



5 Οι μονάδες της
επιλογής &
η εξέλιξη από την
άποψη του γονιδίου

Οι μονάδες της επιλογής

- > επιλογή **ατόμων** σε τυπική δαρβινική εξήγηση
 - ή: η επιλογή δρα στο **επίπεδο** (level) του ατόμου
 - ή: το άτομο ως η **μονάδα** (unit) της επιλογής

-ΑΛΛΑ:

- > λογικά μη αναγκαίο:
 - ιεραρχία** της ζωής
 - γενική αρχή** φυσικής επιλογής (Lewontin: 'heritable variation in fitness')

Δαρβίνος & επίπεδα επιλογής

- > στειρότητα εργατριών στα κοινωνικά έντομα
 - > **αλτρουϊστικός** χαρακτήρας
 - > δεν υπάρχει **όφελος** για εργάτριες

Darwin (1871), The Descent of Man:

‘he who was ready to **sacrifice** his life, as many a savage has been, rather than **betray** his comrades, would often leave **no offspring to inherit his noble nature**’

(1871, 163)

ΑΛΛΑ:

‘a **tribe** including many members who . . . were **always ready to give aid** to each other and **sacrifice** themselves for the **common good**, would be **victorious over most other tribes**; and this would be natural selection’

(1871, 166)

Η κριτική του Williams στην επιλογή ομάδας

-Williams (1966) *Adaptation and Natural Selection*

-κριτική σε εξηγήσεις οικολόγων/ηθολόγων ότι συμπεριφορές ζώων είναι προσαρμογές ομάδας/είδους (υπάρχουν 'για το καλό του είδους' -> Konrad Lorenz)

-> 'unconscious group selectionism', 'the good of the group fallacy'.

-> 'fortuitous group benefit'

-η δαρβινική επιλογή παράγει **οργανισμικές** προσαρμογές

-επιλογή ομάδας **πολύ αδύναμη** εξελικτική δύναμη (αναπαραγωγή ομάδων πολύ πιο αργή από αναπαραγωγή οργανισμών) -> subversion from within

Επιλογή συγγενούς (Kin selection)

-> **Hamilton** (1964) και αλτρουϊσμός

-> αν η αλτρουϊστική συμπεριφορά κατευθύνεται σε **συγγενείς**, ο αλτρουϊσμός μπορεί να εξελιχθεί

-> **κανόνας του Hamilton**

-> συνθήκη για την εξάπλωση του αλτρουϊστικού γονιδίου στον πληθυσμό:

$$rB > C \quad B / C > 1 / r$$

C: **κόστος** (cost) στον αλτρουϊστή

B: **όφελος** (benefit) στον αποδέκτη

r: **συντελεστής συγγένειας** (relatedness) δότη και αποδέκτη

-> επιλογή συγγενούς (**kin selection**)

-> **inclusive fitness** (εγκλείουσα αρμοστικότητα)

Η εξέλιξη από την άποψη του γονιδίου

- > the **gene's eye view** of evolution (Dawkins 1976, *Selfish Gene*)
- > εξέλιξη από την άποψη του γονιδίου
 - > **γονιδιοκεντρική** (gene-centric) προσέγγιση στην εξέλιξη
- > οι οργανισμοί ως **επιφαινόμενα** στην εξέλιξη
- > 'οχήματα' (vehicles) που κατασκεύασαν τα γονίδια στον αγώνα τους να αφήσουν όσο το δυνατόν περισσότερα αντίγραφα στις επόμενες γενιές (Hull: **interactors**)
- > έτσι, οι **προσαρμογές** υπάρχουν για το **καλό των γονιδίων**
- > γονίδιο ως 'ultimate beneficiary' και άρα ως η μονάδα της επιλογής

