

Systema Naturae, 2002, Vol. 4, pp. 109-140

FENOMENI SPETTACOLARI E LIMITI ALLA RAZIONALITÀ NELL'EVOLUZIONE GENETICA E CULTURALE

Stefano Ghirlanda*‡, Carl-Adam Wachtmeister*,
Magnus Enquist*, Anthony Arak†
* *Zoologiska Institutionen, Stockholms Universitet*
† *Archway Engineering(UK) Ltd.*

‡Corrispondenza: Stefano Ghirlanda
Zoologiska Institutionen, Stockholms Universitet
Svante Arrheniusvägen 14, S-106 91, Stockholm, Sweden
e-mail stefano@zool.su.se

Sommario

Sviluppando una lunga ma spesso ignorata tradizione di ricerca, criticiamo l'assunto secondo il quale il comportamento animale ed umano è comprensibile in termini di scelte "razionali", cioè tali da massimizzare, per esempio, il successo riproduttivo o il profitto individuale. Il vantaggio pratico di tale ipotesi è che il comportamento razionale può essere predetto dalla teoria dei giochi (o della "scelta razionale") senza riferimenti espliciti a come la razionalità possa essersi evoluta. Tale metodo di analisi è oggi dominante in biologia evolutiva, in economia ed in altre discipline. D'altra parte, la comprensione di comportamenti non razionali richiede una dettagliata analisi della dinamica evolutiva e dei processi cognitivi animali ed umani, campi meno ben compresi. Considerando un semplice modello di comunicazione, mostriamo che solo in casi estremamente idealizzati l'evoluzione perviene ad uno stato di equilibrio in cui gli individui si comportano razionalmente. In casi realistici il processo evolutivo rimane in uno stato di non-equilibrio in cui strategie non razionali sempre diverse si avvicendano ininterrottamente. Questa conclusione è valida nei casi in cui: 1) vi è conflitto tra le parti in gioco, e 2) le interazioni tra le parti sono in grado di influenzare le decisioni individuali. Se tali effetti di non-equilibrio si riveleranno importanti, la

nostra comprensione dei sistemi di comunicazione inter- ed intra-specifica potrebbe risultare grandemente modificata. Concludiamo discutendo alcune previsioni che già oggi si possono trarre sul comportamento animale, la cultura umana, e la probabile mancanza di significato di molti comportamenti e rituali, sia animali che umani. Tali previsioni riguardano fenomeni oggi solitamente interpretati attraverso modelli di scelta razionale (per esempio la comunicazione tra potenziali partner), ed anche tradizionalmente restii ad esser interpretati in tal modo (per esempio l'effetto della pubblicità sulle scelte dei compratori).

Introduzione

Sia nel mondo animale che tra le culture umane osserviamo fenomeni spettacolari emergere dalle interazioni tra individui: dalla diversità di suoni in una foresta tropicale ad un prato in fiore, dalla musica barocca al tifo durante una partita di calcio. Studi recenti suggeriscono che questi fenomeni non possono essere compresi all'interno di uno dei paradigmi che ha dominato l'analisi del comportamento fino ad oggi. Lo chiamiamo il "paradigma della razionalità", secondo cui ogni comportamento può essere spiegato dall'ipotesi che gli individui agiscono coerentemente nel modo migliore per il conseguimento di un obiettivo. Per esempio, in biologia evolutiva ci si attende che gli animali massimizzino il proprio successo riproduttivo, ed in economia si assume spesso che gli esseri umani massimizzino i propri profitti. Queste idee sono così radicate che a quasi ogni comportamento o tratto individuale cerchiamo di dare un significato in termini di massimizzazione di qualcosa. In particolare, nello studio della comunicazione animale ed umana si cercano spiegazioni razionali sia per i segnali usati per comunicare che per le decisioni successive la ricezione di tali segnali. In biologia ed economia lo studio del comportamento razionale è stato formalizzato matematicamente in termini di teoria dell'ottimizzazione (DeGroot, 1970; Stephen & Krebs, 1986) e di teoria dei giochi (Maynard Smith, 1982; Fudenberg & Tirole, 1992). In altre scienze prevale la nozione più generica che il comportamento abbia un "fine ultimo" o un "significato". Un esempio sono le spiegazioni date dagli antropologi al significato di simboli e rituali umani (Des Chene, 1996). L'accettazione del paradigma della razionalità è stata favorita da ragionamenti tipici della biologia evolutiva: le strategie di comportamento

che producono più discendenti diventano, tipicamente, più comuni a discapito di altre strategie. Nel corso dell'evoluzione ci si attende perciò l'avvicinarsi di diverse strategie, fino al raggiungimento di un equilibrio in cui nessuna strategia è in grado di produrre più discendenti di quella in uso. Gli individui che adottano tale strategia sono razionali nel senso che agiscono nel modo migliore per massimizzare il proprio successo riproduttivo. Una importante conseguenza è che, quando un processo evolutivo ha raggiunto l'equilibrio, è possibile predire il comportamento animale semplicemente calcolando il modo migliore di agire, senza dover considerare la dinamica evolutiva o quali strategie siano effettivamente esistite prima del raggiungimento dell'equilibrio (Maynard Smith, 1982; Parker & Maynard Smith, 1990; Grafen, 1991). Ciò semplifica grandemente i nostri ragionamenti teorici e lo studio degli adattamenti animali. Allo stesso modo, l'analisi delle interazioni umane può essere semplificata dall'ipotesi che gli esseri umani agiscono razionalmente (Fudenberg & Tirole, 1992; Rubinstein, 1998). Nonostante il suo successo, pratico ed epistemologico, il paradigma della razionalità è stato criticato per diversi motivi. Per esempio, i meccanismi di comportamento non evolvono liberamente, ma sono soggetti a vincoli che possono rendere impossibile la strategia migliore (Simon, 1955, 1956; Maynard Smith, 1978; Gould & Lewontin, 1979; Binmore, 1987; Rubinstein, 1998). Inoltre, lo sviluppo degli adattamenti richiede tempo (Maynard Smith, 1987) e può non essere compatibile con le basi genetiche del comportamento (Karlin, 1975) o con la dinamica del processo evolutivo (Lande, 1981; Eshel, 1982; Diechman & Law, 1996).

Qui consideriamo un altro serio attacco al paradigma della razionalità, che emerge dallo studio della comunicazione animale. Tale ricerca ha una lunga storia, che comincia nel XIX secolo con lo studio della selezione sessuale (Darwin, 1871) e del mimetismo (Bates, 1862). Più tardi, basandosi su numerosi studi comparativi, gli etologi "classici" scoprirono che l'evoluzione dei comportamenti usati nella comunicazione segue un itinerario ben preciso (Lorenz, 1941; Tinbergen, 1952; Cullen, 1966; Hinde, 1970; Eibl-Eibesfeldt, 1975), cui si diede il nome di "ritualizzazione" (Huxley, 1923, 1966): i segnali evolvono da comportamenti preesistenti attraverso trasformazioni quali semplificazione, ripetizione e stereotipia (Tinbergen, 1952; Eibl-Eibesfeldt, 1975). L'etologia classica non ha però elucidato pienamente le cause evolutive della ritualizzazione, cercando di giustificare comportamenti anche estremamente complessi e dispendiosi (come molti

rituali di corteggiamento) attraverso la sola necessità dell'emittente il segnale di comunicare in modo affidabile il proprio stato al ricevente. La possibilità di conflitti d'interesse tra emittente e ricevente non era considerata. Tali conflitti divennero ovvi quando la teoria dei giochi fu applicata alla biologia intorno al 1970 (Maynard Smith, 1982).

Gli etologi classici avevano anche scoperto il fenomeno della "supernormalità", cioè l'esistenza di segnali non usati in natura e tuttavia capaci di suscitare reazioni ancora più forti degli stimoli naturali. La scoperta di queste "preferenze nascoste" dei riceventi non fu però collegata alla ritualizzazione. Dopo l'avvento della teoria dei giochi in biologia, si capì presto che tali preferenze potrebbero essere sfruttate dall'emittente in situazioni di conflitto, fino al punto di condizionare la direzione dell'evoluzione (Staddon, 1975; O'Donald, 1977; Dawkins & Krebs, 1978, 1979).

Queste intuizioni sono state sviluppate sia in teoria (West-Eberhard, 1979; Andersson, 1980; Krebs & Dawkins, 1984; Leimar et al. 1986; ten Cate & Bateson, 1988; Ryan, 1990; Guilford & Dawkins, 1991; Endler, 1992; Enquist & Arak, 1993; Arak & Enquist, 1995) sia in pratica (Burley et al., 1982; Ryan, 1990; Basolo, 1990), ma questi lavori si sono trovati in minoranza rispetto alla ricerca di esiti razionali per l'evoluzione dei comportamenti sociali.

Nel seguito cerchiamo di organizzare e sviluppare queste intuizioni e dati empirici, e concludiamo che sono rilevanti per la comprensione di tutti i casi in cui le interazioni tra individui influenzano il comportamento e in cui gli interessi individuali non sono coincidenti. In queste condizioni è più appropriato considerare ogni strategia come una tappa temporanea di una "corsa evolutiva" (Dawkins & Krebs, 1978), invece che il punto d'arrivo stabile predetto dalla teoria dei giochi.

Il processo evolutivo si manterrebbe quindi fuori dall'equilibrio, fatto che potrebbe essere responsabile di gran parte della ricchezza che osserviamo nel comportamento sociale degli animali e degli esseri umani. Questa potrebbe essere un'interpretazione unificata di fenomeni spettacolari, quali la coda del pavone e le belle arti, che risultano difficili da interpretare come razionali.

