

**Sélection naturelle et sélection de groupe –
origine et enjeux du débat**

1. Position du problème	2
11. Le cadre darwinien : rappels.....	2
12. Le cadre néo-darwinien	4
13. Réévaluation récente du principe de sélection de groupe dans le néo-darwinisme contemporain.....	5
131. Les modèles de l'émergence de la culture	6
132. Réflexions philosophiques sur la phylogenèse de la morale.....	7
2. La notion de sélection de groupe dans un classique du néo-darwinisme : <i>Adaptation and Natural Selection</i> de G. C. Williams (1966).....	7
21. Définitions néo-darwiniennes : rappels.....	8
211. Substitution génétique et changement cumulatif.....	8
212. Avantage sélectif ('fitness').....	10
22. Définitions néo-darwiniennes relatives à la sélection de groupe	10
23. Caractère improbable et invérifiable d'une efficacité de la sélection de groupe.....	12
231. Caractère improbable de la sélection de groupe	12
232. Caractère invérifiable de la sélection de groupe.....	14
233. Critique du modèle de Wright (1945)	14
234. Critique du modèle de Lewontin (1962)	15
24. Sélection de groupe et adaptation sociale	16
3. Défense et illustration de la sélection de groupe	17
31. Le paradoxe de Simpson et la sélection de groupe.....	18
32. Trois exemples manifestant la présence de la sélection de groupe.....	21
321. Le sex-ratio de Williams à Hamilton	21
322. La virulence de la maladie de Lewontin à Williams	22
323. La sexuation chez Williams.....	23
33. Qu'est-ce qu'un groupe ?.....	24

1. Position du problème

11. Le cadre darwinien : rappels

La problématique remonte à Darwin et au concept de sélection naturelle. La sélection naturelle de certaines caractéristiques dans les organismes vivants exige un préalable : la *permanence de la variabilité* de ces caractéristiques, variabilité que Darwin ne s'expliquait pas (C'est Mendel qui a montré qu'elle vient du fait que les caractéristiques propres aux deux parents ne se diluent pas dans la génération suivante – en quelques générations cela réduirait à rien toute variation – mais que certaines caractéristiques provenant d'un des parents s'exprime tandis que celles provenant de l'autre parent peuvent s'exprimer à des générations ultérieures – c'est la différence dominant / récessif). En revanche, Darwin met au jour un *mécanisme* permettant de rendre compte de la *sélection* des caractéristiques : dans un environnement donné, certaines caractéristiques apparaissant *de façon aléatoire* sont avantageuses pour l'organisme en termes de *différentiel de reproduction*. L'organisme doté de telle ou telle caractéristique bénéficie d'un temps moyen de reproduction plus grand que celui qui n'en est pas doté (par exemple, une plus grande rapidité à la course ou un meilleur camouflage) : l'accumulation de cet avantage reproductif à travers les générations contribue à multiplier les descendants de l'organisme possédant la caractéristique en question au détriment des organismes de la même espèce ne possédant pas cette caractéristique. Il y a donc une *compétition* entre les individus d'une même espèce, compétition qui transite par les caractéristiques assurant, dans un environnement donné, un avantage reproductif. C'est ce qui transforme progressivement l'espèce au cours du temps. Le mécanisme de la sélection naturelle semble ainsi rendre impossible tout ce qui ne vise pas l'avantage reproductif de l'individu. Le mécanisme de la sélection naturelle permet non seulement d'expliquer les caractéristiques *organiques* des espèces et leur évolution au cours du temps, mais aussi les caractéristiques *comportementales*. On voit immédiatement la conséquence : si on peut expliquer l'existence des comportements d'aide, de protection et de secours entre individus apparentés (mère / progéniture, par exemple), le mécanisme de sélection naturelle semble impropre à sélectionner des comportements « altruistes » entre individus non-apparentés puisque cela irait directement contre la règle de la compétition pour l'avantage reproductif.

Du point de vue épistémologique, pour accorder une valeur à la notion de sélection naturelle, il est nécessaire de circonscrire le domaine (limité) de son applicabilité. C'est la raison pour laquelle la sélection de groupe est écartée : car si n'importe quel comportement – en particulier s'il semble « altruiste » – est produit par une sélection naturelle dont on étend le pouvoir non seulement à l'individu mais aussi au groupe de non-apparentés, alors tout comportement peut toujours être expliqué en vue d'un bien supérieur, celui de l'espèce. Il y a là

une dérive bien connue en biologie, celle du finalisme, qui consiste à expliquer un trait local qui semble défavorable en le rapportant à une cohérence globale « meilleure », supposée justifier le trait local. Ainsi, à force de trop englober, le principe de sélection naturelle risquerait d'englober tout et son contraire et de perdre toute valeur explicative. Pour conserver au principe de la sélection naturelle sa force explicative et sa généralité, la solution la plus simple consiste à montrer soit qu'il n'y a pas de comportement altruiste envers le non-apparenté dans la nature qui soit le résultat du mécanisme de la sélection naturelle, soit que ce type de comportement existe mais qu'il relève d'un autre mécanisme naturel – encore à décrire.

Darwin est conscient du fait qu'il y a des comportements naturels d'organismes qui s'exécutent *au détriment* de l'individu et à *l'avantage* du groupe. Par exemple, lorsqu'une abeille, en vue d'empêcher l'entrée de la ruche, plante son dard dans un envahisseur – ce qui entraîne la mort immédiate de l'abeille –, celle-ci semble se sacrifier pour le bien de sa colonie. Le mécanisme ayant sélectionné ce comportement « sacrificiel » complètement automatique relève-t-il de la sélection naturelle ? Ce qui pose problème dans toutes les sociétés animales où l'on relève des comportements qui semblent bénéficier au groupe et non à la stratégie de maximisation des capacités reproductives de l'individu pose évidemment d'autant plus problème dans le cas de l'espèce humaine où la solidarité entre non-apparentés est massivement avérée¹. Darwin est tout à fait conscient de la chose puisqu'il y voit la nature même du processus de *civilisation* :

“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 increase in the number of well-endowed men and advancement in the standard morality will certainly give an immense advantage to one tribe over another. There can be no doubt that a tribe including many members who, from possessing in a high degree the spirit of patriotism, fidelity, obedience, courage, and sympathy, were always ready to aid one another, and to sacrifice themselves for the common good, would be victorious over most other tribes; and this would be natural selection.”

C. DARWIN, *The Descent of Man*, Princeton University Press, Princeton [1871/1981], chap. V, “On the Development of the Intellectual and Moral Faculties during Primeval and Civilised Times” : 166.

On aurait donc affaire ici à un autre mécanisme, celui de la « *sélection de groupe* », qui serait l'équivalent pour un groupe de taille quelconque (une colonie d'abeille, toutes les abeilles, une niche écologique regroupant plusieurs espèces, ou même toutes les espèces) de la sélection naturelle portant, elle, exclusivement sur l'avantage reproductif de *l'individu* au sein d'une même

¹ Il faudrait évidemment s'entendre sur le terme de « comportement altruiste » ainsi que sur celui d'« apparenté » dans le cas de l'espèce humaine. Disons que les relations dites « de parenté » incluent des relations avec des « non-apparentés » d'un point de vue biologique, en particulier dans le cas de systèmes dits « saturés » où chaque individu entretient nécessairement des relations de parenté avec tous les autres, connus ou inconnus (cas australien). Un apparenté biologique peut aussi ne pas être un apparenté social (cas de la Chine ancienne).

espèce. Ce mécanisme se manifesterait au sein de la nature où il aurait une validité d'autant plus grande que l'on s'élève dans la hiérarchie des sociétés, hiérarchie mesurée à l'aune de la complexité des relations sociales (les sociétés humaines apparaissant comme le *terminus ad quem*).

12. Le cadre néo-darwinien

L'apparition des modèles néo-darwiniens, nés de la synthèse entre le darwinisme et la génétique mendélienne, n'a pas fondamentalement changé les données du problème (ce qui était appelé « caractéristiques » est seulement rapporté à un niveau génétique). Bien plus, concevoir la nature de la notion de *solidarité collective* dans le cadre de la compétition intra-spécifique est l'un des enjeux majeurs du versant évolutionniste de la théorie néo-darwinienne, quand se pose la question de l'émergence de la civilisation² :

“Prior to the ‘selfish gene’ intellectual revolution, it had been widely assumed that cooperative behaviour in animals (including altruistic behaviour) evolved thanks to selection at the level of whole group or species. It was argued that those groups which functioned best as harmonious wholes survived, while less cooperative groups or species became extinct, along with the genes responsible for such lack of cooperation. Such ideas attributed a kind of morality to animals, in the sense that a large social unit was supposed to foster group-functional behaviour among its individual members. Such ideas may be seen as a misapplication to biology of something resembling Durkheimian sociology (...). Be that it may, the naked methodological individualism of the new ‘selfish gene’ Darwinism involved a rupture with Durkheimian sociology and indeed with all human-derived assumptions about morality in the social life of animals.”

