

# Philosophie de la théorie de l'évolution II: les unités de la sélection

Qu'est-ce que la vie?

Cours 3

# Synopsis

1. Sélection au niveau des groupes
2. La critique de C.G. WILLIAMS
3. Individu ou groupe ?
4. L'altruisme biologique
5. Sélection au niveau des gènes
6. Un exemple pour le pluralisme scientifique ?

## 1. Sélection au niveau des groupes

"It must not be forgotten that although a high standard of morality gives but a slight or no advantage to each **individual** man and his children over the other men of the same tribe, yet that an advancement in the standard of morality and an increase in the number of well-endowed men will certainly give an immense advantage to one **tribe** over another."

[Darwin 1871, *The Descent of Man*]

# 1. Sélection au niveau des groupes

V.C. Wynne-Edwards (1962), *Natural Regulation of Animal Numbers*:

Postulat de mécanismes qui régulent la densité des populations, p. ex., agression dans le monde animal, limitation de la fécondité : l'évitement de la surexploitation de l'environnement fournit un avantage en vue de la survie des groupes à long terme

Donc il existe des adaptations au niveau du groupe

## 2. La critique de G.C WILLIAMS

L'idée des adaptations au niveau du groupe est confuse

**L'individualisme ontologique** : un groupe rapide de zèbres n'est qu'un groupe de zèbres rapides, par analogie un groupe adapté n'est rien qu'un groupe des individus adaptés

**L'individualisme méthodologique** : le postulat des adaptations au niveau des groupes n'est permmissible qu'au cas où toute explication au niveau de l'individu échoue

**Pas d'adaptations pour le bénéfice de l'espèce !**

[G.C. Williams (1966) *Adaptation and Natural Selection*]

### 3. Individu ou groupe ?

Exemple : la ponte des oiseaux

On a démontré que la ponte des oiseaux est normalement plus petite que le nombre d'œufs que la femelle peut produire

Explication traditionnelle : sélection au niveau des groupes ; régulation de la fécondité pour que l'organisme ne surexploite pas son milieu

### 3. Individu ou groupe ?

Mais il y a aussi une explication qui ne se fonde que sur la sélection individuelle :

Lack, D. 1947. The Significance of Clutch Size. *Ibis* 89: 302-52.

En produisant moins d'œufs que possible la femelle maximise le nombre de poussins *survivants*

Donc c'est la **maximisation de la fitness individuelle** qui explique l'amplitude de la ponte, pas la fitness du groupe (c.à.d. tous les oiseaux congénères qui utilisent les ressources d'une région)

### 3. Individu ou groupe ?

Autre exemple : le virus causant la myxomatose

S. Levin & D. Pimentel (1981), Selection of Intermediate Rates of Increase in Parasite-Host Systems. *American Naturalist* 117: 308-315



# L'effet du virus myxomateux

## GROUP-SELECTION IN PARASITE-HOST SYSTEMS

3

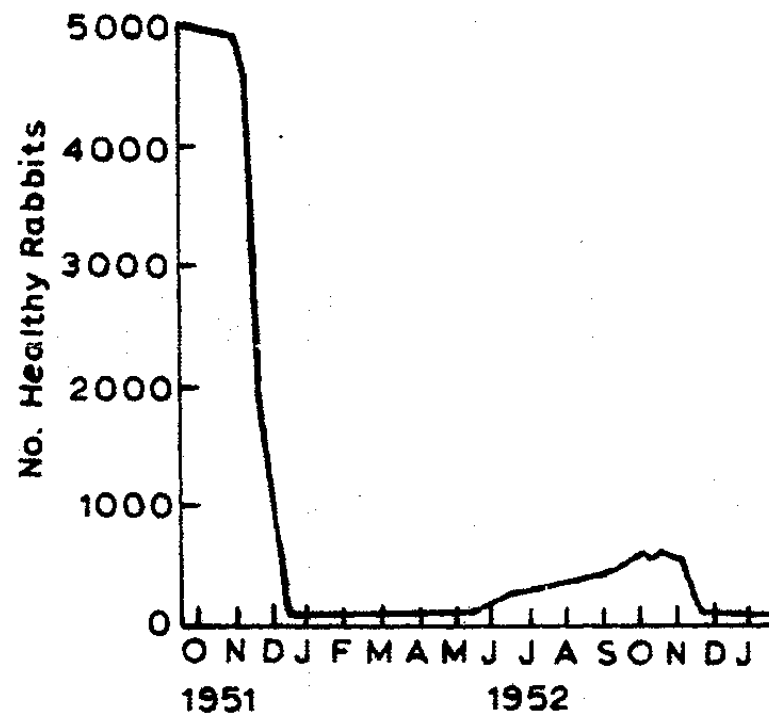


FIG. 1.—Number of healthy rabbits per standardized transect counts at Lake Urana region immediately after the introduction of the myxoma virus into the host rabbit population (after Myers et al. 1954).

