

# Approches théoriques de l'évolution du comportement humain

Contribution Jean-Baptiste André, CNRS, *Écologie & évolution*

## Descriptif

- Évolution des capacités cognitives
- Évolution des comportements sociaux (coopération, communication)
- Évolution et apprentissage
- Modélisation des dynamiques culturelles
- Co-évolution gène-culture

## Outils formels

- Théorie des jeux évolutionnaire
- Génétique des populations
- Théorie de la sélection de parentèle
- Génétique multi-locus
- Génétique quantitative
- Dynamique adaptative

## Grandes questions

- Comportements sociaux
  - ▶ Origine de la coopération humaine. Comment est-elle apparue ?
  - ▶ Stabilité évolutionnaire de la coopération humaine. Par quels mécanismes l'émergence de tricheurs est-elle rendue impossible ?
  - ▶ Origine de l'apparente spécificité humaine. Pourquoi ces mécanismes n'ont-ils pas les mêmes conséquences chez d'autres espèces animales ?
- Apprentissage, culture
  - ▶ Évolution de l'apprentissage. Dans quelles conditions des stratégies d'apprentissages sont-elles adaptatives plutôt que des stratégies fixes ? Quelles sont les stratégies d'apprentissage optimales ?
  - ▶ Évolution culturelle. L'évolution culturelle est-elle fondamentalement différente de l'évolution génétique ?
  - ▶ Co-évolution gène-culture. Comment ces deux systèmes dynamiques interagissent-ils ?
- Évolution et Cognition
  - ▶ Origine des capacités cognitives. A quelles conditions des capacités conceptuelles générales peuvent-elles évoluer ?
  - ▶ Plasticité comportementale et évolution. Les capacités cognitives plastiques de certains animaux, de l'espèce humaine en particulier, ont-elles des conséquences évolutives ?

## État de l'art

Les développements théoriques en biologie de l'évolution, sur le comportement humain, ont été importants essentiellement dans deux domaines : la coopération et l'évolution culturelle.

### *Évolution de la coopération*

Sur la coopération, on a vu un développement extrêmement important de travaux théoriques. Depuis les années 60 et les travaux de William Hamilton, on sait comment l'évolution peut favoriser des comportements altruistes s'ils sont exprimés vis-à-vis d'individus apparentés génétiquement, c'est le

principe de la «sélection de parentèle». Ce mécanisme a donné lieu à un immense développement théorique. Il a des impacts dans toutes les branches du vivant. Chez l'Homme en particulier on ne peut pas s'en passer pour comprendre les interactions sociales au sein de la famille proche. Toutefois, pour ce qui concerne spécifiquement le comportement humain, ce n'est pas l'altruisme au sein de la famille qui a attiré le plus l'attention des scientifiques. En effet, le fait marquant qui semble caractériser l'espèce humaine c'est justement la richesse et l'importance des comportements coopératifs exprimés envers des individus non-apparentés. C'est donc logiquement cette forme de coopération qui a été l'objet du plus grand nombre des travaux théoriques spécialement développés pour le cas de l'espèce humaine. Ces travaux appartiennent principalement à deux écoles.

- Sélection culturelle de groupe

Une première approche consiste à appliquer, chez l'Homme, le principe de la sélection de parentèle, mais à l'évolution culturelle et non pas à l'évolution génétique. Selon cette approche, si les humains sont coopératifs même avec des partenaires non génétiquement apparentés, c'est parce que les comportements sociaux sont déterminés culturellement, et pas génétiquement. C'est donc l'apparement culturel et pas l'apparement génétique qui importe. Cette approche a donné lieu à un très grand nombre de formalisations théoriques (principalement le fait de Boyd, Richerson, Gintis, Bowles et Henrich : Boyd & Richerson 1982, 1985, 1990, 2002, 2005, 2006, 2009; Boyd et al. 2003; Richerson & Boyd, 2005; Gintis, 2000, 2003; Gintis et al., 2003; Bowles, 2009; Bowles & Gintis, 2004; Henrich, 2006, 2004; Henrich & Boyd, 2001; Henrich & Henrich, 2007). Ces modèles considèrent l'évolution de traits altruistes transmis culturellement, par imitation, au sein de groupes sociaux (divers formes d'imitations peuvent être considérées). Ils considèrent aussi l'effet conjoint des phénomènes de punition et de transmission culturelle sur la stabilisation de l'altruisme (Henrich & Boyd, 2001).