R. DUNBAR, C. KNIGHT & C. POWER, *The Evolution of Culture; an Interdisciplinary Review*, Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey, 1999: 4.

D'un point de vue épistémologique, le débat autour de la notion de sélection de groupe a ainsi contribué à renforcer la fracture entre anthropologie biologique et anthropologie sociale.

La critique néo-darwinienne adressée aux défenseurs d'un principe de sélection de groupe repose sur le fait que celui-ci *n'est pas un mécanisme* parce qu'il repose essentiellement sur l'idée que *l'observateur se fait de ce que doit être la cohérence* globale du groupe, cohérence dont il n'a aucun moyen de mesurer la réalité :

“It is assumed that: a population of vigorous individuals under heavy predator pressure is better adapted than one that is sickly and chronically starved; a population that divides its resources into stable individual territories is better adapted than one in which there is a chaotic scramble for resources; a population in which territory or social position is held by threat-display and recognition by neighbors is better adapted than one that maintains the social structure by frequent combat with effective weapons; a population with stable density, stable age distribution, etc., is better adapted than one in which such factors fluctuate widely; a population with limited fecundity and low juvenile

² En anglais, le terme de « culture » a fini par remplacer celui de « civilisation », sans doute jugé plus politiquement correct, contrairement au français où le terme de « civilisation » cohabite avec celui de « culture », selon les auteurs.

mortality rates is better adapted than one with high fecundity and high juvenile mortality rates; a population in which the old and dominant individuals regularly yield to promising youths is better adapted than one dominated by a stable regime of fecund but slowly displaced oligarchs; populations in which individuals, such as worker bees, often jeopardize their own well-being for a larger cause are better adapted than those whose members consistently act only in their own immediate interests; those in which individuals normally live in peace or active cooperation and mutual aid are better adapted than populations in which open conflict is more in evidence; on the other hand, when active mutual destruction must take place, infanticide is preferable to the killing of peers. I submit that the only consistency found in such propositions is that they all conform to prevailing aesthetic concepts of what organisms ought to be like.”

G. C. WILLIAMS, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 233.

La notion de sélection de groupe apparaît alors seulement comme l’un des avatars de la notion de progrès en biologie, dont G. C. Williams décrit cinq manifestations (qu’il critique au cours de son livre, p. 95) :

- accumulation d’information génétique
- accroissement de la complexité morphologique
- accroissement de la division physiologique du travail
- n’importe quelle tendance évolutionniste allant dans une direction arbitrairement désignée
- accroissement de l’efficacité de adaptative

Cette critique de la notion de sélection de groupe explique les directions prises par la théorie évolutionniste du comportement social telle qu’elle s’est développée depuis trente ans. Trois modèles théoriques ont été développés :

- théorie de la sélection de parenté (*kin selection*) (Hamilton 1963 et 1964a et b ; Maynard Smith 1982).
- théorie évolutionnaire des jeux (Trivers 1971 ; Maynard Smith 1982 ; Axelrod et Hamilton 1981)
- théorie du gène égoïste (Dawkins 1976, 1982)

Ces théories ont pour projet d’expliquer le comportement, y compris le comportement altruiste, sans faire intervenir la sélection de groupe.

13. Réévaluation récente du principe de sélection de groupe dans le néo-darwinisme contemporain

Cependant, il faut noter que, dans deux directions, on assiste depuis une vingtaine d’années à une certaine réhabilitation du principe de sélection de groupe.

131. Les modèles de l'émergence de la culture

Premièrement, dans le cadre des modèles évolutionnistes de la culture, on a tout d'abord dans les années 80 assisté à un compagnonnage entre individualisme méthodologique d'origine biologique et cognitivisme classique d'origine psychologique – justifié théoriquement par le recours à un fonctionnalisme individualiste – jusqu'à ce qu'un certain nombre de chercheurs refusent de s'en tenir au fonctionnalisme individualiste pour rendre compte de l'émergence de la culture. Cette deuxième génération a considéré dans les années 90 que la justification d'une cohérence groupale formant un niveau autonome ne pouvait pas se limiter à un simple effet de bord dès lors que l'on prenait au sérieux la sélection *d'instincts* ayant directement une vocation *collective*, comme c'est le cas de toutes les stratégies de *coalition entre non-apparentés*, déjà présentes chez les primates. Bref, le principe de sélection naturelle ne s'appliquerait pas seulement à la sélection organique mais aussi à la sélection des comportements dont certains n'ont de sens que d'un point de vue groupal :

“Although genes as such are never altruistic, it is precisely gene-level ‘selfishness’ which has driven the emergence of altruism and cooperation at higher levels including that of the multi-cellular organism, the primate coalition or the human speech-based community. Communal rituals can be understood as an expression of human coalitionary strategies, prefigured in many respects by the coalitionary strategies of non-human primates. The apparent incompatibility between the methodological individualism of modern Darwinism and the group-level focus of much social, cognitive and symbolic anthropology is therefore illusory. [...] It is ironic that Darwinians are beginning to address such distinctions just as many social anthropologists have decided on a reverse policy, adopting a version of methodological individualism which jettisons Durkheim and group-level analysis altogether in favour of cognitive individualism. This trend may explain the recent popularity of Darwinian cognitive anthropologists such as Dan Sperber and Pascal Boyer on social anthropology courses.”

R. DUNBAR, C. KNIGHT & C. POWER, *The Evolution of Culture; an Interdisciplinary Review*, Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey, 1999: 7.

Les modèles néo-darwiniens de l'émergence de la culture retrouvent ainsi, mais par d'autres biais, les aspects proprement anthropologiques du Darwin historique que Patrick Tort a fait redécouvrir en France au cours des années 80 sous le nom « d'effet réversif de l'évolution », et qui met l'accent sur le fait qu'un mécanisme sélectif servant l'avantage individuel par le biais de la sélection de caractéristiques *somatiques* sélectionne aussi des caractéristiques *instinctives* et parmi elles des instincts *sociaux* ayant pour fondement la tendance à la solidarité avec le non-apparenté :

Ce concept [l'effet réversif de l'évolution] est celui d'un processus, observé pour l'essentiel au sein de l'histoire humaine mais présentant des *primordia* au sein des groupes d'animaux supérieurs, qui assure le passage entre une évolution animale gouvernée par la loi sélective de la concurrence vitale et d'élimination des moins aptes, et une révolution culturelle qui se mesure au degré atteint par le *rejet* du versant *éliminatoire* de cette loi. Pour dire les choses avec une simplicité excessive : dans la « nature »

les « faibles » sont éliminés par le simple jeu d'une moindre aptitude à affronter les conditions de la lutte pour l'existence ; dans la « civilisation », les « faibles » sont protégés, réhabilités et secourus. [...] Ce qu'explique Darwin dans *La Filiation de l'Homme*, c'est que la sélection naturelle ne se borne pas à sélectionner des variations somatiques avantageuses, mais sélectionne aussi, indissolublement des facultés et des *instincts*. Parmi ces derniers, les *instincts sociaux*, fruits d'une longue histoire évolutive dont les indices transparaissent notamment au travers des comportements organisationnels et solidaires qui régissent la vie de groupe de la plupart des grands singes ont été, au sein de l'espèce humaine, tout particulièrement sélectionnés, de pair avec un fort accroissement des *capacités rationnelles* qui entretiennent naturellement un lien de relance mutuelle avec le développement de la vie sociale ainsi qu'avec l'exercice des sentiments affectifs et des conduites solidaires. [...] Ainsi, et pour reprendre une formule désormais connue, "par la voie des instincts sociaux, la sélection naturelle sélectionne la *civilisation*, qui s'oppose à la sélection naturelle." »

P. TORT, *La seconde révolution darwinienne*, Kimé, Paris, 2002 : 102-103.

132. *Réflexions philosophiques sur la phylogenèse de la morale*

Deuxièmement, dans les débats philosophiques sur une phylogenèse de la morale, la question de la sélection de groupe et de sa réhabilitation possible a joué un rôle important, surtout à partir de la publication du livre de Elliott Sober & David S. Wilson, *Unto Others ; The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Harvard University Press, Harvard, 1998.

Ce qui est intéressant pour nous est moins le débat philosophique en lui-même que le fait qu'il peut être interprété comme un questionnement sur *l'aspect sémiotique des rapports inter-groupes* tels qu'ils sont explicités à partir du modèle de Wright pour rendre raison de la notion de sélection de groupe : la question de la phylogenèse de la morale serait un moyen de penser l'articulation entre un niveau biologique et un niveau social où des règles sémiotiques peuvent prendre le relais de contraintes biologiques.