## La décroissance de la mortalité

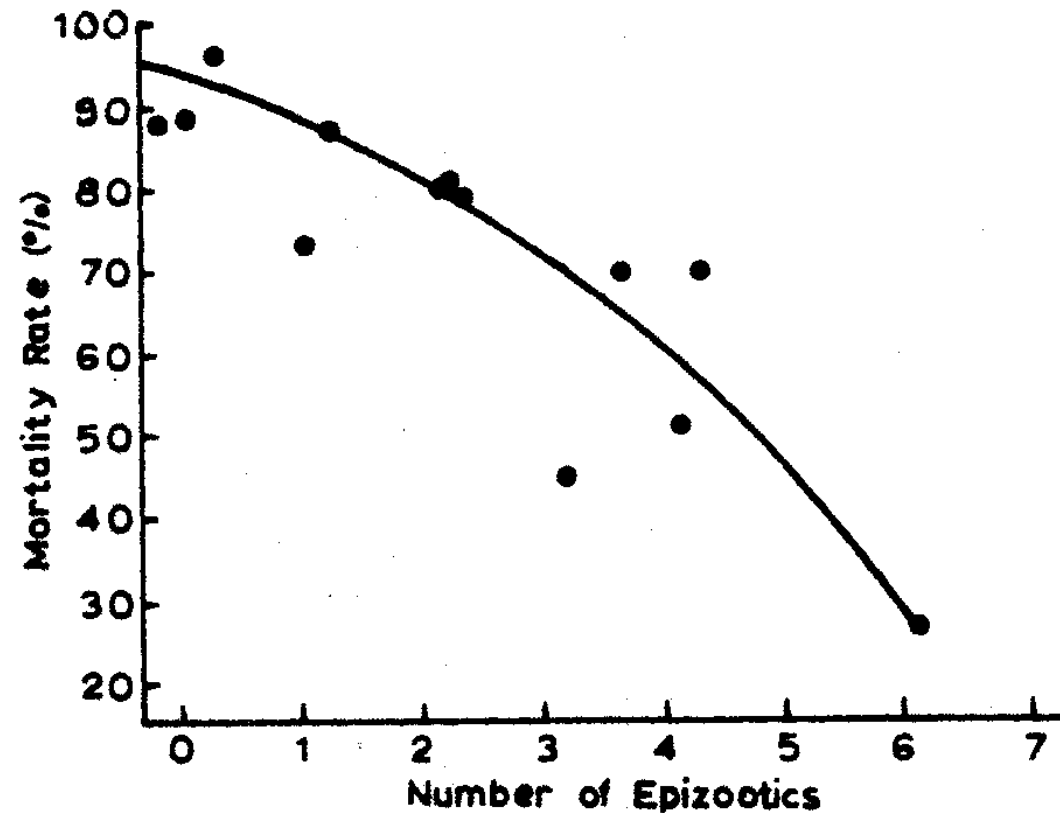


FIG. 2.—Mortality rates of wild rabbits from Lake Urana region after exposures to several epizootics of myxoma virus, after challenge infection with strain of myxoma virus grade III virulence (after Fenner and Myers 1978).

# La décroissance de la mortalité

314

THE AMERICAN NATURALIST

TABLE I

VIRULENCE OF FIELD MYXOMA VIRUS TYPES IN RABBITS IN AUSTRALIA  
(Fenner and Myers 1978)

GRADE OF SEVERITY	VIRULENCE TYPE GRADE					
	I	II	IIIA	IIIB	IV	V
Mean survival times of rabbits (days)	<13	14-16	17-22	23-28	29-50	...
Case-mortality rate (%)	>99	95-99	90-95	70-90	50-70	<50
Australia						
1950-1951	100	...	...	...	...	...
1958-1959	0	25	29	27	14	5
1963-1964	0	.3	26	33	31	9

## Sélection au niveau du groupe ?

- Les colonies de virus moins virulents tuent leur hôte moins rapidement, donc le moustique vecteur a plus de temps pour la propagation du virus
- **Sélection interdémique:** Sélection due à des différences dans le succès reproductif des groupes, succès qui est déterminé par les individus avec la fitness la plus haute

[**Dém:** une population d'individus parmi lesquels la fitness dépend de celle des autres individus]

## Ou bien sélection au niveau de l'individu ?

- Un virus moins virulent se trouve parfois parmi d'autres virus « gentils » et parfois parmi des virus plus féroces. Sa fitness est plus haute dans le premier cas (elle dépend de sa fréquence)
- En moyenne, les virus gentils produisent davantage de descendants que les virus plus féroces
- Donc il y a une sélection parmi les **individus**, pas parmi les groupes
- Il faut prendre la moyenne de la fitness sur tous les contextes (frequency-dependent selection)