Un problema per la teoria dei giochi

Il gioco della presenza

I problemi della teoria dei giochi come teoria del comportamento possono essere esemplificati da un semplice modello di comunicazione tra due giocatori, l'emittente ed il ricevente il segnale. L'emittente può essere o presente ($\nu = 1$) o assente ($\nu = 0$). Il ricevente, basandosi sulla presenza o assenza dell'emittente decide di compiere un investimento di entità $x \geq 0$. Se l'emittente è presente, tale investimento reca al ricevente un beneficio che dapprima cresce e poi decresce con x . Il beneficio che l'emittente trae dall'investimento del ricevente è invece sempre crescente con x . Se l'emittente è assente, un investimento $x > 0$ è sempre nocivo per il ricevente, mentre l'emittente non trae né costi né benefici. Questo gioco è un modello di un tipo molto diffuso di interazione. Per esempio, una femmina deve decidere se e quanto investire nella riproduzione basandosi sulla presenza o assenza di un maschio. Si noti che gli interessi dei giocatori possono non essere in completo accordo. Per esempio, la femmina può aver bisogno di tempo per valutare se il maschio è intenzionato ad aiutarla anche dopo l'accoppiamento (in specie con cure parentali), mentre il maschio beneficia dall'accoppiarsi il più presto possibile, indipendentemente dalle proprie intenzioni (Watchmeister & Enquist, 1999, 2000). Oppure, un compratore deve decidere di quanta merce abbia effettivamente bisogno, mentre il venditore vuole sempre venderne il più possibile. Un caso particolare di tale gioco può essere scritto come segue:

$$b_e(x) = \begin{cases} 0 & \nu = 0 \\ x & \nu = 1 \end{cases} \quad (1)$$

$$b_r(x) = \begin{cases} -x & \nu = 0 \\ x^2 - x & \nu = 1 \end{cases}$$

in cui b_e è il beneficio dell'emittente e b_r il beneficio del ricevente. Poiché abbiamo assunto (deliberatamente) che solo il ricevente può decidere come comportarsi, il gioco può essere risolto semplicemente massimizzando il beneficio del ricevente. La strategia ottimale per il ricevente è di investire

$x=1/2$ se l'emittente è presente e di non investire nulla se l'emittente è assente. Tale soluzione è un cosiddetto "equilibrio di Nash", cioè non esiste strategia di comportamento migliore (Fudenberg & Tirole, 1992). Inoltre, tale strategia è "evolutiveamente stabile" in una popolazione di riceventi, cioè i riceventi che deviano dall'investimento ottimale (a causa di mutazioni genetiche) vengono eliminati dalla selezione naturale ed i loro geni non si diffondono nella popolazione.

Questo gioco può sembrare così banale da non giustificare un'analisi formale. Invece esemplifica chiaramente alcuni problemi che affliggono potenzialmente l'intera applicazione della teoria dei giochi al comportamento:

1. In realtà, l'informazione sulla presenza o assenza dell'emittente non è data al ricevente, ma deve essere inferita basandosi sullo stato degli organi di senso (Fig. 1). In altre parole, la presenza o l'assenza dell'emittente è rilevata da un meccanismo che reagisce all'energia che arriva agli organi di senso (per esempio, luci o suoni). Il problema del ricevente non è affatto semplice, poiché l'emittente dev'essere riconosciuto anche se visto da diversi angoli e distanze, in diverse condizioni di illuminazione e contro diversi sfondi.
2. L'emittente potrebbe cambiare il suo aspetto, e poiché diversi aspetti stimolano diversamente gli organi di senso, essi possono in principio suscitare reazioni affatto diverse (e non ottimali) nel ricevente. In teoria dei giochi si è soliti restringere, consciamente o inconsciamente, il numero di strategie considerate, per esempio limitando il numero di possibili aspetti dell'emittente al minimo necessario per trasmettere l'informazione in questione, oppure limitando ad una sola dimensione lo spazio degli aspetti possibili.
3. In teoria dei giochi le strategie possibili sono fissate all'inizio del gioco, mentre l'evoluzione è un processo di continuo cambiamento in cui nuove strategie divengono possibili come risultato dell'evoluzione stessa.

Ci sono parecchi motivi per adottare queste ipotesi semplificatrici. Uno è di rendere possibile la trattazione matematica. Un altro è delimitare il numero delle soluzioni di un gioco, o di eliminare quelle considerate implausibili (van Damme, 1987). La seguente analisi mostra però che l'imposizione di queste restrizioni non è giustificata.

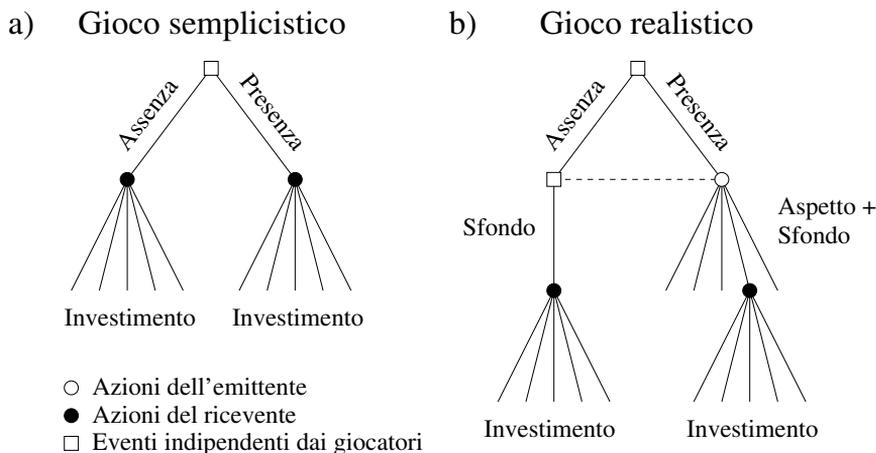


Figura 1: Rappresentazione del gioco della presenza (si veda il testo) mediante diagrammi ad albero, da leggersi dall'alto verso il basso. Ogni nodo del diagramma rappresenta uno stato del gioco, e le linee diramanti da esso le scelte possibili in quello stato. Per ogni nodo indichiamo a quale dei giocatori spetta agire (si veda la legenda). La figura paragona due modi di formulare il gioco: a) Nella formulazione tradizionale della teoria dei giochi si assume che il ricevente sappia se l'emittente è presente o assente. b) Nella formulazione realistica il ricevente deve inferire quest'informazione attraverso gli organi di senso, distinguendo l'emittente sullo sfondo dallo sfondo senza l'emittente. La linea tratteggiata indica appunto che il ricevente non sa con certezza in quale dei due nodi si trovi. Si noti che solo alcuni dei possibili aspetti dell'emittente sono rappresentati in figura. In realtà il numero di tali aspetti, e dei possibili sfondi, è infinito (lo stesso vale per i possibili investimenti del ricevente).

Una formulazione più realistica

Consideriamo ora una formulazione più realistica del gioco della presenza, in cui l'emittente può cambiare il suo aspetto (a causa di mutazioni casuali) e il ricevente può reagire diversamente ad ognuno degli aspetti dell'emittente (Fig. 1b). Anche le reazioni del ricevente sono soggette a mutazione, in modo che la sensibilità ai diversi aspetti dell'emittente può essere modificata col passare del tempo. Qual è il risultato? Nelle simulazioni svolte usando una popolazione di emittenti ed una popolazione di riceventi il gioco si

dimostra altamente dinamico (Fig. 2). Nella maggior parte delle simulazioni gli emittenti sono in grado di manipolare i riceventi ad investire più di $1/2$. Solo quando gli emittenti sono vincolati ad assumere un solo aspetto si trova un equilibrio stabile, corrispondente alla versione semplicistica del gioco (Fig. 1a). Quando il numero di aspetti possibili cresce, i riceventi sono sempre meno in grado di resistere alla manipolazione ed investono in sempre maggior misura. Ciò accade perché in ogni generazione gli emittenti usano solo una frazione degli aspetti possibili e le reazioni agli aspetti non usati non sono soggette a selezione naturale. Tali reazioni vanno quindi alla deriva a causa di mutazioni casuali, con l'effetto che le reazioni ad alcuni aspetti diventano maggiori di $1/2$. Se uno di tali aspetti compare nella popolazione degli emittenti, esso si diffonde rapidamente. A questo punto la selezione agisce sui riceventi in modo da neutralizzare l'effetto persuasivo del nuovo aspetto, riportando l'investimento verso $x=1/2$. Ma in ogni istante è probabile che esistano aspetti ancora non provati, o non usati per lungo tempo, che compaiono nella popolazione degli emittenti. Alcuni di questi saranno di grado di suscitare investimenti superiori a $1/2$. Si noti inoltre che con ogni probabilità gli emittenti non useranno sempre l'aspetto che sarebbe loro più vantaggioso, e quindi si comportano anch'essi irrazionalmente. Concludendo, una formulazione realistica del gioco della presenza esibisce una dinamica evolutiva molto diversa dalla versione semplicistica. Non esistono equilibri ed il gioco somiglia ad una corsa evolutiva in cui i giocatori si comportano irrazionalmente.

Instabilità d'interazione

I risultati appena esposti possono essere generalizzati a tutti i giochi con conflitto di interessi ed in cui i giocatori interagiscono direttamente. Ci riferiremo alla mancanza di equilibrio in tali giochi col nome di "instabilità d'interazione". È importante notare che tale instabilità non deriva da vincoli imposti ai giocatori. Nelle simulazioni descritte sopra la strategia ottimale è sempre disponibile. È invece la combinazione di reazioni subottimali in situazioni nuove e della creazione continua di tali situazioni che causa l'instabilità d'interazione.