Η εξέλιξη από την άποψη του γονιδίου

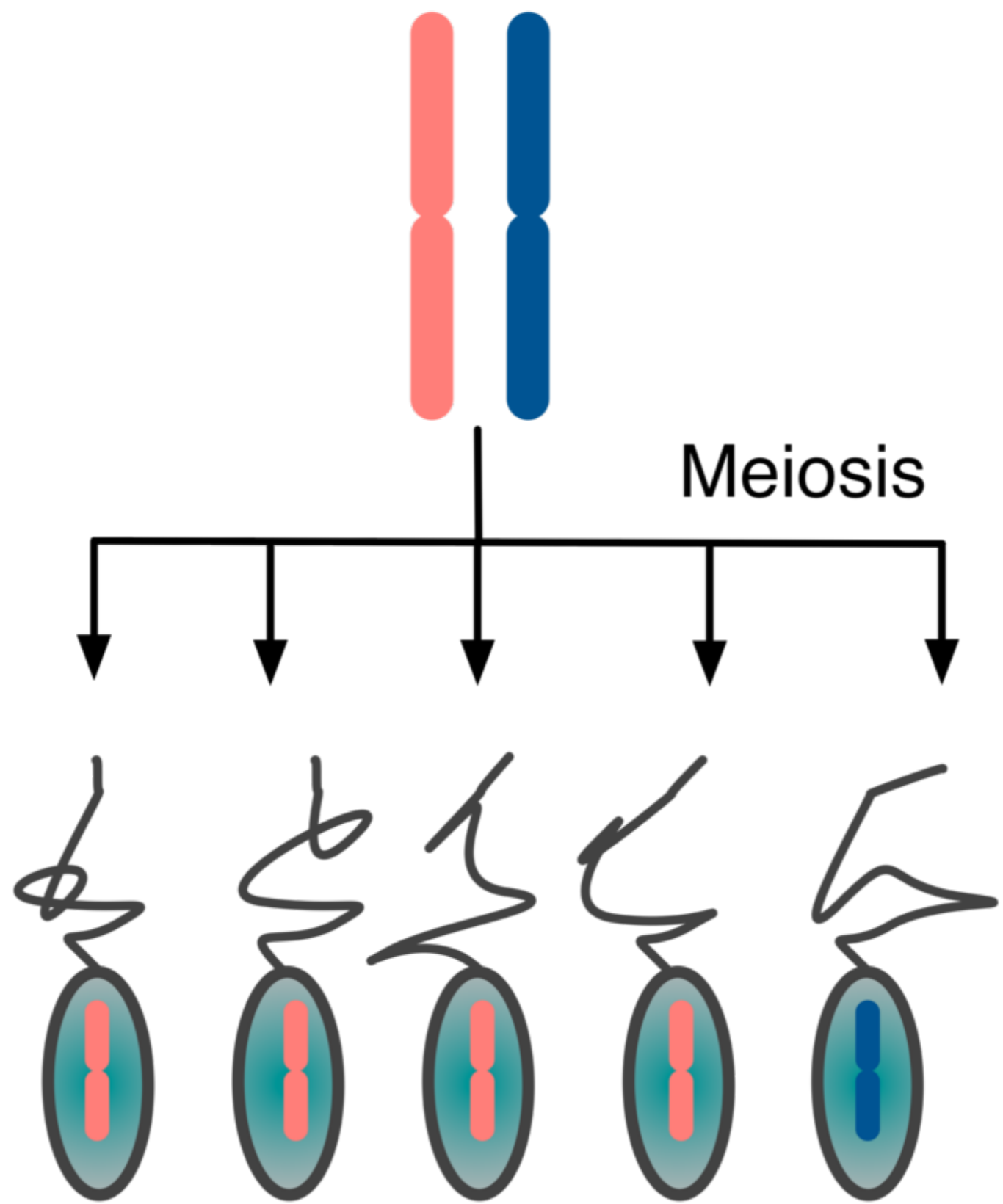
-> προκύπτει άμεσα από την επιλογή συγγενούς

Hamilton (1963):

‘despite the principle of the ‘survival of the fittest’, the ultimate criterion which determines whether a gene G [that codes for a certain behaviour] will spread is not whether the behaviour is to the benefit of the behaver, but whether it is to the benefit of the gene G; and this will be the case if the average net result of the behaviour is to add to the gene-pool a handful of genes containing G in higher concentration than does the gene-pool itself’