Avant de reprendre les termes du débat contemporain, il paraît utile de faire une mise au point concernant l'analyse classique menée par le néo-darwinisme.

2. La notion de sélection de groupe dans un classique du néo-darwinisme : *Adaptation and Natural Selection* de G. C. Williams (1966)

Écrit juste après les deux articles fondamentaux de Hamilton 'The Genetical Evolution of Social Behavior' (1964, *Journal of Theoretical Biology*) à partir desquels une partie du néo-darwinisme est devenu « sociobiologie », G. C. Williams reconnaît, comme Darwin, l'existence d'une solidarité dans les sociétés humaines et il est même prêt à étendre cette solidarité aux sociétés de primates³. Mais il dénonce l'idée qu'il pourrait y avoir un *mécanisme* de sélection de

³ "A competition for social goodwill cannot fail to have been a factor in human evolution, and I would expect that it would operate in many of the other primates. [...] I would be reluctant, however, to recognize this factor in any group but the mammalia, and I would imagine it to be confined to a minority of this group." **G. C. WILLIAMS**, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 95-96. Il remarque au chapitre 7 : "The prevalence of solicitude for offspring and hostility to all others is clearly shown by what are considered the

groupe, fonctionnant sur le modèle de la sélection naturelle, qui dépasserait le cadre de la parentèle :

“Simply stated, an individual who maximizes his friendships and minimizes his antagonisms will have an evolutionary advantage, and selection should favor those characters that promote the optimization of personal relationships. I imagine that this evolutionary factor has increased man’s capacity for altruism and compassion and has tempered his ethically less acceptable heritage of sexual and predatory aggressiveness. There is theoretically no limit to the extent and complexity of group-related behavior that this factor could produce and the immediate goal of such behavior would always be the well-being of some other individual, often genetically unrelated. Ultimately, however, this would not be an adaptation for group benefit. It would be developed by the differential survival of individuals and would be designed for the perpetuation of the genes of the individual providing the benefit to another. It would involve only such immediate self-sacrifice for which the probability of later repayment would be sufficient justification. The natural selection of alternative alleles can foster the production of individuals willing to sacrifice their lives for their offspring, but never for mere friends.”

G. C. WILLIAMS, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 94-95.

L’apparition de comportements de solidarité au cours de l’évolution se limite donc au périmètre de la parentèle parce que, dans l’optique néo-darwinienne classique, c’est seulement à ce niveau-là que l’existence d’un groupe peut être *génétiquement* justifié. Toute la thèse du livre consiste à défendre cette idée. Mais Williams est « honnête » dans la mesure où il ne cache pas les difficultés qu’il peut rencontrer pour justifier sa thèse et qu’il va même jusqu’à essayer de trouver des domaines expérimentaux sur lesquels on pourrait tester la pertinence de la notion de sélection de groupe (c’est l’exemple du sex-ratio, cf. infra).

21. Définitions néo-darwiniennes : rappels

211. Substitution génétique et changement cumulatif

Qu’est-ce qui rend possible un changement cumulatif chez les êtres vivants, permettant d’expliquer la constitution d’organes complexes ?

Seul le niveau génétique explique ce changement pour des raisons qui tiennent à la nature même de l’accumulation : celle-ci nécessite en effet un temps suffisamment long, mesuré en centaines de générations. Pour Williams, une telle accumulation ne peut se réaliser ni au niveau du phénotype, ni à celui du génotype, parce que leur durée de vie est trop courte. Seul le gène apparaît à la fois comme suffisamment stable en tant qu’unité au sein d’un ensemble (le chromosome) et en tant que susceptible de recombinaison⁴. Ainsi est-ce le différentiel entre le

higher animals.” **G. C. WILLIAMS**, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966: 193.

⁴ “The natural selection of phenotypes cannot in itself produce cumulative change, because phenotypes are extremely temporary manifestations. They are the result of an interaction between genotype and environment that produces

taux de mutation génétique interne (très faible) et le taux de substitution génétique d'allèles différentes (beaucoup plus élevé) qui rend possible le changement cumulatif⁵ :

“In this book I use the term *gene* to mean “that which segregates and recombines with appreciable frequency”. Such genes are potentially immortal, in the sense of there being no physiological limit to their survival, because of their potentially reproducing fast enough to compensate for their destruction by external agents. They also have a high degree of qualitative stability. Estimates of mutation rates range from about 10^{-4} to 10^{-10} per generation. The rate of selection of alternative alleles can be much higher. [...] there is abundant evidence for selection coefficients in nature that exceed mutation rates by one to many multiples of ten. There can be no doubt that the selective accumulation of genes can be effective. In evolutionary theory, a gene could be defined as any hereditary information for which there is a favorable or unfavorable selection bias equal to several or many times its rate of endogenous change. The prevalence of such stable entities in the heredity of populations is a measure of the importance of natural selection. [...] The selection of such genes of course is mediated by the phenotype, and to be favorably selected, a gene must augment phenotypic reproductive success as the arithmetic mean effect of its activity in the population in which it is selected.”

G. C. WILLIAMS, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 24-25.

Le calcul de la fréquence de substitution d'un gène à un moment donné dépend de la fréquence de substitution de ses allèles dans les différents locus⁶. En théorie, l'environnement génétique est constitué par tous les gènes d'une population dans chaque locus. En pratique, on sélectionne un certain nombre de locus et on considère comme « bruit » les autres locus⁷.

what we recognize as an individual. [...]. The same argument holds for genotypes. With Socrate's death, not only his phenotype disappear, but also his genotype. Only in species that can maintain unlimited clonal reproduction is it theoretically possible for the selection of genotypes to be an important evolutionary factor. This possibility is not likely to be realized very often, because only rarely would individual clones persist for the immensities of time that are important in evolution. [...]. If there is an ultimate indivisible fragment it is, by definition, 'the gene' that is treated in the abstract discussions of population genetics.” **G. C. WILLIAMS**, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 23-24.

⁵ Cf. aussi : “An important tenet of evolutionary theory is that natural selection can produce significant cumulative change only if selection coefficients are high relative to the rates of change of the selected entity. Since genic selection coefficients are high relative to mutation rates, it is logically possible for the natural selection of alternative alleles to have important cumulative effects.” **G. C. WILLIAMS**, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 109.

⁶ “The normal succession of somatic stages in which a gene expresses itself is one aspect of the total environment which assigns relative selection coefficients to each of the alleles at every locus. To be favorably selected, a gene need to produce greater fitness than its alleles in every stage of this succession. Its selection will ultimately depend on its mean effect at different stages, weighted by the frequency and duration of each stage. [...]. For the present the important point is to recognize that the somatic environment, both in their physical natures and durations, play an essential role in determining selection coefficients. The recognition of this fact in no way compromises the principle of selective gene substitution as the sole and ultimate force of adaptative evolution.” **G. C. WILLIAMS**, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 65.

⁷ “[...] at any time a given gene will have a certain selection coefficient relative to its alleles and this number will determine (aside from statistical error) whether it increases or decreases with the passage of generations. Genic selection coefficients can also depend on the genes at other loci. [...] The genetic environment can be considered to be all the other genes in the population, at the same and other loci. In practice, it is possible to consider only a few of the more important loci and treat the remainder as error or noise.” **G. C. WILLIAMS**, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 58.

212. *Avantage sélectif ('fitness')*

La mesure de l'avantage sélectif pour un individu ou un groupe d'apparentés – les deux cas ne sont pas distingués au niveau génétique – se fait par la comparaison des vitesses de diffusion (via la reproduction) de deux gènes au niveau du groupe total :

“If individuals bearing gene *A* replace themselves by reproduction to a greater extent than those with gene *A'*, and if the population is so large that we can rule out chance as the explanation, the individuals with *A* would be, as a group, more fit than those with *A'*. The difference in their total fitness would be measured by the extent of replacement of one by the other. By definition of mean, the mean effect on individual fitness of *A* would be favorable and of *A'* unfavorable. This maximization of mean individual fitness is the most reliable phenotypic effect of selection at the genic level, but even here there are complications and exceptions. For example, a gene might be favorably selected, not because its phenotypic expression favors an individual's reproduction, but because it favors the reproduction of close relatives of that individual.”

George C. WILLIAMS, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 25-26.

L'avantage sélectif n'empêche pas la sélection de gènes défavorables⁸ parce que l'avantage sélectif *n'anticipe pas les conditions futures de sa maximisation ou de sa minimisation* (l'avantage sélectif est temporellement local)⁹.

22. *Définitions néo-darwiniennes relatives à la sélection de groupe*

La thèse de Williams vise à démontrer l'absence de rôle adaptatif propre au groupe. La notion de groupe lui paraissant trop vague, il distingue deux cas : le cas du groupe inorganisé et le cas du groupe organisé.