Il conflitto d'interessi è necessario per l'instabilità poiché se gli interessi dei giocatori coincidono non c'è incentivo per la manipolazione. Entro certi limiti, ci aspettiamo che un aumento del conflitto d'interessi corrisponda

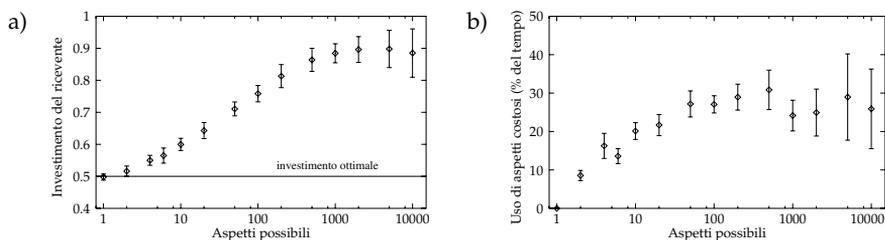


Figura 2 - Simulazioni del gioco della presenza realistico (Fig. 1b). a) Investimento medio da parte dei riceventi al variare del numero di possibili aspetti degli emittenti (media di 20 simulazioni per ogni punto). Al crescere di tale numero, l'investimento medio a cui i riceventi sono persuasi cresce (si parla in tal caso di "manipolazione" dei riceventi da parte degli emittenti). Ogni simulazione ha proceduto per 15000 generazioni; l'investimento medio è calcolato sulle ultime 10000 generazioni. Le barre verticali descrivono la fluttuazione osservata tra le simulazioni (deviazione standard). Tutte le simulazioni sono partite da un equilibrio di Nash in cui ogni emittente ha lo stesso aspetto, ed i riceventi reagiscono con l'investimento ottimale a tutti gli aspetti possibili. Tale equilibrio risulta stabile solo quando gli emittenti possono assumere un solo aspetto. Con due o più aspetti non esistono equilibri stabili: l'investimento fluttua e gli aspetti si rimpiazzano continuamente (l'aspetto più comune cambia ogni 100 generazioni circa). b) Uso di aspetti costosi in un secondo insieme di simulazioni in cui la metà degli aspetti comporta un costo per l'emittente. Gli aspetti costosi sono usati considerevolmente (le barre indicano l'errore standard). La manipolazione osservata è leggermente inferiore rispetto al caso precedente. Descrizione della dinamica evolutiva: ogni emittente può usare un aspetto a scelta tra n disponibili. La strategia dei riceventi è tale che essi investono x_a quando incontrano l'aspetto a . Gli investimenti x_a variano indipendentemente l'uno dall'altro sotto l'influenza di mutazione e selezione. Le popolazioni di emittenti e riceventi consistono di 100 individui ciascuna. In ogni generazione tutti gli emittenti interagiscono con tutti i riceventi, e l'esito di tali interazioni determina la loro riproduzione aspettata (fitness). La riproduzione conseguita non è identica a quella aspettata: ad ogni generazione costruiamo una nuova popolazione estraendo a caso 100 volte un individuo dalla vecchia popolazione, con probabilità proporzionale alla sua fitness. Inoltre, un individuo in ognuna delle due nuove popolazioni è un mutante anziché una copia identica del genitore (la riproduzione è asessuata). Gli emittenti mutano scegliendo un aspetto a caso tra quelli disponibili. I riceventi mutano cambiando la reazione ad uno degli aspetti, scelto a caso. La reazione mutata è a sua volta un numero casuale tra 0 ed 1 con distribuzione uniforme. Nelle simulazioni in b) la metà degli aspetti infligge un costo di 0.1 agli emittenti.

all'evoluzione di segnali più elaborati e costosi, poiché i riceventi saranno più restii ad agire come gli emittenti desiderano (Dawkins & Krebs, 1978; Krebs & Dawkins, 1984; Arak & Enquist, 1995). Oltre ai conflitti tra emittenti e riceventi, anche i conflitti tra più emittenti che si contendono l'attenzione dei riceventi sono in grado di stimolare l'evoluzione di segnali costosi (Arak & Enquist, 1995).

Anche l'interazione tra individui è una condizione necessaria. Più precisamente, è necessario che le decisioni vengano prese dopo aver osservato le azioni di altri giocatori (una situazione detta di "gioco dinamico" in teoria dei giochi, Fudenberg & Tirole, 1992). Ogni volta che le azioni dell'emittente influenzano la decisione del ricevente è possibile avere manipolazione. D'altra parte, giochi in cui tutte le decisioni sono prese prima di ogni interazione non soffrono di instabilità d'interazione (i cosiddetti "giochi statici"). Un esempio è l'evoluzione della proporzione tra i sessi: in molte specie, il sesso di un individuo è deciso molto presto nel corso della vita, prima di interazioni con altri individui, e le previsioni della teoria dei giochi sono confermate (Maynard Smith, 1982). Casi così chiari sono rari, ma spesso studiati (Maynard Smith, 1982; Fudenberg & Tirole, 1992). Sebbene l'argomento di questo lavoro sia principalmente la manipolazione attraverso gli organi di senso, principi simili valgono per la manipolazione dei meccanismi fisiologici di altri organismi. Per esempio, le femmine di alcune vespe iniettano nelle piante sostanze capaci di stimolare la crescita di una struttura, detta galla, che serve come protezione per le larve della vespa.

Lo scopo tradizionale della teoria dei giochi è stato di trovare e descrivere gli equilibri dei giochi, corrispondenti a comportamenti razionali dei giocatori. Il problema dell'insorgere di nuove strategie, che possono causare un allontanamento dall'equilibrio, è stato affrontato in diversi modi. In molti modelli di comunicazione animale si fanno ipotesi esplicite sulle reazioni a segnali nuovi, quali "nessuna reazione" (Johnstone, 1995) e "stessa reazione che al più simile dei segnali già noti" (Grafen, 1990). Analogamente, lo sviluppo di concetti di soluzione che fossero robusti rispetto all'introduzione di nuove strategie è stato un motivo fondamentale della teoria dei giochi classica, spesso con lo scopo di eliminare le soluzioni considerate implausibili (Selten, 1975; van Damme, 1987; Fudenberg & Tirole, 1992). Tipicamente, le estensioni proposte al concetto di equilibrio di Nash si basano su piccoli spostamenti dall'equilibrio (detti "tremolii") a cui i giocatori si adattano. Questo è equivalente alla "superrazionalità",

cioè l'immediato adattamento a situazioni nuove (Auman, 1986). Né la superrazionalità, né le ipotesi comuni nella letteratura sulla comunicazione animale sono giustificate dalla nostra conoscenza della dinamica evolutiva e di come gli animali reagiscono in situazioni nuove (Fig. 3). Queste ipotesi negano in partenza la possibilità che comportamenti irrazionali possano esistere.

L'importanza dei meccanismi

Un principio importante in biologia evolutiva è che la comprensione delle forze evolutive che causano un comportamento (le spiegazioni "ultime") e la comprensione dei meccanismi fisiologici del comportamento stesso (le spiegazioni "prossime") appartengono ad ambiti di conoscenza indipendenti, che non possono sostituirsi uno all'altro (Tinbergen, 1963). Per esempio, la causa evolutiva di una certa preferenza nella scelta del partner non è la causa per cui un individuo (il suo meccanismo di comportamento) reagisce in un certo modo ai potenziali partner. Se il comportamento è razionale, però, i meccanismi diventano meno importanti, poiché la teoria dei giochi da sola è in grado di predire il comportamento. Lo studio dei meccanismi è quindi ridotto alla descrizione di come il comportamento razionale, già noto per altra via, viene realizzato in pratica. D'altra parte, se l'evoluzione è tipicamente fuori dall'equilibrio occorre considerare i meccanismi per capire sia il comportamento individuale che il corso dell'evoluzione (Eibl-Eibesfeldt, 1975; Staddon, 1975; Ryan, 1990; Guilford & Dawkins, 1991; Enquist & Arak, 1998). Se la forma di un segnale non è in equilibrio (cioè possono esistere segnali più efficaci), quali variazioni del segnale saranno favorite dall'evoluzione dipende dal meccanismo usato dal ricevente. Un punto cruciale è se sia possibile l'evoluzione di meccanismi tali da contrastare l'effetto dell'instabilità d'interazione, in modo da salvare le predizioni della teoria dei giochi.

Per affrontare questo problema, possiamo dapprima considerare un meccanismo idealizzato: una enorme tabella in cui la reazione ad ogni possibile stimolo è codificata indipendentemente dalle reazioni ad altri stimoli. La modellizzazione del comportamento con un tale meccanismo è equivalente all'approccio delle teorie dei giochi e dell'ottimizzazione, che tradizionalmente cercano risposte ottimali indipendenti per ogni possibile mossa dell'avversario o circostanza ambientale (Binmore, 1987; Fudenberg

