

# ALTRUISM AND COOPERATION

Jean-François Le Galliard & Régis Ferrière

## ABSTRACT

Cooperative behaviours are pervasive elements of human societies, but also of many other animals and some plant species. Cooperative interactions usually involve altruistic acts where individuals engage in costly behaviours with positive effects on conspecifics fitness. This chapter reviews empirical and theoretical researches conducted on altruism across several contexts and systems. We first define altruistic behaviours and present the evolutionary dilemma associated with these cooperative interactions. We then review proximate components of altruistic behaviours, with a specific focus on genetic determinism of complex social interactions and behavioural plasticity. We next interpret the costs and benefits of altruism as selective pressures acting on the adaptive evolution of cooperative interactions. This allows us to present several theoretical explanations for the evolution and maintenance of unconditional and conditional altruism, where we focus on most recent investigations. We broaden the scope of our review, and consider how higher-level cooperative structures (e.g., colonies) emerge from competitive interactions among lower-level units (e.g., individuals). We review three mechanisms regulating conflicts within animal societies: integration costs, task sharing, and dominant control. We illustrate the evolutionary fragility of some cooperative associations by discussing when and how cooperative breeding and eusociality have been lost repeatedly during evolution.

Chapter 14 of « Introduction à l'écologie comportementale » textbook edited by E. Danchin, L.-A. Giraldeau and F. Cézilly.

Reference : Le Galliard, J.-F. and R. Ferrière. 2003. « La coopération entre individus altruistes ». In press *in* Introduction à l'écologie comportementale: Comportement, Adaptation et Evolution, E. Danchin, L.-A. Giraldeau, and F. Cézilly (eds.). Editeur xxx p.

**Key-words** : cooperation, altruism, sociality, costs and benefits, game theory, kin selection, reproductive sharing, kin recognition, phylogeny.

# ALTRUISME ET COOPERATION

Jean-François Le Galliard & Régis Ferrière

## RESUME

Les comportements de coopération sont caractéristiques des sociétés humaines, mais aussi de nombreuses autres espèces animales et de certaines espèces de plantes. Les interactions coopératrices impliquent fréquemment des actes altruistes où les individus s'engagent dans des comportements coûteux au profit de leurs congénères. Ce chapitre présente une revue des travaux empiriques et théoriques menés sur l'altruisme dans divers contextes. Nous commençons par définir les comportements altruistes et par poser les problèmes évolutifs associés à l'existence de ces traits. Nous faisons ensuite une brève revue des mécanismes proximaux contrôlant l'expression de ces comportements, en particulier du déterminisme génétique et de la plasticité comportementale. Nous interprétons ensuite les coûts et les bénéfices de l'altruisme comme des pressions de sélection agissant sur l'évolution adaptative de ces comportements. Nous présentons alors différentes explications théoriques pour l'évolution de l'altruisme inconditionnel et conditionnel. Nous élargissons ensuite le sujet de notre chapitre pour considérer comment les structures coopératrices de haut niveau, comme une colonie, peuvent émerger d'interactions compétitives entre les entités du niveau inférieur, comme les individus. Nous discutons trois éléments de régulation des conflits opérant dans les sociétés animales : les coûts à l'intégration, le partage des tâches, et le contrôle. Nous illustrons finalement la fragilité des associations coopératives mises en place à l'aide d'exemples de pertes de la reproduction coopérative et de l'eusocialité au cours de l'évolution.

Chapitre 14 du livre « Introduction à l'écologie comportementale » édité par E. Danchin, L.-A. Giraldeau et F. Cézilly.

Référence : Le Galliard, J.-F. et R. Ferrière. 2003. « Coopération et altruisme ». En presse *in* Introduction à l'écologie comportementale: Comportement, Adaptation et Evolution, E. Danchin, L.-A. Giraldeau, et F. Cézilly (eds.). Editeur xxx p.

**Mots-clés** : coopération, altruisme, socialité, coûts et bénéfices, théorie des jeux, sélection de parentèle, partage de la reproduction, reconnaissance des apparentés, phylogénie

## 1. INTRODUCTION

Dans la litière d'une forêt tempérée, les cellules solitaires du microorganisme *Dictyostelium discoideum* initient un lent processus d'agrégation depuis que les ressources ont commencé à manquer. De plus en plus dense, la colonie cellulaire devient vite une masse cohérente qui produit un corps de fructification à la suite d'une intense communication chimique. Un pédicelle se différencie à la base et une capsule de spores se développe au sommet (Fig. 1). Les cellules du pédicelle se vident progressivement de leur contenu, puis meurent. Les cellules de la capsule donnent des spores résistantes, dont la dispersion et la protection face aux prédateurs sont garanties par le sacrifice des cellules du pédicelle. Pourquoi certaines cellules sacrifient-elles leur reproduction au profit de la multiplication et de la dispersion efficace d'autres cellules ?

Dans cette même forêt, des insectes herbivores consomment une jeune plante en cours de germination. La plante agressée émet des substances chimiques produites à la suite d'un coûteux processus physiologique. Cette substance ne participera pas à la défense individuelle de la plante contre les prédateurs, mais informera les plantes voisines du danger imminent. Alarmées, les plantes voisines vont mettre en place des réactions de défense préventive. Au même moment, un jeune Campagnol roussâtre *Clethrionomys glareolus*, mammifère social d'Europe, est surpris par un Renard roux et émet un cri pour avertir les membres de sa famille de la présence du dangereux prédateur. Mais, ce même cri favorise la détection du rongeur qui est capturé par le renard. Pourquoi un individu informe-t-il ses congénères de la présence d'un danger à ses propres dépens ?