Un groupe social inorganisé ressemble à un nuage de points dont l'unité est purement occasionnelle et n'est que le simple effet de forces externes qui en modèlent le contour. L'exemple de Williams est celui du ban de poisson : les poissons sont attirés par une source de nourriture (le courant concentre localement des zones riches en zooplancton) et ce sont ceux qui sont situés à la périphérie de la zone en question qui risquent d'être attaqués en premier par les

⁸ “We ordinarily expect selection to produce only “favorable” characters, but here again there are exceptions. In the effects of a gene there may be influences on more than one character. A given gene substitution may have one favorable effect and another unfavorable one in the same individual, often, but not necessarily, in different parts of the life cycle. The same gene may produce mainly favorable effects in one individual but mainly unfavorable effects in another, because of differences in environment or genetic background. If the mean effect is favorable, the gene will increase in frequency, and so will all its effects, both positive and negative. [...] Favorable selection of a gene is inevitable if it has a favorable mean effect compared to the available alternatives of the moment.” **G. C. WILLIAMS**, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 26-27.

⁹ “Selection has nothing to do with what is necessary or unnecessary, or what is adequate or inadequate, for continued survival. It deals only with an immediate better-vs-worse within a system of alternative, and therefore competing, entities. It will act to maximize the mean reproductive performance regardless of the effect on long-term population survival. It is not a mechanism that can anticipate possible extinction and take steps to avoid it.” **George C. WILLIAMS**, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 31-32.

prédateurs. Il y a donc une pression de sélection pour éviter d'être trop exposés (tout comportement déviant est immédiatement sanctionné parce qu'un poisson qui se détache du ban est une proie d'autant plus visible pour le prédateur). Il y a deux façons de s'assurer la protection des autres poissons : soit en se plaçant au milieu du ban soit en émettant des signaux qui attirent les conspécifiques ou d'autres espèces non-prédatrices et eux seulement. Ainsi, en s'en tenant à la seule sélection naturelle, on peut expliquer la formation de bans qui n'ont aucune réalité autre que statistique¹⁰.

Williams fait cependant remarquer qu'il y a un cas que sa théorie ne pourrait pas expliquer, s'il existait : c'est celui dans lequel des signaux d'alerte pourraient bénéficier à des non-apparentés :

“There is one kind of property which, if it could be demonstrated to operate in any fish school, could not be explained by the theory that I have proposed. I refer to the possibility of warning signals, any reactions of alarmed fish that are not incidental to their own alarm reactions, and which stimulate alarm reactions in other fishes when perceived. Such signals could in no way benefit the senders. They would have to be considered biotic adaptations. To rule out the possibility of misplaced reproductive function, such warning signals would have to be demonstrated in a species in which they could not function primarily to warn the sender's own offspring. I know of no evidence for visual or sonic warning signals in fish schools.”

G. C. WILLIAMS, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 214 - 216.

La question de la sélection naturelle des signaux (d'alarme dans le cas présent, mais aussi de tous les autres types), dans la mesure même où ils sont par nature accessibles à tous, s'intègre mal, me semble-t-il, dans un cadre néo-darwinien, précisément parce qu'ils ne peuvent pas avoir

¹⁰ “Schooling can be expected to arise in any species that lives in habitats that are deficient in concealment from enemies, and in which there would be any tendency to form nonsocial groups. Such groups might form as a result of the localization of food, as at zooplankton concentrations where surface waters converge and descend. When a loose grouping is formed as a result of attraction to such food source, the first individuals sighted and attacked by an approaching predator would be those on the periphery of the group. Under these circumstances, there would be selection of individuals in favor of individuals that had some genetic basis from being in the center of the group more often than their fellows. By placing itself inside the group, a fish would be putting others between itself and sources of danger from predators. It can provide itself with their protective presence in two ways, by actively placing itself in their midst and by summoning them by species-recognition marks. Thus schooling would be based on active behavior patterns and on passive exhibition of cues. [...] Suppose an individual were to behave otherwise and swam away independently. It would immediately become the more conspicuous and the most vulnerable of the prey. Any tendency to such nonconformist behavior would be unfavorably selected, and schooling would continue to be characteristic of the species. This conclusion follows regardless of the effect of schooling on predation on the group as a whole. It is quite likely that schooling by the prey sometimes facilitate predation. It may be easier for a predator to follow a large school than to search for isolated individuals. [...] The above account of the origin and function of schooling behavior requires only genic selection and recognizes only organic adaptation. It postulates that schooling behavior (the individual activity) is adaptative, but that a school (the statistical consequence) is not. A school and all its properties are explained as the statistical summation of the individual reactions.” **G. C. WILLIAMS**, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 214 - 216.

d'avantage adaptatif, à moins de rester cantonnés au groupe d'apparentés. On comprend que cette question ait été mainte fois débattue dans le cadre néo-darwinien¹¹.

Dans le cas du groupe social organisé (société d'insectes, de loups, de singes, d'animaux grégaires en général) Williams défend l'idée d'une absence d'organisation fonctionnelle au niveau de la hiérarchie qui fonde le groupe lui-même. La relation de domination / subordination est une simple conséquence statistique du compromis réalisé par chaque membre dans la compétition pour les ressources (nourritures, partenaires, etc.). Pour Williams, personne, jusqu'à présent, n'a réussi à montrer l'existence d'une adaptation dont le but fonctionnel n'aurait de sens qu'au niveau du groupe (sélection du rôle de « sentinelle » dans les sociétés de primates par exemple)¹².

23. Caractère improbable et invérifiable d'une efficacité de la sélection de groupe

231. Caractère improbable de la sélection de groupe

La sélection individuelle rend compte de l'adaptation *organique* ; s'il y a sélection de groupe, il doit y avoir une adaptation que Williams appelle « *biotique* »¹³ et qui serait un mécanisme favorisant un avantage adaptatif collectif (le périmètre de ce « collectif » restant à définir) :

¹¹ La dernière tentative en date, celle de Zahavi & Zahavi dans *The Handicap Principle* (1997), consiste à nier l'existence même d'un signal d'alarme : tout signal émis par la proie est en fait uniquement dirigé vers le prédateur et ne concerne en rien (ou que subsidiairement) les autres membres du (pseudo)groupe. Cette théorie reste attachée à une conception *quantifiable* de la valeur *univoque* du signal (plus le signal est coûteux énergétiquement, plus il est vrai) et *unidirectionnelle* de son destinataire (la valeur est le résultat d'une *transaction à deux* dans la relation proie / prédateur). La théorie se trouve dès lors en difficulté quand il s'agit de rendre compte de la sélection naturelle du langage humain dans la mesure où les paramètres utilisés dans le règne animal (coût quantifiable du signal, univocité du sens, relation diadique au destinataire) semblent tous faire défaut (Les auteurs le reconnaissent d'ailleurs eux-mêmes à leur manière : "It is easy to lie with words" : A. & A. ZAHAVI, *The Handicap Principle* Oxford University Press, Oxford, 1997 : 224). Williams n'aurait pas suivi les Zahavi sur cette interprétation puisque pour lui, les signaux visent autant le prédateur que les jeunes de la parentèle, qu'il faut protéger (cf. p. 207 : "I know of no examples of such warning devices in species that do not show well-developed parental care").