- Jeux répétés, réciprocité, réputation, punition

La seconde approche se distingue radicalement de la théorie de la sélection de parentèle. D'après elle, les comportements sociaux humains vis-à-vis de non-apparentés ne sont pas altruistes. Au contraire ils bénéficient indirectement à ceux qui les exprime, à travers des mécanismes de «feedback» sociaux tels la réciprocité directe, la réputation ou bien la punition des tricheurs. Ces approches ont été d'abord développées en théorie des jeux standard (non évolutionniste) et en micro-économie (Luce et Raiffa, Aumann, Selten, Binmore, Fudenberg, Tirole, etc.). Ils ont été secondairement introduits en biologie théorique. L'idée de réciprocité a d'abord été introduite par Trivers (1971) de manière verbale, puis formalisée par Axelrod & Hamilton (1981). Ces idées ont ensuite donné lieu à une explosion de modèles théoriques dans les années 90. Réciprocité directe (Nowak & Sigmund 1992, 1993) ; réciprocité indirecte (Nowak & Sigmund 1998, 2005; Nowak et al. 2000; Leimar & Hammerstein 2001; Panchanathan & Boyd 2004) ; punition (e.g. Boyd et Richerson 1992).

Les développements théoriques plus récents se sont concentrés autour de quatre axes principaux.

- ▶ Considérer des interactions dans lesquelles la coopération est quantitative et non pas tout ou rien (Wahl & Nowak 1999; Killinback et al. 1999; André & Day 2007).
- ▶ Considérer l'effet de la stochasticité démographique (Fudenberg & Maskin 1990; Nowak et al. 2004).
- ▶ Mettre en évidence le rôle de la variabilité comme pression de sélection sur les comportements conditionnels (Leimar, 1997; McNamara et al. 2004; McNamara & Leimar, 2010; André, 2010)
- ▶ Considérer les interactions entre sélection de parentèle et réciprocité (Lehmann & Keller, 2006; Akçay & Van Cleve, 2012)

### *Évolution et culture*

L'évolution culturelle fascine les évolutionnistes au moins depuis 1976 et la publication du *gène égoïste* dans lequel Dawkins invente le concept de «memes», équivalents culturels des gènes, sensés évolués comme eux

par variation/sélection. Même si cette idée n'était pas totalement nouvelle puisqu'on en trouve les prémisses dans les travaux de Gabriel Tarde au 19<sup>ème</sup>, la formulation qu'en fait Dawkins connaît un retentissement considérable. Surtout parce qu'elle laisse entrevoir, pour la communauté des évolutionnistes, la possibilité de contribuer de façon significative aux avancées d'un domaine académique totalement nouveau pour cette communauté, celui des sciences humaines et de la culture.

Suite au livre de Dawkins, on verra se développer un grand nombre de travaux dits de « mémétique », certains théoriques. Mais pour autant c'est plutôt à une déception que ces développements amènent. La mémétique n'a jamais vraiment réussi à dépasser le stade de la tautologie (« les mêmes les plus répandus sont ceux qui se répandent le mieux »). Finalement, le champ se structurera avec l'abandon du terme de « mémétique », en plusieurs approches apparentées mais bien distinctes.

- Dual Inheritance Theory : L'école de Cavalli-Sforza et Feldman. En 1981, ces deux généticiens des populations publient un livre important sur la transmission culturelle (Cavalli-Sforza & Feldman, 1981). Ils y insistent principalement sur les mécanismes de transmission verticale dans la culture (parent-enfant), et développent des modèles (dans ce livre et plus tard) de co-évolution entre des gènes et des traits culturels co-adaptés (p. ex. le gène de la lactase et la pratique de l'élevage; p. ex. Feldman & Laland, 1996).
- Co-évolution gène culture : L'école de Boyd et Richerson. Dans leur livre fondateur de 1985, Robert Boyd et Peter Richerson modélisent à la fois l'évolution des mécanismes de la transmission culturelle (apprentissage individuel / imitation conformiste / imitation biaisée par le prestige, etc.) et l'évolution des traits culturels eux-mêmes qui en découlent. Leurs travaux ont eu une grande influence et ont donné lieu à de nombreux développements théoriques sur l'évolution culturelle (p. ex. Henrich & Boyd, 1998; Henrich & McElreath, 2007) et ses conséquences sur la coopération (voir au dessus).
- Épidémiologie des représentations. Dan Sperber, un anthropologue français, propose une vision significativement différente de l'évolution culturelle (Sperber 1996), dans lequel l'accent est mis sur les conséquences de la cognition, et des contraintes qui en découlent, sur l'évolution de la culture. Son approche est moins formalisée mathématiquement que les deux autres (voir seulement Sperber & Claidière, 2006; Claidière & Sperber, 2007), mais elle comporte pourtant un fort potentiel explicatif.