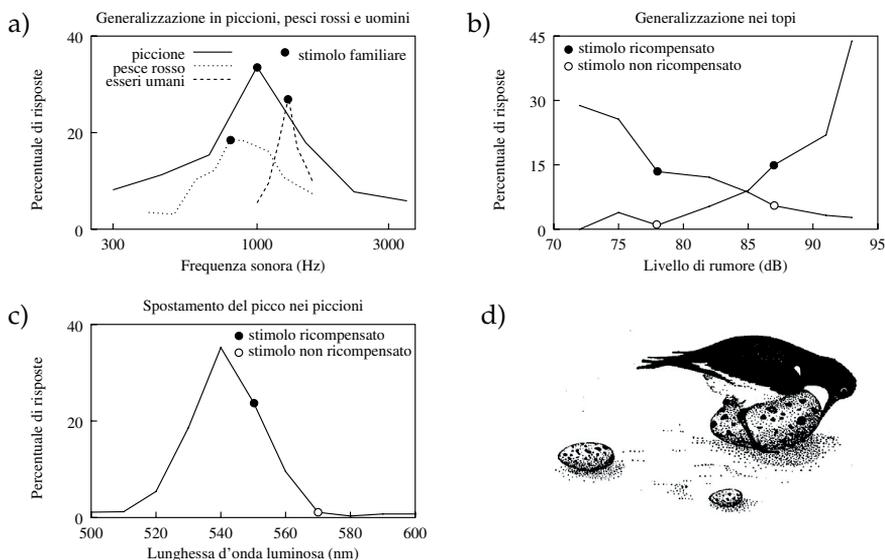


Figura 3 Esempi di come gli animali rispondono a varianti nuove di stimoli familiari. Il risultato generale (a) è che modificazioni di uno stimolo familiare suscitano reazioni spesso simili allo stimolo originale (Pavlov, 1927; Mackintosh, 1974). Questo fenomeno è noto come generalizzazione, e segue regole di base indipendenti da specie, contesto e modalità sensoriale (Ghirlanda & Enquist, 2000). Gli stimoli modificati sono in genere meno efficaci nel suscitare un particolare comportamento, ma a volte alcuni di essi risultano più efficaci degli stimoli familiari (b,c). Ciò accade specialmente quando l'intensità della stimolazione varia (b) o quando l'animale deve distinguere tra due o più stimoli (c). Tale fenomeno è stato osservato sia in comportamenti innati che appresi (Tinbergen, 1951; Hanson, 1959). Nonostante l'essenziale coincidenza delle osservazioni, ci si è riferiti ad esso con molti nomi: "stimolazione supernormale" in etologia, "spostamento del picco" o "supergeneralizzazione" in psicologia, e più recentemente "preferenza del ricevente". Nel complesso, questi dati mostrano che gli animali non reagiscono agli stimoli nuovi nei modi tipicamente ipotizzati in teoria dei giochi (per esempio: nessuna reazione, errori casuali, nessun errore). I comportamenti osservati sembrano un modo "ragionevole" di affrontare situazioni nuove, ma allo stesso tempo uno schema di reazione così generale non può essere ottimale in ogni caso particolare. Un esempio formidabile di preferenza è rappresentato in (d): una beccaccia di mare (*Haematopus ostralegus*) può scegliere quale di tre uova incubare. Il suo uovo è il più piccolo in figura (da Tinbergen, 1951).

& Tirole, 1992). Si noti che abbiamo già usato questa tabella come modello del ricevente nelle simulazioni del gioco della presenza (Fig. 2). Ma può un meccanismo di tale tipo evolvere? La risposta è chiaramente no.

Uno dei motivi è che sarebbe necessaria una memoria impossibilmente vasta. Se cerchiamo di realizzare una tabella contenente la reazione a tutti gli stimoli che possono raggiungere gli organi di senso capiamo immediatamente il problema. Anche se ci fossero soltanto mille recettori (un'ipotesi assai modesta nella maggior parte dei casi) ed ogni recettore potesse essere soltanto in due stati ("acceso" o "spento"), allora ci sarebbero 2^{1000} possibili stimoli, e dovremmo memorizzare la risposta ad ognuno di essi nella tabella. Il problema peggiora se, come è spesso il caso, occorre considerare delle *sequenze* di stimoli per raggiungere la decisione ottimale. Sebbene tali sequenze siano esplicitamente rappresentate nella teoria dei giochi attraverso diagrammi ad albero (Fudenberg & Tirole, 1992, cfr. Fig.1) è difficile immaginare come possano trovar posto in una memoria realistica. Stime della capacità del cervello umano si aggirano tra i 2^{32} e i 2^{52} bit di informazione (Crevier, 1993) e la capacità dei geni è ancora inferiore. Un secondo problema riguarda il modo in cui così tanti parametri possano essere ottimizzati. L'evoluzione procede tentando nuove soluzioni e preservando le innovazioni che costituiscono un miglioramento, ma ci sono limiti al numero di parametri che possono essere ottimizzati simultaneamente, poiché le combinazioni possibili sono troppo numerose anche con un modesto numero di parametri. Anche se 2^{1000} stimoli potessero essere perfettamente memorizzati al ritmo di cento al secondo, un tempo pari all'età dell'universo non sarebbe abbastanza. Una terza difficoltà è che in un meccanismo siffatto le reazioni a stimoli nuovi sono del tutto indeterminate, poiché i corrispondenti valori nella tabella non sono mai stati sotto l'azione della selezione naturale.

L'unica via d'uscita è di usare un meccanismo con una struttura della memoria molto più approssimata (cioè dipendente da meno parametri) rispetto alla tabella ora descritta. Nei meccanismi reali le reazioni ai diversi stimoli non sono indipendenti tra loro, ma dipendono dall'architettura del sistema nervoso e dalle memorie in esso immagazzinate. È plausibile che ogni parametro in una memoria biologica (ad esempio lo stato di una sinapsi) partecipi nel produrre la risposta a molti stimoli, e che la risposta ad ogni stimolo dipenda a sua volta da un gran numero di parametri. In questo modo le reazioni a stimoli nuovi non sono indeterminate, ma vanno comprese in termini del funzionamento del meccanismo di

comportamento anziché secondo criteri di ottimalità. Inoltre, i meccanismi reali sono sottoposti a vincoli che rendono alcuni comportamenti più difficili da realizzare di altri (Simon, 1955, 1956; Dukas, 1998; Maynard Smith, 1978; Stephen & Krebs, 1986; Binmore, 1987). L'evoluzione favorisce quei meccanismi che si comportano con una certa "intelligenza" nell'affrontare la realtà. Per esempio, stimoli che si somigliano possono spesso essere trattati in modi simili. Un meccanismo "intelligente" può registrare e usare queste ed altre regolarità nell'ambiente, generalizzando la propria conoscenza a situazioni nuove (Fig. 3). Gli animali hanno inoltre evoluto metodi generali per affrontare le novità, quali cauti comportamenti esplorativi o l'evitare situazioni drasticamente nuove (Russell, 1973). Sebbene questo tipo di generalizzazione della conoscenza sia un modo intelligente di affrontare le novità, non potrà mai essere assolutamente preciso, indipendentemente dal grado di intelligenza dell'organismo. È chiaro infatti che in alcune situazioni nuove l'esperienza precedente si rivela inappropriata, e questo può accadere in modi imprevedibili. Per esempio, un animale frugivoro non può sapere immediatamente se una nuova bacca (di diverso colore o forma rispetto a quelle comprese nella dieta abituale) sia o no commestibile. Se il comportamento iniziale non è appropriato, un certo lasso di tempo evolutivo (cioè, alcune o molte generazioni) è necessario per stabilire il comportamento corretto. In alternativa, l'apprendimento individuale, che è un altro aspetto dell'intelligenza (la tabella di cui sopra non imparava), può essere usato per stabilire il comportamento appropriato alla nuova bacca. Sia nel caso di apprendimento genetico che individuale ci sarà comunque un periodo di comportamento subottimale. Nel caso dell'apprendimento individuale tale periodo non scompare mai, poiché individui inesperti compaiono in ogni generazione. Inoltre, un meccanismo reale non reagirà nello stesso modo a tutti gli stimoli nuovi, ma avrà delle "preferenze". Nel nostro esempio, alcune bacche di nuovo tipo possono essere preferite ad altre egualmente nuove, indipendentemente dal loro valore nutritivo (per esempio perché somigliano di più a bacche commestibili note). Alcune bacche nuove potrebbero anche essere preferite a bacche note (Fig. 3). Dal punto di vista dell'emittente, l'apparire nuovo o strano può essere vantaggioso, per esempio se diminuisce la probabilità di essere attaccati dai predatori (Göttmark & Ahlström, 1997; Gamberale & Sillén-Tullberg, 1998). Nella Fig. 4 mostriamo l'effetto dell'introduzione di un meccanismo più realistico, una rete neurale artificiale, nel gioco della presenza. L'instabilità

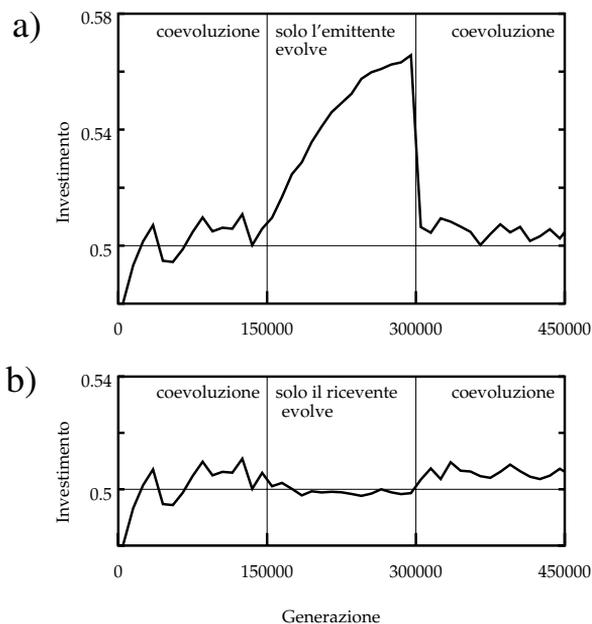


Figura 4 - Simulazione del gioco della presenza con reti neurali artificiali (percetroni a tre strati) come riceventi. Questi sono modelli di comportamento molto più realistici delle "tabelle" usate in teoria dei giochi, e generalizzano in modi simili agli animali (Enquist & Arak, 1998; Ghirlanda & Enquist, 1998). Le figure a e b mostrano entrambe come l'investimento del ricevente cambia nel corso di una simulazione. L'investimento ottimale è $1/2$. Emittente e ricevente coevolvono dapprima per 150000 generazioni (entrambe le figure mostrano questa parte). A questo punto la simulazione viene suddivisa in due parti. In a solo l'emittente può evolvere, in b solo il ricevente. Dopo altre 150000 generazioni entrambi i giocatori sono di nuovo liberi di evolvere. Durante le fasi di coevoluzione viene mantenuto un certo livello di manipolazione. Quando il ricevente non può evolvere, l'emittente diviene rapidamente più efficace nel manipolarne l'investimento. Se invece è l'emittente a non poter evolvere, il ricevente evolve rapidamente l'investimento ottimale. Le reti usate in queste simulazioni hanno una retina artificiale di 25 recettori. Quando un segnale viene proiettato sulla retina, la attivazione dei recettori viene trasmessa da un sistema di sinapsi modello ad un secondo insieme di 5 cellule, a sua volta collegato ad una singola cellula di uscita. L'attivazione di quest'ultima rappresenta la reazione (in questo caso, l'investimento) della rete allo stimolo presentato. Variando l'efficacia delle sinapsi si può calibrare la reazione agli stimoli presentati. Nella simulazione, le reti mutano aggiungendo un piccolo incremento ad alcune delle sinapsi. I segnali sono rappresentati da un insieme di attivazioni dei recettori della rete, e mutano aggiungendo un piccolo incremento a tali attivazioni.

d'interazione è ancora una potente forza evolutiva (nessun equilibrio è raggiunto e gli emittenti mutano continuamente aspetto), ma osserviamo meno manipolazione poiché la rete si comporta più intelligentemente della tabella alla comparsa di nuovi aspetti dell'emittente.