Η εξέλιξη από την άποψη του γονιδίου

- > επιλογή συγγενούς κατανοητή από την άποψη του γονιδίου
 - > ο χαρακτήρας εξελίσσεται όταν δίνει **επιλεκτικό πλεονέκτημα** στο **γονίδιο** (όχι στον οργανισμό)
- > ο αλτρουϊσμός ως στρατηγική του 'εγωιστικού' γονιδίου για να αυξήσει τα αντίγραφα του στις επόμενες γενιές
- > εξηγεί **κοινωνική συμπεριφορά**
- > εξηγεί **ενδο-γονιδιωματικές διαμάχες** (intra-genomic conflict)
 - > segregation-distorter genes (παραμόρφωση αναλογίας διαχωρισμού)
 - > **κύριο επιχείρημα** υπέρ 'άποψης του γονιδίου' [**επιχείρημα 1**]
- > [**επιχείρημα 2**] (Dawkins): διαφορά αντιγραφής - αναπαραγωγής (replication -reproduction)
 - > τα γονίδια ως αντιγραφείς (replicators)
 - > μόνο τα γονίδια **αρκετά σταθερά διαχρονικά** ώστε να αποτελέσουν μονάδες της επιλογής



Η εξέλιξη από την άποψη του γονιδίου

-> Εξέλιξη από την άποψη του γονιδίου & παραδοσιακή διαμάχη για μονάδες της επιλογής

- Dawkins (1976, *Selfish Gene*): **όχι** επιλογή οργανισμού/ομάδας, αλλά **επιλογή γονιδίου**

-παραδοσιακή διαμάχη στο επίπεδο των **interactors (Hull) -vehicles**

-η πραγματική μονάδα επιλογής (unit of selection), ο **replicator**

- Dawkins (1982, *Extended Phenotype*): **γονιδιακή επιλογή** όχι ως αντίθετη στην οργανισμική, αλλά ως προοπτική στην εξέλιξη, με μεγάλη ευρετική αξία

-> σύμφωνα με τη 2η θέση Dawkins (1982) και οι 2 προοπτικές (του γονιδίου και του οργανισμού) είναι έγκυρες

-ΑΛΛΑ: αν υιοθετήσουμε τη 2η θέση, τι γίνεται με **επιχείρημα 1** (επιχείρημα ενδο-γονιδιωματικών διαμαχών);

-> μια απάντηση: το **γονίδιο** μπορεί καμιά φορά να αποτελεί μονάδα αλληλεπίδρασης (**interactor**) outlaw genes

-> γονιδιακή επιλογή με αυτή την έννοια (γονίδιο ως interactor) vs εξέλιξη ως αλλαγή στις γονιδιακές συχνότητες λόγω επιλογής οργανισμών/ομάδας

Dawkins και Hull περί αντιγραφών (replicators) και αλληλεπιδρώντων/οχημάτων (interactors/vehicles)

-υπάρχουν **δύο τύποι οντοτήτων** σε μια διαδικασία φυσικής επιλογής

-αντιγραφείς (**replicators**) και αλληλεπιδρώντες / οχήματα (**interactors / vehicles**)

-**αντιγραφείς**: οντότητες που μεταδίδουν τη δομή τους στην επόμενη γενιά

-**αλληλεπιδρώντες**: οντότητες που αλληλεπιδρούν ως ένα συνεκτικό όλο με το περιβάλλον

-η **εξέλιξη** ως μια ακολουθία αντιγραφής και περιβαλλοντικής αλληλεπίδρασης

-> έχουμε φυσική επιλογή όταν η αλληλεπίδραση (με το περιβάλλον) παράγει διαφορική αντιγραφή (differential replication)

-το ζήτημα των **μονάδων της επιλογής** μπορεί να επαναδιατυπωθεί ως εξής:

-> ποιες είναι οι μονάδες που **αντιγράφονται**;

-> ποιες είναι οι μονάδες που **αλληλεπιδρούν** με το περιβάλλον και παράγουν διαφορική αντιγραφή;

-> η απάντηση στο **πρώτο** είναι τα **γονίδια**

-> το **δεύτερο** είναι ένα **ανοιχτό εμπειρικό ζήτημα** -μπορεί να είναι οργανισμοί, ομάδες κλπ.