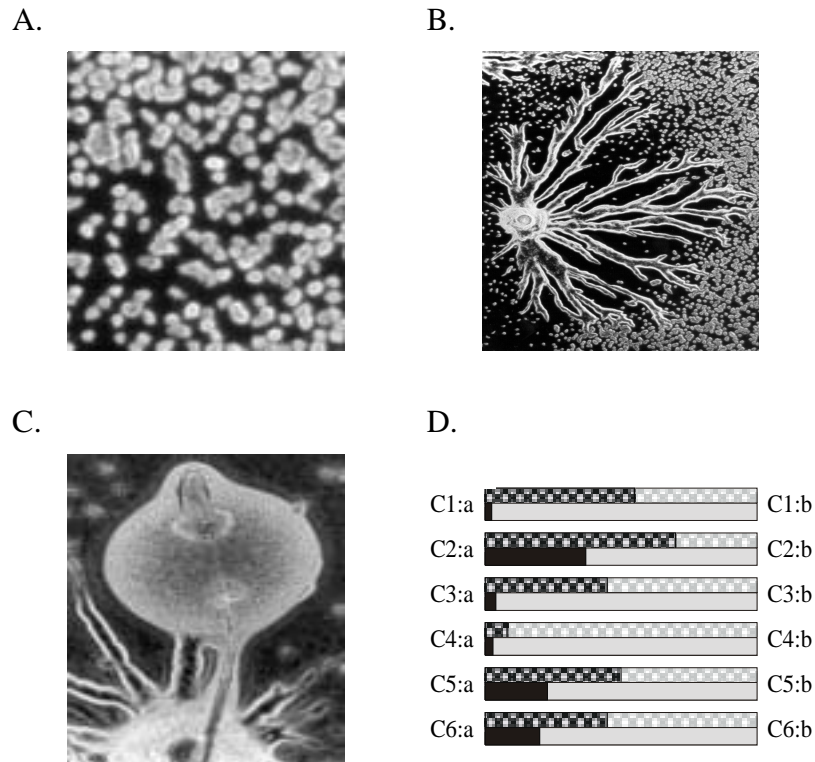
Dans la canopée, deux oiseaux s'engagent dans un épouillage mutuel au cours duquel chaque individu retire patiemment et séquentiellement les puces de son partenaire. Ces deux individus investissent dans une forme de coopération mutuelle qui implique une suite de comportements orientés vers le seul profit du partenaire. De telles activités coopératives réciproques s'observent chez les oiseaux, les mammifères et certains poissons, mais aussi au sein des sociétés de primates dont l'homme. Qu'est-ce qui garantit la stabilité d'une coopération réciproque face à une stratégie consistant à tirer avantage de son partenaire sans jamais lui retourner la faveur ?

Tous ces comportements relèvent d'une *coopération* entre individus *altruistes* de la même espèce. L'origine et l'évolution de la coopération entre altruistes pose un problème fondamental à l'écologie comportementale, dont l'analyse par des approches théoriques et empiriques fait l'objet de ce chapitre.

## 2. POSITION DES PROBLEMES

Dans cette section, nous posons les définitions qui seront utilisées dans ce chapitre : comportement altruiste, interaction coopérative, structure sociale. Ces notions conduisent aux principaux problèmes abordés dans les sections suivantes : mise en évidence d'un déterminisme

génétique, identification et mesure des pressions de sélection, dynamique adaptative et évolution conjointe d'autres caractères du comportement et du cycle de vie.



**Figure 1.** L'organisation sociale de l'amibe *Dictyostelium discoideum* dépend des conditions environnementales. A. Forme solitaire. Les cellules sont dispersées. B. Limace. Elle se met en place par l'agrégation des cellules solitaires en réponse à un appauvrissement de la qualité nutritive de l'habitat. C. Corps de fructification. Cette structure résulte de la différenciation de la limace en un pédicelle, structure longue et étirée faite de cellules en apoptose, et en un sore de spores résistantes dispersives. Photographies de T. Tully. D. Proportion des cellules dans le pédicelle (ligne basse) et le corps de fructification (ligne haute) pour deux clones (clone de gauche, noir ; clone de droite, gris) dans une construction chimérique. Les cellules de certains clones ne sont pas équitablement réparties entre la lignée somatique et germinale du corps de fructification : six clones égoïstes sont sur représentés au sein de la lignée germinale (d'après la Figure 1 dans Strassmann et al. 2000).

### 2.1. Altruisme, coopération, socialité : définitions

On parle de comportement individuel *altruiste* et d'une activité collective de *coopération* dans une population de l'espèce considérée lorsque, toutes choses égales par ailleurs :

- Chez un individu isolé, l'expression du comportement se traduit par un effet net négatif sur le succès reproducteur. On parle d'effet direct négatif.

- En société, définie comme l'ensemble des congénères en interaction, l'expression du comportement se traduit par un effet net positif sur le succès reproducteur des congénères. On parle d'effet indirect positif.

La coopération altruiste suppose donc une activité collective dont bénéficient certains partenaires (Connor 1995). Notons que si l'altruisme individuel établit *de facto* une forme de coopération au niveau du groupe, la coopération peut aussi émerger d'autres types de comportements individuels qui ne seront pas considérés dans ce chapitre. Une classification fonctionnelle des comportements de coopération altruiste est présentée dans le Tableau 1. On parle de coopération symétrique (versus asymétrique) si l'effet net positif est distribué équitablement (ou non) entre individus du groupe. Par exemple, la division des activités de défense, d'alimentation, de soins aux jeunes et de reproduction au sein d'une colonie d'Abeilles mellifères (*Apis mellifera*) traduit une coopération asymétrique au sein de la colonie. Par contre, le nettoyage mutuel chez l'Impala *Aepyceros melampus*, un Ongulé africain, s'effectue par la succession d'actes d'épouillages réciproques et fournit un exemple de coopération symétrique.

**Tableau 1.** Typologie fonctionnelle des comportements altruistes

<i>Effet indirect positif sur le congénère</i>	<i>Effet direct négatif sur l'individu</i>	<i>Exemples</i>
	<i>Soins corporels</i>	
Diminution de l'ectoparasitisme	Augmentation risque d'infection Diminution vigilance	<i>Nettoyage réciproque chez l'impala Epouillage chez les abeilles</i>
	<i>Vigilance et alarme</i>	
Diminution de la prédation	Exposition au prédateur Diminution nourrissage individuel Dépense énergétique	<i>Sentinelle des marmottes Cris d'alarme chez les oiseaux Signaux d'alarme des plantes</i>
	<i>Défense des partenaires</i>	
Diminution de la prédation	Exposition au prédateur Diminution nourrissage individuel Dépense énergétique	<i>Soldats des espèces eusociales Attaque collective chez les oiseaux</i>
	<i>Nourrissage collectif</i>	
Succès alimentaire du groupe	Diminution nourrissage individuel Exposition aux prédateurs et parasites	<i>Nourrissage collectif des carnivores Agrégation de microorganismes</i>
	<i>Nourrissage individuel</i>	
Nourrissage du partenaire	Diminution nourrissage individuel Exposition aux prédateurs et parasites	<i>Dons de sang chez des chauve-souris Trophallaxie chez les insectes</i>
	<i>Soins à la reproduction</i>	
Reproduction des partenaires	Succès reproducteur présent diminué Coûts futurs à l'assistance	<i>Ouvrières des colonies d'insectes Auxiliaires des sociétés coopératives</i>

La population est ainsi structurée en *groupes sociaux* d'individus coopérant, et différentes structures de groupes sociaux sont associées aux interactions coopératives. Notons que la seule

agrégation des individus d'une même population ne suffit pas à définir un groupe social. Par exemple, un regroupement d'Etourneaux *Sturnus vulgaris* qui s'alimentent collectivement peut être le résultat du rapprochement d'individus solitaires sur une ressource attractive, sans interaction ni *a fortiori* activité coopérative : on ne parlera pas de groupe social dans ce cas. En revanche, la colonie du microorganisme décrite en introduction peut être qualifiée de société du fait de sa structuration, de l'interaction chimique entre cellules et de l'altruisme de certaines cellules (Crespi 2001).

