^{\frac{1}{2}} \sum_i w_{ij} \right)^2 = \left( \sum_j p_j (Wp)_j^{\frac{3}{2}} \right)^2;$$

utilizzando la diseguaglianza di *Jensen* applicata a  $f(x) = (x)^{\frac{3}{2}}$ , si ottiene che l'ultima espressione non é minore di:

$$\left( \sum_j p_j (Wp)_j^{\frac{3}{2}} \right)^2 = (p^T Wp)^3,$$

Per concludere osserviamo che  $\bar{w}(p) = \bar{w}(Tp)$  se e solo se tutte le stime sono uguaglianze ed é facile vedere che questo avviene se e solo se tutte le quantità  $(Wp)_j$  sono uguali per gli indici tali che  $p_j > 0$ , il che equivale a dire che  $p$  é un punto di equilibrio.  $\square$

**Corollario 6.** *Data un'orbita del sistema dinamico precedente, ogni suo punto di accumulazione é un punto di equilibrio.*

*Dimostrazione.* Sia  $y$  un punto di accumulazione per l'orbita, allora esiste  $(k_j)_j$  tale che  $T_j^{k_j} p \rightarrow y$ ; per l'ipotesi di continuità di  $T$  e  $T^{k_j+1} p = T(T^{k_j} p)$  converge a  $Ty$ . D'altra parte la successione  $\bar{w}(T^{k_j} p)$  é strettamente crescente e limitata da  $w_{ij}$ , per cui converge a un certo  $L$ . Si ha

$$\bar{w}(y) = \bar{w}(\lim_j T^{k_j} p) = L$$

inoltre

$$\bar{w}(Ty) = \bar{w}(\lim_j T^{k_j+1}p) = L.$$

per cui  $\bar{w}(y) = \bar{w}(Ty)$  cioè abbiamo mostrato che  $y$  é un punto di equilibrio.

Se i punti di equilibrio sono isolati, allora ogni orbita converge a un punto di equilibrio.  $\square$

#### 4.0.4 Un modello continuo

Assumiamo che le generazioni si mescolino continuamente l'una nell'altra, se le nascite e le morti avvengono in maniera approssimativamente continua, possiamo considerare  $N_i(t)$ , il numero degli alleli  $A_i$  al tempo  $t$ , come una funzione derivabile. Con  $N$  indichiamo il numero totale degli individui della popolazione;  $2N$  sarà il numero totale di alleli e  $x_i = \frac{N_i}{2N}$  la frequenza degli  $A_i$ .

Assumiamo che la popolazione sia in ogni istante nell'equilibrio dettato dalla legge di Hardy-Weinberg; allora la frequenza del genotipo  $A_iA_j$  é data da  $x_ix_j = \frac{N_iN_j}{4N^2}$ .

Chiamiamo  $b_{ij}$  e  $d_{ij}$  rispettivamente il tasso di nascita e il tasso di morte del genotipo  $A_iA_j$ ; la loro differenza  $m_{ij} = b_{ij} - d_{ij}$  é chiamata parametro di fitness malthusiano, che per il momento assumeremo costante.

La crescita dell'allele  $A_i$  all'interno del pool genico é data da

$$\bar{N}_i = \sum_j m_{ij} \frac{N_iN_j}{4N^2} N + \sum_j m_{ij} \frac{N_jN_i}{4N^2} N$$

e siccome i genotipi  $A_iA_j$  e  $A_jA_i$  sono indistinguibili si ha che  $m_{ij} = m_{ji}$ .

Pertanto

$$\bar{N}_i = \frac{N_i}{2N} \sum_j m_{ij} N_j.$$

La crescita dell'intera popolazione é espressa da

$$\bar{N} = \frac{1}{2} \sum_i \bar{N}_i = \frac{1}{4N} \sum_{ij} m_{ij} N_i N_j = N \sum_{ij} m_{ij} x_i x_j.$$

Per quanto riguarda le frequenze degli alleli abbiamo:

$$\bar{x}_i = \frac{d}{dt} \left( \frac{N_i}{2N} \right) = \frac{N_i N - N N_i}{2N^2} = x_i \left( \sum_j m_{ij} x_j - \sum_{rs} m_{rs} x_r x_s \right),$$

che scritto in maniera più compatta diventa

$$\bar{x}_i = x_i((Mx)_i - x^t Mx).$$

Questa é un sistema della replicazione con matrice di payoff simmetrica: nel contesto della dinamica di gioco la simmetria della matrice dei payoff significa che gli interessi dei giocatori coincidono.

