

TEORIA MATEMATICA DEI GIOCHI ED EVOLUZIONE

Può la teoria matematica dei giochi spiegare comportamenti paradossali nei processi evolutivi?

Lucia Pusillo

Dipartimento di Matematica dell' Università di Genova,
via Dodecaneso 35, 16146 Genova.

La teoria dei giochi si applica più facilmente alla biologia che al comportamento economico per cui invece è stata inventata.

Ci sono due motivi per questo: il primo è che la teoria richiede che i valori di differenti risultati possano essere misurati su una singola scala, e nelle applicazioni umane questa misura è ottenuta con un concetto artificiale che è la funzione di utilità.

In biologia il benessere darwiniano fornisce una scala unidimensionale.

Il secondo e forse più importante motivo nel cercare la soluzione di un gioco è il concetto della razionalità umana che qui 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.

La nozione più accreditata di soluzione per giochi non cooperativi è la nozione di equilibrio di Nash.

Se indichiamo con X e Y gli spazi delle strategie dei due giocatori, ricordo che una coppia di strategie $(\bar{x}, \bar{y}) \in X \times Y$ è un equilibrio di Nash (brevemente NE) se

$$u_1(\bar{x}, \bar{y}) \geq u_1(x, \bar{y}) \quad \forall x \in X,$$

$$u_2(\bar{x}, \bar{y}) \geq u_2(\bar{x}, y) \quad \forall y \in Y$$

Ciascun organismo animale e vegetale sceglie un'azione da un insieme ammissibile B che si chiama anche spazio delle strategie.

L'essere sceglie una strategia (cioè una azione) non coscientemente ma seguendo delle leggi di ereditarietà oppure leggi dovute alla mutazione.

La funzione di utilità, misurerà il successo riproduttivo futuro o una qualche abilità della specie per la sopravvivenza.

Da notare che se un'azione, cioè un comportamento, risulta nocivo per il singolo organismo animale o vegetale, ma risulta utile per il processo riproduttivo, allora viene favorito dalle leggi dell'evoluzione e spiegato in termini di Teoria dei Giochi come un equilibrio evolutivamente stabile (cioè deriva da azioni ESS).

Un esempio può essere fornito dalla coda del pavone. Come è noto questa è nociva per il singolo animale perchè ne fa facile vittima di un predatore, ma è utile per la sua specie perchè serve per attirare il partner e quindi prelude ad un successo riproduttivo futuro, pertanto la coda sarà favorita dall'Evoluzione e secondo la Teoria dei Giochi è un equilibrio evolutivo

Tutto questo può essere espresso mediante un gioco simmetrico che scriverò come una quadrupla

$$G = (B, B, u_1, u_2)$$

dove B è lo spazio delle strategie del giocatore I e del giocatore II, u_1, u_2 sono le funzioni di utilità dei due giocatori.

Supponiamo inoltre che il gioco sia simmetrico cioè $u_1(a, b) = u_2(b, a)$,

Il seguente gioco, noto anche come DILEMMA DEL PRIGIONIERO, è simmetrico nel senso detto:

4 4	0 5
5 0	1 1

Il gioco del PARI/DISPARI

1 - 1	-1 1
-1 1	1 - 1

Candidato per un equilibrio evolutivo è una coppia di azioni in $B \times B$ cioè una coppia (\tilde{x}, \tilde{x}) .

La nozione di equilibrio è data pertanto in modo tale che in quello stadio l'organismo compie un'azione e nessun mutante può invadere la popolazione.

Più precisamente l'idea di equilibrio è che il processo evolutivo trasforma una piccola frazione della popolazione in mutanti che seguono una strategia b scelta nell'insieme delle strategie B .

Va osservato che tra una mutazione e l'altra possono passare anche migliaia di anni.

In un equilibrio un mutante deve ottenere un payoff atteso più piccolo di quello che ottiene un non mutante.

Supponiamo che una percentuale di ϵ individui mutanti ($\epsilon > 0$) compiano l'azione b , mentre gli altri compiono l'azione b^* , allora deve risultare che il payoff atteso di un mutante deve essere più piccolo del payoff atteso di un non-mutante, se b^* è la strategia di equilibrio dovrà essere:

$$(1 - \epsilon)u(b, b^*) + \epsilon u(b, b) < (1 - \epsilon)u(b^*, b^*) + \epsilon u(b^*, b)$$

per ogni $\epsilon > 0$ e sufficientemente piccolo.

