

"Il giocatore egoista"

Il gene

La teoria della neosintesi Darwiniana si è preoccupata di conciliare le ipotesi di Darwin con le sempre più sorprendenti scoperte nella biologia molecolare, che aprirono il campo ad una nuova scienza, la genetica. Darwin, nonostante i quasi 20 anni passati a raccogliere prove a sostegno della sua teoria, non fu mai in grado di chiarire in che modo venissero trasmessi i caratteri (l'idea predominante nell'800 era la *mescolanza dei caratteri*, ma si capisce come la selezione naturale sarebbe impotente davanti a geni in continua mescolanza): non ebbe modo di conoscere i lavori di Mendel, e di conseguenza lasciò pericolosamente un fianco scoperto nella sua teoria. Mentre si facevano largo le ipotesi di Mendel, confermate e perfezionate dai modelli di trasmissione basati prima sui cromosomi poi sul DNA, e sempre nel contesto di aggiornamento della teoria evolutiva, si fece sempre più sentita l'esigenza di ridefinire molti aspetti. Tra questi mi preme analizzare quella che viene considerata l'**unità base dell'evoluzione**. Riguardo questa problematica esistono fondamentalmente due scuole di pensiero, che si sono fronteggiate e continuano a farlo a colpi di saggi e osservazioni in natura:

- la prima sostiene che la selezione naturale agisca selezionando individui o gruppi di individui, quali la popolazione o la specie (**selezione di gruppo**);
- la seconda, e di cui interessa occuparmi, sostiene che alla base del processo evolutivo vi siano i **geni**.

Non è di mio interesse elencare le prove a sostegno dell'una o dell'altra, in quanto emergerà in seguito come la seconda ipotesi si adatti efficacemente allo studio di molti comportamenti e dinamiche presenti in natura, riconducendo gli effetti della selezione sui gruppi ad approssimazioni (nella maggior parte dei casi abbastanza buone) degli effetti sul patrimonio genetico. Ciò detto non vuol dire che sia abbastanza agevole come ipotesi, in quanto incontra i suoi primi problemi già dalla definizione di gene.

"la selezione naturale [...] significa la sopravvivenza differenziale di entità, ma perchè la morte selettiva abbia qualche impatto sul mondo, deve verificarsi una condizione ulteriore. Ciascuna entità deve esistere sotto forma di gran numero di copie e almeno alcune delle entità devono essere *potenzialmente* capaci di sopravvivere -sotto forma di copie- per un periodo significativo di tempo evolutivo. Piccole unità genetiche hanno questa proprietà: gruppi e specie non le hanno. La grande scoperta di Mendel è stata la dimostrazione che le unità ereditarie possono essere trattate in pratica come particelle indivisibili e indipendenti" [Dawkins, "Il Gene Egoista"]

Dawkins suggerisce la natura di queste particelle indivisibili e indipendenti: piccole unità genetiche. Gruppi e individui sono tagliati fuori a priori; a loro volta i cromosomi non sono "abbastanza piccoli", e perciò "troppo divisibili" (basti pensare al *crossing over*). A sua volta, un nucleotide o una tripletta risulterebbe troppo piccola. Un buon compromesso potrebbe essere il **cistron**, un'unità composta da nucleotidi identificata da una sequenza iniziale e finale deputata alla codificazione di una sola catena polipeptidica. Ma qualunque biologo sarebbe d'accordo che difficilmente un solo polipeptide potrebbe essere responsabile di un carattere fenotipico, e che quindi un insieme di cistron sarebbe più opportuno per i nostri scopi. Definire un gene come insieme di cistron non è propriamente corretto (alcuni biologi considerano il cistron sinonimo di gene), tuttavia conveniamo che il gene sia un segmento di acido nucleico preferibilmente continuo e non eccessivamente esteso lungo il cromosoma, in quanto aumentando la sua lunghezza aumenterebbe la probabilità che durante il crossing over perda la sua integrità e così la capacità di sopravvivere per "un periodo significativo di tempo evolutivo". Per evitare qualsiasi paradosso definendo "*fisicamente*" il gene, si può ricorrere all'elegante escamotage di G. C. Williams:

"uso il termine gene per indicare 'quello che segrega e ricombina con frequenza accettabile'" [Williams, "Adaptation and natural selection"]

Quando diciamo che il gene deve sopravvivere abbastanza a lungo, è chiaro che si intende la sopravvivenza sotto forma di copie di un gene, non l'immortalità fisica di una catena di acidi nucleici. Viene quindi da chiederci quale sia la caratteristica che permetta la sopravvivenza di un buon gene: se definiamo un comportamento altruista come in grado di aumentare le probabilità di sopravvivenza (benessere) di un'altra identità simile a spese del proprio, allora una qualità che può essere vantaggiosa per un gene è l'**egoismo** (mi sembra superfluo aggiungere che non si sta dando un giudizio morale).

La teoria dei giochi evolutivi

In questo paragrafo farò riferimento alla "**teoria dei giochi classica**" (teorizzata nel 1944 da von Neumann e Morgenstern) e alla sua variante ottenuta applicando questa alla biologia, la teoria dei giochi evolutivi, senza

porre delle evidenti limitazioni tra queste, cercando di farne emergere i punti in comune e quelli su cui le due teorie divergono. Principalmente, i riferimenti a Gibbons e a Nash sono relativi alla teoria classica, quelli a Maynard Smith si rifanno alla teoria evolutiva.

