

# La riproduzione come fine ultimo degli organismi viventi

## Genealogia di un paradigma economico

Davide Serpico

Consorzio di Dottorato di Filosofia del Nord-Ovest

Luca Costa

Consorzio di Dottorato di Filosofia del Nord-Ovest

Davide Rasino

Scuola di Scienze Matematiche, Fisiche e Naturali, Università di Genova

**Abstract:** Mostrando le analogie tra il modello di *Homo oeconomicus* e quello che chiameremo *Animal oeconomicum*, nonché la genealogia del ragionamento “economico” applicato al comportamento animale, vengono messi in risalto gli impliciti e le debolezze di alcuni ragionamenti etologici frequenti; revisioni e critiche che hanno ridimensionato il concetto di *Homo oeconomicus* sono applicabili anche all’interpretazione raziocinante e calcolatrice del comportamento animale.

### Il comportamento dal punto di vista del gene

Troppo spesso l’etologia mostra la tendenza a descrivere il comportamento degli animali in termini utilitaristici e razionali, interpretando le varie fasi della riproduzione come l’esito di un *calcolo* del rapporto tra costi (risorse investite) e benefici (quantità di prole generata capace di diventare indipendente e di riprodursi a sua volta). Questa prassi interpretativa è, secondo noi, l’analogo di un modello assai diffuso in campo economico: quello di *Homo oeconomicus*. Quest’ultimo rappresenta un concetto fondamentale della teoria economica classica che descrive un essere umano utilitarista e individualista, le cui principali caratteristiche sono la razionalità (intesa soprattutto come precisione nel calcolo) e l’unico obiettivo di tutelare i propri interessi individuali (Caruso 2012).

Secondo un approccio etologico fin troppo diffuso, gli animali sarebbero in grado di calcolare costi e benefici legati a un dato comportamento. Ne derivano, ad esempio, modelli sull’evoluzione del comportamento altruistico e cooperativo, come quello della *kin selection* (Hamilton 1964) e quello della reciprocazione (Trivers 1971), di tradizione sociobiologica. Ma è nel modello del *gene egoista*, proposto da Richard Dawkins negli

anni Settanta, che l'approccio razionalizzante assunse la sua forma più decisa. Un esempio classico riguarda la società delle api domestiche<sup>1</sup>, che «sembra essere basata su una forma estrema di altruismo. Nessuna delle operaie si riproduce; invece, esse sacrificano tutto il proprio potenziale riproduttivo a favore della regina. Perché la selezione naturale dovrebbe favorire questo sacrificio supremo? [...] Il sacrificio delle operaie è compatibile con il concetto di selezione di parentela: le api operaie sono sorelle, cioè sono tutte figlie della regina del loro alveare, e di conseguenza, nell'eseguire i loro compiti che vanno a beneficio della regina, le operaie assicurano la trasmissione di molti dei loro geni alle generazioni future» (Mitchell et al. 2009: 334).

Per evitare di attribuire eccessiva razionalità ad animali non-umani, a suo tempo Dawkins ha ipotizzato che fosse preferibile riferirsi al *ragionamento* animale in termini metaforici: «proprio come non è conveniente parlare di quanti e di particelle fondamentali quando si discute del funzionamento di un'automobile, così è spesso noioso e inutile continuare a tirare in ballo i geni quando discutiamo del comportamento delle macchine da sopravvivenza. In pratica è conveniente, come approssimazione, considerare un corpo individuale come un agente che 'cerca' di aumentare il numero di copie di tutti i suoi geni nelle generazioni future» (Dawkins 1995: 51). In questa prospettiva, che vede il gene come l'autentico destinatario della pressione della selezione naturale, il successo riproduttivo si converte nella produzione, da parte di un dato gene, della maggior quantità possibile di copie di se stesso. A Dawkins va il merito di aver inaugurato questo punto di vista, secondo il quale i geni influenzerebbero il comportamento degli organismi che ne sono portatori in vista della loro replicabilità. Non è quindi necessario ipotizzare che gli esseri viventi eseguano calcoli consapevoli: «sono partito, per semplificare le cose, dal presupposto che il singolo animale calcoli ciò che è meglio per i suoi geni. Quello che accade in realtà è che il *pool* genico viene occupato da geni che influenzano i corpi in modo tale che essi si comportino come se avessero fatto questi calcoli» (Dawkins 1995: 104). Il ragionamento metaforico descriverebbe così un calcolo non-intenzionale dei geni, che sarebbero in grado di influenzare il comportamento degli organismi di cui sono ospiti: sono tali geni a far sì che gli esseri viventi calcolino correttamente costi e benefici legati a un dato comportamento riproduttivo. Un gene che indurrà un comportamento efficace nell'organismo in cui vive, verrà favorito dalla selezione naturale (in quanto il suo portatore sarà favorito a sua volta). Tale gene si diffonderà più facilmente nella popolazione rispetto ad altri geni che fanno "sbagliare i calcoli" agli organismi nei quali si trovano<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Ma lo stesso si potrebbe dire per altri insetti eusociali come gli imenotteri (vespe, formicidi) e gli isotteri (termiti).