Secondo il modello appena visto, uno tra i tanti proposti nell'ambito della *genetica delle popolazioni*, la selezione naturale può essere interpretata come un gioco evolutivo dove gli alleli  $A_1, \dots, A_n$  rappresentano le strategie. Una coppia di strategie  $(A_i, A_j)$  dà luogo ad un individuo di genotipo  $A_i A_j$  e la fitness, ovvero la capacità riproduttiva di questo genotipo, rappresenta il payoff (comune), o guadagno, per le strategie  $(A_i, A_j)$ . Da questo punto di vista risulta che non sono gli Esseri Viventi a giocare, essi sono solo il tavolo da gioco ed i veri padroni ed artefici della selezione naturale per la teoria dell'evoluzione sarebbero i geni, o meglio la coppia di alleli che definisce i diversi possibili genotipi tenute presenti le precedenti ipotesi iniziali alla base della *genetica delle popolazioni*. Questa visione 'genocentrica' é stata fortemente messa in discussione negli ultimi anni del Novecento da molti autori, tra i quali per esempio E. Fox Keller e D.Noble, i quali individuano tante altre componenti come base della teoria dell'evoluzione. Ovviamente quello descritto é un semplice modello, che serve a dare un'idea di come la teoria evolutiva dei giochi sia utile per descrivere il processo della selezione naturale. Tuttavia per ottenere modelli più accurati bisognerebbe considerare molti altri fattori, come le mutazioni e le ricombinazioni genetiche.





## Capitolo 5

### *L'Evoluzione della cooperazione nella Teoria dei Giochi*

Mentre i biologi hanno studiato sistematicamente la cooperazione e l'altruismo solo in epoca relativamente recente, questo problema ha catturato fin dagli inizi l'attenzione degli scienziati sociali,[26]. A partire dagli anni Cinquanta del secolo scorso, molti economisti e scienziati sociali hanno cominciato ad avvalersi della teoria dei giochi, formulata nel ponderoso volume *Theory of Games and Economic Behavior*, frutto della collaborazione tra il matematico John von Neumann e l'economista Oskar Morgenstern. I giochi di cui si occupa la teoria, dei quali abbiamo visto degli esempi nei capitoli precedenti, sono le interazioni strategiche tra due o più individui, cioè le interazioni in cui il comportamento di ogni partecipante dipende dalla sua attesa circa il comportamento altrui. Sotto queste condizioni dunque un presupposto cruciale della teoria classica dei giochi, sviluppata sulla scia di *von Neumann e Morgenstern*, è che ogni giocatore è un *egoista* nel senso che le sue preferenze sono *autointeressate*, cioè sono determinate *unicamente* dalle ricompense da lui ottenute in ogni possibile risultato del gioco. Questo implica, per esempio, che le preferenze di un giocatore non sono in alcun modo influenzate dalle ricompense ottenute dagli altri giocatori,[27].

L'applicazione della teoria classica dei giochi nelle scienze sociali ha condotto quasi subito ad alcuni esiti sorprendenti. Ci riferiamo alla scoperta dei cosiddetti *dilemmi sociali*, in cui la razionalità individuale - cioè la combinazione delle scelte razionali effettuate dai

singoli partecipanti - conduce a un disastro collettivo. Un dilemma sociale é caratterizzato dal fatto che tutti i partecipanti all'interazione preferirebbero ottenere i vantaggi derivanti dalla mutua cooperazione, ma ciò nonostante ognuno di loro sceglierà di defezionare, cioè di non cooperare.