Data la definizione di gene, e compresa in qualche modo la sua propensione all'egoismo, sarebbe opportuno cercare di giustificare *evolutive* l'egoismo, e vedere se veramente non esistono alternative. Per questo scopo farò uso (senza eccessivo rigore formale) della **teoria dei giochi**. Il primo ad applicare la teoria dei giochi alla biologia fu John Maynard Smith (1920-2004), professore di biologia all'Università del Sussex, nel suo celebre "Evolution and the Theory of Games", dove formula la nozione di strategia evolutivamente stabile (**ESS**). Maynard Smith sostiene essenzialmente che la teoria dei giochi, applicata alla biologia, riesce ad ottenere risultati di notevole importanza (maggiori di quando applicata all'economia per la quale era stata formulata) per due motivi:

- la teoria richiede che i valori di differenti risultati possano essere misurati su una singola scala, in biologia il "benessere darwiniano" (come detto prima, la probabilità di sopravvivenza);
- "il concetto della razionalità umana (presupposto fondamentale per ricercare la soluzione di un gioco) viene sostituito dalla stabilità evolutiva. Il vantaggio, afferma Maynard Smith, è che qui ci sono varie ragioni per aspettarsi che la popolazione evolva verso stati stabili e invece ci sono molti dubbi sulla razionalità del comportamento umano" [Lucia Pusillo, "Teoria matematica dei giochi ed evoluzione"].

Prima di proseguire oltre, occorre fornire qualche spiegazione sulla teoria dei giochi. Innanzitutto

"la teoria dei giochi concerne l'analisi di decisioni che coinvolgono più individui. Questo tipo di problemi si presenta frequentemente nella teoria economica; l'esempio più ricorrente è il caso dei contesti concorrenziali oligopolistici in cui ogni impresa deve tener conto di ciò che le altre imprese fanno. [...] Anche all'interno dell'impresa vi sono decisioni che coinvolgono più individui: le varie divisioni di un'impresa possono competere tra loro per assicurarsi una maggior quota dei fondi destinati agli investimenti" [Robert Gibbons, "Teoria dei giochi"]

In sostanza, affinché sia conveniente usare la teoria dei giochi, serve una **situazione di conflitto**, alla quale si cerca di trovare una **soluzione** competitiva tramite l'analisi delle **decisioni individuali** in situazioni in cui vi sono **interazioni tra diversi soggetti**, tali per cui le decisioni di un soggetto possono influire sui risultati conseguibili da parte di un rivale.

Se usciamo dal contesto economico di Gibbons, possiamo ora comprendere in modo un po' più chiaro come applicare la teoria dei giochi alla biologia: due individui maschi di una stessa specie (due divisioni di un'azienda) che abitano uno stesso territorio (contesto concorrenziale oligopolistico), non legati da stretti vincoli di parentela, arrivano inevitabilmente a scontrarsi per accaparrarsi una quota maggiore di risorse (quote dei fondi destinate agli investimenti) e riceveranno vincite/ricompense diverse (**payoff**) a seconda delle azioni che sceglieranno (**strategie**). Limitiamo per ora la nostra attenzione ai **giochi statici con informazione completa**:

statici perchè "i giocatori scelgono simultaneamente le azioni e successivamente ricevono i payoff i quali dipendono dalle particolari azioni scelte", a informazione completa perchè "la funzione dei payoff (la funzione che determina il payoff di ogni giocatore in corrispondenza della combinazione delle azioni scelte da tutti i giocatori) di ogni giocatore è nota a tutti i giocatori" [Gibbons]

Questa definizione presuppone che i giocatori siano razionali, ma soprattutto che ciascun giocatore sia a conoscenza della razionalità degli altri giocatori, in modo tale che possa scegliere la miglior strategia possibile. Può essere la "stabilità evolutiva", come afferma Maynard Smith nel paragrafo precedente, un buon surrogato della razionalità?

"a central assumption of classical game theory is that the players will behave rationally, and according to some criterion of self-interest. Such an assumption would clearly be out of place in an evolutionary context. Instead, the criterion of rationality is replaced by that of population dynamics and stability, and the criterion of self-interest by Darwinian fitness" [Maynard Smith, Evolution and the Theory of Games] (*1)

Spero che Maynard Smith mi perdoni per quello che sto per dire, ma possiamo pensare che l'essere scelga una strategia (cioè una azione) non coscientemente ma seguendo delle leggi di ereditarietà oppure leggi dovute alla mutazione; ma se queste leggi sono già state e vengono continuamente messe alla prova dalla selezione naturale, resistendo per tempi apprezzabili, possiamo accettare che, se non del tutto "razionali", possano essere almeno convenienti (almeno che non cambino eccessivamente le condizioni):

"Volendo banalizzarlo possiamo certo descrivere il comportamento degli individui "come se" volessero massimizzare

la loro fitness -successo evolutivo-, ma quale sia la corretta formulazione da usare per la fitness non può non essere influenzata dall'evoluzione complessiva del sistema. Insomma, il principio di razionalità che usiamo è a sua volta frutto della dinamica della storia" [Fioravante Patrone, ordinario di Teoria dei Giochi presso la facoltà di ingegneria dell'Università di Genova]

[impiegando un maggior rigore formale, prima di partire ad analizzare il gioco, bisogna fornire una *rappresentazione del gioco in forma normale*, dove si indica con n il numero dei giocatori, S_1, \dots, S_n lo spazio delle strategie dei giocatori, e con u_1, \dots, u_n le loro funzioni payoff. Il gioco è indicato con $G = \{S_1, \dots, S_n; u_1, \dots, u_n\}$

Un'ultima considerazione, di fondamentale importanza, può essere riassunta enunciando il **Teorema di Nash** [1950]:

"Nel gioco in forma normale con n giocatori $G = \{S_1, \dots, S_n; u_1, \dots, u_n\}$, se n è finito e s_i è finito per ogni i allora esiste almeno un equilibrio di Nash"

dove per **equilibrio di Nash** si intende:

"Nel gioco in forma normale con n giocatori, $G = \{S_1, \dots, S_n; u_1, \dots, u_n\}$, le strategie (s_1^*, \dots, s_n^*) sono un equilibrio di Nash se, per ogni giocatore i , s_i^* è la migliore risposta del giocatore i alle strategie specificate per gli altri $n-1$ giocatori, $(s_1^*, \dots, s_{i-1}^*, s_{i+1}^*, \dots, s_n^*)$:

$$u_i(s_i^*, \dots, s_{i-1}^*, s_i^*, s_{i+1}^*, \dots, s_n^*) \geq u_i(s_i, \dots, s_{i-1}^*, s_i, s_{i+1}^*, \dots, s_n^*)$$

per ogni strategia ammissibile s_i in S_i (se non esiste come *strategia pura*, l'equilibrio è in *strategia mista*).