<sup>2</sup> Parafrasando l'ottica dawkinsiana, la razionalità degli animali sembra analoga a quella di un computer. Gli esseri umani che programmano un computer sono "genuinamente" razionali e il computer *sembra* comportarsi in modo razionale nonostante non lo sia realmente: sono i programmi a far sì che i computer "ragionino" bene. Allo stesso modo, per Dawkins gli animali non sono razionali: sono i geni che, come dei buoni programmi, inducono gli animali a fare buoni calcoli (questa analogia, in effetti, non si discosta di molto dal modo in cui il DNA viene inteso come un programma, una ricetta, per costruire organismi).

Nonostante il calcolo costi-benefici sia una metafora, Dawkins e altri sostenitori del genocentrismo passano spesso in modo poco attento da un piano all'altro (Gould 2002). Ragionare in modo metaforico ha portato così a considerare gli esseri viventi come dei "calcolatori" impeccabili, confondendo pericolosamente la descrizione meramente osservativa di un comportamento animale con la sua interpretazione in termini raziocinanti. Sono lampanti, in questo senso, alcune abilità che vengono attribuite agli animali, spesso descritti come capaci di calcoli molto precisi riguardo le frequenze geniche e la condivisione di materiale ereditario tra parenti prossimi e tra individui non imparentati: «sono un animale che ha trovato un gruppo di otto funghi. Dopo aver tenuto conto del loro valore nutrizionale e sottraendo qualcosa per il piccolo rischio che siano velenosi, stimo che valgano +6 unità ciascuno (le unità sono arbitrarie come nel capitolo precedente<sup>3</sup>). I funghi sono così grossi che posso mangiarne soltanto tre. Devo informare qualcun altro della mia scoperta lanciando un 'richiamo da cibo'? Chi è a portata di voce? Il fratello B (la sua parentela con me è 1/2), il cugino C (parentela con me = 1/8) e D (nessuna relazione particolare: la sua parentela con me è un numero così piccolo che per gli scopi pratici può essere considerato zero). Il punteggio di vantaggio netto per me, se sto zitto, sarà +6 per ciascuno dei tre funghi che mangio, che fa in totale +18. Il punteggio di vantaggio netto se lancio il richiamo richiede qualche calcolo. Gli otto funghi verranno divisi equamente in quattro. Il risultato che mi viene dai due che mangio sarà +6 per ciascuno, che fa in totale +12. Ma otterrò anche un certo risultato quando mio fratello e mio cugino mangeranno i loro due funghi a testa, perché abbiamo dei geni in comune. Il punteggio finale sarà  $(1 \times 12) + (1/2 \times 12) + (0 \times 12) = 19 \text{ e } 1/2$ . Il vantaggio netto corrispondente per il comportamento egoista era +18: è una piccola differenza, ma il verdetto è chiaro. Dovrei lanciare il richiamo; l'altruismo da parte mia in questo caso sarebbe di beneficio ai miei geni egoisti» (Dawkins 1995: 103-104).

### **Abbandonando il selezionismo genico**

Le critiche al selezionismo genico, provenienti da molteplici punti di vista (Eldredge 1995; Lewontin 2000; Gould 1980, 2002; Sober e Wilson 1998; Rose 1997), concordano sul fatto che il gene non possa essere inteso come il destinatario della pressione selettiva:

- 1) Gli organismi viventi non sono scomponibili in tratti fenotipici distinti, sui quali la pressione selettiva possa agire indipendentemente dal complesso di tratti che l'organismo di fatto è (Dover 2006; Fodor e Piattelli Palmarini 2010; Mayr 1963). «La selezione non opera sulle parti. La selezione rifiuta o accetta interi organismi perché l'insieme delle loro parti, interagendo in maniera complessa, garantisce a questi organismi dei vantaggi» (Gould 2001: 84). Il selezionismo genetico sarebbe

---

<sup>3</sup> Più di una volta l'autore fa ragionamenti di questo tipo.

accettabile soltanto se gli organismi non sviluppassero nessuna proprietà emergente, cioè se i geni costruissero gli organismi in maniera esclusivamente additiva, senza alcuna interazione non lineare tra gene e gene (Gould 2003: 772).