L'intelligenza può però essere una lama a doppio taglio. Per affrontare un problema con maggior precisione è spesso necessario un meccanismo più complesso. Per esempio, occhi con più recettori permettono discriminazioni più accurate. Qual'è l'effetto di tale complessità aggiunta sulle reazioni a stimoli nuovi? È più facile manipolare il comportamento di un essere umano o di una lumaca? Si potrebbe pensare che se un meccanismo più complesso evolve, esso debba essere inevitabilmente più efficiente e compiere meno errori del meccanismo dal quale si è evoluto. Per esempio, si potrebbe aggiungere al meccanismo originario un meccanismo di supporto per la correzione delle preferenze inadeguate. Ma anche un tale meccanismo avrà le sue preferenze (Binmore, 1987). Quindi, mentre ci aspettiamo che la complessità aggiunta, qualora evolva, funzioni bene nell'affrontare i problemi esistenti, ciò non significa necessariamente che il nuovo meccanismo sarà più efficiente nel risolvere problemi nuovi. Infatti, si potrebbe verificare l'opposto, poiché maggiore complessità significa, per esempio, che un maggior numero di stimolazioni possono essere percepite o che un maggior numero di processi fisiologici è suscettibile d'interferenze (Fig. 5). Un meccanismo più complesso può anche consentire l'evoluzione di comportamenti e segnali di tipo nuovo. Per esempio, l'abilità del ricevente di interpretare segnali con una struttura temporale potrebbe favorire l'evoluzione di segnali variabili nel tempo piuttosto che la ripetizione monotona dello stesso segnale.

I risultati dell'evoluzione

Quali fenomeni ci aspettiamo se l'evoluzione dei comportamenti sociali procede fuori dall'equilibrio? Si presenteranno fenomeni nuovi che non possono accadere in un sistema in equilibrio? Per rispondere a queste domande dobbiamo considerare più in dettaglio la dinamica del processo evolutivo. Ci concentreremo qui sulle interazioni tra un solo tipo di ricevente e di emittente, ed in cui il ricevente trae comunque un beneficio dalle proprie reazioni, nonostante ciò non escluda conflitti tra i giocatori (come nel gioco della presenza). Un esempio: le femmine beneficiano

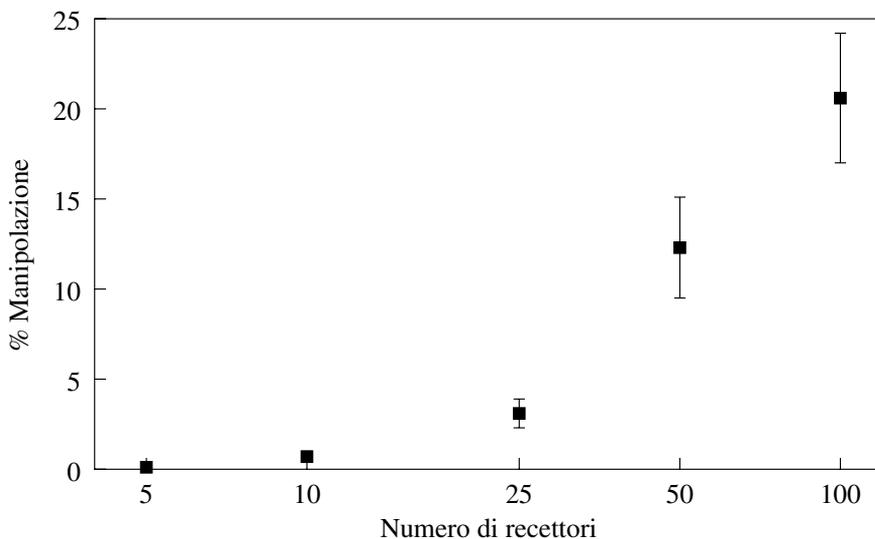


Figura 5 - Effetti della complessità del meccanismo percettivo sull'evoluzione della manipolazione. Questi risultati provengono da simulazioni simili a quelle descritte in Fig. 4. La figura mostra come aumentando la dimensione della retina artificiale del ricevente l'emittente sia in grado di manipolare l'investimento in misura maggiore. La manipolazione m è qui misurata in termini di deviazione percentuale dell'investimento x del ricevente dall'investimento ottimale x^* , nella direzione preferita dall'emittente. Nel gioco della presenza: $m=100(x-x^*)/x^*$, se $x > x^*$, e $m = 0$ se $x \leq x^*$ (nelle simulazioni usiamo le formule (1), quindi $x^* = 1/2$).

dall'essere interessate nei maschi anche in casi di elevato conflitto tra i sessi, poiché se le femmine non mostrassero alcun interesse non potrebbero riprodursi affatto. Interazioni di questo tipo sono l'argomento principale di questo lavoro, e discuteremo ora in che modo possono causare il processo di ritualizzazione ed altre possibili conseguenze per l'evoluzione. Verso la fine di questa sezione considereremo brevemente altri tipi di interazione, per esempio con più giocatori o senza incentivi alla reazione.

Il processo evolutivo da studiare ha le seguenti caratteristiche generali. In ogni generazione i riceventi reagiscono agli emittenti, e la variabilità negli aspetti degli emittenti e nei meccanismi dei riceventi contribuisce al differente successo riproduttivo dei diversi individui. Alcune mutazioni di aspetto permettono ad alcuni emittenti di riprodursi con più successo di

altri, potenzialmente alle spese dei riceventi. Se tali aspetti si diffondono nella popolazione degli emittenti, i riceventi sotto l'azione della selezione naturale sviluppano un contro-adattamento, che a sua volta può indurre nuove preferenze che gli emittenti possono sfruttare (Binmore, 1987; Enquist & Arak, 1998). La nostra comprensione di dinamiche di questo tipo è ancora limitata, ma si possono comunque trarre alcune predizioni generali con importanti ricadute su come interpretiamo il comportamento sociale:

1. *In presenza di conflitto d'interessi in interazioni sociali, ci si aspetta l'evoluzione di mezzi per la manipolazione in grado di suscitare reazioni irrazionali nei riceventi (Dawkins & Krebs, 1978; Krebs & Dawkins, 1984).*

Gli emittenti in grado di suscitare tali reazioni nei riceventi vengono infatti favoriti dall'evoluzione anche se le reazioni sono nocive ai riceventi. Questa predizione è corroborata dai molti casi di manipolazione attraverso gli organi di senso che si trovano in natura, compresi il parassitismo del nido in uccelli quali il cuculo, il mimetismo batesiano (specie commestibili che imitano specie non commestibili, guadagnando protezione dai predatori), lo schiavismo tra le formiche (alcune specie di formiche rapiscono larve di altre specie e le fanno lavorare per loro "convincendole" di appartenere alla specie schiavista), il mimetismo sessuale tra le lucciole (l'imitazione della lanterna della femmina di un'altra specie al fine di attrarre e poi mangiarne i maschi). In questi casi è chiaro che il ricevente non trae gran beneficio dalle proprie reazioni. Nei casi in cui comunque esiste qualche beneficio per il ricevente, è più difficile valutare se ci sia manipolazione o no, poiché il livello ottimale di reazione è spesso ignoto. Esempi sono il corteggiamento, in cui è difficile valutare se i partner compiono o no l'investimento ottimale, e le reazioni dei genitori ai richiami dei propri nidiacei tra gli uccelli, in cui è difficile sapere se i nidiacei riescono ad ottenere più cibo dai genitori di quanto sia ottimale per questi ultimi. Inoltre, la reazione del ricevente può discostarsi poco dall'ottimale in ogni momento dato, ma allo stesso tempo essere la forza determinante del processo di ritualizzazione ed esagerazione dei segnali (cfr. Fig. 4).

2. *Il sistema non è in equilibrio (Dawkins & Krebs, 1978; Arak & Enquist, 1995).*

Molte delle predizioni elencate di seguito possono essere derivate in modelli di teoria dei giochi in cui il comportamento è razionale (Grafen, 1990; Andersson, 1994; Braun et al., 1998). Una differenza

cruciale è che tutti questi modelli predicono equilibrio. Sarebbe illuminante poter determinare se i sistemi di emittenti e riceventi osservabili in natura sono o no in equilibrio. Studi comparativi possono essere d'aiuto mostrando che preferenze simili esistono in riceventi di specie strettamente imparentate, ma che sono state sfruttate solo dagli emittenti di alcune di queste specie. Questo è stato effettivamente mostrato in alcune specie di pesci e rane (Basolo, 1990; Ryan, 1990). Sarebbe ovviamente ideale poter studiare direttamente lo svolgersi del processo evolutivo. La dimostrazione più elegante di evoluzione fuori dall'equilibrio in situazioni di conflitto viene da esperimenti sulla coevoluzione tra i sessi nel moscerino della frutta *Drosophila* (Rice, 1996). Maschi e femmine sono stati fatti riprodurre per parecchie generazioni, ma solo ai maschi era consentito di evolvere (questo esperimento è molto simile alla simulazione in (Fig. 4)). Le femmine prodotte in ogni generazione venivano infatti scartate, e i maschi venivano incrociati con nuove femmine prelevate da una popolazione non sottoposta a selezione. Dopo sole 30 o 40 generazioni i maschi così prodotti riuscivano ad ottenere più accoppiamenti e più progenie dalle femmine rispetto a maschi di controllo, attraverso l'inoculazione di sostanze chimiche assieme allo sperma. D'altra parte le femmine morivano più giovani, ottenendo meno discendenti nel corso della vita, a causa del maggior sforzo riproduttivo e della tossicità delle sostanze inoculate dai maschi. La conclusione di questo esperimento è che se si impedisce ad uno dei giocatori di evolvere, l'altro rapidamente guadagna dei vantaggi.