Chez les oiseaux, différentes structures sociales se distinguent selon le système de reproduction, le partage du nid et des soins aux jeunes (Cockburn 1998). Le mode de reproduction solitaire traduit une coopération pour la reproduction au sein de la sphère parentale. Un partage du nid peut aussi se faire entre duos de femelles associées à des mâles, selon un système de polygynie coopérative. La reproduction dite coopérative implique le partage du nid et la coopération pour l'élevage des jeunes par des individus extérieurs au couple parental. Elle concerne environ 3% des espèces connues d'oiseaux et se décline sous trois formes principales (Brown 1987). Chez les espèces à reproduction dite plurielle, plusieurs couples coopèrent sur le même territoire ou plus rarement sur le même nid, ce qui est le cas du pic à glands *Melanerpes formicivorus*. Chez les espèces à reproduction polygynandrique, plusieurs femelles pondent dans un nid partagé, dont l'incubation et les soins sont assurés par le mâle. Enfin, chez les oiseaux à reproduction coopérative, un couple parental est assisté par des auxiliaires non reproducteurs, comme chez la fauvette des Seychelles *Acrocephalus sechellensis*. Cette variabilité étonnante observée chez les oiseaux a rendu nécessaire le développement d'une classification hiérarchique générale des systèmes sociaux qui reconnaisse cinq formes typiques de socialité (Tableau 2, voir aussi Encadré 1).

**Tableau 2.** Typologie des systèmes sociaux

Type de société	Soins parentaux aux jeunes	Partage du site de reproduction	Coopération symétrique	Coopération asymétrique	Castes spécialisées
Solitaire	Oui	Non	Non	Non	Non
Colonial	Oui	Oui	Non	Non	Non
Communautaire	Oui	Oui / Non	Oui	Non	Non
Reproduction coopérative	Oui / Non	Oui	Oui	Oui	Non
Eusocial	Oui / Non	Oui	Oui	Oui	Oui

Dans les systèmes à reproduction coopérative ou eusocial, la coopération peut prendre des formes symétriques et asymétriques selon le groupe social considéré (construit d'après Crespi et Yanega 1995 et d'après Crespi et Choe 1997.)

## 2.2. Pressions de sélection

De manière générale, la démonstration de la nature altruiste d'un comportement requiert une évaluation des coûts et des bénéfices associés, dont la section 4 de ce chapitre détaille des exemples empiriques. L'identification des composantes potentiellement coûteuses ou bénéfiques peut s'avérer problématique, comme en témoigne le cas du comportement d'alarme chez les oiseaux. Le signal

d'alarme d'une proie en présence d'un prédateur est un comportement altruiste si le signal permet la fuite efficace des partenaires et expose l'acteur au prédateur (Hamilton 1964b). Cependant, plusieurs alternatives sont concevables :

- Le cri d'alarme d'un oiseau pourrait n'avoir aucune fonction adaptative (Kitchen et Packer 1999).
- Le cri d'alarme pourrait avantager directement l'acteur en déconcentrant le prédateur ou en diluant son impact sur l'ensemble du groupe (FitzGibbon 1989). Cette possibilité a été corroborée chez une espèce où la surveillance d'un groupe est assurée par des sentinelles (Clutton-Brock et al. 1999b). Ces sentinelles sont en effet des individus à satiété qui bénéficient directement de leur position de vigilance, en étant les premiers à détecter le prédateur ou en étant plus proches d'une retraite potentielle (Rasa 1989; Bednekoff 1997).
- Le cri d'alarme pourrait correspondre à une supercherie de la part de l'acteur pour s'approprier les ressources de ses partenaires en les faisant fuir (Charnov et Krebs 1975).

Avant de prétendre à l'altruisme du cri d'alarme, il faut donc exclure ces trois hypothèses alternatives.

#### Encadré 1 – Classification des structures sociales

La classification des structures sociales proposée par Crespi et Yanega (1995) et Crespi et Choe (1997) distingue cinq formes typiques de socialité (pour une critique de cette division en échelle voir Sherman et al. 1995; Wcislo 1997).

**Structure solitaire.** La vie solitaire est caractérisée par un partage des soins aux jeunes entre les parents au sein de sites de reproduction distincts entre couples (voir chapitre 11). L'exemple typique de cette structure solitaire est une espèce dont les territoires sont défendus par des couples.

**Structure coloniale.** La vie coloniale fait intervenir un partage du même site de reproduction sans coopération entre les individus (Danchin et Wagner 1997, voir chapitre 12). Les grandes colonies de reproduction d'oiseaux marins constituent des structures coloniales typiques.

**Structure communautaire.** La vie en communauté implique une coopération symétrique entre individus au sein de colonies, de sorte que les membres du groupe sont impliqués dans toutes les activités de la colonie. Des sociétés communautaires sont observées temporairement chez certaines espèces de guêpes ou de fourmis lors de la fondation d'une colonie. Par exemple, plusieurs reines non apparentées peuvent participer aux activités de la colonie fondatrice chez certaines fourmis.

**Structure de reproduction coopérative.** La reproduction coopérative est caractérisée par un partage des tâches entre des individus spécialisés dans la coopération au bénéfice d'autres individus spécialisés dans la reproduction. Cette spécialisation est de nature comportementale et est réversible, comme chez les oiseaux à reproduction coopérative avec des auxiliaires.

**Structure eusociale.** Les groupes dits eusociaux sont caractérisés par le plus haut niveau de spécialisation entre les partenaires engagés dans la coopération (Wilson 1971; Crespi et Yanega 1995; Wcislo 1997). Premièrement, il existe une division de la reproduction, définissant un groupe d'individus accédant à la reproduction (caste reproductrice) et un groupe d'individus dont la reproduction est irréversiblement inhibée (caste non reproductrice). Deuxièmement, il y a une division du travail au sein de la caste non reproductrice. Certains individus participent aux soins envers la descendance ou au nourrissage (ouvriers), et d'autres assurent la défense du groupe (soldats). Des organisations eusociales sont connues chez de nombreuses espèces de l'ordre des Hyménoptères (guêpes, abeilles, fourmis ; Hamilton 1964b, 1975) et des Isoptères (termites ; Shellman Reeve 1997; Thorne 1997), mais aussi chez un Coléoptère (le scarabée *Austroplatypus incompertus*), chez des Thysanoptères (Crespi 1992) ou chez des Hémiptères (Benton et Foster 1992). On connaît aussi des espèces eusociales chez certains Crustacés (crevettes du genre *Synalpheus* ; Duffy 1996) et deux espèces eusociales de vertébrés, appartenant à la famille des Bathyergidae (mammifères rat-taupe ; Jarvis et al. 1994).