- 2) Tra genotipo e fenotipo non sussiste una relazione lineare (Longo e Tendero 2008). «I corpi non sono divisibili in parti costruite ciascuna da un gene diverso. Centinaia di geni contribuiscono alla costruzione della maggioranza delle parti corporee e la loro azione è incanalata da una moltitudine di influenze ambientali che operano ai diversi livelli dello sviluppo» (Gould 2001: 84). Ciò implica che la selezione naturale non possa “vedere” i geni e scegliere direttamente tra di essi. «Il gene è un pezzettino di DNA nascosto all’interno di una cellula. La selezione vede solo i corpi. Essa sceglie tra questi quelli che sono più forti, meglio isolati, che raggiungono prima la maturità sessuale o che sono più abili nella lotta o più belli nell’aspetto. [...] Se i corpi fossero mappe evidenti dei loro geni, allora quei piccoli pezzi di DNA in lotta fra loro potrebbero rivelare esternamente le proprie caratteristiche, e la selezione potrebbe agire direttamente su di essi. Ma questa non è la realtà» (Gould 2001: 84).
- 3) Anche quando un gene aumenti di frequenza, non possiamo sapere se questo ha prevalso per un effetto adattivo selezionato sul fenotipo oppure per una serie di ragioni forse non adattive (Gould 2003: 794) – ad esempio per associazione (*linkage*) con un gene effettivamente selezionato o per pleiotropismo (Fodor e Piattelli Palmarini 2010: 54-56).

Detto ciò, sembra che il livello appropriato per indagare l’azione della selezione naturale sia quello dell’individuo, autentico protagonista della lotta per la vita – così come Darwin aveva in origine teorizzato. Ciò implica che le strategie riproduttive non debbano essere spiegate appellandosi al livello genealogico, bensì a quello economico (Eldredge 1995; Eldredge e Salthe 1984)<sup>4</sup>.

Peraltro, Gould (2003: 764-803) propone una prospettiva rilevante, secondo cui il selezionismo genico peccherebbe nel confondere la causalità (il meccanismo che produce il successo riproduttivo relativo) e la *contabilità* (l’aumento differenziale di alcuni caratteri ereditari). I geni non possono operare come cause nel processo darwiniano della selezione: sono gli organismi che “lottano” come agenti o cause; la loro “ricompensa” può essere quantificata da una maggiore rappresentanza dei loro geni nelle generazioni future. Perciò il livello genotipico sarebbe assimilabile a un libro contabile: il genotipo registra, nelle generazioni, quali sono quelle caratteristiche fenotipiche che perdurano

---

<sup>4</sup> Eldredge ha proposto la distinzione tra due livelli: quello economico (o ecologico) riguarda gli scambi di materia-energia in un ecosistema. È a questo livello che avviene la darwiniana lotta per la sopravvivenza, ed è qui che entra in gioco il valore degli adattamenti. Un secondo livello, quello genealogico (o evolutivo) riguarda invece la trasmissione ereditaria di quegli adattamenti che hanno, nella vita degli organismi, un’importanza “economica”.

nel tempo. Sono queste ultime, però, a essere sottoposte a selezione naturale. Un comportamento adattivo verrebbe quindi selezionato nel contesto complessivo dell'organismo in relazione a un dato ambiente; la selezione vedrebbe quel comportamento, non il suo relativo genotipico. Le frequenze geniche modificate sono dei risultati, mentre la selezione (la causa dei cambiamenti) opera sugli individui, che interagiscono con l'ambiente. In quest'ottica, una spiegazione dawkinsiana del comportamento risulta insoddisfacente poiché un comportamento deve poter influenzare positivamente la fitness dell'individuo. Non sembrano quindi i geni a essere in competizione l'uno con l'altro, ma gli organismi che ne sono portatori.

È bene sin d'ora notare che, una volta eliminata la base dei geni egoisti, crolla inevitabilmente il ragionamento metaforico portato da Dawkins sulla razionalità animale: il modello genocentrico lascia in eredità al senso comune e al "subconscio" etologico una visione razionalizzante degli esseri viventi, da abbandonarsi o da spiegarsi in termini nuovi. Tale visione, come vedremo, risulta curiosamente simile a quello che in economia viene definito «modello di *Homo oeconomicus*».

### **Colpo di coda per il paradosso dell'altruismo**

Se è vero che la selezione naturale opera sui tratti che favoriscono i loro portatori, che ne è del problema dell'altruismo? «Alcuni tratti – quelli altruistici – vanno a favore di *altri* individui, a spese dei loro portatori. Come può la selezione naturale far evolvere tratti di questo tipo?» (Walsh 2003: 17). Questi infatti hanno un costo per l'agente (la diminuzione del successo riproduttivo) e un beneficio per il ricevente (l'aumento del successo riproduttivo) (Mitchell et al. 2009). In altre parole, senza ricorrere alla teoria del gene egoista sembra problematico giustificare comportamenti che apparentemente diminuiscono la fitness – come quelli altruistici e quelli legati alle cure parentali. Il selezionismo genico e il paradigma della sociobiologia sono emersi proprio in risposta a questo paradosso, concludendo che un comportamento altruista viene adottato da un individuo per favorire la sopravvivenza di individui imparentati poiché essi condividono con lui numerosi geni. Perché un maschio, ad esempio, dovrebbe investire risorse curando la prole quando può spendere le proprie energie riproducendosi con molte altre femmine e generando un numero maggiore di discendenti? Le due strategie tenderanno a favorire il successo riproduttivo in modo differente. Quindi qual è migliore? Quale strategia produce più *utile*? Entrambe le alternative sembrano assumere senso solo sotto l'ipotesi che gli esseri viventi tendano a massimizzare la loro fitness (intesa come successo riproduttivo) e la diffusione dei propri geni. Ma se abbiamo escluso l'ipotesi genocentrica, allora perché si verifica l'opzione altruistica?