In altre parole, l'equilibrio di Nash è la soluzione di un gioco (si può dimostrare che è soluzione non solo in questo caso particolare), e si ottiene quando ciascun giocatore gioca la sua carta migliore dopo essersi fatto un'idea su quale possa essere la miglior strategia del suo avversario.

Maynard Smith non si limita ad applicare la teoria dei giochi rinominandone i suoi componenti, ma ne ridefinisce le condizioni di attuabilità e di conseguenza la condizione di equilibrio. E' così che nell'idea di ESS (**evolutionary stable strategy**) non solo non ritroviamo esattamente il concetto di equilibrio di Nash, ma vediamo come le caratteristiche principali appaiano quasi antitetiche:

"A strategy is a behavioural phenotypic; i.e. it is a specification of what an individual will do in any situation in which it may find itself. **An ESS is a strategy such that, if all the members of a population adopt it, then no mutant strategy could invade the population under the influence of natural selection.** The concept is couched in terms of a strategy because it arose in the context of animal behaviour. The idea, however, can be applied equally well to any kind of phenotypic variation, and the word strategy could be replaced by the word phenotype; for example, a strategy could be the growth form of a plant, or the age at first reproduction, or the relative numbers of sons and daughters produced by a parent" [Maynard Smith, Evolution and the Theory of Games] (*2)

Fin qui sembrerebbe abbastanza in linea con la definizione di Nash; ma se guardiamo le caratteristiche principali:

"The essential features of this model are that the population is infinite, that reproduction is asexual, and that pairwise contests take place between two opponents, which do not differ in any way discernible to themselves before the contest starts (i.e. 'symmetric' contests)." [Maynard Smith, Evolution and the Theory of Games] (*3)

In breve:

- popolazione infinita;
- riproduzione asessuata;
- disputa simmetrica tra i due giocatori (senza eccessive differenze, per esempio competono per le stesse risorse).

La differenza più evidente è il numero infinito di partecipanti (M.S. afferma comunque che il modello a popolazione infinita è una semplificazione, e che ne esiste uno a popolazione finita, più complesso); inoltre ho affermato sin dall'inizio come intenda seguire l'ipotesi di Dawkins che mette il gene alla base del processo evolutivo, mentre nella definizione si parla di fenotipi caratteriali ("behavioural phenotypic"): detto così

sembrerebbe impossibile applicare in modo diretto ai geni la teoria dei giochi secondo la variante di Maynard Smith. Ripiegare sulla teoria classica non sarebbe una soluzione, ma contribuirebbe soltanto a peggiorare la situazione, visto che per ammissione stessa di Von Neumann e Morgenstern la teoria dei giochi pecca di poca dinamicità (anche nella sezione dei “giochi dinamici”, la risoluzione dei giochi è affidata talmente tanto alla razionalità del giocatore che il gioco solitamente si conclude dopo 1-2 mosse), mentre a me interessa vedere il comportamento di un gene in una prospettiva evolutiva.

Replicatori e prigionieri

E' evidente dunque come affidarsi alla teoria classica o a quella di M. Smith nella loro “forma pura” conduca ad alcune evidenti contraddizioni. Occorrerà per questo, in modo molto poco ortodosso, servirsi di quegli aspetti di entrambi i modelli che potrebbero mano a mano esserci utili. E' così che impiegherò il concetto di ESS e il “surrogato della razionalità” fornito da M.S., come d'altra parte userò un tipo di gioco molto caro alla teoria classica (il dilemma del prigioniero) e presenterò infine un esperimento compiuto da Paul E. Turner (assistant professor of ecology and evolutionary biology alla Yale University, New Haven, Conn.)

Facciamo un salto indietro nel tempo di qualche miliardo di anni. Il pianeta era ricoperto da enormi distese d'acqua che in seguito diverranno note con il nome di “brodo primordiale”. Siamo ancora in una fase prebiotica, ma incominciava ad avvicinarsi quel momento della vita del pianeta in cui si sono verificate le reazioni ipotizzate da I.A. Oparin e da J.B.S. Haldane, verificate in seguito da Stanley Miller. Miller nei suoi esperimenti era riuscito a provare come in presenza di un'atmosfera riducente composta da elementi come metano, anidride carbonica, ammoniaca e vapore acqueo (l'“atmosfera primitiva”, pur essendo un'ipotesi speculativa, non è poi così strampalata; non c'è dubbio che la terra fosse geologicamente attiva, e possiamo presumere che questi elementi siano stati emessi durante le numerose eruzioni vulcaniche e abbiano così costituito l'atmosfera primitiva) si potessero verificare reazioni (grazie all'energia fornita da scariche elettriche e raggi UV, l'analogo dei lampi e dei fulmini) che portavano alla formazione di amminoacidi. Ripetendo questi esperimenti, non solo si ottennero ulteriori tipi di amminoacidi, ma anche altre sostanze organiche, come ad esempio le purine e le pirimidine. Quando il vapore nell'atmosfera condensava e precipitava portava con se queste sostanze andando ad aumentare le distese d'acqua già formatesi. E' più che ragionevole pensare che, ai margini di questi oceani, l'acqua si raccogliesse in pozze dove, a causa dell'evaporazione, le sostanze organiche raggiungessero una concentrazione considerevole; in queste condizioni, il biochimico Sidney Fox è riuscito a dimostrare che è possibile la formazione di polimeri (è possibile la polimerizzazione in mancanza di enzimi: le superfici argillose, per esempio, sono in grado di concentrare monomeri organici presenti in soluzioni diluite, legarli a siti elettricamente carichi presenti su di esse avvicinandoli e infine catalizzare la reazione di polimerizzazione - condensazione- tramite la presenza di atomi di ferro e zinco).