L'estimation des coûts et bénéfices associés à un comportement altruiste fournit la base d'une évaluation des pressions de sélection qui peuvent s'exercer sur ce caractère, dont la nature quantitative ne peut être ignorée. Ainsi, différents individus d'une même population peuvent manifester des comportements altruistes plus ou moins marqués. Chez l'impala par exemple, il existe une forte variabilité interindividuelle dans le temps dévolu à l'épouillage. Lorsqu'un individu s'engage dans un comportement d'épouillage collectif, des séries d'actes de nettoyage réciproques sont entreprises pendant plusieurs minutes. Des individus 'tricheurs' car moins altruistes participent moins efficacement au nettoyage de leur partenaire, et des individus strictement 'égoïstes' profitent du nettoyage du partenaire sans en retourner le geste (Hart et Hart 1992; Roberts et Sherratt 1998). La question du déterminisme génétique d'une telle variabilité, fondamentale pour une analyse adaptative de l'altruisme, est posée dans la section 3.

### 2.3. Origine et stabilité évolutives

La variabilité génétique des comportements altruistes soulève un double problème en écologie comportementale :

- Comment expliquer la sélection d'un phénotype altruiste dans une population ancestrale composée exclusivement d'égoïstes ?
- Comment expliquer la persistance de l'altruisme face à la menace de phénotypes tricheurs produits par mutation ?

Le *dilemme des prisonniers*, un cas d'école de la théorie des jeux (voir chapitres 2 et 7), offre un cadre conceptuel pour aborder ces questions. Ce jeu oppose deux adversaires par des règles qui spécifient les gains remportés selon leur propre stratégie et la stratégie de l'adversaire. Dans le contexte évolutionniste, une partie du jeu correspond à une interaction entre deux individus, la stratégie d'un individu décrit son comportement (supposé héritable), et les gains sont traduits en succès reproducteur. La version originale du dilemme met en scène deux prisonniers coupables d'un larcin. Chaque prisonnier est interrogé séparément par un juge qui détermine la sévérité de leur peine selon leur attitude. Comparée au cas d'un aveu bilatéral, la peine est plus légère si les deux prisonniers nient leur forfait, mais un prisonnier qui nie alors que son complice avoue est beaucoup plus lourdement sanctionné, le compère étant quant à lui récompensé de son aveu par la relaxe (voir Encadré 2).

Le silence et l'aveu des prisonniers symbolisent les notions d'altruisme et d'égoïsme. Notons  $R$  le succès reproducteur d'un individu égoïste en interaction avec un autre égoïste. L'égoïsme ne coûte rien à son auteur et ne rapporte rien au partenaire. L'interaction de deux individus altruistes se traduit pour chacun par le coût direct  $-c$  et le bénéfice  $+b$  reçu de l'altruisme, d'où le succès reproducteur  $R + b - c$  pour chacun. Lorsque l'interaction met en jeu deux individus aux comportements différents, le succès reproducteur de l'égoïste et de l'altruiste se montent respectivement à  $R + b$  (l'égoïste reçoit le

bénéfice sans payer le coût) et  $R - c$  (l'altruiste paye le coût sans recevoir de bénéfice). Ainsi, selon que le partenaire est altruiste ou égoïste, le succès reproducteur d'un égoïste s'élève respectivement à  $R + b$  ou  $R$ , dans les deux cas supérieur au  $R + b - c$  ou  $R - c$  correspondant pour un altruiste. Le comportement égoïste se trouve donc immanquablement favorisé. De façon plus précise, si un individu mutant altruiste apparaît dans une très grande population stationnaire ( $R = 1$ ) et 'bien mélangée' (c'est à dire que chaque interaction met en jeu deux individus tirés au hasard dans l'ensemble de la population) où le génotype égoïste domine, le succès reproducteur du mutant n'est que de  $1 - c$  : la population mutante s'éteint. Si un individu mutant égoïste apparaît dans une telle population ( $R + b - c = 1$  et mélange homogène) où le génotype altruiste domine, le succès reproducteur du mutant s'élève à  $1 + c$ , si bien que la population mutante envahit le système. Ainsi, origine et maintien de l'altruisme posent une énigme dont les sections 5 à 7 de ce chapitre exposent les trois clés :

- l'hétérogénéité naturelle de la population,
- le conditionnement du comportement,
- la hiérarchisation des niveaux de sélection.

La section 8 remet finalement en cause l'idée d'une évolution irréversible de la coopération, en montrant que les mécanismes sélectifs qui sont à l'origine même de l'évolution de l'altruisme peuvent conduire à sa perte adaptative, voire à l'extinction de la population qui en fut le théâtre.

### 3. GENETIQUE ET PLASTICITE DE LA COOPERATION

L'évolution de tout comportement requiert une variabilité entre individus, une héritabilité de ces variations phénotypiques, et une relation entre comportement et valeur sélective (Endler 1986; Cockburn 1991). Avant d'analyser les coûts et bénéfices associés à l'altruisme (section 4), nous examinons ici le déterminisme génétique et la plasticité phénotypique des comportements altruistes.

#### 3.1. Déterminisme génétique

Alors que le déterminisme génétique du comportement est une hypothèse fondamentale des modèles évolutifs, les données génétiques concernant les comportement altruistes sont très parcellaires, notamment chez les vertébrés.

**Bactériophages.** Les phages sont des virus qui infectent les bactéries et dont la réplication nécessite la production de substances catalytiques qu'ils produisent eux-mêmes. Turner et Chao (1999) ont comparé les comportements métaboliques du phage  $\phi 6$  et de son mutant  $\phi H2$ . Dans une même bactérie, les substances métaboliques produites par les phages profitent à chacun, mais  $\phi H2$  se comporte en égoïste car son taux de production des métabolites est inférieur. La configuration d'un dilemme des prisonniers est confirmée par la mesure expérimentale du taux de renouvellement de

chaque clone. Ainsi, en prenant comme référence la valeur du taux de renouvellement de  $\phi_6$  dans une bactérie infectée par  $\phi_6$  exclusivement (avec les notations du dilemme des prisonniers de l'encadré 2,  $R = 1$ ), ce taux pour  $\phi_{H2}$  dans une cellule où  $\phi_6$  prédomine est presque doublé ( $T = 1.99$ ). Dans une cellule où l'égoïste  $\phi_{H2}$  est seul présent, le taux de renouvellement de  $\phi_{H2}$  lui-même est réduit à  $P = 0.83$ , et celui de  $\phi_6$ , à  $S = 0.65$ . Ainsi les phages présentent des phénotypes altruistes et égoïstes génétiquement déterminés, et dont le bilan des interactions se conforme au dilemme des prisonniers.