Forse il bandolo della matassa sta proprio nell'intendere la fitness come successo riproduttivo. Molti autori (Dawkins 1976; Dennett 1995; Williams 1966; Wilson 1975) hanno sistematizzato in termini di competizione per il successo riproduttivo le intuizioni di etologi precedenti come K. Lorenz e N. Tinbergen (Eldredge 1995), sancendo la

coincidenza dei concetti di fitness e di successo riproduttivo. «Nel 1966, quando fu pubblicato *Adaptation and Natural Selection* di George Williams, gli studiosi di genetica delle popolazioni avevano cominciato da tempo a pensare alla selezione naturale strettamente in termini di successo riproduttivo relativo – relativo ad altri membri della popolazione. La selezione era diventata una questione riguardante un organismo che supera i propri rivali nel lasciare alla generazione successiva un numero relativamente maggiore di copie dei propri geni. Di fatto lo stesso termine *fitness* non aveva più il senso originario generale, quasi colloquiale, in cui lo utilizzava Darwin. Per Darwin, fitness significava qualche cosa di simile a vigore complessivo. Gli individui più adatti ad affrontare le richieste poste dalla vita erano i più *fit*, i più adatti. I più adatti avevano maggiori probabilità di essere quelli che si sarebbero riprodotti di più. [Tuttavia] la definizione di fitness si modificò per elisione, assumendo semplicemente il significato di ‘successo riproduttivo’. [...] Ora la selezione è vista come il risultato diretto della competizione attiva tra gli individui di una popolazione allo scopo di lasciare un numero maggiore di copie dei loro geni alla generazione successiva» (Eldredge 1999: 40-42). In questa sintesi teorica, ancora diffusa in etologia (vedi ad es. Alcock 2005; Mitchell et al. 2009), ogni comportamento animale viene interpretato come finalizzato al raggiungimento del maggior successo riproduttivo possibile. Ma il vedere la fitness semplicemente come successo riproduttivo, ha confuso il livello economico e quello genealogico (vedi sopra). Ciò ha portato a interpretare la riproduzione come fine ultimo di ogni attività animale, mentre è più verosimile immaginare – come vedremo – che le loro attività primarie siano volte alla sopravvivenza. È il livello economico a guidare le azioni degli organismi viventi: «questa è la ‘lotta per l’esistenza’ di Darwin, quella in cui soltanto chi è più adatto, il più sano, robusto (‘fittest’), riuscirà a sopravvivere. Come effetto collaterale il più sano e robusto avrà più successo nel gioco della riproduzione e nella procreazione» (Eldredge 2005: 51).

Ora è chiaro – e qui risiede il nostro punto – che mettendo il selezionismo genico da parte e venendo meno la base genetica del calcolo costi-benefici, la questione sembra portare a una visione razionalizzante degli animali (non del tutto originale, come si vedrà). Per il momento vorremmo suggerire che intendere la fitness come successo riproduttivo è una prassi teoricamente infruttuosa, che porta ad attribuire agli esseri viventi scopi specifici (in particolare l’imperativo di riprodursi). Crediamo che gli animali non perseguano scopi, ma anzi, attuino dei comportamenti che, se vantaggiosi, permettono la loro sopravvivenza e, solo in un secondo tempo, la loro riproduzione.

### **Da *Homo oeconomicus* ad *Animal oeconomicum***

Ad oggi sembra che in etologia restino diffuse due assunzioni: che il fine di ogni comportamento sia incrementare il successo riproduttivo dell’individuo e che gli organismi sappiano in qualche modo calcolare costi e benefici implicati in un dato comportamen-

to. Da qui emerge un'interpretazione "economica" del comportamento animale che caratterizza, almeno dagli anni Settanta, il pensiero etologico.

Molti dei tratti caratteristici di questo *Animal oeconomicum* non sono nuovi, ma costituiscono la riproposizione – in un ambito fino ad allora inedito – di concetti sviluppati oltre un secolo fa nell'economia neoclassica, centrati intorno alla figura di *Homo oeconomicus*. I punti di convergenza sono numerosi: anche *H. oeconomicus* è un agente primariamente motivato alla massimizzazione dei suoi interessi personali, e nel far ciò è orientato da un qualche tipo di *calcolo utilitario* (Caruso 2012)<sup>5</sup>. Il calcolo utilitario sottintende due aspetti cruciali che come vedremo non sono estranei neppure all'etologia. Da un lato, esso assume come orizzonte fondamentale l'*utilitarismo*, spesso spingendolo «in direzione di un materialismo 'cinico' [che comporta] il primato della dimensione *stricto sensu* economica e, con ciò, la disponibilità a monetizzare qualunque tipo d'interesse. [Dall'altro lato, vi è la capacità di calcolo], talora enfatizzata come se l'individuo che 'sa quello che vuole' fosse una specie d'infalibile computer, ovvero – nella peggiore ipotesi – come se la [...] perfetta razionalità fosse quanto meno la norma» (Caruso 2012: 12). La cosiddetta *teoria della scelta razionale* si spinge oltre, ipotizzando «l'esistenza di *aspettative razionali* [e di] una *capacità strategica* che, prese insieme, integrano una razionalità – se così potesse dirsi – 'più che perfetta'» (Caruso 2012: 12). Tutti aspetti che presentati in maniera estrema e poco realistica ricorrono spesso nell'etologia moderna, mentre la teoria economica stessa ormai tende a prendere le distanze da ipotesi tanto forti.