D'altra parte, fortunatamente, con buona pace della teoria classica dei giochi, gli esseri umani e animali in carne ed ossa hanno una forte tendenza alla cooperazione. Oltre che dalle osservazioni sul campo, in questi ultimi vent'anni la forza delle tendenze cooperative umane é stata confermata da un imponente massa di evidenze sperimentali. Per esempio, psicologi e scienziati sociali hanno mostrato che gli individui alle prese con il *dilemma del prigioniero* hanno una forte tendenza a cooperare, anche quando giocano con perfetti estranei, in condizioni di anonimato e senza la possibilità di ripetere il gioco. Come abbiamo visto, la necessità di offrire una soddisfacente spiegazione delle tendenze cooperative animali e umane ha stimolato, fra l'altro, la formulazione di nuove versioni della Teoria dei Giochi, in grado di superare le limitazioni della teoria classica.

### **5.0.5 *Giochi evolutivisti e scienze sociali: apprendimento e cooperazione***

Nella teoria evolutivista dei giochi, ingegnosa combinazione della teoria classica dei giochi con la biologia evolutivista sviluppata, a partire dagli anni Settanta del secolo scorso, da studiosi quali William Hamilton, George Price e John Maynard Smith, si cerca di far luce sulle strategie adottate dagli animali nelle loro interazioni, per esempio nelle contese per un territorio o una preda. La Teoria si fonda su due presupposti; primo, che le strategie adottate dagli animali sono schemi di comportamento istintivi acquisiti per via ereditaria; secondo, che i vantaggi (cibo, territorio, partner sessuali) che gli animali ottengono nella loro interazione si traducono in un'unica ricompensa, data dal vantaggio riproduttivo, cioè dal maggior numero atteso di discendenti. Su queste basi, la teoria evolutivista dei giochi ha permesso di identificare i meccanismi attraverso i quali determinate strategie si diffondono durante le successive generazioni, grazie al vantaggio riproduttivo assicurato agli individui che le adottano. In particolare, hanno accresciuto la nostra comprensione dell'evoluzione delle strategie altruistiche. Il seguente esempio ci consentirà di farci un'idea sull'approccio adottato dai teorici evolutivisti dei giochi

,[28].

Supponiamo che in una popolazione animale ci sono solo due tipi di individui: gli altruisti, che cooperano sempre, e gli egoisti, che defezionano sempre. Quando due membri della popolazione si incontrano, il risultato della loro interazione dipenderà dalle strategie dei partecipanti, cioè dai tipi cui essi appartengono:

- i) se si incontrano due egoisti, ottengono entrambi una ricompensa pari a 1;
- ii) se un egoista incontra un altruista, il primo ottiene 10 e il secondo 0;
- iii) se si incontrano due altruisti, ottengono entrambi una ricompensa pari a 5.

Se i membri della popolazione si incontrano casualmente e ripetutamente tra loro, in una serie di incontri il totale delle ricompense ottenute dagli egoisti sarà più elevato di quello degli altruisti. Dato che la ricompensa va intesa qui in termini di vantaggio riproduttivo atteso, possiamo concludere che la frazione di altruisti nella popolazione tenderà a ridursi, cioè che il tipo altruista tenderà ad estinguersi.

Tuttavia, le cose possono andare molto diversamente se gli incontri non si verificano in modo completamente casuale, ma sono governati da qualche *meccanismo di correlazione*,[29], in base al quale un individuo gioca più frequentemente con individui del suo stesso tipo che con individui di tipi diversi. In questo caso, infatti, gli altruisti trarranno grande vantaggio dalla possibilità di incontrarsi frequentemente tra loro, mentre gli egoisti ne saranno danneggiati. Potrà così accadere che la frazione di egoisti nella popolazione tenda a ridursi, cioè che il tipo egoista tenda ad estinguersi e il tipo altruista a prosperare. L'esempio appena illustrato mostra in che modo la teoria evoluzionistica dei giochi riesce a spiegare l'emergere di certe forme di cooperazione altruistica tra gli animali. I metodi della teoria evoluzionistica sono stati impiegati con discreto successo anche nell'analisi delle strategie adottate da alcune specie di scimmie antropomorfe. Poiché il moderno *Homo Sapiens* non ha interamente perduto la sua natura animale, almeno alcuni dei suoi comportamenti strategici possono venire intesi come strategie animali e cioè come schemi di comportamento istintivi acquisiti per via ereditaria. Ciò significa che i risultati ottenuti nell'ambito della teoria evoluzionistica dei giochi, soprattutto nell'analisi dell'evoluzione strategica delle scimmie antropomorfe, possono venire applicati anche nelle scelte compiute dagli esseri umani.

