

L'evoluzione della cooperazione: oltre il dilemma del prigioniero

Sergio Beraldo

Università degli studi di Napoli "Federico II"

25/XI/09 – Università degli Studi di Torino e ICER

Una premessa fondata su tre citazioni (tanto per non sbagliare)

- "Evolution is based on a fierce competition between individuals and should therefore reward only selfish behaviour...yet we observe cooperation on many level of biological organization. Genes cooperate in genomes. Chromosomes cooperate in eukaryotic cells. Cells cooperate in multicellular organisms. There are many example of cooperation among animals. Humans are the champions of cooperation...cooperation is the decisive organizing principle of human society. The question of how natural selection can lead to cooperative behaviour has fascinated evolutionary biologists for several decades" (Nowak, *Science*, 2006);
- "Human societies...are based on a detailed division of labour and cooperation between genetically unrelated individuals in large groups", (Fehr&Fischbacher, *Nature*, 2003);
- "The evolution of cooperation among non-related individuals is one of the fundamental problems in biology and social sciences.", (Hauert et al., *Science*, 2002);

Il consueto schema di riferimento (dilemma del prigioniero)

		Giocatore 2	
		Cooperare	Non Cooperare
Giocatore 1	Cooperare	1,1	9,0
	Non Cooperare	0,9	5,5

Può emergere la cooperazione in un ambito soggetto a pressioni evolutive?

- M. Nowak (Science, 2006) discute cinque possibili meccanismi alla base dell'emergere della cooperazione in interazioni del tipo DP:
- Reciprocità diretta;
- Reciprocità indiretta;
- Reciprocità di network;
- Selezione parentale (kin selection);
- Selezione di gruppo;
- Nowak (2006) dimostra che in ciascuno di questi casi la cooperazione emerge se il rapporto costo-beneficio dell'atto cooperativo non supera una certa soglia;

Reciprocità diretta: se mi gratti la schiena puoi saltarmi in groppa

- Trivers, *The Quarterly Review of Biology*, (1971).
- Si supponga un'interazione ripetuta tra gli stessi due individui - Folk Theorem;
- Nowak (2006) → probabilità di un ulteriore incontro tra gli stessi due individui > Costo/Beneficio atto cooperativo;

Reciprocità diretta - Criticità

- Evidenza sperimentale: gli individui cooperano anche nell'ambito di interazioni non ripetute o nell'ultimo round di un gioco ripetuto (Gintis & Bowles, 2003);
- Nella primitiva condizione dell'uomo sarebbe stato facile sfuggire alla punizione aggregandosi ad un diverso gruppo (Gintis and Bowles, 2003);
- C'è scarsa evidenza che la cooperazione in natura (uomo escluso) si basi su meccanismi di reciprocità diretta (Silk, 2005; Fehr & Fischbacher, 2003);
- Il folk theorem non si estende in modo diretto da un gruppo di due ad un gruppo di n persone (il problema della cooperazione riguarda ovviamente anche la cooperazione tra gruppi estesi – es: fornitura di beni pubblici – difesa dai nemici);

Reciprocità diretta -Criticità

- Il numero delle defezioni accidentali cresce con n ; la frequenza di questi tremori fa crescere in modo drammatico il costo relativo alla punizione dei non cooperatori;
- La probabilità che un numero sufficiente di individui sia sufficientemente forward-looking decresce al crescere di n (Bowles & Gintis, 2003; Beraldo & Turati, *forthcoming*);
- Al crescere di n diviene più problematico punire i non cooperatori (s.o f. r. problem);

Reciprocità indiretta: vengo al tuo funerale così gli altri verranno al mio

- Caratteristiche principali dei modelli: interazione diadica; l'atto cooperativo è osservato da un sottoinsieme della popolazione; reputazione; lavori teorici ed empirici mostrano che gli individui più propensi a cooperare sono coloro per cui è più alta la probabilità di avvantaggiarsi della cooperazione altrui;
- Probabilità che la propria disposizione a cooperare divenga nota $> C/B$;
- Reciprocità indiretta: sostanziali capacità cognitive; linguaggio;