## La réponse du défenseur de la sélection au niveau du groupe

- L'explication fondée sur la sélection au niveau de l'individu commet une erreur nommée « avering fallacy »
- Les processus causaux pertinents se déroulent au niveau des **populations des virus** (c'est toujours un lapin entier qui vit ou qui meurt)
- Donc l'explication au niveau des particules individuelles de virus déguise les vraies relations causales

## La réponse du critique de la sélection au niveau du groupe

- Une population de virus dans un lapin n'est qu'une entité volatile; dans un horizon de temps évolutionnaire elle n'a aucune conséquence
- Ce qui est pertinent est la disposition d'une particule individuelle de virus à se reproduire dans de différents milieux, disposition qui est représentée par la fitness moyenne

## 4. L'altruisme biologique

Exemples :

- Cris d'alarme
- Insectes sociaux (fourmis, abeilles)
- Partage de repas avec des individus congénères (chez les chauves-souris vampires)





# Définition de l'altruisme biologique

- Un comportement est **altruiste au sens biologique** si et seulement s'il augmente la fitness des autres individus au détriment de la fitness de l'individu qui manifeste ce comportement (défini par les *conséquences* d'un comportement !)
- **À distinguer strictement : l'altruisme psychologique** = des actions qui sont motivées par le bien des autres individus (défini par la *motivation* d'une action !)

# Tentatives d'expliquer l'altruisme

- Traditionnel (Darwin, Wynne-Edwards): sélection au niveau des familles ou groupes
- Depuis les années 1960 (W.D. Hamilton): sélection de parentèle (kin selection)
- Depuis les années 1970 (J. Maynard Smith) :  
théorie des jeux (game theory)
- Depuis les années 1990 (D.S. Wilson, E. Sober) :  
group selection theory strikes back !

# Problèmes de la théorie de la sélection au niveau des groupes

- Problème des resquilleurs:
- Des individus qui profitent du comportement social des autres sans payer les frais auront une fitness plus haute
- Donc les resquilleurs foisonnent
- Ainsi le comportement altruiste est éliminé par la sélection naturelle
- Autrement dit, les groupes altruistes ne peuvent pas être stable dans l'évolution

# Sélection de parentèle

La règle d'Hamilton:

$$b > c/r$$

c: perte de fitness par l'altruiste

b: effet sur la fitness du récipient de l'altruisme

r: coefficient de proximité génétique

[W.D. Hamilton (1964), The Genetical Evolution of Social Behaviour I. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-16]

# La théorie des jeux

Le bénéfice du comportement social dépend de la fréquence de ce comportement. Le résultat est une dépendance de la fitness de la fréquence du trait

La fitness de chaque individu est **maximale** quand tous les autres sont altruistes tandis que l'individu est égoïste (le resquilleur, « free-rider », « Trittbrettfahrer »)

La fitness est **minimale** quand tous les autres sont égoïste et l'individu en question est altruiste

La fitness est **intermédiaire** quand tout le monde est altruiste



# La théorie des jeux

D'un point de vue mathématique c'est la structure du **dilemme du prisonnier**

# Le dilemme du prisonnier

Deux prisonniers qui ont commis un délit ensemble sont interrogés individuellement par un juge. Le juge offre un « deal » a chacun :

- Si un des deux prisonniers dénonce l'autre, il est remis en liberté tandis que le prisonnier dénoncé obtient une peine maximale (10 ans)
- Si les deux se dénoncent entre eux, ils obtiennent une peine plus légère (5 ans)
- Si ni l'un ni l'autre ne dénonce, la peine sera minimale (6 mois)



# Le dilemme du prisonnier

Jeu non-répété : le choix rationnel est de dénoncer l'autre (si je dénonce j'obtiens ou bien la liberté ou bien 5 ans)

Jeu répété : l'une des meilleures stratégies est « tit for tat » (œil pour œil)

Le comportement social est comme un jeu répété. La coopération entre les animaux sociaux réalise souvent une solution au dilemme du prisonnier

# La théorie des jeux

John Maynard Smith : a démontré qu'il existe des stratégies d'équilibre (par exemple, une stratégie mixte ou l'individu coopère pendant la moitié du temps)

[J. Maynard Smith (1982), *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press]

## 5. Le gène comme unité de sélection

**Thèse** (G.C. Williams, R. Dawkins) : au contexte des organisme sexuels, **l'unité de la sélection est toujours le gène** (en cas de reproduction clonale c'est le génome entier)