È interessante notare come la figura di *Homo oeconomicus*, nella sua formulazione iniziale, era concepita come un modello, non necessariamente corrispondente alla realtà. John Stuart Mill (che pure non usa il termine *Homo oeconomicus*, sebbene i contenuti fossero già largamente presenti), durante la seconda metà del XIX secolo paragona l'individuo teorizzato dall'economia politica ai punti e alle rette della geometria euclidea: così come gli *Elementi* di Euclide presuppongono una definizione di linea assai lontana dalle linee realmente esistenti («ciò che ha lunghezza senza larghezza»), allo stesso modo la teoria economica assume un essere umano che, invariabilmente, agisce allo scopo di ottenere la maggior quantità possibile di beni con il minor dispendio di lavoro, ma nessun economista esperto assumerebbe che gli esseri umani agiscano in questo modo (Mill 2000: 101-102). E su questa linea si manterranno anche gli economisti di epoca successiva, fermi nel considerare *Homo oeconomicus* un concetto strettamente tecnico (Pantaleoni 1889). Tuttavia, in maniera stranamente analoga ad *Animal oeconomicum*, anche la figura di *Homo oeconomicus* è andata via via smarrendo il suo statuto di modello metodologico, acquisendo la forza di una vera e propria descrizione – spesso assunta come autoevidente – della natura umana (Luttwak 1999). Nell'etologia del senso comune successiva a Dawkins, spogliata della teoria genocentrica, viene meno

---

<sup>5</sup> Si noti che anche qui coesistono sia la dimensione utilitaristica – l'uomo, come i geni che comandano gli animali, agisce in funzione della massimizzazione del suo interesse – sia la capacità di calcolo – tanto l'uomo quanto l'animale programmato dai geni agiscono come se fossero capaci di calcolare razionalmente l'utilità delle loro azioni.

la parte “reale” su cui si fonda la metafora – quella basata sui geni – e resta solo l’approccio razionalizzante al comportamento riproduttivo: la metafora diventa una *descrizione* del modo stesso in cui gli esseri viventi operano.

Che l’essere umano si discosti su più fronti dal modello di *Homo oeconomicus* è argomento che esula dagli intenti di questo scritto. Ciò che qui si vuole sottolineare è la debolezza dell’ipotesi della perfetta razionalità, esplicitata in una sorta di infallibile capacità di calcolo utilitaristico. L’idea che gli esseri umani siano in grado di calcolare l’utilità senza possibilità di errore è stata largamente criticata negli ultimi decenni (Grazia 2014; Gilovich et al. 2002; Kahneman et al. 1990; Kahneman 1994, 2007; Thaler 1980). Ma allora, come è possibile che gli animali siano in possesso di una capacità di calcolo così superiore a quella degli esseri umani? Una possibile risposta potrebbe essere che gli esseri umani, in virtù della loro coscienza e del loro libero arbitrio, siano in grado di prescindere dalla programmazione genica e quindi possano commettere errori (vedi ad es. Dawkins 1976). Una risposta simile rischia tuttavia di presupporre una sorta di misterioso dualismo fra la base biologica, comune agli animali e agli umani, e una coscienza “trascendente”, svincolata da quella base. D’altronde, non sono mancati tentativi di ricondurre anche gli esseri umani, al di là di ogni ragionevole evidenza, a quella programmazione genica (Alcock 2001, 2005).

Inoltre, questo parallelo fra *Homo oeconomicus* e *Animal oeconomicum* dovrebbe suggerirci un’ulteriore riflessione. La figura di *Homo oeconomicus* – più in passato che nel presente – è stata descritta a più riprese come un “fatto”, un’evidenza sperimentale della sociologia umana. Tuttavia, nel corso del secolo scorso, le critiche alla pretesa “naturalità” di questo concetto si sono moltiplicate (da Polanyi 1944 fino al più radicale Sahlins 2008). Allo stesso modo, la figura di *Animal oeconomicum*, così come emerge dall’etologia contemporanea, è spesso presentata come un’evidenza naturale, astorica, che si impone allo sguardo oggettivo dello scienziato. Potrebbe essere giunto il momento anche per l’etologia di chiedersi se il modello di *Animal oeconomicum*, lungi dal rappresentare una lettura diretta dell’ordine naturale, non condivida con il suo “parente umano” un’origine storica e contingente.