Selezione parentale: salterò nel fiume per salvare 2 fratelli (oppure 8 cugini)

- Hamilton, *Journal of Theoretical Biology*, 1964; la selezione naturale favorisce la cooperazione se l'autore ed il beneficiario dell'atto cooperativo sono geneticamente affini;
- Hamilton's rule: coefficiente di affinità genetica (probabilità di condividere un gene) $> C/B$;
- Dato che ciò si verifica con diversa probabilità per un fratello ed un cugino, il biologo J.B.S.Haldane (pare fosse al Pub, probabilmente illuminato dai fumi dell'alcool): "Salterò nel fiume per salvare due fratelli oppure otto cugini";
- Il gene egoista (Richard Dawkins, 1976);
- Non spiega gli atti cooperativi tra individui non geneticamente affini;

Reciprocità di network – Selezione di gruppo

- Reciprocità di network: i cooperatori possono prevalere se formano clusters;
- Selezione di gruppo: un gruppo di cooperatori si garantisce maggior successo di un gruppo di non cooperatori;

Nel complesso

- Nessuna delle precedenti ipotesi spiega l'emergere della cooperazione senza lasciar cadere l'una o l'altra delle due seguenti ipotesi:
 - Popolazioni well-mixed (uguale probabilità di interagire con un qualsiasi altro individuo);
 - Memoria della storia passata del gioco
-
- Spiegare l'emergere della cooperazione in popolazioni well-mixed dove gli individui agiscono in condizioni di anonimità è un problema di interesse sia per la biologia evolutiva che per l'economia (in generale per le c.d. behavioural sciences);

Ulteriori ipotesi

- **Avere una barba verde è vantaggioso** (Dawkins, 1982; Riolo et al., *Nature*, 2001) – evidenza limitata (Keller and Ross, *Nature*, 1998 – *Una barba verde nelle formiche rosso fuoco*), nessuna generale applicabilità (Fehr and Fischbacher, A&K, 2005);
- **Partecipazione volontaria al gioco** (Schuessler, 1989; Tullock, 1985; Hauert et al., 2002; 2007): nessuna importanza pratica in interazioni diadiche se la defezione è una strategia dominante;

Oltre il dilemma del prigioniero

- Trascurando quelle situazioni in cui la cooperazione è molto più semplice da realizzare, il dilemma del prigioniero fornisce un quadro dell'interazione umana e non-umana davvero pessimistico (e non realistico); ciò è incompleto teoricamente e pericoloso socialmente (Worden and Levin, *Journal of Theoretical Biology*, 2007)

Modi alternativi di strutturare la cooperazione – Snowdrift game (R. Sugden, 1986)

V → beneficio di superare il cumulo di neve;

C_1 → costo di spalare da solo;

C_2 → costo di spalare in due

Giocatore 1

Anche se si è sicuri che l'altro giocatore non coopererà è comunque meglio cooperare

Giocatore 2

	Spalare	Non Spalare
Spalare	$V - C_2, V - C_2$	$V - C_1, V$
Non Spalare	$V, V - C_1$	0,0

Modi alternativi di strutturare la cooperazione – Caccia al cervo

- In un nota pagina del *Discorso sull'origine e i fondamenti della disuguaglianza fra gli uomini*, J. J. Rousseau (1755) descrive una primordiale condizione di brutalità in cui l'agire è determinato solo dai propri immediati istinti di conservazione, ed in cui:

“se si trattava di prendere un cervo, ognuno era senz'altro convinto di dovere allo scopo tenere fedelmente il proprio posto; ma, se una lepre si trovava a passare a tiro di uno di loro, non c'è da dubitare che questo la inseguisse senza scrupolo e che, raggiunta la sua preda, ben poco si curasse di far perdere la loro ai suoi compagni”