3. *I meccanismi che vengono manipolati devono comunque dare o aver dato dei benefici (Dawkins & Krebs, 1978; Krebs & Dawkins, 1984; Bradbury & Vehrencamp, 2000).*

Ogni sistema deve evolvere prima di poter essere manipolato. Questo è un esempio del fatto che durante l'evoluzione nuove strategie (le strategie manipolatorie) divengono possibili come risultato dell'evoluzione stessa (la comparsa del meccanismo che verrà manipolato). Una reazione che sia stata sempre e soltanto svantaggiosa non può infatti evolvere. Quindi, i segnali non possono essere completamente privi di informazione. Il piumaggio del pavone potrebbe essere un misto del semplice quanto vitale messaggio "sono un pavone maschio" e di pubblicità non informativa. Questa predizione è chiaramente illustrata dalla mosca *Rhampomyia longicauda*, una specie insettivora in cui le femmine

si nutrono esclusivamente delle prede offerte dai maschi durante il corteggiamento (Funk & Tallamy, 2000). Sono quindi i maschi, in questo caso, a scegliere in quale femmina investire. In una specie vicina con lo stesso sistema di accoppiamento (*R. sociabilis*) i maschi preferiscono accoppiarsi con le femmine dall'addome più voluminoso, indicativo di un maggior contenuto di uova e quindi del valore riproduttivo della femmina. I maschi *R. longicauda* hanno le stesse preferenze, ma le femmine sono in grado di gonfiare d'aria il loro addome, riducendo fortemente il contenuto informativo del segnale.

4. *La forma dei segnali riflette sia proprietà del sistema nervoso dei riceventi che fattori strategici* (Darwin, 1872; Cott, 1940; Cullen, 1966; Eibl-Eibesfeldt, 1975; Staddon, 1975; Dawkins & Krebs, 1978; Ryan, 1990; Guilford & Dawkins, 1991; Enquist & Arak, 1998).

I segnali di successo sono quelli che riescono ad influenzare i riceventi in modo da favorire la riproduzione degli emittenti. Quindi la forma del segnale deve almeno in parte riflettere proprietà del sistema percettivo del ricevente. Un aspetto delle preferenze dei riceventi è che possono esercitare delle forze evolutive di repulsione che favoriscono l'esagerazione dei segnali (Fig. 3).

Inizialmente tali forze possono essere anche il prodotto di fattori strategici, per esempio il bisogno di distinguere l'emittente da altri stimoli (Enquist & Arak, 1998). Una volta che la discriminazione è soddisfacente, le preferenze dei riceventi da sole possono produrre ulteriore esagerazione. Lo stato delle nostre conoscenze suggerisce che molte caratteristiche comuni dei segnali possono essere comprese considerando la coevoluzione tra segnale e sistema nervoso del ricevente. Tali caratteristiche comprendono i processi descritti in etologia classica di semplificazione, ripetizione ed esagerazione, nonché la simmetria e il contrasto tra diversi elementi.

Gli etologi classici notarono anche che i segnali spesso evolvono da altri comportamenti per cambiamento graduale, nel processo detto di "emancipazione" (Lorenz, 1941; Tinbergen, 1952; Hinde, 1970). Per esempio alcuni aspetti del corteggiamento nei pavoni e negli acari d'acqua *Neumania papillator* traggono origine da comportamenti dedicati in origine alla ricerca del cibo (Eibl-Eibesfeldt, 1975; Proctor, 1991). Che i cambiamenti nei segnali siano gradualisti si può capire da come gli animali generalizzano: i segnali nuovi più efficaci sono spesso vicini a segnali familiari (Fig. 3).

5. È possibile l'evoluzione di segnali ai quali è difficile dare un significato (Enquist & Arak, 1998).

Nel corso dell'evoluzione gli emittenti possono infatti accumulare modificazioni (secondo i principi del punto precedente) che risultano in segnali ed aspetti molto complessi, capaci di manipolare i riceventi ma anche in parte reliquie del passato (per esempio tratti ai quali i riceventi sono ormai abituati ma che tuttavia sono necessari per il riconoscimento, oppure tratti inefficaci che fungono da supporto a nuovi tratti più efficaci). Questa predizione è confermata dal fatto che è spesso arduo decidere il "significato" della forma presa da alcuni segnali (Fig. 6). Ciò è vero specialmente per segnali complessi



Figura 6 L'accumulazione di sassi nel territorio è parte del corteggiamento della monachella nera (*Oenanthe leucura*). In questa specie monogama, il maschio (e in minor misura la femmina), del peso di circa 40 g, porta 1 o 2 kg di sassolini in presenza del partner, prima di ogni tentativo riproduttivo (Cramp, 1988; Moreno et al. 1994). Questo rituale si ripete fino a cinque volte l'anno e con la stessa femmina, poiché sembra che questa specie sia fedele per tutta la vita. La quantità di sassi trasportata è positivamente correlata col successo riproduttivo. Spiegazioni basate sulla razionalità ipotizzano che la quantità di sassi sia un indicatore della qualità del maschio, in base al quale le femmine giudicano il partner. Una spiegazione alternativa è che il trasporto di sassi sia una ritualizzazione dei comportamenti di costruzione del nido. Se il maschio trae profitto dal persuadere la femmina a riprodursi prima di quanto lei non voglia, i maschi potrebbero cercare di influenzare la decisione delle femmine. L'accumulazione di sassi potrebbe essere dunque un'esagerazione di un indizio usato dalle femmine per inferire la presenza di un maschio pronto per la riproduzione.

che comportano la modificazione di molte diverse parti del corpo, l'uso di molte zone di colore, o differenti modalità sensoriali, fatti che suggeriscono che tali segnali sono altamente ridondanti dal punto di vista informativo. L'esempio classico sono gli ornamenti maschili in specie quali gli uccelli del paradiso. Altri casi sono: l'attività sessuale in periodi in cui la femmina non è fertile in specie monogame, le cerimonie che avvengono in molte specie di uccelli quando i due partner si danno il cambio al nido, i corteggiamenti prolungati e spettacolari in alcuni ermafroditi simultanei, le prolungate sessioni di cura reciproca in gruppi di primati (Wachtmeister & Enquist, 2000).

6. *Quando il conflitto d'interessi cresce, segnali più costosi ed elaborati evolvono (Dawkins & Krebs, 1978; Arak & Enquist, 1995).*

Se gli interessi dei giocatori coincidono completamente, i segnali evolvono in modo da essere efficienti al minimo costo possibile. Se, d'altra parte, il ricevente deve in qualche modo resistere alla persuasione degli emittenti, la selezione naturale sugli emittenti favorisce l'esagerazione dei tratti più efficaci nel suscitare reazioni favorevoli. Simulazioni al computer suggeriscono che segnali costosi (per esempio code lunghe ed elaborate) si sviluppano in maggior misura in situazioni di alto conflitto d'interessi. Questa interpretazione contrasta sia con la spiegazione classica della ritualizzazione come causata dall'interesse comune di evitare errori percettivi (Cullen, 1966) che con il cosiddetto "principio dell'handicap", secondo il quale i segnali costosi sono indicatori onesti (Zahavi, 1975, 1977; Grafen, 1990).

7. *I tratti impiegati per manipolare evolvono a ritmo più rapido dei tratti che trasmettono informazione.*

Una ulteriore predizione derivante dall'instabilità è che ci si attende una rapida evoluzione. I molti esempi di variazione geografica e polimorfismo dei segnali sono indizi in questa direzione. In alcuni casi è possibile paragonare direttamente le velocità di evoluzione di alcuni tratti. Per esempio, molti pesci usano segnali visivi durante il combattimento, attraverso colorazioni rapidamente cangianti. Questi segnali sono quasi sempre molto diversi tra loro, anche in specie vicine. Una possibile spiegazione per tale diversità è che questi segnali evolvono rapidamente a causa dello sviluppo di sempre nuovi aspetti atti a spaventare l'avversario, il quale a sua volta continuamente si adatta a non essere impressionato dagli aspetti esistenti. Sperimentalmente, la colorazione corporea risulta importante nel determinare l'esito dei

combattimenti (Barlow & McKaye, 1982). Altri comportamenti usati nel combattimento sono molto più stabili e variano poco tra specie. Esempi sono i colpi di coda e l'afferrarsi reciprocamente per le mascelle. Si pensa che tali segnali siano indicatori affidabili della forza fisica dell'avversario.

Una teoria generale

Le predizioni dei punti precedenti sono solamente le più elementari, e molto rimane da scoprire sulla coevoluzione tra emittenti e riceventi. Abbiamo considerato sopra solamente situazioni in cui il ricevente ha un qualche incentivo a reagire all'emittente, ma fenomeni di manipolazione possono evolvere anche senza tale incentivo. Per esempio, le larve di alcune farfalle convincono alcune specie di formiche a portarle nel loro nido, dove si cibano delle larve di formica, e alcune orchidee inducono le vespe a copulare coi loro fiori in modo da essere impollinate. Altri fenomeni dello stesso tipo sono il parassitismo del nido tra gli uccelli ed il mimetismo batesiano.