## Prospectives

Le domaine est encore en plein développement. Il n'est pas encore cristallisé ni d'un point de vue formel (les outils utilisés sont très divers), ni d'un point de vue conceptuel (les désaccords sont nombreux). Dans la suite, je liste les sujets qui me paraissent avoir un potentiel de développement important.

- Evo-Mecho : Modéliser l'évolution des mécanismes cognitifs de prise de décision et prendre en compte l'effet de ces mécanismes eux-mêmes dans l'évolution.

La très grande majorité des modèles existants en évolution du comportement sont des modèles dits « phénotypiques » qui font des hypothèses à la fois simples et implicites quant aux mécanismes sous-jacents au comportement. Or, les mécanismes eux-mêmes ont des conséquences sur les dynamiques évolutives. Les modèles futurs devront donc impérativement s'atteler à comprendre à la fois comment les mécanismes psychologiques évoluent et comment ils impactent *in fine* les dynamiques évolutives ultérieures (voir p. ex. McNamara & Houston, 2009). C'est le cas en particulier pour l'évolution des comportements sociaux, mais c'est le cas aussi plus généralement pour l'évolution de tous les comportements.

- Environnements complexes, multi-jeux

La plupart des modèles existants considèrent l'évolution des comportements sociaux dans un environnement simplifié dans lequel les agents n'entrent que dans un seul type d'interaction sociale (un seul jeu). Il sera indispensable dans le futur de développer des modèles « multi-jeux » dans lesquels les agents ont plusieurs types d'interactions sociales, afin de comprendre comment l'adaptation dans un jeu interagit avec l'adaptation dans un autre.

- Apprentissage et évolution / Évolution de l'apprentissage  
Les modèles de génétique évolutionnaire s'intéressent aux dynamiques biologiques (temps long). A l'inverse les modèles d'apprentissage ainsi que les modèles d'économie évolutionnaire s'intéressent aux dynamiques ontogénétiques et culturelles (temps court). En général on considère donc qu'une adaptation relève soit de l'évolution soit de l'apprentissage, qu'elle se produit à un niveau ou bien à un autre, pas aux deux en même temps, et pas en interaction. Dans le futur, les interactions entre ces deux dynamiques adaptatives devront être étudiée plus précisément.
- Y a-t-il un parallèle pertinent entre évolution génétique et évolution culturelle ? Comment formaliser l'évolution culturelle ?  
La modélisation de l'évolution culturelle est en travaux depuis plusieurs dizaines d'années, mais aucun modèle convaincant et général de ce processus n'a encore été proposé. Il est possible, au fond, que l'évolution culturelle doive être formalisée de façon très différente de l'évolution génétique. Mais ceci reste à comprendre et à théoriser. Couplée à des développements théoriques, l'utilisation de données et d'exemples empiriques, tirés de l'anthropologie et de la sociologie, mais aussi du monde animal sera essentiel ici.
- Comment le langage (les capacités cognitives de communication linguistique, d'origine génétique) et les langues elles-mêmes (d'origine culturelle) ont-ils co-évolué ?  
La co-évolution de ces deux systèmes pose un problème théorique essentiel puisqu'aucun des deux ne peut, a priori, émerger sans l'existence préalable de l'autre. Des modèles d'évolution de codes de communication ont déjà été développés (surtout en mathématique des jeux, un peu en biologie), mais la question de l'évolution jointe de ces deux niveaux n'a pas été traitée. Elle est essentielle pour comprendre l'origine de la communication humaine.

## Situation internationale

### *États-Unis*

- École de la « sélection de groupe » (culturelle le plus souvent) : Robert Boyd, Peter Richerson, Joseph Henrich, Samuel Bowles (côte ouest). Liens avec des économistes (Herbert Gintis) et des anthropologues (Kim Hill, Dan Fessler).
- « École de Martin Nowak » (Harvard) : réciprocité, réputation, comportements sociaux en modèles spatialisés (Martin Nowak, Hisashi Ohtsuki, Corina Tarnita, David Rand, etc.).
- Psychologie évolutionniste, école dite de « Santa Barbara » : Leda Cosmides et John Tooby avec une petite composante de modélisation (e.g. Delton et al., 2011).