## Un errore prospettico

Per tornare, infine, a questioni più squisitamente evoluzionistiche, sembra che la prospettiva etologica in esame compia un errore prospettico. Il fatto, peraltro banale, che solo gli individui che generano prole sopravvivono alla “prova” dell’evoluzione, non implica che il fine ultimo delle loro azioni sia generare più prole possibile. «La volpe [...] ha bisogno di acchiappare il coniglio semplicemente per continuare a esistere. Williams pensa che la volpe si mangi il coniglio allo scopo di trasmettere i suoi geni. Dawkins descriverebbe la volpe di Williams come un veicolo per i desideri di replicazione dei suoi geni. Io, al contrario, vedo la riproduzione come un lusso fisiologico più che come un imperativo necessario per la volpe allo scopo di continuare a vivere. A mio av-

viso, la volpe può permettersi di riprodursi se e solo se la sua vita economica sta andando bene» (Eldredge 1999: 43).

Non si può confondere il risultato di un comportamento con il fine di tale comportamento. Ad esempio, in economia è noto il problema relativo alle cosiddette “esternalità”: attività economiche con un fine specifico producono conseguenze (positive o negative) indipendenti dal fine delle attività stesse, con il risultato di una produttività diversa (minore o maggiore) rispetto a quella ottimale (Gravelle e Rees 1981). Forse delle strategie riproduttive vediamo solo l’esternalità (il passaggio da una generazione all’altra del patrimonio ereditario) e tendiamo a pensare che lo scopo del comportamento animale sia l’esternalità stessa (generare più prole possibile). Ma nella *black box* della riproduzione – di cui vediamo chiaramente soltanto l’*output* genealogico – potrebbe esservi una moltitudine di fenomeni eterogenei, non interpretabili a priori come finalizzati a generare più prole possibile.

### **Revisioni e ipotesi alternative sul comportamento riproduttivo**

Infine, come spiegare in questa cornice il comportamento altruista? Crediamo che gli organismi non abbiano come fine ultimo delle loro azioni la diffusione del proprio patrimonio ereditario. Essi, prima di tutto, devono mangiare, bere e sopravvivere alla predazione. In questo quadro, un comportamento altruista potrebbe essere selezionato positivamente, ma non al fine della diffusione del patrimonio ereditario. Comportamenti altruistici come quelli descritti dalla *kin selection*, così come le cure parentali, presentano un’importante conseguenza: favorendo la sopravvivenza degli individui imparentati, si avrà la diffusione del comportamento altruista e del genotipo relativo. È plausibile che la selezione possa favorire comportamenti altruistici non per aumentare direttamente la fitness dell’individuo, né per favorire la diffusione dei geni implicati in quel comportamento. Più semplicemente, un comportamento che induca a curare la propria prole farà sì che le probabilità di sopravvivenza della prole stessa aumentino, e questo basterebbe perché la selezione favorisca quel comportamento. D’altro canto, comportamenti cooperativi e altruistici tenderanno a diffondersi nella popolazione proprio per l’apporto positivo alla fitness individuale.

Per portare un esempio, si presta bene il modello sociale del lupo (*Canis lupus*). Come altri canidi, in natura il lupo costituisce gruppi di individui in collaborazione per molti aspetti della vita quotidiana (dalla caccia alla difesa del territorio, fino alla riproduzione), creando dinamiche sociali complesse<sup>6</sup>. Ciò che ci interessa in questo frangente

---

<sup>6</sup> Tali dinamiche vennero inizialmente osservate in branchi in cattività e descritte basandosi sul concetto di *pecking order* (Schjelderup-Ebbe 1922), quindi sull’idea di un gruppo di individui in lotta tra loro per raggiungere il vertice della piramide gerarchica e diventare dominanti. Queste osservazioni portarono Schenkel (1947) a descrivere una gerarchia basata sul sesso, con al vertice una coppia, maschio e femmina, denominati “alfa”. Più recentemente questa visione è stata criticata, rilevando che «nei branchi in natura maschio e femmina alfa sono semplicemente i riproduttori, i genitori del branco» (Mech 1999) e che