La Teoria Evoluzionistica dei Giochi ha presto trovato applicazioni anche al di fuori del suo originario ambito biologico, specialmente nello studio dell'evoluzione culturale. Infatti, si è presto compreso che la struttura di certe interazioni animali è identica a quella di alcune forme di interazione che caratterizzano la vita economica e sociale degli esseri umani. Di conseguenza, a partire dagli anni Ottanta, un certo numero di studiosi ha applicato l'apparato concettuale della teoria evoluzionistica dei giochi anche nelle scienze sociali, sviluppando quelle che potremmo chiamare *Teorie Adattive dei Giochi*. Le Teorie Adattive dei Giochi si fondano sull'osservazione che, in molte interazioni umane, il grado di razionalità esibito dai partecipanti si colloca a un livello intermedio tra quelli ipotizzati dalla Teoria Classica e da quella Evoluzionistica. Ciò significa che, diversamente da quanto accade nelle interazioni tra gli animali, descritte dalla Teoria Evoluzionistica, nelle interazioni umane i partecipanti sono quasi sempre consapevoli delle loro scelte strategiche. D'altra parte, diversamente da quanto ipotizzato dalla teoria classica, di solito essi non basano tali scelte su una ponderata analisi razionale della struttura del gioco e del tipo di concorrenti con cui hanno a che fare. Naturalmente, può benissimo darsi che la loro scelta sia tutt'altro che ottimale. Tuttavia, secondo le teorie adattive, gli esseri umani possono migliorare, nel corso del tempo, le loro strategie, attraverso di un processo di apprendimento dall'esperienza che li mette in grado di adattarsi progressivamente all'ambiente, cioè alla popolazione di individui con cui sono soliti interagire. Più precisamente le teorie adattive ipotizzano che, dopo un certo numero di interazioni, il giocatore si guarderà intorno e confronterà le proprie ricompense con quelle ottenute dai membri della popolazione che hanno adattato altre strategie. L'esito di questo confronto potrà indurlo a sostituire la propria strategia con quella che, a quanto gli risulta, ha ottenuto un maggior successo fino a quel momento. Così, per esempio, un individuo che aveva inizialmente adottato una strategia egoistica potrà, successivamente, abbandonarla e sostituirla con una strategia altruistica.

La procedura di perfezionamento strategico appena descritta può ripetersi un numero indefinito di volte. Secondo i sostenitori delle teorie adattive, il processo di ripetuta imitazione delle strategie di maggior successo svolge un ruolo molto importante nell'evoluzione strategica di una popolazione. Come si può facilmente intuire, tale processo di imitazione conduce alla riproduzione differenziale delle strategie di maggior successo

svolgendo, in tal modo, un ruolo strettamente simile a quello della trasmissione genetica nell'evoluzione delle popolazioni animali.

Fatte queste considerazioni sorge spontanea la domanda:

*Come può la selezione naturale portare alla comparsa di atteggiamenti cooperativi se l'evoluzione darwiniana si basa su una forte competizione e dovrebbe quindi privilegiare comportamenti di tipo egoista?*

La risposta a questa domanda la possiamo trovare esaminando il pensiero di Martin Nowak, un professore della Harvard University che lavora al programma per le dinamiche evolutive ed in particolare nel suo libro divulgativo: *Super Cooperatori*.

Egli spiega come la cooperazione sia fondamentale nell'evoluzione per costruire nuovi livelli di organizzazione: i geni cooperano nei genomi, le cellule negli organismi multicellulari e si potrebbero fare molti altri esempi.

Un individuo che coopera con questo suo comportamento paga un costo affinché un altro individuo riceva un beneficio. Ci sono poi individui che non hanno comportamenti di cooperazione e cercano di approfittare dei benefici senza procurarne ad altri. I costi e i benefici sono misurati in termini di fitness, una misura del successo riproduttivo, in sostanza quanti geni di un individuo passano alla generazione successiva.

Si instaurano diverse strategie a seconda del numero degli individui che collaborano, di quelli che non lo fanno e delle conseguenze sulla fitness di questi comportamenti.