### *Europe*

- Modélisation en écologie comportementale (surtout animaux non-humains), stratégies, prise de décision, coopération, information et communication : John McNamara (Bristol) ; Alastair Houston (Bristol) ; Olof Leimar (Stockholm) ; Peter Hammerstein (Berlin).
- Génétique évolutionnaire de la coopération et de la culture, développements récents autour de Stuart West (UK), Andy Gardner (UK) et de Laurent Lehmann (Suisse).
- Modélisation de l'évolution du langage : Simon Kirby (Edinburgh).
- Mathématique des jeux évolutionnaires : travaux de Karl Sigmund, Josef Hofbauer, Sylvain Sorin, etc.

## Références

1. Akcay, E. and J. Van Cleve, 2012. Behavioral responses in structured populations pave the way to group optimality\*. *The American Naturalist* 179:257–269.
2. André, J., 2010. The evolution of reciprocity: Social types or social incentives? *American Naturalist* 175:197–210.
3. André, J. and N. Baumard, 2011a. The evolution of fairness in a biological market. *Evolution* 65:1447–1456.

4. ———, 2011b. Social opportunities and the evolution of fairness. *Journal of Theoretical Biology* 289:128–135.
5. André, J. and T. Day, 2007. Perfect reciprocity is the only evolutionarily stable strategy in the continuous iterated prisoner's dilemma. *J Theor Biol* 247:11–22.
6. Axelrod, R. and W. D. Hamilton, 1981. The evolution of cooperation. *Science* 211:1390–6.
7. Bowles, S., 2009. Did warfare among ancestral hunter-gatherers affect the evolution of human social behaviors? *Science* 324:1293–1298.
8. Bowles, S. and H. Gintis, 2004. The evolution of strong reciprocity: cooperation in heterogeneous populations. *Theor Popul Biol* 65:17–28.
9. Boyd, R., H. Gintis, S. Bowles, and P. J. Richerson, 2003. The evolution of altruistic punishment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:3531–3535.
10. Boyd, R. and P. Richerson, 1985. *Culture and the evolutionary process*. The university of Chicago Press, Chicago.
11. ———, 2005. Solving the puzzle of human cooperation. in S. Levinson and P. Jaisson, eds. *Evolution and Culture*. MIT Press, Cambridge MA.
12. Boyd, R. and P. J. Richerson, 1982. Cultural transmission and the evolution of cooperative behavior. *Human Ecology* 10:325–351.
13. ———, 1990. Group selection among alternative evolutionarily stable strategies. *Journal of Theoretical Biology* 145:331–342.
14. ———, 1992. Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups. *Ethology and Sociobiology* 13:171–195.
15. ———, 2002. Group beneficial norms can spread rapidly in a structured population. *J Theor Biol* 215:287–96.
16. ———, 2006. Culture, adaptation, and innateness. in P. Carruthers, S. Stich, and S. Laurence, eds. *The Innate Mind: Culture and Cognition*.
17. ———, 2009. Culture and the evolution of human cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 364:3281–3288.
18. Cavalli-Sforza, L. and M. Feldman, 1981. *Cultural Transmission and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
19. Claidiere, N. and D. Sperber, 2007. The role of attraction in cultural evolution. *Journal of Cognition and Culture* 7:1–2.
20. Delton, A. W., M. M. Krasnow, L. Cosmides, and J. Tooby, 2011. Evolution of direct reciprocity under uncertainty can explain human generosity in one-shot encounters. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:13335–13340.
21. Fehr, E. and U. Fischbacher, 2003. The nature of human altruism. *Nature* 425:785–791.
22. Fehr, E. and S. Gächter, 2002. Altruistic punishment in humans. *Nature* 415:137–140.
23. Feldman, M. W. and K. Laland, 1996. Gene-culture coevolutionary theory. *Trends Ecol Evol* 11:453–457.
24. Fudenberg, D. and E. Maskin, 1990. Evolution and cooperation in noisy repeated games. *The American Economic Review* 80:274–279.
25. Gintis, H., 2000. Strong reciprocity and human sociality. *J Theor Biol* 206:169–79.
26. ———, 2003a. The hitchhiker's guide to altruism: Gene-culture coevolution, and the internalization of norms. *Journal of Theoretical Biology* 220:407–418.
27. ———, 2003b. Solving the puzzle of prosociality. *Rationality and Society* 15:155–187.
28. Gintis, H., S. Bowles, R. Boyd, and E. Fehr, 2003. Explaining altruistic behavior in humans. *Evolution and Human Behavior* 24:153–172.
29. Henrich, J., 2004. Cultural group selection, coevolutionary processes and large-scale cooperation. *Journal of Economic Behavior & Organization* 53:3–35.
30. ———, 2006. Cooperation, punishment, and the evolution of human institutions. *Science* 312:60–61.
31. Henrich, J. and R. Boyd, 1998. The evolution of conformist transmission and the emergence of between-group differences. *Evolution and Human Behavior* 19:215–241.
32. ———, 2001. Why people punish defectors. weak conformist transmission can stabilize costly enforcement of norms in cooperative dilemmas. *J Theor Biol* 208:79–89.