In questi casi la reazione del ricevente è mantenuta dall'esistenza di un terzo giocatore o da altri stimoli quali lo sfondo. Ciò introduce forze di attrazione con l'effetto che alcuni segnali si avvicinano all'aspetto di altri in modo da poter sfruttare comportamenti evoluti in altri contesti, risultando per esempio in mimetismo o cripsi (Cott, 1940). Come nel caso della repulsione, sia fattori strategici che preferenze dei riceventi contribuiscono a queste forze (Enquist & Arak, 1998; Holmgrén & Enquist, 1999; Mallet & Joron, 1999). In conclusione, gli interessi di emittenti e riceventi assieme ai meccanismi dei riceventi possono creare una complessa rete di forze di attrazione e repulsione che agiscono sulla forma dei segnali. Ancora più complessi sono i casi in cui l'apprendimento individuale (ten Cate & Bateson, 1988) o le dinamiche spaziali (Mayr, 1963; Mallet & Joron, 1999) vanno tenuti in considerazione. Oltre alla ritualizzazione, al mimetismo e fenomeni simili, l'instabilità d'interazione può causare altri fenomeni ancora, per esempio l'evoluzione della colorazione aposematica (Leimar et al. 1986).

La cultura umana

Il quadro evolutivo tracciato sopra è potenzialmente molto importante per la comprensione del comportamento e della cultura umani. Pubblicità e persuasione sono sempre state difficili da spiegare attraverso la teoria dei giochi (Rubinstein, 1998). È chiaramente razionale cercare di persuadere attraverso la pubblicità, dato che funziona, ma perché funziona? Secondo il paradigma della razionalità non dovremmo poter essere persuasi a fare qualcosa contro i nostri interessi, come per esempio pagare un prezzo elevato per un prodotto che può essere comprato a meno da un negozio con una vetrina meno colorata. L'esistenza della persuasione e della pubblicità hanno invece un posto naturale nella visione dell'evoluzione fuori dall'equilibrio. La pubblicità funziona a causa dell'architettura dei nostri cervelli. Esistono numerosi dati empirici che mostrano che gli esseri umani sono sensibili alla forma dei segnali e non solo al loro contenuto informativo (Mowen & Minor, 1997). Alcune delle caratteristiche dei segnali animali, quali grandezza, ripetizioni frequenti, simmetria, ornamenti elaborati e mimetismo, si riscontrano anche nella comunicazione umana. Inoltre, gli stessi tipi di conflitti sono importanti, per esempio i conflitti tra diversi venditori e tra venditori e compratori. Ci aspettiamo inoltre che il grado di esagerazione ed ornamentazione cresca col conflitto di interessi. Un buon esempio sono i cartelli stradali. Alcuni sono usati dalle autorità per guidare il traffico. Questi cartelli sono informativi ma non esagerati (poco conflitto). Al contrario, i cartelli di negozi, ristoranti ed altre organizzazioni commerciali sono tipicamente più grandi e contengono ornamenti che non sono necessariamente indicativi della qualità del prodotto (maggiore conflitto). Possiamo anche predire un rapido cambiamento delle pubblicità dato che ogni particolare pubblicità diviene col tempo meno efficace a causa del contro-adattamento dei riceventi. Alcune di queste previsioni possono sembrare ovvie, ma non va dimenticato che tutti questi i fenomeni appaiono inspiegabili dall'ipotesi di comportamenti razionali, un'ipotesi che guida oggi buona parte dello sforzo teorico per comprendere il comportamento umano (per esempio in economia e psicologia evolutiva).

Nella nostra specie comunicazione, segnali e rituali non sono ovviamente limitati al contesto commerciale. Tutte le culture umane dedicano gran parte del tempo alla creazione e alla fruizione di stimolazione di vari generi: musica, letteratura, giardini, preparazione di cibi e bevande, case decorate, film, pittura e così via. Si è a volte tentato di interpretare questi

fenomeni come razionali, ma in modo generalmente non convincente. Dobbiamo ricordare che molte espressioni culturali hanno un'origine molto recente: le prime tracce d'arte risalgono al più a 50000 anni fa, e molte forme d'arte contemporanea sono state sviluppate solo negli ultimi secoli. È quindi implausibile che le nostre reazioni all'arte siano un adattamento genetico. Un'interpretazione alternativa è che l'arte, nel senso più ampio, sia un'esplorazione culturale della mente umana. Gli artisti hanno continuamente inventato nuovi modi di stimolare i nostri sensi e questo processo ha avuto luogo ad un ritmo molto più elevato dell'evoluzione genetica, spesso nell'arco della vita dei singoli individui. È quindi impossibile che contro-adattamenti a questi stimoli altamente persuasivi si siano già evoluti. I tentativi di trovare spiegazioni razionali per molti tratti culturali sono quindi destinati a fallire.

Questa visione della cultura e dell'evoluzione può anche fornire una risposta a fenomeni ben noti in demografia, causa di molti interrogativi per i biologi evolutivi (Borgerhoff Mulder, 1998). Uno di tali fenomeni è la cosiddetta "transizione demografica": quando la qualità della vita aumenta in una nazione, la natalità decresce. Un fenomeno collegato è che i ricchi hanno in media meno figli dei poveri (Coale & Watkins, 1986). Questi fenomeni non possono essere un adattamento genetico, poiché un incremento di risorse dovrebbe condurre ad una maggiore attività riproduttiva. Da un punto di vista astratto, possiamo interpretare questi fenomeni considerando la stimolazione culturale come una forma di manipolazione di meccanismi cognitivi a base genetica che originariamente aumentavano il successo riproduttivo. Quando la situazione generale migliora, non aumentano solo le risorse materiali, ma anche la possibilità di usufruire di stimoli culturali. Inoltre, i ricchi hanno più possibilità di questo tipo (teatro, concerti, oggetti di arredamento, ristoranti etc.) dei poveri. Gli individui operano quindi un compromesso tra i piaceri derivanti da attività biologiche e quelli derivanti da attività culturali, col risultato che meno risorse vengono dedicate alla riproduzione. In conclusione, l'ipotesi che i sistemi di comunicazione si trovano tipicamente fuori dall'equilibrio promette di poter riconciliare molti aspetti della cultura umana con la teoria dell'evoluzione, anche se non nei modi ipotizzati in passato (cioè interpretando i comportamenti umani come adattamenti genetici o, a volte, culturali). Fenomeni culturali spettacolari, costosi e di grande impatto sugli spettatori possono evolvere senza dover avere necessariamente un "significato".

Conclusioni

In questo articolo abbiamo raccolto le idee di una lunga tradizione di ricerca, mostrando che la visione di animali ed esseri umani come individui razionali non è sempre facilmente conciliabile con una teoria realistica dell'evoluzione, e coi dati empirici. Situazioni di conflitto con interazioni tra individui porteranno sempre all'evoluzione di abili "venditori" da una parte e di cauti "compratori" dall'altra, e questo processo può risultare in notevoli allontanamenti da un equilibrio razionale. Che la manipolazione sia importante nell'evoluzione biologica non è un'idea nuova (Haldane, 1949; Futuyma & Slatkin, 1983; Futuyma, 1998; Rothstein & Robinson, 1998). D'altra parte, mentre l'idea che una specie possa manipolarne un'altra è stata facilmente accettata (per esempio nel caso di parassiti ed ospiti, Futuyma, 1998), per i comportamenti osservati all'interno di una stessa specie si sono cercate quasi sempre spiegazioni razionali in termini di adattamenti biologici. Similmente, i modelli di teoria dei giochi in economia ed altre scienze umane hanno raramente considerato la possibilità di persuasione e manipolazione. D'altra parte, la coevoluzione tra emittenti e riceventi è stata studiata in molti campi della biologia, ma spesso indipendentemente e con diversa enfasi teorica. Teorie specifiche sono state sviluppate per la selezione sessuale, la coevoluzione tra ospiti e parassiti e la coevoluzione tra diverse specie. Pensiamo che tutti questi processi evolutivi siano fundamentalmente simili, e che le loro differenze non vadano esagerate.

Per concludere, sebbene abbiamo qui sottolineato che molti comportamenti sociali possono spesso mantenersi lontani dall'equilibrio, sarebbe sbagliato pensare che la teoria dei giochi vada abolita. Anche in una teoria dinamica è fondamentale individuare gli interessi delle parti in gioco ed i conflitti tra di loro. Inoltre, nel caso speciale in cui le forze selettive sono costanti l'uso di principi di ottimizzazione è giustificato. Per esempio, la straordinaria abilità nel volo degli albatross può essere spiegata adeguatamente in termini di adattamento alle condizioni aerodinamiche del mare aperto. Inoltre l'instabilità di interazione non è importante in giochi con poco conflitto o in cui tutte le decisioni sono prese prima di interagire con gli altri giocatori. Tuttavia, la maggioranza delle situazioni non è così semplice, presentando considerevoli conflitti ed interazioni tra individui. La teoria dei giochi è stata applicata con successo ad alcuni di questi casi, mostrando che non sempre l'instabilità d'interazione domina il processo evolutivo. È chiaro che ancora molto va fatto per capirne a fondo le conseguenze evolutive.