Dawkins και Hull περί αντιγραφών (replicators) και αλληλεπιδρώντων/οχημάτων (interactors/vehicles)

-συνέπειες της θεωρίας:

1) δεν αποτελεί εμπειρικό ζήτημα η διαμάχη μεταξύ υποστηρικτών της **γονιδιακής** και της **οργανισμικής** επιλογής

-> αποτελούν διαφορετικούς τρόπους να ιδωθούν τα ίδια γεγονότα

2) αποτελεί σφάλμα να αντιπαραβάλλεται η γονιδιακή επιλογή με την επιλογή ομάδας (όπως κάνει ο Dawkins στο 'Εγωιστικό Γονίδιο')

-> ο λόγος είναι ότι τα **γονίδια** είναι **αντιγραφείς**, ενώ οι **ομάδες interactors (αλληλεπιδρώντες)**

3) το **εμπειρικό** ζήτημα είναι πλέον: ποιοι είναι οι αλληλεπιδρώντες (interactors);

Η εξέλιξη από την άποψη του γονιδίου

-> **replicators - interactors framework**

-> γενικό πλαίσιο για την εξέλιξη μέσω φυσικής επιλογής για κάποιους (Dawkins/Hull)

-ΑΛΛΑ: για άλλους (πχ Godfrey-Smith), συνθήκες Lewontin δίνουν το σωστό γενικό πλαίσιο ('heritable variation in fitness')

-> το ερώτημα για να βρούμε μονάδες/επίπεδο της επιλογής σε κάθε συγκεκριμένη περίπτωση: ποιες είναι οι μονάδες που έχουν 'heritable variation in fitness';

-> δεν υπάρχει διάκριση replicator-interactor στο πλαίσιο αυτό

Η 'νέα' επιλογή ομάδας

-> Sober and D. S. Wilson (1998) 'Unto others' Altruism

-> κεντρικό έργο για 'νέα' επιλογή ομάδας

-η 'νέα' επιλογή ομάδας αποφεύγει τα προβλήματα της παλιότερης θεωρίας της δεκαετίας του 1960

-αλλά για τους αντιπάλους της: είναι τελικά **ισοδύναμη** με επιλογή συγγενούς (kin selection)

-το **βασικό ερώτημα**: πώς μπορεί να εξελιχθεί ο αλτρουϊσμός;

-γενική απάντηση: είναι αναγκαία ορισμένου τύπου **πληθυσμιακή δομή** (population structure)

-αυτό σημαίνει ότι είναι αναγκαίο να υπάρχει μια **στατιστική τάση**, τα αλτρουϊστικά άτομα να βρίσκονται μαζί με άλλα αλτρουϊστικά άτομα [το παράδοξο του Simpson (Simpson's paradox)]

-η επιλογή συγγενούς είναι ένας απλός τρόπος να γίνει αυτό

Η 'νέα' επιλογή ομάδας

-Sober & Wilson: 'averaging fallacy'

-> χρησιμοποιείται ως **κριτική** στην **επιλογή ομάδας**

-μη ικανοποιητική 'λύση' στο πρόβλημα των επιπέδων επιλογής

-η πλάνη αυτή λειτουργεί ως εξής:

-> βρίσκουμε το **μέσο όρο** των αρμοστικοτήτων (fitnesses) των ατόμων σε όλες τις ομάδες

-> υποστηρίζουμε ότι ο **πιο αρμοσμένος** χαρακτήρας εξελίσσεται μέσω **ατομικής** επιλογής

-αποτελεί πλάνη, γιατί αγνοεί την πληθυσμιακή δομή

-ο τύπος χαρακτήρα που είναι **συνολικά πιο αρμοσμένος**, μπορεί να είναι **λιγότερο** αρμοσμένος μέσα σε κάθε ομάδα (πχ αλτρουϊστικός χαρακτήρας πιο αρμοσμένος συνολικά, αλλά λιγότερο αρμοσμένος (σε σχέση με εγωιστικό χαρακτήρα) μέσα σε κάθε ομάδα)