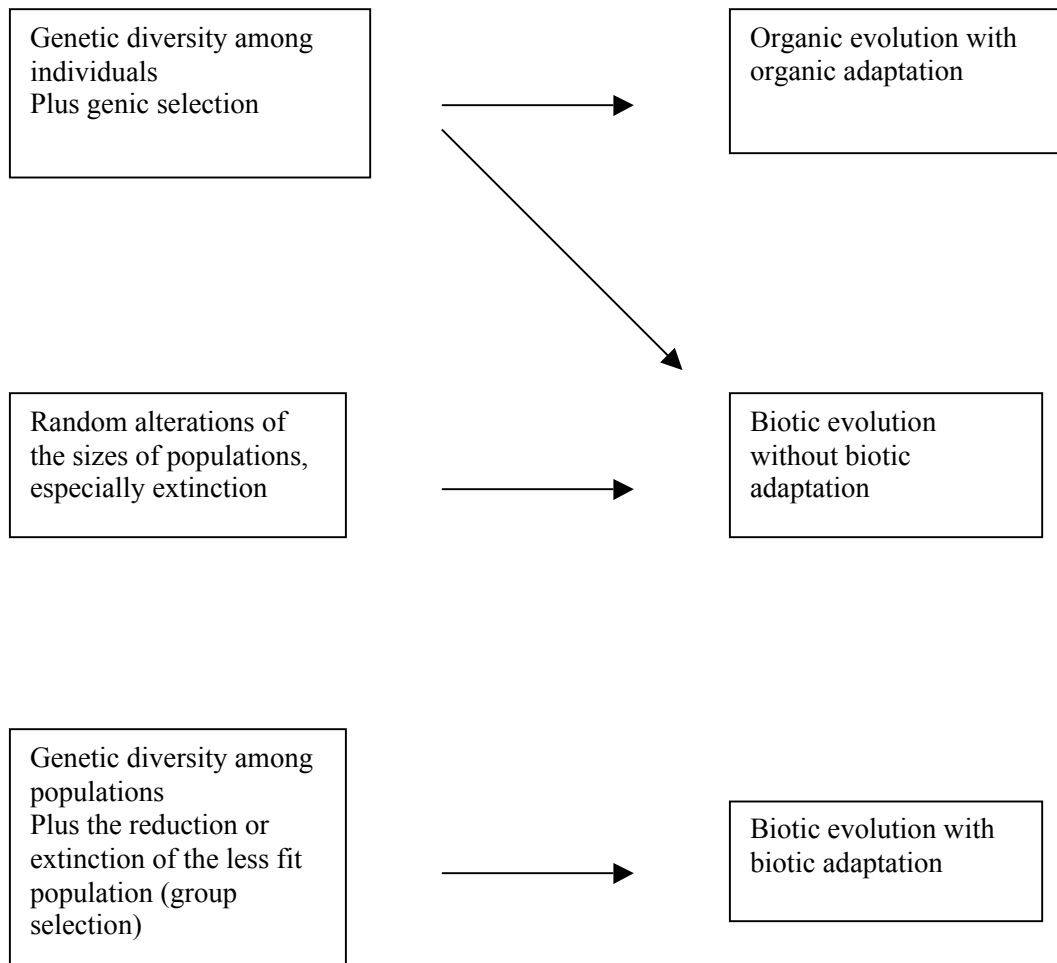
¹² "The dominance-subordination hierarchy shown by wolves and a wide variety of vertebrates and arthropods is not a functional organization. It is the statistical consequence of a compromise made by each individual in its competition for food, mates, and other resources. Each compromise is adaptive, but not the statistical summation. [...] There are a large number of anecdotal reports of functional organization in groups of mammals. Many of these may be more a product of romantic imagination than of careful observation. Hall (1960) made a point of denying such organization in baboon troops, especially the supposition that individuals function as 'sentinels' or perform other services for the group. However, the possibility that such groups really do show a functional organization of some sort is sufficiently important to warrant careful attention by students of gregarious animals. These are likely groups in which to test the concept of biotic adaptation. Detailed and objective studies of wild populations (...) should provide important evidence on this point. That such studies have not yet furnished clear indication of the functional organization of large groups is already a matter of great significance." G. C. WILLIAMS, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 218 - 220.

¹³ "Any feature of the system that promotes group survival and cannot be explained as an organic adaptation can be called a biotic adaptation." G. C. WILLIAMS, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966: 108.

“An organic adaptation would be a mechanism designed to promote the success of an individual organism, as measured by the extent to which it contributes genes to later generations of the population of which it is a member. It has the individual’s *inclusive fitness* as its goal. Biotic evolution is any change in a biota. It can be brought about by an evolutionary change in one or more of the constituent populations, or merely by a change in their relative numbers. A *biotic adaptation* is a mechanism designed to promote the success of a biota, as measured by the lapse of time to extinction. The biota considered would have to be restricted in scope as to allow comparisons with other biotas. It could be a single biome, or community, or taxonomic group, or, most often, a single population. A change in the fish-fauna of a lake would be considered biotic evolution. [...]. A biotic adaptation could be a mechanism for the survival of such a group as the fish-fauna of a lake, or of any included population, or of a whole species that lives in that lake and elsewhere.”

G. C. WILLIAMS, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 98-99.

Pour résumer, on se trouve donc devant les alternatives suivantes :



G. C. WILLIAMS, *Adaptation and Natural Selection*,

Princeton University Press, Princeton, 1966, Fig. 1 : 97.

Williams nie toute pertinence à la dernière ligne de la figure. Les mutations génétiques apparaissent au hasard et détruisent en général les adaptations organiques qui sont un échantillon de ce que produit la sélection génétique. S'il y a sélection de groupe, l'échantillon devrait être biaisé en faveur de tendances organiques dans l'échantillon des adaptations :

“We could say that the adaptations were produced by group selection only if it was so strong that it constantly curtailed organic evolution in all but certain favored directions and was thus able, by its own influence, to accumulate the functional details of complex adaptations.”

G. C. WILLIAMS, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 101.

232. Caractère invérifiable de la sélection de groupe

L'avantage adaptatif réalisé dans une population peut se mesurer à différents critères : le nombre d'individus dans la population, le taux de croissance de la population, la plasticité écologique, la stabilité numérique d'une population. Williams critique tous les critères sauf le dernier : le nombre d'individus est insuffisant parce qu'il dépend d'un équilibre écologique entre espèces (il y a plus de lapins que de renards mais cela ne veut pas dire que les lapins soient mieux adaptés ; cf. p. 104) ; le taux de croissance n'est pas non plus un bon critère parce qu'une diminution de la population peut être ponctuellement avantageux ; la plasticité écologique (rendant possible la survie d'un groupe dans deux habitats différents en comparaison avec un groupe qui ne peut survivre que dans un seul) n'est pas non plus satisfaisante parce qu'elle repose sur une classification des habitats qui n'est pas rigoureuse.

233. Critique du modèle de Wright (1945)

Williams fait une analyse critique du modèle de Wright (“Tempo and mode in evolution : a critical review”, *Ecology* 26 : 415-419) qui tentait d'établir les conditions requises pour que la sélection de groupe ait une efficacité. Ces conditions sont les suivantes : il faut des populations suffisamment peu nombreuses, presque totalement isolées les unes des autres sauf pour quelques individus migrants, et dans lesquelles des gènes avantageux au niveau de la population pourraient être sélectionnés au hasard dans les individus malgré le fait qu'ils leur sont défavorables.

“Wright (1945) proposed that group selection would be especially effective in a species that was divided up into many small populations that were almost but not quite isolated from each other. Most of the evolutionary change in such a species would be in accordance with genic selection coefficients, but the populations are supposed to be small enough so that genes would occasionally be fixed by drift in spite of adverse selection within a population. Some of the genes so fixed might benefit the population as a whole even though they were of competitive disadvantage within the population. A group so favored would increase in size (regarded as benefit in Wright's discussion) and send out an

augmented number of emigrants to neighboring populations. These migrants would partly or wholly counteract the adverse selection of the gene in neighboring populations and give them repeated opportunity for the chance fixation of gene. The oft-repeated operation of this process eventually would produce complex adaptations of group benefit, but of competitive disadvantage to an individual.”

G. C. WILLIAMS, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : 111-112.

Pour Williams, ces conditions sont tellement improbables qu’il n’y a guère moyen qu’elles s’enchaînent de façon cohérente (p. 112) : les populations doivent être suffisamment petites pour que la fixation aléatoire d’un gène soit effective au sein de l’ensemble de la population sans être trop petites pour éviter le risque d’extinction ; il faut que les substitutions génétiques favorisant l’émigration soient plus importantes que de simples facteurs aléatoires mais sans que cette émigration soit trop forte, sinon le gène (favorisant au niveau collectif et défavorisant au niveau individuel) risque de se perdre. Le processus doit avoir lieu dans de nombreux locus à la fois et dans chaque population. L’équilibre de tous ces facteurs doit intervenir pendant suffisamment longtemps pour que la sélection de groupe puisse agir. Williams en conclut qu’il n’y a pas moyen que tous ces facteurs soient réunis en même temps¹⁴.

234. Critique du modèle de Lewontin (1962)

Pour Williams, seul le modèle de Lewontin¹⁵ a un semblant de vraisemblance. Lewontin étudie le cas d’une série d’allèles chez la souris domestique et le compare au cas de la souris sauvage. Le sperme de la souris domestique hétérozygote mâle possède à 95% un gène que ne possède pas l’allèle de la souris sauvage mais qui est compensé chez les souris domestiques homozygotes par une stérilité masculine ou une létalité embryonnaire. Lewontin en conclue à l’existence d’une force qui vient contrecarrer la sélection génétique et qu’il attribue à la sélection de groupe. En utilisant un modèle stochastique de sélection naturelle permettant un taux de fixation de l’une ou l’autre allèle dans des groupes familiaux ou des petits groupes locaux, il rend compte des fréquences observées de distribution « anormale » des allèles. Pour Williams, la sélection de groupe n’est pas la bonne réponse parce qu’il suffirait d’un mâle ne possédant pas l’allèle en question dans la population pour « empoisonner » complètement le pool de gènes :

“I am entirely willing to concede that the kinds of adaptations evolved by a population, for instance segregation distortion, might influence its chance for continued survival. I question only the

¹⁴ “Even in groups in which all of the necessary conditions for group selection might be demonstrated, there is no assurance that these conditions will continue to prevail. Just as the evolution of even the simplest organic adaptation requires the operation of selection at many loci for many generations, so also would the production of biotic adaptation require the selective substitution of many groups.” **G. C. WILLIAMS**, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966: 114.