### Encadré 2 – Tournoi de coopération à un tour entre non-apparentés

On considère un jeu simple entre deux partenaires qui implique deux stratégies, qui sont la coopération C et l'égoïsme D. Les interactions possibles entre deux partenaires C et D peuvent être formulées sous la forme d'une matrice, qu'on appelle aussi matrice des gains du jeu. Dans notre cas, la matrice de ces gains s'écrit :

Gains de l'interaction	Partenaire C	Partenaire D
Acteur C	R	S
Acteur D	T	P

où R est la Récompense de la coopération avec un coopérateur, S est la Supercherie de la coopération avec un égoïste, T est la Tentation de la tricherie avec un coopérateur et P la Punition de l'égoïsme face à un égoïste (Axelrod et Hamilton 1981). On peut directement noter que la formulation du jeu implique les relations de rang  $R > S$ ,  $T > P$ ,  $T > S$ ,  $R > P$  et  $P = 0$ . On va reconstruire la valeur des gains de la matrice sur la base d'hypothèses réalistes et en déduire le résultat évolutif du jeu.

**Première situation : coopération non coûteuse et effets additifs.** On suppose ici que la coopération est exprimée par un gain  $a$  sans coût pour l'individu coopérateur et qu'elle a des effets additifs. Donc, on obtient  $R = T = a$  et  $S = P = 0$  : il n'existe pas de stratégie évolutivement stable du jeu. L'équation aux réplicateurs prédit une ligne d'équilibres neutres en tout point. Cependant, comme une population pure de coopérateurs assure des gains supérieurs à une population pure d'égoïstes, la coopération est avantagée dans des populations où l'extinction et la dérive sont possibles.

**Deuxième situation : coopération non coûteuse et effets synergiques.** On suppose ici que la coopération est exprimée par un gain  $a$  sans coût pour l'individu ( $S = P = 0$ ) et dont les effets sont synergiques : si le partenaire est un égoïste  $T = a$  et si le partenaire est un coopérateur  $R = f(a) > a$ . Dans cette situation, la coopération est une stratégie évolutivement stable et l'égoïsme est évolutivement neutre : il y a émergence de la coopération à partir d'un seuil d'abondance initiale des coopérateurs.

**Troisième situation : altruisme à effet additif.** On suppose ici que la coopération résulte en un gain  $a$  à effets additifs pour un coût individuel  $c$ , ce qui conduit à  $R = a - c$ ,  $S = -c$ ,  $T = a$  et  $P = 0$ . Dans ces conditions, la stratégie C est envahissable par un égoïste D, alors que la stratégie égoïste est évolutivement stable. On prédit donc l'évolution de l'égoïsme dans une population homogène des deux stratégies. On remarquera que si  $R > P$ , ce jeu correspond précisément à une situation de dilemme du prisonnier (voir texte), ce qui signifie que la coopération peut évoluer si le jeu est itéré.

**Quatrième situation : altruisme à effet synergique.** On suppose dans cette dernière situation que la coopération résulte en un gain  $a$  à effets synergiques et avec un coût  $c$ , ce qui conduit à  $R = f(a) - c$ ,  $S = -c$ ,  $T = a$  et  $P = 0$ . On peut distinguer deux cas selon la hiérarchie des gains de la matrice du jeu. Lorsque l'interaction synergique est trop faible ( $f(a) - c < a$ ), on retrouve la situation précédente avec le cas du dilemme du prisonnier si  $0 < f(a) - c < a$ . Lorsque  $f(a) - c > a$ , alors la coopération comme l'égoïsme sont des stratégies évolutivement stables : il y a bistabilité. La coopération se fixe quand la population des coopérateurs est suffisamment abondante.

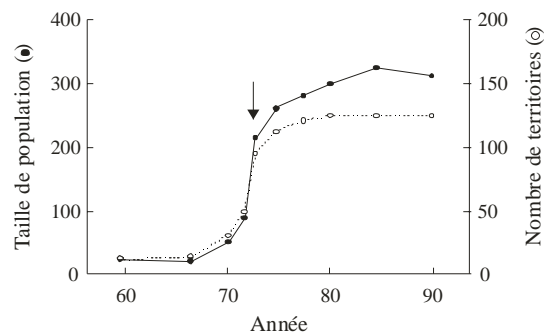
**Amibes sociales.** L'amibe *Dictyostelium discoideum* est un microorganisme de la famille des Acrasiales qui possède un comportement social. Le cycle de vie de l'espèce fait alterner des phases solitaires, lorsque les conditions sont favorables pour la croissance individuelle de l'amibe, avec des phases sociales en conditions défavorables. Au cours de cette phase sociale, un agrégat de plusieurs milliers de cellules se forme à partir des cellules solitaires du voisinage et de leurs descendants, puis se différencie dans un corps de fructification (Fig. 1). En moyenne, 20 % des cellules originales contribuent à une lignée somatique du corps de fructification, le pédicelle, alors que 80 % des cellules se différencient en spores. Cette description moyenne de la coopération cache un conflit intense entre les clones pour l'accès à la reproduction. En réalisant des agrégats chimériques à partir de plusieurs clones échantillonnés dans des populations naturelles, Strassmann et al. (2000) ont en effet mis en évidence un polymorphisme génétique du comportement altruiste. D'après ces expériences, la moitié des chimères construites révèlent un clone altruiste sur-représenté dans la lignée somatique par rapport à la lignée germinale et un clone égoïste sur-représenté dans la lignée germinale par rapport à la lignée somatique (Fig. 1D). De tels tricheurs ont aussi été obtenus en laboratoire à l'aide de mutations dirigées, permettant d'identifier des gènes de motilité cellulaire contrôlant génétiquement le comportement social (Ennis et al. 2000).

**Insectes sociaux.** Une composante génétique a été décrite pour certains comportements sociaux chez des insectes (Moritz et al. 1996; Olroyd et al. 1994; Keller et Ross 1998; Ross et Keller 1998). Chez l'Abeille mellifère *Apis mellifera*, les croisements contrôlés montrent que le comportement de nettoyage du nid et des couvains est soumis à un déterminisme simple impliquant deux gènes dialléliques (Rothenbuhler 1964). La structure sociale polygyne facultative de la fourmi *Solenopsis invicta* est contrôlée par un gène ou un ensemble de gènes au voisinage d'un locus polymorphe connu (Ross et Keller 1998).