In una popolazione mista (cooperatori e non cooperatori o disertori) gli individui che non cooperano hanno la fitness maggiore (il maggior successo riproduttivo) e quindi la selezione naturale ne fa aumentare il numero fino a che, dopo un pò di tempo, gli individui che cooperano svaniscono dalla popolazione. Nelle popolazioni di soli cooperatori è possibile misurare una fitness media maggiore rispetto a quella misurabile in popolazioni miste a popolazioni di soli non cooperatori.

La fitness degli individui dipende dalla frequenza di cooperatori nella popolazione. La

selezione naturale ha quindi bisogno di un qualche aiuto da parte di qualche altro meccanismo perché in una popolazione si instauri la cooperazione.

Martin Nowark propone cinque modi in cui questo é possibile, il primo dei quali é la *kin selection o selezione di parentela*: la selezione naturale può favorire la cooperazione se gli individui coinvolti sono geneticamente legati (come disse J.B.S. Haldane: 'Saltarei nel fiume per salvare due fratelli o otto cugini').

Siccome non é soddisfacente avere una teoria che si applichi solo a gruppi di individui imparentati, é necessario trovare dei meccanismi che possano portare all'evoluzione di comportamenti cooperativi tra individui non imparentati e persino tra membri di specie diverse.

La *reciprocità diretta* presuppone che ci siano ripetuti incontri tra due individui e che ad ogni incontro ognuno decida se cooperare o meno. Cooperare con l'altro nel presente può portare nel futuro anche l'altro a continuare a cooperare. Lo stesso vale per la scelta di non cooperare. Potremmo definirla la strategia del *pan per focaccia*. Questa strategia é un buon meccanismo di evoluzione della cooperazione in una società dove ci sono pochi disertori.

Un terzo meccanismo proposto é quello della *reciprocità indiretta*. Aiutare qualcuno fa buona pubblicità all'individuo che coopera. Quando si decide come agire, in modo cooperativo o meno, vengono tenute in considerazione anche le conseguenze in termini di reputazione. La selezione naturale favorisce strategie che basano le loro decisioni sul cooperare o meno sulla reputazione dell'altro individuo. É difficile che si scelga di collaborare con un disertore. Magari questo errore lo si può compiere la prima volta per poi imparare dai propri sbagli.

Nei meccanismi finora illustrati si presuppone che ogni individuo della popolazione interagisca in modo uguale con tutti gli altri individui. Nella realtà però le popolazioni reali spesso non sono così ben mescolate.

In questo caso é necessario analizzare come sono distribuiti nello spazio i diversi individui. Nella *reciprocità di rete*, il quarto meccanismo proposto da Martin Nowak, un cooperatore paga un costo perché un suo vicino riceva un beneficio. I disertori non collaborando non hanno costi ma i loro vicini non ricevono benefici.

La selezione naturale porterà quindi all'evoluzione di una cooperazione caratterizzata da reciprocità spaziale.

La selezione non agisce solo sugli individui ma anche sui gruppi. L'ultimo meccanismo proposto é infatti proprio la *selezione di gruppo*. Un gruppo di operatori ha più successo di un gruppo di disertori in quanto questi ultimi hanno dei vantaggi solo finché si trovano in un gruppo con dei operatori.

Attraverso questi cinque fattori chiave, Nowak forma ipotesi per cui nonostante la natura egoistica dei nostri geni ampiamente mostrata nel libro *The Selfish Gene* scritto nel 1976 da Richard Dawkins, i quali operano esclusivamente per il loro interesse, nello scenario macroscopico della vita invece si assiste a comportamenti fortemente cooperativi che determinano considerevoli vantaggi allo sviluppo delle specie e all'evoluzione in generale.





## Capitolo 6

### Alcune considerazioni finali

Il Pensiero di Darwin é riuscito ad imporsi in quanto le sue teorie risultavano perfettamente in risonanza con la convinzione, molto forte in quel momento storico e ancora oggi dominante, della supremazia del più adatto verso il più debole, a discapito delle teorie di Lamarck, riconosciute solo in parte.