¹⁵ Dans “Interdeme selection controlling a polymorphism in the house mouse”, *Am. Naturalist* 96 : 65-78.

effectiveness of this extinction-bias in the production and maintenance of any adaptative mechanisms worthy of the name.”

G. C. Williams, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966: 119.

Williams considère que cette fréquence s’explique plutôt par l’ajustement de chaque gène à son environnement : face à l’apparition d’un changement important comme celui décrit par Lewontin, Williams suppose que si la population survit, elle va incorporer des modificateurs génétiques qui vont limiter les effets délétères du nouvel environnement génétique.

Les chapitres 5 à 8 d’*Adaptation and Natural Selection* sont consacrés à la critique de tout rôle de la sélection de groupe dans l’adaptation :

- chapitre 5 : adaptation du système génétique
- chapitre 6 : physiologie de la reproduction
- chapitre 7 : adaptations sociales
- chapitre 8 : autres adaptations prétendument imputables à la sélection de groupe.

Je ne vais commenter que le chapitre 7 consacré aux adaptations sociales.

24.Sélection de groupe et adaptation sociale

Pour Williams, deux explications de ce qui est apparemment sélection de groupe peuvent être avancées selon les cas :

“(1) Natural selection of alternative alleles, based ultimately on the mean reproductive success of their carriers, can indeed favor cooperative interactions when they involve closely related individuals, not necessarily parents and offspring. (2) Whenever there are behavioral mechanisms by which parents aid their offspring, there will inevitably be times when such aid is provided ‘by mistake’ to unrelated individuals.”

G. C. Williams, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966: 194.

Les deux explications – surtout la première – semblent donc revenir sur la règle néo-darwinienne de l’aide exclusive à la parentèle. Pourtant, quand Williams envisage le cas « défavorable » des colonies d’insectes dans lesquelles on remarque d’une part une stérilité d’une portion importante d’individus de la colonie (ce qui équivaut à un « sacrifice » du point de vue individuel¹⁶) et d’autre part l’existence de plusieurs reines au sein d’une même colonie,

¹⁶ Le sacrifice en question devient un avantage s’il est compensé par une fertilité supérieure de ceux qui peuvent se reproduire : mais je ne comprends pas comment mesurer cette fertilité « supérieure » sinon par un raisonnement circulaire où la « supériorité » n’est mesurée que par le *fait* de la stérilité des autres. Or il n’y a aucune mesure externe de la fertilité qui permettrait de comparer une colonie où tous les individus seraient fertiles et une autre où certains le seraient et d’autres pas.

engendrant donc des parentèles différentes, la justification néo-darwinienne qu'il avance consiste à montrer que les reines sont « normalement sœurs »¹⁷, ajoutant cependant un peu plus loin :

“Even though multiple queens are normally supposed to be sisters, they would inevitably be genetically different and produce genetically different offspring. [...] If it could be shown that there are thoroughly unified insect societies that normally contain several unrelated reproductives, they could only be explained as biotic adaptations resulting from effective group selection. The kinship of the reproductives would be a difficult proposition to prove one way or the other, but it is an extremely important point.”

G. C. Williams, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966: 200-201.

Williams cite un certain nombre de contre-exemples dans lesquels des communautés animales ne semblent pas reposer sur la parenté biologique (pivert de Californie, guêpe parasite). Il cite trois causes possibles à ce type de comportement : adaptation biotique (sélection de groupe), fonction reproductive inappropriée, effet statistique d'ajustement individuel ; des trois, c'est la deuxième que Williams veut privilégier (p.203). Le caractère inapproprié de la fonction reproductive est justifié par des deux raisons qui me semblent peu convaincantes parce qu'elles peuvent facilement se retourner contre l'idée de la nécessité d'une parenté génétique expliquant l'entraide : premièrement, des fonctions reproductives peuvent être effectuées hors d'un contexte normal (Williams cite l'exemple de comportements sexuels de la part de jeunes encore immatures ou celui de l'homosexualité très répandue dans le monde animal pp. 204-205) ; deuxièmement, c'est toujours un comportement à l'origine familial que l'on retrouve dans les cas d'entraide avec les non-apparentés. Dans les deux cas, on pourrait dire précisément que la fonction reproductive ainsi que le comportement de type « familial » ne sont qu'un cas particulier, limité à la parentèle, d'un cas plus général, qui ne lui est pas limité.

3. Défense et illustration de la sélection de groupe

Je me repose essentiellement sur le livre de Elliott Sober & David S. Wilson, *Unto Others ; The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior* (Harvard University Press, Harvard, 1998) qui propose une synthèse des arguments en faveur d'un rôle de la sélection de groupe dans le cadre darwinien. Je précise que D.S. Wilson n'a rien à voir avec E.O. Wilson, père de la sociobiologie (E.O. Wilson, *Sociobiology : the New Synthesis*, Cambridge, Mass., Harvard University Press, 1975).

¹⁷ G. C. WILLIAMS, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966: 199.

31. Le paradoxe de Simpson et la sélection de groupe

Pour Sober & Wilson, la raison pour laquelle, d'un point de vue méthodologique, l'individualisme a joué un rôle si important dans la théorie néo-darwinienne s'explique par l'ignorance d'un résultat statistique contre-intuitif qu'il est convenu d'appeler le paradoxe de Simpson, décrit dans (Simpson 1951).

Une analogie intuitive et non directement biologique du paradoxe peut être décrite de la façon suivante (Sober & Wilson 1998 : 23-24): dans les années 70, on a suspecté l'Université de Berkeley de faire de la discrimination à l'encontre des femmes pour l'admission dans le cursus des « graduates ». Le pourcentage d'admission des femmes était inférieur au pourcentage des hommes à un degré significatif. Après enquête dans chaque département, on s'est rendu compte qu'aucun département n'admettait moins de femmes que d'hommes mais que, tous départements confondus, il y avait moins d'admissions féminines que d'admissions masculines. A quoi tenait le phénomène ? Cela tenait au fait que les femmes se présentaient *en nombre plus grand* à des départements qui avaient des critères de recrutement *plus stricts*. Le résultat global était que moins de femmes étaient admises, même si autant de femmes que d'hommes avaient posé leur candidature tous départements confondus. Par exemple, si on a un département A qui a un taux de recrutement de 30 % et que 90 femmes et 10 hommes posent leur candidature : sans discrimination, le département accepte 27 femmes et 3 hommes. Dans un autre département B ayant un taux de recrutement de 60 %, si 10 femmes et 90 hommes posent leur candidature, le département acceptera sans discrimination 6 femmes et 54 hommes. En considérant les deux départements ensemble, on trouve que pour 100 femmes et 100 hommes ayant posé leur candidature, 33 femmes ont été admises alors que 57 hommes l'ont été et ce, sans aucune discrimination dans le recrutement. Quand on fait la *moyenne globale* entre les départements, apparaît donc une différence de proportion dans le recrutement (interprété comme désavantageuse à l'encontre des femmes) qui s'explique par le fait que le choix du département selon les sexes n'est pas pris en compte dans la moyenne (les hommes portent majoritairement leur choix vers les départements qui ont un recrutement plus facile, c'est-à-dire contribuant plus au nombre final d'étudiants en valeur absolue : le département A recrute 30 étudiants tandis que le département B, 60). Le résultat de la sélection apparaît inattendu puisqu'on part du même nombre de candidats (100 femmes et 100 hommes) et que, sans discrimination, le résultat global est désavantageux pour les femmes (33 femmes recrutées contre 60 hommes).

L'exemple met en évidence la nécessité de prendre en compte la façon dont se constituent au préalable les sous-groupes si l'on veut rendre intelligible le résultat final qui n'indique que la proportion globale des recrutements selon les sexes sans la ventilation de ces recrutements selon

les départements (i.e. les sous-groupes). Sans prendre en compte cette ventilation, on ne comprend pas la raison de la supériorité numérique masculine.

Le cas de l'altruisme envisagé par Sober & Wilson (p. 20) est analogue mais plus complexe.