-> το συμπέρασμα είναι ότι πρέπει να αναγνωρίσουμε και ατομική επιλογή και επιλογή ομάδας

Maynard-Smith:

-αυτό δε συνιστά αληθινή επιλογή ομάδας, παρά μόνο αυτό που αποκαλείται 'συχνο-εξαρτώμενη' επιλογή ('frequency-dependent' selection)

-φιλοσοφικό ερώτημα: υπάρχει αντικειμενική αλήθεια για τα επίπεδα της επιλογής;

Μείζονες εξελικτικές μεταβάσεις

-**θεωρία επιλογής πολλών επιπέδων** (multi-level selection theory / hierarchical selection theory)

-> βασική ιδέα: η φυσική επιλογή μπορεί να δρα ταυτοχρόνως σε διαφορετικά επίπεδα της βιολογικής ιεραρχίας

-η θεωρία αυτή αποτελεί γενίκευση της 'νέας' επιλογής ομάδας

-**συμβατή** με θεώρηση από την άποψη του γονιδίου

-θεωρία φυσικής επιλογής πολλών επιπέδων εφαρμόζεται στις **'μείζονες εξελικτικές μεταβάσεις'** (major evolutionary transitions)

-στις μεταβάσεις αυτές, άτομα που ζουν ελεύθερα, συνενώνονται σε ομάδες, και τελικά παράγουν νέα, ανώτερου επιπέδου, άτομα

Μείζονες εξελικτικές μεταβάσεις

παράδειγμα **μειζόνων εξελικτικών μεταβάσεων:**

ατομικοί αντιγραφείς (replicators) -> δίκτυα αντιγραφών

γονίδια -> χρωμοσώματα

προκαρυωτικό κύτταρο -> ευκαρυωτικό κύτταρο

μονοκύτταρος οργανισμός -> πολυκύτταρος οργανισμός

μοναχικός οργανισμός -> αποικία

Μείζονες εξελικτικές μεταβάσεις

-για κάθε μετάβαση είναι απαραίτητο να κυριαρχήσει η επιλογή σε ανώτερο επίπεδο

-τα άτομα πρέπει να **συνεργαστούν**, να θυσιάσουν την ατομικότητά τους, και να γίνουν μέρος του όλου

-επιλογή συγγενούς / κανόνας του Hamilton σημαντικά

-> πολλές μεταβάσεις (όχι όμως όλες) αφορούν συγγενικά άτομα

-ο ανταγωνισμός μέσα στην ομάδα πρέπει να **περιοριστεί**

-για να συμβεί μια μετάβαση, το συμφέρον του ατόμου πρέπει να ευθυγραμμιστεί με το συμφέρον της ομάδας

-ό,τι αποκαλούμε 'άτομα' είναι στην πραγματικότητα ομάδες συνεργαζόμενων μονάδων

Επιλογή είδους (Species selection)

-μακροεξελικτική ιδέα -> Gould and Eldredge (1977)
'Punctuated Equilibria'

-διαφέρει από επιλογή ομάδας/συγγενούς -δεν είναι ανάλογη διαδικασία

-> σύμφωνα με την **επιλογή είδους**, η επιλογή μπορεί να δρα σε ολόκληρα είδη (σε μεγάλες χρονικές περιόδους)

-τα πιο αρμοσμένα είδη είναι αυτά που επιβιώνουν περισσότερο ή/και διαχωρίζονται γρηγορότερα σε είδη

-η **ειδογένεση** (speciation) είναι στην επιλογή είδους ανάλογη της αναπαραγωγής στους οργανισμούς

Για περαιτέρω μελέτη:

-Godfrey-Smith, *Φιλοσοφία της Βιολογίας*, κεφ. 3.3

-Sterelny, *Dawkins κατά Gould*, μέρος 2

-Hull & Ruse, κεφ. 3

-Samir Okasha, *Levels of Selection*