### 3.2. Interaction gène et environnement

Chez certains insectes sociaux, le statut d'ouvrier est déterminé par le contrôle dominant de la reine (Keller et Nonacs 1993), par la nourriture des larves (Wilson 1971) ou par l'âge de l'individu (Stern et Foster 1997). Cette flexibilité de l'altruisme de reproduction illustre de manière générale la dépendance de l'altruisme aux conditions physiologiques, sociales ou écologiques, ou *plasticité*. Parmi les études ayant mis en évidence une telle dépendance, le cas du puceron *Pemphigus obesinymphae* est exemplaire. Le cycle de vie de cette espèce alterne une phase de reproduction parthénogénétique mettant en place des colonies composées de formes reproductrices (larves jeunes) et de soldats non reproducteurs (larves âgées), et une phase de reproduction sexuée associée à la production de formes ailées fondatrices. Le partage équitable entre reproducteurs et soldats est possible si l'homogénéité génétique assure un parallélisme des intérêts individuels (Hamilton 1972). Cependant, des individus non apparentés immigreront dans ces colonies. Dans ce cas, le clone immigrant adopte un comportement

égoïste en participant de façon disproportionnée à la reproduction (Abbot et al. 2001). Cette observation démontre une plasticité de la coopération en fonction du contexte social.



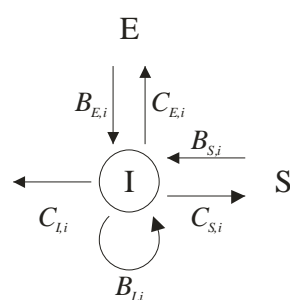
**Figure 2.** La saturation du nombre de territoires de l'habitat provoque la formation de structures familiales coopératives (flèche) chez la Fauvette des Seychelles pendant un programme de restauration de la population (d'après la Figure 1A dans Komdeur 1992).

Un autre exemple de l'influence de l'environnement sur l'expression d'un comportement altruiste provient de l'étude des sociétés familiales d'une espèce rare et endémique des Seychelles, la Fauvette des Seychelles *Acrocephalus sechellensis* (Komdeur 1992). Il s'agit dans ce cas de la réponse du mode de reproduction – solitaire ou coopératif – à la saturation de l'habitat. Chez ce passereau confiné à quelques îles de l'archipel des Seychelles, au nord de Madagascar, une certaine proportion des jeunes demeure sur le territoire parental pendant plusieurs années, alors que la maturité sexuelle est atteinte dès l'âge d'un an. Les groupes familiaux sont formés par un couple reproducteur et des auxiliaires qui participent à la défense du territoire, à la construction du nid, à l'incubation et au nourrissage des jeunes. Une dynastie familiale se maintient sur le même territoire, du fait de la faible mortalité des adultes, de la fidélité des couples, et de la philopatrie des jeunes (Komdeur 1992). Sur l'île de Cousin, les populations ont fait l'objet d'un programme de conservation et de restauration depuis le début des années 1960. A partir d'une population initiale de 26 individus à reproduction solitaire, la taille de la population a augmenté progressivement pour atteindre environ 300 individus à partir de 1980. Dès 1973, des familles à reproduction coopérative ont été observées sur quelques territoires de bonne qualité, puis sur l'entièreté de l'île à partir de 1982 (Fig. 2). L'apparition de la reproduction coopérative a coïncidé avec la saturation de l'habitat. Des transferts d'auxiliaires dans deux îles voisines ont été réalisés pour tester expérimentalement cette hypothèse. Ces transferts ont provoqué la reproduction solitaire des auxiliaires transférés, ce qui suggère que leur reproduction était inhibée dans l'habitat d'origine, et la saturation des habitats de bonne qualité a rétabli la reproduction coopérative une année après le transfert (Komdeur 1992).

#### 4. COÛTS ET BÉNÉFICES DE L'ALTRUISME : EVALUATION EMPIRIQUE

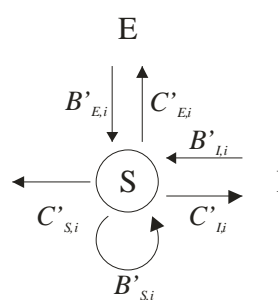
Toute interaction comportementale correspond à une chaîne de type émission, réception et réaction (Sherman et al. 1997). La production et la réception d'un signal comportent des coûts physiologiques pour le maintien et l'usage des voies de communication. La composante réactive de l'interaction comportementale implique des coûts et des bénéfices pour l'acteur et pour les partenaires.

Ceux-ci dépendent du comportement de l'acteur, de la réponse des partenaires, et du contexte écologique de l'interaction. Ces coûts et bénéfices du comportement peuvent être séparés en *effets directs*, qui affectent directement la valeur sélective de l'acteur, et en *effets indirects*, qui affectent la valeur sélective de l'acteur par l'intermédiaire de son effet sur les partenaires (Fig. 3). Un comportement de coopération altruiste est caractérisé par un gain direct négatif et un gain indirect positif (section 2.1).