è una particolare caratteristica: finché i giovani adulti rimangono subordinati all'interno del gruppo di nascita, la riproduzione è rimandata, attraverso meccanismi comportamentali e non fisiologici (Packard et al. 1983, 1985; Asa et al. 1998). La riproduzione rimandata è inoltre abbinata a cure alloparentali, poiché non solo i genitori, ma tutto il branco si adopera per crescere, sfamare e difendere la cucciolata della coppia di riproduttori. Tale situazione potrebbe essere spiegata, in apparenza, attraverso una logica dawkinsiana: ogni individuo del branco condivide con la cucciolata metà dei propri geni; per i fratelli e le sorelle è quindi più conveniente rimandare l'allontanamento dal branco e "sacrificare" la propria possibilità riproduttiva, contribuendo inoltre alla sopravvivenza dei cuccioli (e quindi alla diffusione di quella metà di patrimonio genetico in comune) piuttosto che lasciare il branco e andare incontro alle diverse difficoltà della vita solitaria, come il rischio di morte per inedia o l'impossibilità di trovare un partner, riducendo drasticamente la possibilità di trasmettere i propri geni. Puro calcolo razionale del rapporto costi-benefici. Ma non è necessario un meccanismo di valutazione razionale che permetta, attraverso una programmazione insita nei geni, di scegliere la strada più conveniente: basta che un determinato comportamento si presenti e sia vantaggioso. A giudicare dallo studio di Brainerd et al. (2008), questo comportamento sembra esserlo. In questo studio è stato valutato l'effetto della perdita dei riproduttori sulla sopravvivenza dei loro cuccioli, osservando come nell'84% dei casi almeno un cucciolo sopravvive alla perdita dei genitori, soprattutto in gruppi relativamente numerosi (composti da 6 o più individui) e con adulti non riproduttori definiti in questo caso "ausiliari". Questa situazione permette che tale comportamento sia fissato e si diffonda, diventando la norma, e non un'eccezione altruistica da spiegare secondo un calcolo utilitaristico.

Anche un sociobiologo sarebbe pronto ad ammettere che un gruppo con molti individui altruisti funziona meglio di uno con molti individui egoisti (vedi le strategie evolutivamente stabili in Maynard-Smith 1975 e Dawkins 1976). Ma secondo la nostra ipotesi l'altruismo si diffonderà non tanto perché lo scopo del comportamento altruista è diffondere i geni legati all'altruismo (sempre che ve ne siano), quanto perché la selezione stessa favorirà tale diffusione come conseguenza secondaria della selezione positiva su individui cooperativi e altruisti. In questo meccanismo da noi indicato, che non vuole essere più che un suggerimento, non è implicato: a) né che le cure parentali siano favorite per diffondere i geni che determinano le cure parentali; b) né che gli animali calcolino quali comportamenti adottare per aumentare il proprio successo riproduttivo; c) né che l'obiettivo ultimo di ogni comportamento sia aumentare il proprio successo riproduttivo. In quest'ottica, un comportamento che aumenta le probabilità di sopravvivenza della prole viene selezionato perché, di fatto, si conserva più facilmente tra le generazioni. Ma esso si presenta per caso, non vi è in esso né alcun finalismo, né alcun calcolo razionale, né alcuna spinta a diffondere i propri geni.

---

la natura familiare del branco genera conseguentemente dei leader «perché la maggior parte dei componenti del branco sono prole dei riproduttori e tenderanno a seguire le iniziative dei proprio genitori» (Mech 2000).

## Bibliografia

- Alcock J. (2001), *The Triumph of Sociobiology*, OUP, New York.
- Alcock J. (2005), *Animal Behavior. An Evolutionary Approach (8th Edition)*, Sinauer Association Inc., Sunderland (MA).
- Asa C.S. e Valdespino C. (1998), *Canid Reproductive Biology: an Integration of Proximate Mechanisms and Ultimate Cause*, «American Zoologist» 38: 251-259.
- Brainerd S.M. et al. (2008), *The Effects of Breeder Loss on Wolves*, «Journal of Wildlife Management» 72 (1): 89-98.
- Caruso S. (2012), *Homo oeconomicus. Paradigma, critiche, revisioni*, Firenze University Press, Firenze.
- Dawkins R. (1976), *The Selfish Gene*, OUP, New York [trad. it. *Il gene egoista*, Mondadori, Milano 1995].
- Dennett D.C. (1997), *Darwin's dangerous idea. Evolution and the meaning of life*, Simon & Schuster, New York.
- Dover G.A. (1964), *Darwin and the idea of natural selection*, «Encyclopedia of Life Sciences», Wiley & Sons, London 2006.
- Eldredge N. (1995), *Reinventing Darwin. The Great Debate at the High Table of Evolutionary Theory*, Wiley & Sons, New York [trad. it. *Ripensare Darwin. Il dibattito alla Tavola Alta dell'evoluzione*, Einaudi, Torino 1999].
- Eldredge N. (2004), *Why We Do It. Rethinking Sex and the Selfish Gene*, Norton & Co., New York [trad. it. *Perché lo facciamo. Il gene egoista e il sesso*, Einaudi, Torino 2005].
- Eldredge N. e Salthe S.N. (1984), *Hierarchy and evolution*, «Oxford Surveys in Evolutionary Biology» 1: 182-206.
- Fodor J. e Piattelli Palmarini M. (2010), *What Darwin Got Wrong*, Farras, Strauss & Giroux, New York [trad. it. *Gli errori di Darwin*, Feltrinelli, Milano 2010].
- Garzia P. (2014), *Se a decidere non è solo il cervello. Intervista ad Alain Berthoz*, «Oxygen» 22: 118-121.
- Gilovich T., Griffin D. e Kahneman D. (2002), *Heuristics and Biases. The Psychology of Intuitive Judgment*, CUP, Cambridge.
- Gould S.J. (1980), *The Panda's Thumb*, Norton & Co., New York [trad. it. *Il pollice del panda*, Il Saggiatore, Milano 2001].
- Gould S.J. (2002), *The Structure Of Evolutionary Theory*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge (US) [trad. it. *La struttura della teoria dell'evoluzione*, Codice Edizioni, Torino 2003].
- Gravelle H. e Rees R. (1981), *Microeconomics (Third Edition)*, Pearson, Harlow 2004.
- Hamilton W.D. (1964), *The Genetical Evolution of Social Behaviour*, «Journal of Theoretical Biology» 7: 1-16.
- Jevons W.S. (1871), *The theory of political economy*, MacMillan, London [tr. it. *La teoria dell'economia politica*, UTET, Torino 1947].
- Kahneman D. (1994), *New Challenges to the Rationality Assumption*, «Journal of Institutional and Theoretical Economics» 150 (1): 18-36.
- Kahneman D., Knetsch J.L. e Thaler R.H. (1990), *Experimental Tests of the Endowment Effect and the Coase Theorem*, «Journal of Political Economy» 98 (6): 1325-1348.
- Kahneman D. (2007), *Economia della felicità*, Il Sole 24 Ore Libri, Milano.
- Lewontin R.C. (2000), *It Ain't Necessarily So: The Dream of the Human Genome and Other*