[si noti come, sebbene non esista ancora la vita, i ragionamenti che hanno condotto a questi modelli siano stati fatti in chiave evolutivista: i passaggi si svolgono esclusivamente da uno stato più semplice a uno più complesso, e solo le forme “stabili” hanno avuto la possibilità di continuare la loro permanenza sulla terra. Inutile aggiungere che si è trattato di processi casuali, con bassissima probabilità di successo, resi possibili solo dall'enorme numero di reazioni che si verificavano, insomma, per la legge dei grandi numeri]

Dawkins ipotizza che a un certo punto, sempre casualmente, abbiano fatto la loro comparsa particolari molecole, i **replicatori**. La loro particolarità è quella di essere in grado di creare copie di se stesse; non è un vantaggio da poco, se si pensa che fino a quel momento l'unica possibilità che avevano le molecole organiche per formarsi erano i complicati processi descritti sopra. Il successo dei replicatori deve essere stato enorme, in breve tempo colonizzarono la quasi totalità delle distese d'acqua all'ora presenti, a tal punto da arrivare a competere per aggiudicarsi le molecole-base necessarie alla replicazione (siamo ancora alla fase prebiotica, la replicazione era sostanzialmente un processo molto elementare, che per esempio poteva seguire una sequenza positivo-negativo). Sicuramente la replicazione non era un processo privo di errori, e proprio la presenza di sviste durante il processo di copiatura fu in grado di diffondere varietà sempre più diverse di replicatori, più o meno stabili a seconda della nuova conformazione acquisita, che entravano in competizione per risorse diverse tanto più era la loro diversità.

Questi replicatori hanno essenzialmente 3 proprietà fondamentali:

- longevità;
- fecondità;
- fedeltà di copiatura.

Si intuisce che i replicatori che avranno più successo e che quindi raggiungeranno uno stato di stabilità, sono

quelli che riusciranno ad avere entrambe queste tre caratteristiche. Questa tendenza a un perfezionamento, a una maggiore complessità e stabilità, è ancora una volta figlia dell'evoluzione. Si tratta sempre di molecole, senza intenzionalità, che competono quindi senza odio, senza coscienza di sé e di quello che fanno. Tenendo conto però della variazione introdotta da Maynard Smith, non è per nulla fuori luogo applicare la teoria dei giochi a questa semplice situazione: come già detto prima, vi è una situazione dove replicatori simili competono per assicurarsi le molecole-base; la somiglianza tra i replicatori non esclude differenze tra questi, per esempio possono competere per le stesse molecole, ma possono farlo in modo diverso.

Poniamo un replicatore X in grado di formare legami molto robusti con le molecole di cui ha bisogno e uno Y che necessita delle stesse molecole, ma forma legami più deboli con queste; il primo tenderà a legarsi con un maggior numero di molecole in un minor tempo, il secondo sfrutterà meno e in maniera più lenta le molecole con cui entra in contatto. Sfruttare le molecole più velocemente vuol dire riprodursi più in fretta e aumentare quindi la propria fecondità, che come ho detto prima è un requisito fondamentale per il successo evolutivo.

Ma noi abbiamo definito il comportamento altruista come in grado di aumentare le probabilità di sopravvivenza (benessere) di un'altra identità simile a spese del proprio, quindi Y avrà una strategia altruista, e di conseguenza quella di X sarà egoista.

In questa situazione abbastanza semplice impiegare il modello del “**dilemma del prigioniero**” (un gioco statico con informazione completa) costituisce una buona approssimazione:

due individui sospettati vengono arrestati e accusati di aver commesso un crimine; siccome la polizia non ha prove decisive per incastrare i due, l'unica soluzione è che almeno uno dei due confessi. La polizia tiene i sospettati in celle separate e a ciascuno vengono spiegate le conseguenze che deriveranno dalle loro eventuali azioni. Se nessuno dei due confessa entrambi saranno condannati per un reato minore la cui sanzione prevede un mese di reclusione; se entrambi confessano la pena che dovranno scontare è di sei mesi di reclusione; infine, se uno confessa e l'altro no, chi ha confessato verrà immediatamente rimesso in libertà, mentre l'altro dovrà scontare una pena di nove mesi di reclusione – sei mesi per il crimine commesso e tre per aver ostacolato il corso della giustizia.

		Prigioniero 2	
		Tacere	Parlare
Prigioniero 1	Tacere	-1, -1	-9, 0
	Parlare	0, -9	-6, -6

I due giocatori hanno quindi due strategie a disposizione, e a seconda della coppia di strategie scelte si leggono i payoff sulla bimatrice (in ogni coppia di payoffs, convenzionalmente il primo è quello del giocatore di riga, in questo caso quello del giocatore 1). Data la semplicità del gioco, possiamo usare come metodo di risoluzione l'**eliminazione iterata di strategie strettamente dominate** (si può dimostrare che questo procedimento porta in questo caso ad una soluzione identica all'equilibrio di Nash):

“Nel gioco in forma normale $G=\{S_1, \dots, S_n; u_1, \dots, u_n\}$ siano s_i' e s_i'' due strategie ammissibili per il giocatore i (cioè s_i' e s_i'' sono elementi di S_i). La strategia s_i' è **strettamente dominata** dalla strategia s_i'' se, per ogni combinazione ammissibile di strategie degli altri giocatori, il payoff che i riceve giocando s_i' è strettamente inferiore a quello che riceve giocando s_i'' ”:

$$u_i(s_i, \dots, s_{i-1}, s_i', s_{i+1}, \dots, s_n) < u_i(s_i, \dots, s_{i-1}, s_i'', s_{i+1}, \dots, s_n)$$

per ogni $(s_i, \dots, s_{i-1}, s_{i+1}, \dots, s_n)$ ottenuto dagli spazi di strategie degli altri giocatori $S_i, \dots, S_{i-1}, S_{i+1}, \dots, S_n$ [Gibbons “Teoria dei giochi”]

Questo tipo di risoluzione è dato da una particolarità del dilemma del prigioniero: è uno di quei pochi giochi dove esiste una **strategia dominante**, che ovviamente renderà le altre strettamente dominate.

Una strategia strettamente dominante è quella che converrà scegliere sempre.