A. *Effets directs.*

$$C_D = C_{I,i} + C_{E,i} + C_{S,i}$$

$$B_D = B_{I,i} + B_{E,i} + B_{S,i}$$

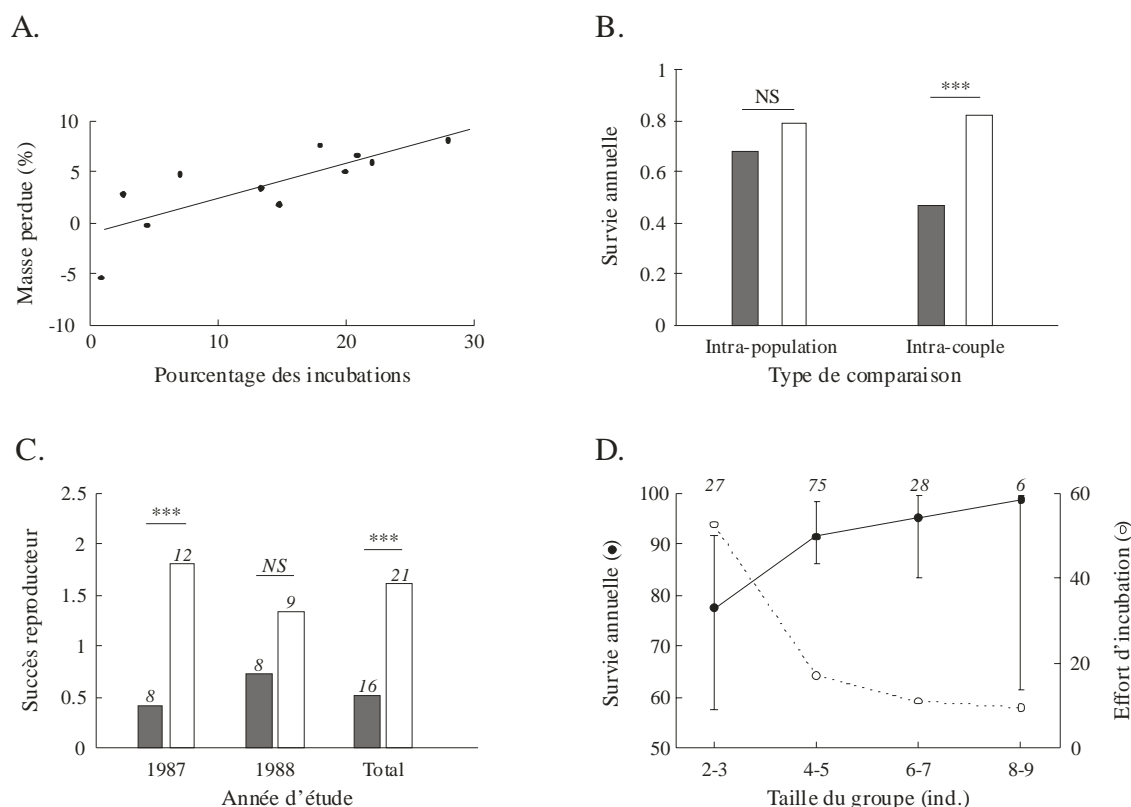
B. *Effets indirects.*

$$C_I = C'_{I,i} + C'_{E,i} + C'_{S,i}$$

$$B_I = B'_{I,i} + B'_{E,i} + B'_{S,i}$$

**Figure 3.** Modèle économique d'une interaction comportementale impliquant un acteur, désigné par  $I$ , et des partenaires  $S$  dans un contexte environnemental  $E$ . Un comportement du type  $i$  est caractérisé par des coûts et des bénéfices directs pour un acteur qui dépendent de ses partenaires et de l'environnement. Les coûts et les bénéfices sont définis en référence à l'individu  $I$ : les flux sortants sont des coûts et les flux entrants sont des bénéfices. A. Le coût direct  $C_D$  d'un comportement se mesure comme le coût individuel du comportement, plus les effets additifs des partenaires sociaux et de l'environnement (respectivement pour le bénéfice direct). Le gain direct de l'interaction correspond à la différence entre le bénéfice direct et le coût direct. B. Le coût indirect  $C_I$  d'un comportement se mesure chez les partenaires de l'acteur. Ce coût est la somme du coût à la réception du comportement, plus les effets additifs de l'acteur et de l'environnement (respectivement pour le bénéfice indirect). Le gain indirect de l'interaction correspond alors à la différence entre bénéfice et coût indirect.

Les oiseaux sociaux à reproduction coopérative fournissent un modèle de choix pour l'étude des bénéfices et des coûts associés à l'altruisme de reproduction (Cockburn 1998; Heinsohn et Legge 1999). Les individus altruistes constituent un groupe distinct d'auxiliaires au nid, dont le comportement de nourrissage et de défense du territoire peut être quantifié. Les conséquences physiologiques à court terme peuvent être estimées, de même que les effets à moyen et à long terme sur la valeur sélective des auxiliaires.



**Figure 4.** Coûts et bénéfices de l'assistance chez les oiseaux à reproduction coopérative. A. Une augmentation de l'effort de l'assistance chez le Tousseur à ailes blanches se traduit par une diminution de la masse corporelle des auxiliaires, alors que le couple parental ne perd pas de masse pendant l'incubation (d'après la Figure 2D dans Heinsohn et Cockburn 1994). B. Les auxiliaires avec un important investissement altruiste chez le Troglodyte à dos rayé ont une survie réduite (d'après Rabenold 1990, barre pleine : investissement important). C. Une manipulation expérimentale de la présence des auxiliaires chez le Geai des buissons révèle des bénéfices immédiats à l'assistance pendant deux années. Le succès de l'élevage des jeunes jusqu'à 60 jours est plus faible dans les groupes manipulés (barre pleine) que dans les groupes contrôles (d'après la Figure 1B dans Mumme 1992). D. Chez l'Ani à bec cannelé, la femelle reproductrice participe moins intensément à l'incubation des œufs et à l'élevage des jeunes dans les groupes de grande taille, et elle a alors une survie annuelle plus forte (d'après la Figure 19.3 et données de Vehrencamp et al. 1988).

#### 4.1. Coûts directs

L'estimation des coûts à l'assistance repose uniquement sur des données corrélatives. Chez le Tousseur à ailes blanches *Corcorax melanorhamphos*, les auxiliaires sont de jeunes individus inexpérimentés qui contribuent à la construction du nid, à l'incubation et à l'élevage des jeunes (Heinsohn et Cockburn 1994). Les auxiliaires d'un an subissent une diminution de masse proportionnelle à l'effort d'assistance, alors que les individus reproducteurs conservent une masse stable pendant la reproduction (Fig. 4A). Si cette corrélation suggère un coût physiologique direct à l'effort d'assistance chez les jeunes individus, un déclin sur le long terme est aussi possible. Par

exemple, chez le Troglodyte à dos rayé *Campylorhynchus nuchalis*, l'effort d'assistance est négativement corrélé négativement à la survie de l'individu (Rabenold 1990). Les individus du même sexe et du même groupe ont une survie plus faible quand leur effort d'assistance est intense (Fig. 4B).

#### 4.2. Bénéfices directs

Le coût direct engagé dans le comportement altruiste peut être compensé par des bénéfices directs futurs de ce comportement. En ce sens, le comportement est égoïste sur l'ensemble de l'histoire de vie de l'individu, les bénéfices du comportement étant simplement décalés dans le temps. Ces bénéfices directs peuvent s'obtenir par la réciprocité comportementale du partenaire, mais aussi sans réciprocité. Par exemple, chez les oiseaux à reproduction coopérative, les bénéfices directs futurs peuvent être la possibilité d'hériter le territoire parental (Stacey et Ligon 1991; Cockburn 1998) ou de remplacer un membre du couple (Rabenold et al. 1990; Sherley 1990), l'apprentissage du comportement de reproduction (Heinsohn 1991b; Komdeur 1996), la formation de liens sociaux sous la forme d'alliances (Zahavi 1990) ou un prestige social accru (Zahavi 1995, Encadré 3).

#### 4.3. Coûts indirects

En contribuant directement à l'augmentation du succès reproducteur de son partenaire, un individu altruiste risque d'exacerber les conditions de concurrence locale à son propre détriment (Griffin et West 2002). Des travaux théoriques ont montré que ce coût indirect lié à la compétition entre apparentés pouvait contrebalancer les bénéfices de l'altruisme, ce dont l'exemple des combats entre mâles chez les guêpes du figuier a donné une possible confirmation. Dans ce groupe, les mâles émergeant d'une figue rentrent en compétition plus ou moins intensément pour l'accès aux femelles de la même figue, indépendamment de l'apparentement entre mâles (West et al. 2001). Un coût indirect de concurrence est probablement présent chez les mammifères et les oiseaux à reproduction coopérative (concurrence pour la position dominante ou pour les opportunités de reproduction), ainsi que chez des insectes sociaux, où la concurrence est susceptible de s'exercer entre colonies produites par 'bourgeoisement' (Thorne 1997).