Il pensiero di quest'ultimo, personalmente, lo trovo molto in risonanza non solo con il mio pensiero, ma in sintonia con la vera crescita ed evoluzione di tutte le creature viventi.

La selezione naturale dovrebbe essere vista con occhiali diversi, in quanto non esiste una selezione naturale passiva per noi, ma siamo noi e tutte le creature viventi che, adattandoci costantemente all'ambiente esterno e ai bisogni primari che quell'ambiente comporta, cresciamo ed evolviamo portandoci così a comprendere che non c'è nulla fuori di noi, senza una nostra attiva partecipazione, che possa determinare la nostra morte o la nostra vita. Comprendere questo comporta un'assunzione di responsabilità personale attraverso una nuova consapevolezza.

Riporto, a tal proposito, un riassunto di un testo tratto da una dispensa di Jean Baptiste de Lamarck:

*gli organismi unicellulari, per almeno diversi anni, sono stati i soli abitanti del nostro pianeta, e l'evoluzione intesa da Lamarck, attraverso cooperazione e sinergia degli*

*organismi, ha sviluppato forme di vita complesse. A rivalse della lotta per l'esistenza del pensiero darwiniano, le cellule hanno scoperto, durante il corso della loro vita che unendosi potevano interagire con l'ambiente esterno adattandosi meglio con maggiori possibilità di sopravvivenza. A seguito di questa cooperazione e comunione si formarono comunità pluricellulari di maggior complessità, fino a costruire tutti gli organismi complessi che oggi conosciamo.*

Questo pensiero fa comprendere che non é attraverso le lotte che si otterrà qualcosa di buono o una nascita di un nuovo, solo la comunione, l'integrazione tra esseri, ancora assai difficile oggi, può portare a qualcosa di nuovo e diverso. Il pensiero darwiniano, che si rifà allo strapotere del più forte sul più debole, non può essere foriero di un nuovo e diverso modo di concepire la realtà: difatti i prodotti dello strapotere, o lotta per l'esistenza, sono sotto i nostri occhi.

Solo attraverso l'altruismo, la comunione, l'integrazione può nascere qualcosa di nuovo, quando ne saremo capaci.

Le cellule, il corpo animale, quello umano, se impariamo ad osservarli e conoscerli, scopriremo che tutto si muove perfettamente, e che la natura in se non é sanguinaria, ma una grande insegnante della vita e dell'oltre la vita.

Comunione = Crescita ed Evoluzione, Lotta = Morte e Ripetizione, queste parole trovo che siano significative in relazione non solo all'evoluzione della specie. Il corpo umano non lotta con sè stesso, infatti rifacendosi al pensiero lamarckiano e alla conoscenza delle cinque leggi biologiche portate alla luce dalla genialità del Dr.Hamer: quando si patisce un conflitto biologico gli organi e i tessuti organici insieme al cervello, si mettono in moto, cooperando, per risanarsi, e lo fanno anche attraverso i funghi, batteri, virus che vivono all'interno del corpo, in pratica sono nostri simbiotici.

La Natura tenta sempre di riparare, é una forza creativa costante.

Quindi, riflettendo sulle ricerche personali fatte nella realizzazione del elaborato, inerenti allo studio dei comportamenti umani e animali attraverso la teoria dei giochi classica ed evolutiva, credo che non ci sia niente di sbagliato nella Natura, anzi sotto molti aspetti é perfetta ed ho ragione di credere che il nostro corpo biologico sia il libro dell'Esistente nel

divenire. L'evoluzione della coscienza dal selvaggio al super umano, va di pari passo all'evoluzione della specie e dell'organismo vivente/individuo su questo piano, in relazione all'ambiente in cui vive. Ed é per questo che sostengo che Vita, Coscienza ed Evoluzione non sono separate, non possono esserlo, e che le Leggi della Vita e la loro logica, il loro formalismo e le loro regole hanno a che vedere con la nostra Crescita, Consapevolezza, Trasformazione, Coscienza. La Coscienza feconda la Vita e la Vita perpetua se stessa per dar modo alla Coscienza di espandersi. Una al servizio dell'altra.