Ritorniamo ora ai geni X e Y. Come l'interesse del prigioniero è di ricevere una pena la più breve possibile, così il gene che ha più successo è quello che riesce a riprodursi in un tempo minore; possiamo pensare che il rimanere più lungo in prigione equivalga ad avere meno tempo per duplicarsi. Non vi è dubbio che parlare sia un

comportamento egoista poiché non solo dà la garanzia di trascorre un periodo in prigione almeno pari a quello dell'altro giocatore (e quindi avere, male che vada, lo stesso tempo per replicarsi), ma ha come "vantaggio collaterale" il fatto che il mio avversario non avrà benefici maggiori dei miei; di conseguenza la strategia "parlare" verrà adottata dal gene X, la strategia "tacere" dal gene Y. Non essendo razionali, i due geni saranno determinati a seguire le loro strategie, portando il gene egoista alla vittoria sul gene Y.

Non ci vuole un grande sforzo di immaginazione per comprendere che quando Dawkins parla di replicatori abbia in mente le prime molecole-antenato dei geni attuali. Come ho detto prima, si è riusciti a dimostrare in laboratorio come sia possibile la formazione di molecole quali le pirimidine e le purine in condizioni che presumiamo analoghe a quelle presenti durante i primi tempi della vita sul nostro pianeta. Siccome diamo per assodato che l'evoluzione non può che seguire una direzione dal semplice verso il complicato, si fa fatica a pensare che i replicatori potessero addirittura avere la forma a doppia elica tipica del DNA; è molto più facile che assomigliassero al RNA principalmente per due motivi:

- è una molecola meno complessa di quella di DNA;
- è stato provato che sulle superfici argillose si formavano per lo più polimeri con un singolo filamento; se poi si aggiunge RNA a una soluzione contenente un'adeguata quantità di nucleotidi liberi, si assiste alla formazione di filamenti complementari in assenza di proteine. Inoltre va ricordata la scoperta di particolari molecole di DNA, i ribozimi, con una funzione analoga a quella degli enzimi, ovvero possono catalizzare l'assemblaggio di RNA la duplicazione di questo.

Dunque non è poi così fuori luogo ipotizzare che a un certo punto sia potuta verificarsi una situazione come quella prefigurata in precedenza. E' in questa fase, nota anche con il nome di "mondo a RNA", che le vicende dei duplicatori possono avere avuto luogo.

"Hanno percorso un lungo cammino, questi replicatori e adesso sono conosciuti sotto il nome di geni" [Dawkins, "Il Gene Egoista"]

Nel primo paragrafo avevo detto che una delle qualità vantaggiose per un gene era l'egoismo, facendo semplicemente riferimento a una definizione intuitiva di altruismo. Partendo da quella definizione anche con la teoria dei giochi, formalizzando i passaggi, si arriva allo stesso risultato (dato il basso grado di difficoltà del gioco era prevedibile come sarebbe finita, ma come si vedrà in seguito esistono situazioni conflittuali ben più complicate dove la teoria dei giochi è di grande aiuto).

Viene ora spontaneo chiedersi come si potrà evolvere una qualsiasi popolazione di replicatori. Per rispondere a questa domanda è ovvio che il modello classico del dilemma del prigioniero, fin qui impiegato, non è più sufficiente, e necessita l'introduzione di qualche modifica:

- poniamo una popolazione di replicatori molto ampia;
- invece di concentrarsi su i due singoli giocatori, si ponga l'attenzione sulle percentuali di popolazione che scelgono di "parlare" (egoisti) o "tacere" (altruisti), e indichiamole con p_e e p_a ;
- indichiamo con W_E e W_A la fitness media (successo evolutivo) delle due sottopopolazioni e con W la fitness media dell'intera popolazione;

Prima di procedere è meglio riscrivere la matrice in forma letteraria tenendo conto di queste variazioni:

	Altruista	Egoista
Altruista	(R,R)	(S,T)
Egoista	(T,S)	(P,P)

Con $T > R > P > S$ ("T" sta per "temptation", la tentazione di tradire e uscirne puliti; R per "reward" ricompensa per aver tenuto tutti e due la bocca chiusa; "S" per "sucker", babbeo; P per "punishment", punizione per entrambi i detenuti).

E' possibile riscrivere W_E , W_A , W in relazione alla percentuale di popolazione e ai diversi payoffs che si otterranno in relazione alla strategia seguita:

$$W_A = F_0 + p_a \Delta F(A,A) + p_e \Delta F(A,E)$$

$$W_E = F_0 + p_a \Delta F(E,A) + p_e \Delta F(E,E)$$

$$W = p_a W_A + p_e W_E$$

Dove F_0 è la fitness di "default", comune a tutta la popolazione all'inizio del gioco e $\Delta F(s_1, s_2)$ il cambiamento di fitness per un giocatore che gioca la strategia s_1 contro la strategia s_2 . (per esempio $\Delta F(E,A)$, andando a guardare sulla matrice, indicando il primo termine la riga e il secondo la colonna, sarà T). Di conseguenza

$$\begin{aligned} W_A &= F_0 + p_a \Delta F(A,A) + p_e \Delta F(A,E) = F_0 + p_a R + p_e S \\ W_E &= F_0 + p_a \Delta F(E,A) + p_e \Delta F(E,E) = F_0 + p_a T + p_e P \end{aligned}$$

Ma dato che $T > R$ e $P > S$, sarà valido anche $W_E > W_A$, e in particolare $W_E > W > W_A$. Si potrà così scrivere

$$\frac{W_E - W}{W} > 0 \qquad \frac{W_A - W}{W} < 0 \qquad [1]$$

A questo punto bisogna fare un'ulteriore assunzione, ovvero che la percentuali egoista/altruista di una generazione successiva dipendano da quella precedente secondo la relazione

$$p_{E2} = p_{E1} \frac{W_E}{W} \qquad p_{A2} = p_{A1} \frac{W_A}{W}$$

Che possono essere riscritte come

$$p_{E2} - p_{E1} = p_{E1} \frac{W_E - W}{W} \qquad p_{A2} - p_{A1} = p_{A1} \frac{W_A - W}{W} \qquad [2]$$