1. On suppose une population n se reproduisant à taux égal dans chaque individu ;
2. On introduit une différence dans le taux de reproduction qui définit deux types d'individus, appelés « altruistes » et « égoïstes », ayant deux caractéristiques : (a), l'altruiste est défini comme celui dont le comportement est tel qu'il produit c descendants de moins que le taux de reproduction de départ et qu'un membre (altruiste ou égoïste) du même groupe produit b descendants de plus que le taux de reproduction de départ ; (b) les altruistes reproduisent des altruistes et les égoïstes des égoïstes (reproduction asexuée) ;
3. On introduit cent égoïstes et cent altruistes mélangés en deux groupes de façon inégale (20 % d'altruistes dans le 1^{er} groupe et 80 % dans le 2^{ème}) ;
4. Comparativement, les taux de reproduction¹⁸ des altruistes restent inférieurs aux taux de reproduction des égoïstes dans chaque groupe respectivement (9,96 vs 11,01 ; 12,99 vs 14,04) et tendent proportionnellement à baisser d'une génération à l'autre (de 0,2, elle passe à 0,184 dans le 1^{er} groupe ; de 0,8 elle passe à 0,787 dans le 2^{ème}) ;
5. Mais du fait que le taux de reproduction (la fitness) varie selon qu'il s'inscrit dans un environnement plus ou moins dense en individus altruistes, le 2^{ème} groupe, plus dense en altruistes, aura un taux de reproduction supérieur à celui du 1^{er} groupe, car tout le monde y bénéficie de la présence des altruistes, que ce soit les altruistes (12,99 contre 9,96) ou les égoïstes (14,04 contre 11,01) ; la population du 2^{ème} groupe augmente donc plus que celle du 1^{er} groupe dans lequel la densité d'égoïstes freine l'augmentation générale de la population ;
6. Le 2^{ème} groupe grossissant plus vite que le 1^{er} (population du 2^{ème} groupe = 1320 < population du 1^{er} groupe = 1080), le nombre total d'altruistes (1238,4) augmente plus vite que le nombre total d'égoïstes (1161) alors qu'à la première génération, on avait un nombre égal de chaque type (100 égoïstes et 100 altruistes).
7. Cette situation d'augmentation des altruistes est transitoire car si les groupes restent séparés, le nombre d'altruistes finira par être inférieur à celui des égoïstes dans la population globale du fait du taux de reproduction supérieur des égoïstes (on peut calculer quelle sera la $x^{\text{ème}}$ génération où cette transition aura lieu)

¹⁸ Le taux de reproduction se calcule sur une population n , ayant un taux de reproduction de X . La fréquence des altruistes est un facteur p et celle des égoïstes un facteur $(1-p)$. La population de départ contient np altruistes et $n(1-p)$ égoïstes. Le facteur c est le coût du comportement altruiste et b l'avantage du comportement égoïste. Le taux de reproduction sera pour les altruistes $W_A = X - c + [b(np - 1)/(n-1)]$ et pour les égoïstes $W_S = X - c + [bnp/(n-1)]$.

8. Pour qu'une situation de ce genre se maintienne, la séparation en groupes de composition hétérogène doit être suivie d'une phase de fusion puis de recombinaison hétérogène.

On retrouve donc un phénomène paradoxal au sens de Simpson : au niveau global de la population, les altruistes ont plus de descendants que les égoïstes et augmentent globalement, malgré le fait qu'ils tendent à devenir plus rares dans chaque groupe, parce qu'il faut distinguer la fitness individuelle (la sélection individuelle) et la fitness collective (la sélection de groupe). Cette dernière est le résultat de deux forces antagonistes : la pression de sélection *dans* le groupe et la pression de sélection *entre* sous-groupes du même groupe.

« What is required to produce this interesting (and for many people counterintuitive) result ? First, there must be more than one group ; there must be a population of groups. Second, the groups must vary in their proportion of altruistic types. Third, there must be a direct relationship between the proportions of altruists in the group and the group's output ; groups with altruist must be more fit (produce more individual offspring) than groups without altruists ; Fourth, although the groups are isolated from each other by definition (the S types in group 1 do not benefit from the A types in group 2), there must also be a sense in which they are not isolated (the progeny of both groups must mix or otherwise compete in the formation of new groups). These are the necessary conditions for altruism to evolve in the multigroup model. To be sufficient, the differential fitness of groups (the force favoring the altruists) must be strong enough to counter the differential fitness of individuals within groups (the force favoring the selfish types).

E. SOBER & D. S. WILSON, *Unto Others ; The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Harvard University Press, Harvard, 1998 : 26.

Deux remarques doivent être faites concernant ces conditions.

Premièrement, elles avaient déjà été mises au jour par Williams (p. 111, cf. § 233) mais ils les avaient rejetées comme étant trop improbables pour avoir une quelconque crédibilité biologique. Pour Sober & Wilson, ce rejet tient plus à une habitude mentale qui vient de ce que l'on fait généralement la *moyenne* des taux de reproduction entre les deux groupes dont les membres sont considérés de façon *atomique* et que l'on s'aperçoit immédiatement que le taux de reproduction des altruistes et celui des égoïstes doit, selon chaque groupe, produire la disparition à terme des altruistes mais qu'en faisant ce genre de calcul, on perd du même coup le caractère *qualitatif* de la construction des groupes (leur environnement particulier) et donc aussi la raison pour laquelle, à partir de taux de reproduction qui devraient éliminer les altruistes pris individuellement, on aboutit pourtant à leur renforcement quand on compare les sous-groupes c'est-à-dire l'environnement.

Deuxièmement, du point de vue d'une approche darwinienne de la culture (et non pas directement du point de vue philosophique de la phylogénèse de la morale), on peut remarquer que ces conditions ne définissent peut-être pas encore la culture humaine car il est fort probable

que les primates et les hominidés ont déjà des rapports réglés d'échange entre groupes. Mais elles sont sans doute des prérequis indispensables à la formation de toute culture dans la mesure où elles rendent obligatoires la distribution d'un certain nombre de rôles *par nature environnementaux et mobiles* dont on peut se demander s'il ne sont pas au fondement même de ce qui fait *parenté* dans l'espèce humaine. Sober & Wilson abordent cette question plus loin dans leur livre (chapitre 5 : "Human Groups as Adaptive Units" : 159-194) par le biais des normes sociales et des très fortes contraintes qui pèsent sur les individus dans de nombreuses sociétés archaïques.

32. Trois exemples manifestant la présence de la sélection de groupe

L'attitude à l'égard de la sélection de groupe a changé depuis le classique de Williams de 1966. Ironiquement, ce changement s'est en particulier opéré grâce à lui parce qu'il a très honnêtement essayé de voir dans quel domaine biologique la sélection de groupe aurait pu avoir une efficacité testable. C'est le cas tout d'abord de la notion de *sex-ratio*.

321. Le sex-ratio de Williams à Hamilton

Pour Williams dans son livre de 1966, s'il y a un domaine où devrait se manifester la sélection de groupe, c'est dans le sex-ratio. Le sex-ratio joue donc le rôle d'expérience cruciale : si la sélection de groupe ne se manifeste pas dans ce domaine, elle ne se manifeste nulle part. Et c'est la conclusion à laquelle il parvient, au moins à cette époque.

Dans les espèces sexuées, le taux maximum de la croissance d'une population dépend du sex-ratio. Si on prend l'exemple de deux populations dont l'une engendre à chaque génération autant de mâles que de femelles tandis que l'autre engendre à chaque génération 9 femelles pour un mâle, la deuxième population augmentera plus vite, parce qu'un mâle peut fertiliser plusieurs femelles (la limitation de la taille de la population dépend de la quantité d'œufs et pas de la quantité de sperme). Dans ce cas, la fitness des mâles est plus élevée que celle des femelles et, parmi les femelles, la fitness de celles qui produisent plus de mâles est plus élevée que celle qui produisent plus de femelles. Donc si la sélection de groupe avait une efficacité, elle devrait se manifester par une différence dans le sex-ratio qui devrait s'éloigner du rapport 1 : 1 comme dans la première population. Or cela n'est avéré nulle part :

« Despite the difficulty of obtaining precise and reliable data, the general answer should be abundantly clear. In all well-studied animals of obligate sexuality, such as man, the fruit fly, and farm animals, a sex ratio close to one is apparent at most stages of development in most populations. Close conformity with the theory is certainly the rule, and there is no convincing evidence that sex ratios ever behave as a biotic adaptation. »

G. C. WILLIAMS, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966: 151.

Cependant, un an après la publication de son livre, Hamilton publie dans *Science* un article intitulé “Extraordinary Sex Ratios ” dans lequel il donne de nombreux exemples de populations animales ayant un sex-ratio favorisant les femelles et propose un modèle assez analogue à l'exemple des deux groupes décrit plus haut : existence de nombreux sous-groupes isolés les uns par rapport aux autres ; existence de deux forces antagonistes : l'une favorisant un sex-ratio égal et l'autre favorisant un sex-ratio inégal ; dans chaque groupe, la force favorisant un sex-ratio égal est plus puissante et cependant la force favorisant un sex-ratio inégal fait augmenter la taille du groupe avant sa dispersion et la recombinaison des groupes. Mais là encore, bien qu'il s'agisse d'un modèle de sélection de groupe, il n'est pas considéré comme tel parce que l'accent est mis sur la fitness des différents groupes dans la population globale et non pas sur la fitness de chaque sous-groupe dans les différents groupes. Sober & Wilson concluent sur une note historique :

« At the very time that group selection theory was entering its dark age, the empirical evidence that *should* have counted as evidence *for* group selection was accepted as a triumph of individual selection theory ! »

E. SOBER & D. S. WILSON, *Unto Others ; The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Harvard University Press, Harvard, 1998: 42.