Modi alternativi di strutturare la cooperazione – Caccia al cervo

		Giocatore 2	
		Lepre	Cervo
Giocatore 1	Lepre	2,2	2,0
	Cervo	0,2	3,3

Il suricata

- Mammifero appartenente all'ordine dei carnivori;

Stare di guardia, emettendo segnali di allarme al presentarsi di un predatore è efficiente se lo stomaco è pieno e nessun altro animale è di guardia (Clutton-Brock et al., *Science*, 1999);

Tim Clutton Brock, *Science*, 2002 → molte attività apparentemente cooperative sono la risposta razionale di individui interessati alla sola propria sopravvivenza (beneficiano in realtà l'individuo che le pone in essere);



Prendendo il toro per le corna

- Nel dilemma del prigioniero vi è la possibilità di comportarsi in modo pro-sociale o anti-sociale; non in modo asociale; La partecipazione volontaria aggiunge questo tipo di strategia, che acquista senso solo se la non-cooperazione non è una strategia dominante;
- Hauert et al., *Science*, (2002, 2007) → Public good game → ampiezza del gruppo N ; contributo dei cooperatori moltiplicato per $r < N$; con molti non cooperatori, aumenta il numero di coloro che non partecipano al gioco; $r > N$ ed il dilemma scompare;
- Critiche (Beraldo & Sugden, 2009) → Non si applica alle interazioni diadiche; r è fisso; payoff medio dei cooperatori = 0;

Beraldo & Sugden (2009)

- Differenze individuali nel bisogno di risorse ottenibili attraverso uno sforzo comune;
- “in humans various studies find outcome of Prisoner’s dilemma to depend on subject to subject variation... Among animals, we expect similar variation to be dependent on expected reproductive consequences of certain outcomes, which are of more or less value to individuals depending on their size, age, sex, health, condition, social status, coalition membership, expected life span, available mates, food availability and so on.” , Johnson et al, BioMed Central, 2002;
- Se i guadagni della cooperazione sono sufficientemente elevati, può valere la pena di azzardare la cooperazione, rischiando di essere sfruttati;
- Il modo più naturale è quello di consentire che i payoff della cooperazione varino in modo casuale;
- Evidenza disponibile → interazione umana (J. Henrich et al., *AER*, 2001) interazione non umana (Stephens et al., *Science*, 2002): quanto più alti sono i payoff della cooperazione, tanto più elevata è la frequenza con cui la cooperazione si realizza;

Beraldo & Sugden (2009)

Giocatore 2

		N	C	D
Giocatore 1	N	0, 0	0, 0	0, 0
	C	0, 0	x_i, x_j	$-b, a$
	D	0, 0	$a, -b$	$-c, -c$

Beraldo & Sugden

- Se $\Pr\{X > ab/c\} > 0$, esiste almeno un equilibrio in cui C è giocato con probabilità positiva;
- La cooperazione paga;
- Gli equilibri sono caratterizzati da stabilità evolutiva;

E quindi uscimmo a riveder le stelle (meglio che sempre caro mi fu quest'ermo colle)

- Non esiste una ipotesi preferenziale per giustificare l'emergere della cooperazione;
- In alcuni contesti i meccanismi basati sulla reciprocità o sulla selezione parentale sono validi;
- Il modello di Beraldo & Sugden è multi scopo; spiega la cooperazione in contesti caratterizzati da anonimità e popolazioni well-mixed, senza ricorrere alla reciprocità, alla benevolenza o al timore di sanzioni; pone in evidenza una fondamentale caratteristica della cooperazione: il rischio; trova inoltre applicazione in contesti caratterizzati da ipotesi meno severe;

**Per vostra fortuna ho
finito. Grazie.**

**Mi ricorderò della
benevolenza che avete
mostrato nei miei riguardi.**