Se si assume che da una generazione all'altra il cambiamento non sia eccessivamente grande (e che si tratti di quantità continue, non discrete) si potrà scrivere in forma differenziale

$$\frac{dp_E}{dt} = p_E \frac{W_E - W}{W} \qquad \frac{dp_A}{dt} = p_A \frac{W_A - W}{W}$$

E quindi

$$p_E' = p_E \frac{W_E - W}{W} \qquad p_A' = p_A \frac{W_A - W}{W}$$

Che, in un certo senso indicano la velocità di crescita delle due sottopopolazioni. Ma dal punto [1] ricaviamo che $p_E' > 0$ ("cresce con velocità positiva"), e quindi aumenterà, mentre $p_A' < 0$ ("cresce con velocità negativa") diminuirà. **Ci sarà uno spostamento della popolazione secondo una direttrice altruista → egoista.**

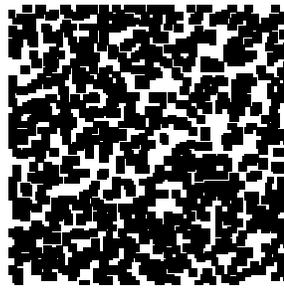
Se ipotizziamo una popolazione esclusivamente composta da altruisti, basterà inserire un solo egoista capace di tramandare alla discendenza la sua strategia che nell'arco di qualche generazione gli egoisti saranno prima in maggioranza, poi diverranno talmente numerosi da far estinguere gli altruisti; il contrario (un'invasione degli altruisti) invece non potrebbe accadere in una popolazione completamente egoista, ed è per questo che, facendo riferimento alla definizione di Maynard Smith, **l'egoismo è una strategia evolutivamente stabile.**

In realtà le cose sono più complicate: Nowak and May (1992, 1993), dopo aver elaborato un modello di interazione locale dove ciascun giocatore "giocava" con il proprio vicino, hanno verificato che l'evoluzione della popolazione dipendeva dai payoffs della matrice. Se infatti si stabiliva $T = 2.8$, $R = 1.1$, $P = 0.1$, $S = 0$ il risultato era simile a quello ottenuto in precedenza, mentre con $T = 1.2$, $R = 1.1$, $P = 0.1$, e $S = 0$, nonostante $T > R$ (di molto poco però) gli altruisti riuscivano a contrastare molto bene gli egoisti (è una situazione di *polimorfismo*).

$T = 2.8$
 $R = 1.1$
 $P = 0.1$
 $S = 0$



Generazione 1

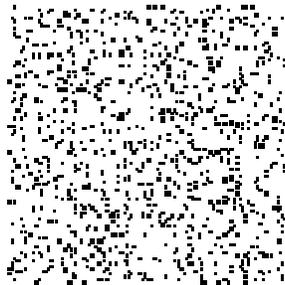


Generazione 2



Generazione 6

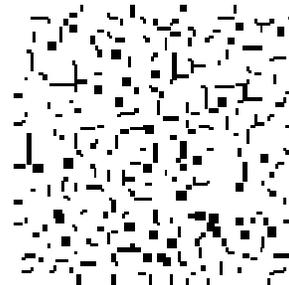
$T = 1.2$
 $R = 1.1$
 $P = 0.1$
 $S = 0$



Generazione 1



Generazione 2



Generazione 20

Il batteriofago phi-6

Dawkins ne "Il gene egoista" si propone di spiegare ogni azione e comportamento (anche l'altruismo che "ha successo") di ogni essere vivente (definita "macchina da sopravvivenza" dei geni) in termini di egoismo del gene. Tutto ha inizio durante le prime fasi dell'evoluzione pre-biotica; siamo ancora in presenza dei replicatori, che attraversano la dura prova della selezione: alcuni riescono a replicarsi più velocemente, altri a vivere più a lungo, altri ancora scoprono come "spezzare" chimicamente molecole avversarie e utilizzare i resti come materiale per la loro duplicazione. C'è anche chi, pensando che il miglior attacco sia la difesa, pensa di incominciare a "costruire" intorno a se un rivestimento fisico di proteine, mettendosi al riparo da eventuali aggressioni, anche chimiche. Anche questa non è un'idea presa a caso: si è detto prima che Miller ha verificato la possibilità della presenza di amminoacidi, quindi Fox a sua volta ha dimostrato una modalità per la formazione di polimeri, in questo caso le proteine e gli aggregati di proteine.

E' in questo periodo che i geni (da ora chiamerò così i replicatori) cessano di agire *direttamente*, costruendosi delle "macchine da sopravvivenza". Se da un lato si svilupparono le cellule, che avranno modo di raggiungere la forma che conosciamo oggi, dall'altra parte l'aggregato più semplice che si possa ipotizzare in questo caso, costituito da un involucro e materiale genetico, è il **virus**: è tra le forme più elementari di vita che si conosca (c'è chi non la considera affatto vita), talmente elementare che per riprodursi deve per forza infettare un'altra cellula, sfruttarla e portarla alla distruzione. Paul Turner si è occupato di "infezioni multiple" (o confezioni, quando più virus alla volta, non per forza dello stesso tipo, attaccano una cellula) di virus: queste, oltre ad avere un effetto amplificato, quasi "sinergico" sulla cellula infettata, aprono ai virus una grande possibilità: durante un'infezione multipla possono condividere con gli altri virus parte del loro materiale genetico ricombinandosi e traendone a volta dei vantaggi, talvolta degli svantaggi. All'interno della cellula infettata i virus cercano di sintetizzare i prodotti necessari alla loro replicazione, ma non tutti sintetizzano la stessa quantità di questi prodotti, come l'accesso alle "risorse" prodotte da un virus non è precluso agli altri virus. Si verifica una situazione che in parte abbiamo già visto: virus altruisti che producono risorse in abbondanza e virus egoisti (quasi "pigri") che ne sintetizzano una quantità esigua e sono costretti a sfruttare quelle dei loro compagni più volenterosi. I genotipi egoisti (DI, *detective-interfering*) sono tali in quanto soffrono la mancanza di particolari geni, mentre i virus altruisti (*helpers*) posseggono la sequenza intera dei geni. Per giustificare i risultati ottenuti, Turner si è servito della teoria dei giochi, usando come base di partenza il dilemma del prigioniero; possiamo rappresentare il gioco secondo la matrice:

	Altruista Egoista	
Altruista	1	1-s ₁
Egoista	1+s ₂	1-c

(come prima, T>R>P>S)

La fitness di ciascun virus dipende dalla frequenza con cui è presente nella popolazione: un solo egoista in mezzo ad altruisti avrà maggior successo [T>>1] di un egoista circondato da altri egoisti [P=1-c], che farà molta fatica a riprodursi; è quindi possibile che la popolazione evolva verso uno stadio di egoismo nonostante il payoff che si otterrebbe in una popolazione di altruisti (R=1) sia maggiore di quello ottenuto in una popolazione di egoisti (P=1-c)?