**Argument**: les gènes d'un organisme sexuel sont rebattus dans chaque génération (dû à la méiose et la recombinaison génétique). Par contre, les individus ainsi que leur génome ne sont que des assemblages transitoires d'un point de vue évolutionnaire

Dawkins : « gene's eye view of evolution »

## 5. Le gène comme unité de la sélection

Du point de vue d'un gène particulier, il y a plusieurs stratégies pour amplifier sa réplication dans une population

- (1) Par un effet moyen positif sur la fitness de son propre hôte
- (2) Par un effet moyen positif sur la fitness des individus qui sont génétiquement proches (puisqu'ils peuvent contenir des copies du même gène) : sélection de parentèle
- (3) Par la distorsion de la ségrégation (méiose)

Donc le gène est toujours **l'unité de la sélection**

# 1e objection

Les gènes isolés ne peuvent rien faire. Donc c'est l'organisme entier qui constitue l'unité de la sélection

**Réponse** : il faut distinguer entre réplicateur et véhicule.

Réplicateur : unité qui peut prendre de différents états, états qui peuvent être transmis à la prochaine génération [séquence de bases azotés de l'ADN ou peut-être des modifications épigénétiques comme la méthylation du chromatine]

**Vehicule** : unité qui interagit avec l'environnement comme un tout

## 2e objection

L'effet d'un gène sur la fitness peut dépendre de son milieu génétique

Ex: la supériorité des hétérozygotes et la drépanocytose (sickle cell anemia)

Hb/Hb pas de drépanocytose

Hb/Hb<sup>S</sup> pas de drépanocytose, résistance contre la malaria

Hb<sup>S</sup>/Hb<sup>S</sup> drépanocytose

→ Dans ce cas, la sélection se déroule-t-elle au niveau des **groupes de gènes** ?

[E. Sober & R. Lewontin (1982), Artifact, Cause and Genic Selection. *Philosophy of Science* 49:157-180]

## 2e objection

Réponse de Kenneth Waters:

Si ! On peut attribuer à chacun des allèle Hb et Hb<sup>S</sup> un valeur de fitness qui dépend du génotype de l'autre chromosome (un allèle Hb a une haute fitness en présence d'un allèle Hb<sup>S</sup> mais une fitness plus faible en présence d'un autre Hb. Par ailleurs, un allèle Hb<sup>S</sup> a une haute fitness en présence d'un autre Hb<sup>S</sup> et une fitness très faible en présence d'un autre Hb<sup>S</sup> (puisque la maladie se manifeste dans ce cas)

Le destin évolutionnaire de ces deux allèles est déterminé par la **valeur moyenne de fitness** sur les différents contextes génétiques

## 2e objection

Réponse de Sober et Lewontin:

La prise de la moyenne n'est qu'une opération mathématique qui n'a aucune signification causale

C'est la « averaging fallacy » à nouveau !

La thèse selon laquelle la sélection se déroule toujours au niveau des gènes aboutit à la distorsion des vraies relations causales



## 2e objection

Réponse à cette réponse (Waters):

Il n'y a pas de telle chose que les « vraies relations causales » ! Il existe différentes façons de décrire un processus causal, par exemple, sur différents niveaux. La sélection des gènes fournit une bonne explication d'une diversité des exemples de sélection, mais c'est aussi le cas pour des modèles qui décrivent le processus à un niveau plus élevé.

## 6. Un cas de pluralisme scientifique ?

La théorie de la sélection multi-niveaux (multi-level selection theory) : la sélection peut se dérouler au niveau des :

- gènes individuels
- combinaisons ou ensembles de gènes
- individus
- clones (en cas de reproduction asexuelle)
- parentèles (kin groups)
- groupes sociaux
- descendance (lineage) : macro - évolution

## 6. Un cas de pluralisme scientifique ?

D'abord, il faut distinguer entre la théorie de la sélection multi-niveaux et la thèse de Ken Waters, notamment :

(1) On peut **décrire** des processus de sélection à plusieurs niveaux

Ce qui n'est pas la même thèse que :

(2) Il **existe** des processus de sélection à plusieurs niveaux

Dans le cas de la première thèse les différents niveaux ne sont que des **aspects** ou des **perspectives** d'un seul processus, dans le deuxième cas il y a différents processus !

## 6. Un cas de pluralisme scientifique ?

Le pluralisme scientifique :

C'est la thèse qu'il n'y a pas une seule représentation correcte de la réalité. Plutôt il y a une pluralité de représentations qui prennent différentes perspectives et qui sont également correctes (mais aussi incomplètes à cause de leur perspective)

## 6. Un cas de pluralisme scientifique ?

Le vrai pluraliste rejette la question

« À quels niveaux la sélection se déroule-t-elle ? »

En faveur de la question :

« À quels niveaux peut-on modéliser la sélection d'une façon qui est scientifiquement productive ? »