BIBLIOGRAFIA

- Andersson, M., 1980. Why are there so many threat displays? *Journal of Theoretical Biology*, 86, 773-781.
- Andersson, M., 1994. *Sexual selection*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Arak, A. & Enquist, M., 1995. Conflict, receiver bias and the evolution of signal form. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B349, 337-344.
- Auman, R., 1986. Rationality and bounded rationality. *Games and Economic Behavior*, 21, 2-14.
- Barlow, G. & McKaye, K., 1982. A comparison of feeding, spacing and aggression in color morphs of the Midas cichlid II. After 24h without food. *Behaviour*, 80(3-4), 127-142.
- Basolo, A. L., 1990. Female preference for male sword length in the green swordtail *Xiphophorus helleri* (Pisces: Poeciliidae). *Animal Behaviour*, 40(33-338).
- Bates, H. W., 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. *Transactions of the Linnean Society of London*, 23, 495-566.
- Binmore, K., 1987. Modeling rational players. Part I. *Economics and Philosophy*, 3, 179-214.
- Borgerhoff Mulder, M., 1998. The demographic transition: are we any closer to an evolutionary explanation? *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 266-270.
- Bradbury, J. & Vehrencamp, S., 2000. Economic models of animal communication. *Animal Behaviour*, 59, 259-268.
- Braun, A. R., Balkin, h. J., Wesensten, N. J., Gwadry, F., Carson, R. E., Varga, M., Baldwin, P., Belenky, G., & Herscovitch, P., 1998. Dissociated patterns of activity in visual cortices and their projections during human rapid eye movement sleep. *Science*, 279, 91-95.
- Burley, N., Krantzberg, G., & Radman, P., 1982. Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Animal Behaviour*, 30, 444-455.
- Coale, A. & Watkins, S., 1986. *The decline of fertility in Europe*. Princeton: Princeton University Press.
- Cott, H., 1940. *Adaptive colouration in animals*. London: Methuen.
- Cramp, S., 1988. *The birds of the western palearctic*. Oxford University Press.

- Crevier, D., 1993. *AI. The tumultuous history of the search for artificial intelligence*. New York: Basic Books.
- Cullen, J., 1966. Reduction of ambiguity through ritualization. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B251, 363-374.
- Darwin, C., 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: Murray.
- Darwin, C., 1872. *The expression of the emotions in man and animals*. London: Murray.
- Dawkins, R. & Krebs, J. R., 1978. Animal signals: information or manipulation? In J.~R. Krebs & N. B. Davies, cur., *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 282-309.
- Dawkins, R. & Krebs, J. R., 1979. Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society*, London, B205, 489-511.
- DeGroot, M., 1970. *Optimal statistical decisions*. New York: McGraw-Hill.
- Des Chene, M., 1996. *Symbolic Anthropology*. In Levinson & Ember (1996), pp. 1274-1277.
- Dieckmann, U. & Law, R., 1996. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *Journal of Mathematical Biology*, 34, 579-612.
- Dukas, R., cur., 1998. *Cognitive ecology. The evolutionary ecology of information processing and decision making*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Eibl-Eibesfeldt, I., 1975. *Ethology. The biology of behavior*. New York: Holt, Rinehart & Winston, Inc.
- Endler, J., 1992. Signals, signal condition, and the direction of evolution. *The American Naturalist*, 139, 125-153.
- Enquist, M. & Arak, A., 1993. Selection of exaggerated male traits by female aesthetic senses. *Nature*, 361, 446-448.
- Enquist, M. & Arak, A., 1998. *Neural representation and the evolution of signal form*, cap. 2. In Dukas (1998), pp. 21-87.
- Eshel, I., 1982. Evolutionarily stable strategies and viability selection in mendelian populations. *Theoretical Population Biology*, 22, 204-217.
- Fudenberg, D. & Tirole, J., 1992. *Game theory*. Cambridge MA: The MIT Press.
- Funk, D. & Tallamy, D., 2000. Courtship role reversal and deceptive signals in the long-tailed dance fly, *Rhamphomyia longicauda*. *Animal Behaviour*, 59, 411-421.

- Futuyma, D., 1998. *Evolutionary biology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 3a ed.
- Futuyma, D. & Slatkin, M., cur., 1983. *Coevolution*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Gamberale, G. & Sill'en-Tullberg, B., 1998. Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of the Royal Society*, 265B, 889-894.
- Ghirlanda, S. & Enquist, M., 1998. Artificial neural networks as models of stimulus control. *Animal Behaviour*, 56, 1383-1389.
- Ghirlanda, S. & Enquist, M., 2000. Patterns of generalisation and receiver bias: A review. Submitted to *Animal Behaviour*.
- Götmark, F. & Ahlström, M., 1997. Parental preference for red mouth of chicks in a songbird. *Proceedings of the Royal Society*, 264B, 959-962.
- Gould, S. J. & Lewontin, R. C., 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society*, B205, 581-598.
- Grafen, A., 1990. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, 144, 517-546.
- Grafen, A., 1991. Modelling in behavioural ecology. In J. R. Krebs & N. B. Davies, cur., *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 5-31.
- Guilford, T. & Dawkins, M. S., 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Animal Behaviour*, 42, 1-14.
- Haldane, J., 1949. Suggestions as to the quantitative measurements of rates of evolution. *Evolution*, 3, 51-56.
- Hanson, H.-M., 1959. Effects of discrimination training on stimulus generalization. *Journal of Experimental Psychology*, 58, 321-334.
- Hinde, R. A., 1970. *Animal Behaviour*. Tokyo: McGraw-Hill Kogakusha.
- Holmgren, N. M. A. & Enquist, M., 1999. Dynamics of mimicry evolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, 66, 145-158.
- Huxley, J., 1923. Courtship activities in the red throated diver (*Colymbus stellatus*) together with a discussion of the evolution of courtship in birds. *The Journal of the Linnean Society (Zoology)*, 35, 253-292.
- Huxley, J., 1966. Introduction, A discussion on ritualization of behaviour in animals and man. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 251B, 249-271.
- Johnstone, R., 1995. Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence. *Biological review*, 70, 1-65.

- Karlin, S., 1975. General two-locus selection models: some objectives, results and interpretations. *Theoretical Population Biology*, 7, 364-398.
- Krebs, J. & Dawkins, R., 1984. Animal signals: Mind-reading and manipulation. In J. R. Krebs & N. B. Davies, cur., *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc, pp. 380-402.
- Lande, R., 1981. Models of speciation by natural selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 78(6), 3721-3725.
- Leimar, O., Enquist, M., & Sillén-Tullberg, B., 1986. Evolutionary stability of aposematic coloration and prey unprofitability: a theoretical analysis. *American Naturalist*, 128(4), 469-490.
- Levinson, D. & Ember, M., cur., 1996. *Encyclopedia of cultural anthropology*. New York: Henry Holt and Company.
- Lorenz, K. Z., 1941. Vergleichende Bewegungsstudien bei Anatiden. *Journal of Ornithology*, 89, 194-294.
- Mackintosh, N.-J., 1974. *The psychology of animal learning*. London: Academic Press.
- Mallet, J. & Joron, M., 1999. Evolution of diversity in warning color and mimicry: polymorphism, shifting balance, and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 201-233.
- Maynard-Smith, J., 1978. Optimization theory in evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9, 31-56.
- Maynard Smith, J., 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mayr, E., 1963. *Animal species and evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Moreno, J., Soler, M., Möller, A., & Linden, M., 1994. The function of stone carrying in the black wheatear, *Oenanthe leucura*. *Animal Behaviour*, 47, 1297-1309.
- Mowen, J. & Minor, M., 1997. *Consumer behavior*, vol. 5. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice-Hall.
- O'Donald, P., 1977. Theoretical aspects of sexual selection. *Theoretical Population Biology*, 12, 298-334.
- Parker, G. A. & Maynard Smith, J., 1990. Optimality theory in evolutionary biology. *Nature*, 348, 27-33.
- Pavlov, I. P., 1927. *Conditioned reflexes*. Oxford: Oxford University Press.

- Proctor, H., 1991. Courtship in the water mite *neumania papillator*: Males capitalize on female adaptations for predation. *Animal Behaviour*, 42, 589-598.
- Rice, W., 1996. Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. *Nature*, 381, 232-234.
- Rothstein, S. I. & Robinson, S. K., cur., 1998. *Parasitic birds and their hosts*. Oxford: Oxford University Press.
- Rubinstein, A., 1998. *Modelling bounded rationality*. Cambridge, MA: The MIT Press.
- Russell, P. A., 1973. Relationships between exploratory behaviour and fear: a review. *British Journal of Psychology*, 64, 417-433.
- Ryan, M., 1990. Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. Oxford Surveys in *Evolutionary Biology*, 7, 157-195.
- Selten, R., 1975. Re-examination of the perfectness concept for equilibrium points in extensive games. *International Journal of Game Theory*, 4, 25-55.
- Simon, H., 1955. A behavioural model of rational choice. *Quarterly Journal of Economics*, 69, 99-118.
- Simon, H., 1956. Rational choice and the structure of the environment. *Psychological Review*, 63, 129-138.
- Staddon, J., 1975. A note on the evolutionary significance of "supernormal" stimuli. *The American Naturalist*, 109, 541-545.
- Stephens, D. W. & Krebs, J. R., 1986. *Foraging theory*. Princeton: Princeton University Press.
- ten Cate, C. & Bateson, P., 1988. Sexual selection: the evolution of conspicuous characteristics in birds by means of imprinting. *Evolution*, 42(6), 1355-1358.
- Tinbergen, N., 1951. *The study of instinct*. New York and London: Oxford University Press.
- Tinbergen, N., 1952. "Derived" activities; their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. *The Quarterly Review of Biology*, 27(1), 1-32.
- Tinbergen, N., 1963. On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 410-433.
- van Damme, E., 1987. *Stability and perfection of Nash equilibria*. Berlin: Springer-Verlag.
- Wachtmeister, C.-A. & Enquist, M., 1999. The evolution of female coyness trading time for information. *Ethology*, 105, 983-992.

- Wachtmeister, C.-A. & Enquist, M., 2000. The evolution of courtship rituals in monogamous species. *Behavioral Ecology*, 11(4), 405-410.
- West-Eberhard, M., 1979. Sexual selection, social competition, and evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 123(4), 222-234.
- Zahavi, A., 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53, 205-214.
- Zahavi, A., 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology*, 67, 603-605.