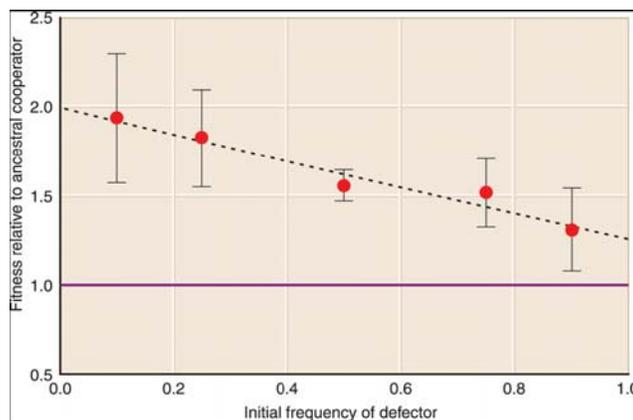
Sembra che almeno in un caso, quello del batteriofago phi-6 (che infetta le piante), questo sia possibile.

Phi-6 è composto da un doppio filamento di RNA diviso in tre segmenti e segue il classico ciclo litico di infezione (infezione→replicazione→lisi); essendo un virus a RNA la sua frequenza di mutazione è molto elevata (tra 10⁻³ e 10⁻⁵ errori per ogni nucleotide replicato) e avendo inoltre una grande prolificità (5 generazioni in un giorno) è possibile studiare come si evolverà una popolazione di phi-6 e come si adatterà in breve tempo. Un ulteriore vantaggio è quello di poter controllare le varie colonie di phi-6 e decidere quali infetteranno in gruppo e quali singolarmente. Dopo circa 250 generazioni Turner ha confrontato i nuovi virus con dei cloni di quelli della generazione 1, trovando che i virus di ultima generazione avevano un vantaggio sui loro antenati solo quando attaccavano una cellula in gruppo, dimostrando così che questi erano egoisti, ma che tuttavia riuscivano ancora a infettare singolarmente una cellula (e quindi non erano egoisti al 100%, ma avevano un genotipo polimorfo).

A questo punto Turner ha formulato 2 ipotesi:

- la fitness degli egoisti rispetto agli antenati altruisti dipende dalla frequenza (in base a quanto detto prima);
- gli egoisti soppiantano gli altruisti, anche a costo di avere una fitness complessiva ridotta.

Per quanto riguarda la prima ipotesi, T. ha isolato phi-6 dalla generazione 200 e ne ha misurato la fitness relativa agli antenati altruisti in un ambiente dove si verificavano numerose infezioni miste, rilevando che la fitness degli egoisti diminuiva all'aumentare della loro frequenza:



Tutto ciò risulta utile anche per quanto riguarda la seconda ipotesi. Attribuendo agli altruisti una fitness standard pari a 1, la fitness iniziale degli egoisti relativa agli altruisti (T/R) sarà di gran lunga maggiore dato che si diffondono in modo molto rapido, e la si può calcolare tenendo conto dell'ordinata iniziale del grafico:

$$\frac{T}{R} = \frac{1+s_2}{1} = 1,99$$

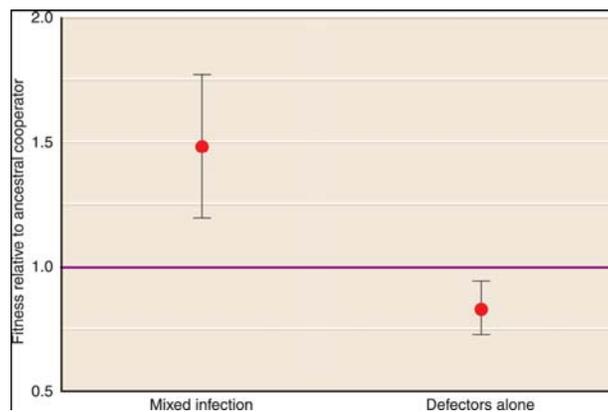
da cui $s_2 = 0,99$

allo stesso modo si possono calcolare i restanti payoffs e riscrivere la matrice nel seguente modo:

	Altruista	Egoista
Altruista	1	0,65
Egoista	1,99	0,83

S<P, il dilemma del prigioniero è quindi valido (almeno in questo caso).

Non solo all'inizio gli egoisti cresceranno in modo incredibile, ma riusciranno a soppiantare anche gli altruisti (quando gli altruisti sono numericamente inferiori agli egoisti, la loro probabilità di incontrare un egoista, e quindi di perdere, sarà maggiore della probabilità di incontrare un altruista). Quando gli egoisti saranno da soli però la loro fitness sarà inferiore rispetto a quella ottenuta quando erano insieme agli egoisti; Turner ha documentato tutto ciò nel seguente grafico



Infine, i payoffs misurati da Turner sono simili a quelli ipotizzati da Nowak e May nel primo caso, indicando un'evoluzione della popolazione in tal senso.

Le basi dell'altruismo

Osservando questi due risultati è più che lecito interrogarsi riguardo due questioni, ovvero come mai data la netta convenienza di un comportamento egoista sia stato possibile arrivare a delle forme di comportamento altruistico che possiamo constatare in natura (le cure parentali per esempio) e, diretta conseguenza di quanto appena detto, come hanno fatto a sopravvivere le varianti di replicatori altruisti. Innanzitutto chiariamo che, senza ombra di dubbio, collaborare non è (almeno per ora) una strategia conveniente; siamo quindi destinati a una situazione di una guerra hobbesiana di tutti contro tutti nel brodo primordiale o è possibile che si verifichino situazioni di equilibrio dove sia possibile la presenza di replicatori altruisti?