Attraverso questa stretta relazione ritengo giusto cercare, con ottimi risultati, di matematizzare tramite dei modelli specifici e teorie matematiche certi aspetti del mondo vivente, come per il processo di Selezione Naturale; ma secondo la mia visione queste esemplificazioni vanno prese con cautela e non come veri dogmi scientifici. Essi forniscono una chiave di accesso per i processi biologici che si innescano ad esempio nelle relazioni tra gli esseri viventi, ma poi la lettura finale del complesso *Libro della Vita*, é libera e indipendente per ogni organismo, il quale capisce i modi e le tecniche a lui più adatte e produttive da adottare per sopravvivere ed evolversi nell'infinita varietà che la Natura gli offre.

Noi siamo i 'protagonisti' attivi del fenomeno *Vita*.

*Il nostro corpo é un universo in espansione...*

**GRAZIE A TUTTI PER L'ATTENZIONE!!!**



## Capitolo 7

## Ringraziamenti



# Bibliografia

- [1] GOULD S. J.  
*Ever since Darwin. Reflections in natural history, Norton, New York 1977*
- [2] GOULD, S. J.  
*The mismeasure of man, Norton, New York, 1981*
- [3] GOULD S. J.  
*Darwinian fundamentalism, New York Review of Books, 1997*
- [4] P.J BAULER  
*Malthus, Darwin, and the concept of struggle*  
*Journal of the history ideas, 1976*
- [5] GIULIANO PANCALDI  
*L'economia della natura, da Curvier a Darwin*  
*Rivista di Filosofia, 1975*
- [6] N.BARLOW  
*The autobiography of Charles Darwin, 1958*
- [7] A.DESMOND E J.MOORE  
*Navi da guerra e spacci di grog, pp 483, 1922*
- [8] D.SCHLURER E P.R GRANT  
*Ecological correlates of morphological evolution en a Darwin's finch, geospiza*  
*difficiles, 1982*



- 
- [9] M.T CHISELIN  
*Perspective: Darwin, Progress and Economic principles, in Evolution, 1995*
- [10] H MILNE-EDWARDS  
*Elements de zoologie, au lecons sur l'anatomie, la physiologie, la classification et as mours des animaoux*  
*Società Typographica Belga, 1841*
- [11] C.DARWIN  
*The descent of man, and selection en relation to sex, 1871*
- [12] E.MAYR  
*One long aurgument, Charles Darwin on the genesis of modern evolutionary thought, 1991*
- [13] A.LA VERGATA  
*L'equilibrio e la guerra della natura, della teologia naturale al darwinismo, 1990*
- [14] J.D HOOKER  
*The botany of the antartic voyage of H.M discovery ships Erebus and Terror in the years 1839-1843, under the command of Captain Sir James Ross*  
*Reeve Brothers, London, 1844*
- [15] IVI, IN OSPOVAT  
*The development of Darwin's theory, 1995*
- [16] ROBERT AXELROD  
*The Evolution of Cooperation, 1981*
- [17] OSBORNE, J. MARTIN  
*An introduction to game theory.*  
*Oxford University Press, 2004.*
- [18] FUDENBERG, D. AND J. TIROLE  
*Game theory, 1991*

- 
- [19] HAUERT  
*2006*
- [20] ALXELROD, SUGDEN, BOWLES  
*1984, 1986, 2005*
- [21] MARTIN A. NOWAK  
*Evolutionary Dynamics*  
*Cambridge Massachussetts, and London, England, 2006*
- [22] BAZZANI ARMANDO, BUIATTI MARCELLO, FREGUGLIA PAOLO  
*Metodi matematici per la teoria dell'evoluzione*  
*Springer Verlag, 2011*
- [23] ADAMS E.S, CALDWELL R.L  
*Animal Behaviour, 1999*
- [24] J. CH. DARWIN  
*On the origin of species by means of natural selection.*  
*Cambridge-London, 1859.*
- [25] E.MAYR  
*Animal species and evolution*  
*Harvard University Press, 1963*
- [26] BOWLES-GINTIS  
*A Cooperative Species, 2011*
- [27] JOHN VON NEUMAN , OSKAR MORGENSTERN  
*Theory of Games and Economic Behaviour, 1944*
- [28] OKASHA  
*Biological Altruism, 2010*
- [29] SKYRMS  
*The Evolution of Social Contract, 1996*