- Illusions*, The New York Review Books, New York [tr. it. *Il sogno del genoma umano e altre illusioni della scienza*, Laterza, Roma-Bari 2004].
- Longo G. e Tendero P.E. (2008), *L'incomplétude causale de la théorie du programme génétique en biologie moléculaire*, in P.A. Miquel (ed.), *Biologie du XXIe siècle. Evolution des concepts fondateurs*, Editions De Boeck Université, Bruxelles 2008: 185-218 [tr. it. *L'alfabeto, la Macchina e il DNA: l'incompletezza causale della teoria della programmazione in biologia molecolare*, «Naturalmente» XXII (Numero speciale) 2009].
- Luttwak E. (1999), *Turbo-Capitalism: Winners and Losers in the Global Economy*, Harper, New York.
- Maynard Smith J. (1975), *The Theory of Evolution*, Penguin Books, London.
- Mayr E. (1963), *Animal Species and Evolution*, Harvard University Press, Cambridge (US).
- Mech L.D. (1999), *Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs*, «Canadian Journal of Zoology» 77: 1196-1203, Jamestown, ND: Northern Prairie Wildlife Research Center Home Page. <<http://www.npwrc.usgs.gov/resource/2000/alstat/alstat.htm>> (Version 16 MAY 2000).
- Mech L.D. (2000), *Leadership in Wolf, Canis lupus, packs*, «Canadian Field-Naturalist» 114 (2): 259-263.
- Mill J.S. (1874), *Essays on Some Unsettled Questions of Political Economy*, Batoche Books, Kitchener 2000.
- Mitchell L.G., Mutchmor J.A. e Dolphin W.D. (1988), *Zoology*, Benjamin Cummings Publishing Company, San Francisco [trad. it. *Zoologia*, Zanichelli, Bologna 2009].
- Pantaleoni M. (1889), *Principii di economia pura*, Barbera, Firenze.
- Packard J.M., Mech L.D. e Seal U.S. (1983), *Social influences on reproduction in wolves*, in L.N. Carbyn (ed.), *Wolves in Canada and Alaska: Their status, biology and management*, «Canadian Wildlife Service Report Series Number» 45: 78-86.
- Packard J.M., Seal U.S., Mech L.D. e Plotka E.D. (1985), *Causes of reproductive failure in two family groups of wolves (Canis lupus)*, «Z. Psychol.» 68: 24-50.
- Polanyi K. (1944), *The Great Transformation*, Farrar & Rinehart, New York.
- Roncaglia A. (2007), *La ricchezza delle idee. Storia del pensiero economico*, Laterza, Roma-Bari.
- Rose S. (1997), *Lifelines*, OUP, New York.
- Sahlins M. (2008), *The Western Illusion of Human Nature*, Prickly Paradigm Press, Cambridge.
- Schenkel R. (1947), *Expression studies of wolves*, «Behaviour» 1: 81-129.
- Schjelderup-Ebbe T. (1922), *Beitrage zur Sozialpsychologie des Haushuhns*, «Z. Psychol.» 88: 225-252.
- Sober E. e Wilson D.S. (1998), *Unto Others. The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Harvard University Press, Cambridge (US).
- Thaler R. (1980), *Toward a positive theory of consumer choice*, «Journal of Economic Behavior and Organization» 1 (1): 39-60.
- Trivers R.L. (1971), *The Evolution of Reciprocal Altruism*, «The Quarterly Reviews of Biology» 46 (1): 35-57.
- Walsh D.M. (2003), *Filosofia della biologia*, in N. Vassallo (ed.), *Filosofia delle scienze*, Einaudi, Torino 2003: 3-37.
- Williams G.C. (1966), *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton.
- Wilson E.O. (1975), *Sociobiology. The New Synthesis*, Harvard University Press, Cambridge (US).