In realtà, il caso del fago phi-6 è decisamente un caso particolare. Non ci sarebbe da stupirsi (bisognerebbe anzi farlo in caso contrario) se venissero fuori degli esperimenti che verificassero situazioni in cui il payoff S risulti maggiore di P (o altre situazioni analoghe), dando vita ad una popolazione polimorfa di egoisti e altruisti. E' ciò che deve essere successo a un certo punto da qualche parte nell'oceano dei replicatori.

Innanzitutto la successiva evoluzione di queste entità ha permesso la nascita della vita sulla terra (anche se c'è chi sostiene che il mondo dei replicatori era già vitale a tutti gli effetti, ma questa è una questione del tutto insignificante ai fini di questo discorso), ha portato a forme più complesse di cellule, ad aggregati di queste e così via. Osservando queste diverse forme di organizzazione della vita, possiamo constatare come gradualmente l'egoismo si ritiri lasciando un campo d'azione sempre più grande a comportamenti altruisti; le prime forme di simbiosi e di pluricellularità hanno un "che di altruistico" direttamente nella loro definizione, sono forme di convenienza reciproca (altruiste non secondo l'accezione comune che abbiamo di altruismo, ribadisco che non si tratta di una questione morale) ma che comunque rientrano nella definizione di altruismo data all'inizio.

Un'ulteriore motivo di scalpore suscitato dalle idee di Dawkins interviene a questo punto:

"I replicatori che sopravvissero furono quelli che si costruirono macchine di sopravvivenza in cui vivere. Le prime consistevano probabilmente di un semplice rivestimento protettivo, ma con il graduale aumento della difficoltà della vita, a

causa dell'insorgere di nuovi rivali dotati di macchine da sopravvivenza migliori e più efficaci, queste divennero sempre più grandi ed elaborate, in un processo cumulativo e progressivo. [...] Adesso si trovano in enormi colonie, al sicuro all'interno di robot giganti, fuori dal contatto con il mondo esterno, con il quale comunicano in modo indiretto e tortuoso a distanza. **Essi si trovano dentro di voi e dentro di me, ci hanno creato, corpo e mente e la loro conservazione è lo scopo ultimo della nostra esistenza.**" [Dawkins, "Il Gene Egoista"]

In sostanza per Dawkins il comportamento altruista è imprescindibilmente legato a quello egoista, nel senso che l'altruismo è una scelta *tattica*, non strategica dell'egoismo; noi siamo controllati dai nostri geni, il cui interesse principale è sopravvivere sotto forma di copie. Volendo banalizzare, è per questo motivo che una madre si prodiga nelle cure parentali per il proprio cucciolo e non per quello di un altro animale, infatti così facendo garantisce la sopravvivenza del 50% del suo patrimonio genetico.

Credo che a questo proposito sarà fondamentale il progetto *Encode* (che si occupa di trovare i meccanismi tramite i quali il DNA fa sviluppare il nostro organismo e lo controlla), insieme agli ulteriori sviluppi della teoria dei giochi, in grado di assicurare una maggiore dinamicità e di riuscire a descrivere in modo più accurato quei fenomeni come la mutazione e la deriva genica.

Citazioni da “Evolution and Theory of Games”

(*1) Una supposizione centrale nella teoria dei giochi classica è che i giocatori si comporteranno in modo razionale, e in relazione a qualche criterio di interesse privato. Una supposizione del genere sarebbe chiaramente fuori luogo in un contesto evolutivo. Il criterio di razionalità è quindi sostituito da quello di dinamica e stabilità di una popolazione, e il criterio di interesse privato da quello di fitness darwiniana.

(*2) Una strategia è un fenotipo caratteriale; cioè è una descrizione di cosa farà un individuo in qualsiasi situazione si possa trovare. Una ESS è una strategia tale che, se adottata da tutti i membri di una popolazione, nessuna strategia mutante potrà invadere la popolazione sotto l'influenza della selezione naturale. Il concetto è esposto in termini di strategia perché ha origine in una situazione di comportamento animale. L'idea di base comunque può essere applicata ugualmente bene a qualsiasi tipo di variazione fenotipica, a tal punto che la parola “strategia” può essere sostituita da “fenotipo”; per esempio, una strategia può essere la crescita di una pianta, l'età della prima riproduzione, o il numero di discendenti per genitore.

(*3) Le caratteristiche essenziali di questo modello sono che la popolazione sia infinita, la riproduzione asessuale, e che le dispute abbiano luogo tra due contendenti che non appaiano eccessivamente diversi ai loro stessi occhi prima che inizi il confronto.

Bibliografia

- Dawkins R. (1989), "Il gene egoista", Milano: Mondadori
- Dennet D. C. (2004) "L'evoluzione delle libertà" Milano: Cortina Editore
- Gibbons R. (1994) "Teoria dei giochi", Bologna: Il mulino; Hemel Hempstead: Prentice hall international, trad. di Luigi Brighi
- Maynard Smith J. (1982) "Evolution and the Theory of Games" Cambridge: Cambridge University Press
- Patrone F. (Professore Ordinario di Teoria dei Giochi, Dipartimento di Ingegneria della Produzione Termoenergetica e Modelli Matematici (DIPTM)) e Capocaccia Orsini L. "Predatori, Prede, e la Teoria matematica dei Giochi"
- "Evolutionary Game Theory" Stanford Encyclopedia of philosophy; (<http://plato.stanford.edu/entries/game-evolutionary/>)
- Turner E. P. (2003) "A Virus Booster for Game Theory" (<http://www.yale.edu/turner/publications/p12.pdf>), American Society of Microbiology News 69(6):289-295
- Le immagini sono tratte da <http://plato.stanford.edu/entries/game-evolutionary/> e <http://www.yale.edu/turner/publications/p12.pdf>