Da questa relazione usando vari teoremi di Analisi Matematica si perviene all'equilibrio di strategie evolutivamente stabili

Infatti la disuguaglianza scritta equivale a 1) e 2):

1) $u(b, b^*) < u(b^*, b^*)$ se $b \neq b^*$

2) se $u(b, b^*) = u(b^*, b^*)$ allora $u(b, b) < u(b^*, b)$

Dato un gioco $G = (B, B, u_1, u_2)$ simmetrico a due giocatori, una strategia evolutivamente stabile (brevemente diremo una ESS di G) è una azione $b^* \in B$ tale che:

- (b^*, b^*) è un equilibrio di Nash del gioco e $u(b, b) < u(b^*, b)$ per ogni b miglior risposta a b^* con $b \neq b^*$.

Esempio FALCHI/COLOMBE:

	C	F
C	$1/2, 1/2$	$0, 1$
F	$1, 0$	$(1 - c)/2, (1 - c)/2$

Usando dei concetti matematici quali:

- funzione a valori reali
- massimi e minimi per funzioni a valori reali
- multiapplicazione
- disequazioni
- monotonia cioè crescita e decrescenza per una funzione reale

si perviene al seguente risultato:

– Se $c \leq 1$ esiste un solo equilibrio evolutivamente stabile (F, F) e questo ci dice che se il costo della lotta è piccolo, allora si comporteranno entrambi da aggressori (strategia F) e gli altri comportamenti tenderanno ad estinguersi

– Se $c > 1$ (cioè il costo della lotta è elevato rispetto al valore della preda) solo

$(1 - 1/c, 1 - 1/c)$ è un equilibrio evolutivo quindi solo questo comportamento tenderà ad affermarsi nel corso dell'evoluzione e gli altri tenderanno a scomparire.

Può la teoria matematica dei giochi spiegare comportamenti paradossali nei processi evolutivi?

Quanto vi racconterò, è contenuto in parte in un interessante articolo di Michael Mesterton Gibbons e Eldridge S.Adams (il primo professore di Matematica all'Università di Stato della Florida e il secondo ricercatore al Dipartimento di Ecologia e Biologia Evoluzionistica all'Università del Connecticut).

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 comportamenti che possono abbassare la 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.

Questa ipotesi fu dapprima respinta dagli studiosi perchè andrebbe contro il principio che l'evoluzione dovrebbe favorire i segnali che costano meno fatica per gli animali.

Per studiare e risolvere tali questioni ci si basa sempre più sulla collaborazione tra biologi e matematici attraverso degli strumenti analitici chiamati *giochi* e oggetto di studio della

Teoria matematica dei giochi

ESEMPI: **Gioco della guerra di logoramento**

Nel *gioco della guerra di logoramento* i giocatori conoscono solo la propria forza e una strategia è una porzione delle riserve iniziali che l'animale è disposto a spendere in una lotta prolungata per conquistarsi un sito.

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

Tutte queste ipotesi ci permettono di individuare lo spazi delle strategie e la funzione di utilità.

se vogliamo costruire un modello su questo esempio, abbiamo bisogno di due parametri: c , R .

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

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

La funzione di utilità:

$$u(x, y) = \begin{cases} R(1 - x) & \text{se } \frac{x}{y} \leq \frac{1 - c}{1 + c} \\ R(1 - x) + a(x, y) \frac{1 - R + Rx}{4c^2} - \frac{y}{4c^2} b(x, y) & \text{se } \frac{1 - c}{1 + c} \leq \frac{x}{y} < 1 \\ 1 - y & \text{se } \frac{x}{y} \geq \frac{1 - c}{1 + c} \\ 1 - y + g(x, y) \frac{R - Rx - 1}{4c^2} + \frac{y}{4c^2} d(x, y) & \text{se } 1 \leq \frac{x}{y} \leq \frac{1 - c}{1 + c} \end{cases}$$

dove:

$$c \in [0, 1]$$

$$R \in [0, 1]$$

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

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

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

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

Si dimostra con tecniche matematiche che tengono conto del concetto di integrale 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% delle proprie energie, questo è un comportamento paradossale tanto più perché si può dimostrare che l'equilibrio evolutivo associato è sempre non efficiente.

Altri esempi in cui il comportamento paradossale degli animali può essere interpretato come una strategia evolutivamente stabile sono:

gioco della minaccia dei granchi

il *bluff* che si osserva in una specie di ragno messicano l'*Oecobius civitas*.

Conclusioni: il valore della Teoria Matematica dei Giochi

I modelli della teoria dei giochi hanno il merito di suggerire dei modi per verificare nuove idee.

I "giochi" hanno valore proprio perchè ci permettono di verificare con calcoli precisi la logica delle nostre argomentazioni.

È vero che i comportamenti descritti non sono frequenti in natura (l'effetto domino è stato osservato solo nell'Oecobius Civitas), ma sono i comportamenti strani ad attirare la nostra attenzione...e in questo senso la **Teoria dei giochi** facendo uso di una bella e profonda **matematica** si dimostra molto utile nello studio del comportamento animale.