322. La virulence de la maladie de Lewontin à Williams

Lewontin fut le premier à prendre conscience du fait que la virulence plus ou moins grande d'une maladie pouvait servir de test pour la sélection de groupe : il étudie le cas bien documenté des lapins frappés de myxomatose. Le gouvernement australien avait introduit le virus *Myxoma* pour contrôler la population de lapins. Au début, le virus était très virulent puis sa virulence avait eu tendance à baisser. Quand on prélevait des lapins sauvages et qu'on leur inoculait le virus élevé en laboratoire, on s'apercevait que les lapins sauvages étaient devenus plus résistants, ce qui pouvait s'expliquer par la sélection naturelle car ceux qui avaient le mieux résisté au virus étaient précisément les survivants. Mais quand on inoculait le virus prélevé sur des lapins sauvages aux lapins de laboratoire, on s'apercevait que le virus était *en lui-même* devenu moins virulent, ce qui ne pouvait pas s'expliquer par la sélection naturelle mais bien par la sélection de groupe. Pourquoi ?

G. C. Williams, revenant sur ses conclusions de 1966, remarque dans un article écrit avec Nesse (Williams & Nesse, “The Dawn of Darwinian Medicine”, *Quarterly Review of Biology* 66, 1991: 1-22) que deux stratégies sont en effet possibles pour le virus une fois qu'il a investi un hôte : soit une stratégie moins virulente (c'est-à-dire existence d'un sous-groupe moins

virulent d'agents pathogènes) pendant toute la durée de vie de l'hôte, soit une stratégie plus virulente (c'est-à-dire existence d'un sous-groupe plus virulent d'agents pathogènes) qui tue l'hôte ; il est des cas où le sous-groupe moins virulent disperse plus le virus durant toute la durée de vie de l'hôte que le sous-groupe plus virulent qui tue l'hôte, ce qui tend à expliquer la moindre virulence du virus trouvé chez les lapins sauvages :

« As an extreme example of within-host selection of virulence, imagine two pathogen clones competing within a host. One uses optimal exploitation, which results in the maximum number of propagules dispersed during the lifetime of the host. The other uses maximal (lethal) exploitation, which converts host resources to propagules at the maximum possible rate. The host will disperse more of the lethal type than its restrained competitor. The cost of the host's death is borne equally by the two competitors, whereas only the more virulent benefits from a greater rate of transmission [...] The host's final output of both strains, of course, may be less than the long-term output from the less virulent type when it is the sole exploiter. The evolutionary outcome will depend on relative strengths of within-host and between-host competition in pathogen evolution. This is a clear example of group vs. individual (clone) selection for altruism, for which many models have been proposed. »

G. C. WILLIAMS & R. M. NESSE, 1991 : 8 cité dans **E. SOBER & D. S. WILSON**, *Unto Others ; The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Harvard University Press, Harvard, 1998: 50.

323. La sexuation chez Williams

Dans la préface de 1996 à la réédition de son livre de 1966, G. C. Williams revient également sur sa position originelle et fait remarquer qu'il y a un domaine au moins dans lequel semble avoir joué la sélection de groupe, c'est la *sexuation*. Utilisant une argumentation temporelle, il fait remarquer :

“Even without its producing biotic adaptation, group selection can still have an important role in the evolution of the Earth's biota. The most credible example is the prevalence of sexual reproduction in all the major groups of eukaryote organisms. The phylogenetic distribution of exclusively asexual animals and plants strongly suggests this. There are many asexual species, but a dearth of more inclusive asexual taxa. It seems to happen commonly that asexual species are evolved, but then seldom persist long enough to diverge into groups of related species. The early Pleistocene ancestors of today's asexual species were mainly sexuals. The early Pleistocene asexuals have few modern descendants. Phylogenetic survival seems biased in favor of those forms that retain sexual reproduction. This view is accepted by most evolutionary biologists today and is a clear use of the group selection concept in explaining an important property of today's biota, its prevalent sexuality.”

G. C. WILLIAMS, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, 1966 : Preface 1996.

Dans ce domaine, des comparaisons sont possibles : en conservant le critère du différentiel de reproduction utilisé dans le cadre de la sélection naturelle, il paraît nécessaire d'admettre que la voie de la sexuation a eu, en tant que stratégie évolutive, un plus grand succès que la voie de l'absence de sexuation, dans la faune comme dans la flore. Reprenant à Harvey & Partridge (1988) la notion de trou noir biologique, Williams fait remarquer que les ancêtres du Pléistocène des espèces asexuées d'aujourd'hui étaient des espèces sexuées mais que les espèces asexuées du

Pléistocène n'ont presque plus de descendants aujourd'hui : la sexuation des espèces apparaît donc comme un trait *fonctionnel* qui, en contribuant à la diversification des espèces par le maintien d'une variabilité interne et, indirectement, par ce biais, au retard dans leur extinction, *a servi les espèces sexuées en général* et non pas seulement l'avantage reproductif individuel au sein d'une espèce particulière. Il y a donc bien une certaine pertinence biologique à la notion de sélection de groupe.

33. *Qu'est-ce qu'un groupe ?*

Dans le chapitre 2 de leur livre "A Unified Evolutionary Theory of Social Behavior", Sober & Wilson passent en revue les trois grands modèles de biologie évolutionniste concernant le comportement social qui se passent de la sélection de groupe : la sélection d'apparentés (p. 59 sq. "kin selection" basé sur Hamilton 1963 et Maynard Smith 1964), la théorie évolutionnaire des jeux (p. 79 sq. basé sur Maynard Smith 1982, Axelrod & Hamilton 1981) et le gène égoïste (p. 87 sq. basé sur Dawkins 1976, 1982). Je ne vais pas passer en revue ces modèles d'un point de vue technique comme le font Sober & Wilson (pp. 53-92) et je vais seulement présenter la conclusion du chapitre 2 dans laquelle ils remarquent que, malgré leur diversité, ces modèles partagent tous une même idée de la notion de groupe :

« In all cases, a group is defined as a set of individuals that influence each other's fitness with respect to a certain trait but not to the fitness of those outside the group. Mathematically, the groups are represented by a frequency of a certain trait, and fitnesses are a function of this frequency. Any group that satisfies this criterion qualifies as a group in multilevel selection theory, regardless of how long it lasts or the specific manner in which groups compete with other groups ».

E. SOBER & D. S. WILSON, *Unto Others ; The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Harvard University Press, Harvard, 1998: 92.

En fait, ce qui fait groupe, c'est l'interaction entre des individus basée sur un ou des traits particuliers et la durée de l'interaction. Le groupe dépend donc du ou des traits particuliers qui fonde l'interaction. C'est d'ailleurs ainsi qu'on définit un organisme individuel : c'est un ensemble de gènes qui, pour la majeure partie de leurs traits, ont plus d'effets les uns sur les autres que d'effets sur d'autres ensembles de gènes formant d'autres organismes. Il faut donc étudier le trait qui fonde l'interaction et voir comment ce trait est adaptatif, soit par rapport à l'individu soit par rapport au groupe, puisque cette adaptation peut aller dans des directions différentes et même opposées, comme tous les exemples de sélection de groupe l'ont montré. C'est de cette manière que l'on peut rendre compte du phénomène de la co-adaptation de nombreux traits en unités stables à certaines étapes de l'histoire de l'évolution :

« Some evolutionary biologists have proposed that the history of life on earth has been marked by a number of major transitions in which previously autonomous units became integrated into higher-level

units. Molecules became organized into “hyper-cycles” during the origin of life itself, genetic elements became neatly arranged into chromosomes, prokaryotic (bacterial) cells formed into elaborate communities that we call eukaryotic cells, and single-celled organisms built themselves into multi-celled organisms. The social insects are a more recent example of lower-level units coalescing into higher-level units. The transition is never complete and every unit, no matter how tightly integrated, has rogue elements that succeed at the expense of the unit. In addition, for every major coalescing event there must be thousands of other events in which the coalescence is only partial, with higher-level organization struggling to emerge from lower-level organization. »

E. SOBER & D. S. WILSON, *Unto Others ; The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Harvard University Press, Harvard, 1998: 98.

Il faut donc enrichir le concept d’adaptation et le concevoir directement comme jouant à plusieurs niveaux d’organisation.