33. Henrich, J. and N. Henrich, 2007. Why humans cooperate. *Evolution and Cognition*. Oxford University Press, Oxford.
34. Henrich, J. and R. McElreath, 2007. Dual inheritance theory: The evolution of human cultural capacities and cultural evolution. in R. Dunbar and L. Barrett, eds. Oxford
35. *Handbook of Evolutionary Psychology*. Oxford University Press, Oxford.
36. Killingback, T., M. Doebeli, and N. Knowlton, 1999. Variable investment, the continuous prisoner's dilemma, and the origin of cooperation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 266:1723–1728.
37. Lehmann, L. and L. Keller, 2006. The evolution of cooperation and altruism – a general framework and a classification of models. *Journal of Evolutionary Biology* 19:1365–1376.
38. Leimar, O., 1997. Reciprocity and communication of partner quality. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 264:1209–1215.
39. Leimar, O. and P. Hammerstein, 2001. Evolution of cooperation through indirect reciprocity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268:745–753.
40. McNamara, J. M., Z. Barta, and A. I. Houston, 2004. Variation in behaviour promotes cooperation in the prisoner's dilemma game. *Nature* 428:745–8.
41. McNamara, J. M. and A. I. Houston, 2009. Integrating function and mechanism. *Trends in Ecology & Evolution* 24:670–675.
42. McNamara, J. M. and O. Leimar, 2010. Variation and the response to variation as a basis for successful cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences* 365:2627–2633.
43. Nowak, M. and K. Sigmund, 1992. Tit for tat in heterogeneous populations. *Nature* 355:250–253.
44. ———, 1993. A strategy of win stay, lose shift that outperforms tit-for-tat in the prisoners dilemma game. *Nature* 364:56–58.
45. ———, 2005. Evolution of indirect reciprocity. *Nature* 437:1291–1298.
46. Nowak, M. A., K. M. Page, and K. Sigmund, 2000. Fairness versus reason in the ultimatum game. *Science* 289:1773–5.
47. Nowak, M. A., A. Sasaki, C. Taylor, and D. Fudenberg, 2004. Emergence of cooperation and evolutionary stability in finite populations. *Nature* 428:646–650.
48. Nowak, M. A. and K. Sigmund, 1998a. The dynamics of indirect reciprocity. *J Theor Biol* 194:561–74.
49. ———, 1998b. Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature* 393:573–577. 8
50. Panchanathan, K. and R. Boyd, 2004. Indirect reciprocity can stabilize cooperation without the second-order free rider problem. *Nature* 432:499–502.
51. Richerson, P. J. and R. Boyd, 2005. *Not by genes alone : how culture transformed human evolution*. University of Chicago Press, Chicago.
52. Sperber, D., 1996. *Explaining Culture: A Naturalistic Approach*. Blackwell Publishers.
53. Sperber, D. and N. Claidiere, 2006. Why modeling cultural evolution is still such a challenge. *Biological Theory* 1:20.
54. Trivers, R., 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46:35–57.
55. Wahl, L. M. and M. A. Nowak, 1999a. The continuous prisoner's dilemma: I. linear reactive strategies. *Journal of Theoretical Biology* 200:307–321.
56. ———, 1999b. The continuous prisoner's dilemma: II. linear reactive strategies with noise. *Journal of Theoretical Biology* 200:323–338.