#### 4.4. Bénéfices indirects

Les méthodes expérimentales d'estimation des bénéfices indirects consistent à retirer ou à ajouter des individus au sein des groupes sociaux. Un bénéfice indirect à l'assistance au nid a ainsi été démontré pour le Geai des buissons de Floride *Aphelocoma c. coerulescens* (Mumme 1992). Chez cette espèce, un couple parental est assisté sur son territoire par des jeunes participant à l'élevage des poussins. Le retrait de tous les individus non reproducteurs de plusieurs groupes a permis de mettre en évidence un bénéfice à la présence des auxiliaires pour la survie des oisillons au nid (Fig. 4C). Cet effet a été attribué à une diminution de la prédation des poussins et à une augmentation du nourrissage des jeunes en présence des auxiliaires (Mumme 1992). En réduisant les efforts reproducteurs du

couple parental, les auxiliaires peuvent aussi générer des bénéfices indirects futurs comme une mortalité réduite ou une meilleure reproduction future du couple parental. Chez l'Ani à bec cannelé *Crotophaga sulcirostris*, une espèce où plusieurs femelles pondent leurs œufs dans le même nid, une femelle peut investir moins dans la reproduction au sein des groupes sociaux de grande taille et voit alors sa mortalité annuelle réduite (Vehrencamp et al. 1988, Fig. 4D).

### Encadré 3 - Prestige social chez le cratérope écaillé : applications et limites

Zahavi propose la théorie du handicap pour rendre compte de l'évolution de l'altruisme (Zahavi 1995). Selon cette théorie (voir chapitres 10 et 15), un comportement individuel reflète avec honnêteté la qualité génétique d'un individu si il est différentiellement coûteux. Ces deux hypothèses peuvent valoir pour un comportement altruiste en général : l'acte altruiste est coûteux par définition, et le coût d'un acte altruiste pourrait être plus faible pour un individu de bonne qualité. On peut donc considérer l'altruisme comme un signal honnête de la qualité de l'individu, ce que Zahavi nomme le 'prestige social' dans ce contexte (Zahavi 1990). Ce prestige social indiquerait la qualité de l'individu comme futur partenaire pour la coopération (réciprocité indirecte, voir section 6.2) ou comme futur conjoint pour la reproduction (Zahavi et Zahavi 1997; Nowak et Sigmund 1998).

Dans les groupes du cratérope écaillé *Turdoides squamiceps*, une espèce d'oiseau étudiée depuis 1970 au sein d'une population israélienne, les adultes rentrent en compétition pour l'accomplissement des actes altruistes, en interférant pour le nourrissage des jeunes ou d'autres adultes. Les interactions altruistes procèdent selon une hiérarchie sociale compétitive. Les dominants défendent un accès privilégié à l'altruisme et refusent les bénéfices d'une coopération avec les subordonnés (Carlisle et Zahavi 1986; Zahavi et Zahavi 1997). De plus, les interactions altruistes ne se feraient pas de façon discriminante en fonction de l'apparentement ou du comportement passé des partenaires (Zahavi et Zahavi 1997). La théorie du prestige social semble seule capable de rendre compte de ce faisceau d'observations, mais elle pose cependant une série de problèmes :

- Les observations ont été obtenues au sein de structures sociales atypiques. Des travaux plus récents suggèrent que l'assistance fournie aux jeunes est compatible avec un modèle d'optimisation du succès de la ponte plutôt qu'avec un modèle de compétition pour le prestige (Wright 1997).
- La majorité des interactions sociales ont tout de même lieu entre apparentés, au sein de familles étendues (Wright 1999). La possibilité d'une sélection de parentèle pour l'émergence de la coopération n'est donc pas à exclure.

Les interférences entre individus pour la coopération ont été rarement observées chez d'autres espèces (Reyer 1984; Boland et al. 1997; Wright 1999). Chez les tousseurs à ailes blanches *Corcorax melanorhamphos*, les jeunes auxiliaires font état de leur caractère altruiste en nourrissant préférentiellement les poussins en présence de congénères (Boland et al. 1997).

## 5. ORIGINE DE L'ALTRUISME INCONDITIONNEL

L'analyse du dilemme des prisonniers résumée en section 2.2 se fonde sur l'hypothèse cruciale d'une population homogène. Ainsi, pour chaque individu la probabilité d'interagir avec un partenaire d'un génotype donné est donnée par la fréquence de ce dernier dans la population tout entière. Dans une très grande population, un mutant n'a donc pratiquement aucune chance d'interagir avec un

semblable. L'hypothèse d'homogénéité est cependant peu réaliste. Il existe des facteurs 'spontanés' d'interactions préférentielles : une mobilité individuelle limitée, l'interaction favorisée par la proximité spatiale ou, plus généralement, une structuration préexistante du tissu social de la population. Dans ces conditions, la probabilité d'interaction d'individus issus d'un groupe très minoritaire peut néanmoins atteindre de fortes valeurs.

### 5.1. Sélection de parentèle et règle de Hamilton

Dans une très grande population stationnaire initialement dominée par l'égoïsme, notons  $r$  la probabilité moyenne qu'un individu altruiste interagisse avec un semblable. Le succès reproducteur moyen d'une population altruiste est donc  $1 - c + r \times b$ , tandis qu'il vaut 1 en première approximation pour un égoïste si l'on néglige les interactions des résidents égoïstes avec les mutants altruistes, initialement rares. On voit alors que le phénotype altruiste est à même d'envahir la population si  $1 - c + r \times b > 1$ , c'est-à-dire que la probabilité d'interaction de deux mutants altruistes soit supérieure au rapport du coût sur le bénéfice de l'altruisme :  $r > c / b$ .

C'est par une approche théorique un peu différente que cette condition de l'origine de l'altruisme fut établie pour la première fois par William D. Hamilton (voir aussi chapitre 3). Pour Hamilton (1964a), la structure familiale d'une population lui confère une forme d'hétérogénéité intrinsèque. Un groupe familial peut être caractérisé par son degré d'apparentement moyen que nous notons encore  $r$ . La valeur sélective d'une famille fondée par un individu altruiste est donc égale à  $1 - c + r \times b$ , où  $r \times b$  mesure l'aide distribuée par l'individu focal à ses apparentés. Cette valeur sélective qui mesure le taux de multiplication familial est qualifiée d'inclusive (*inclusive fitness*). Par contraste, la valeur sélective d'une famille fondée par un égoïste vaut simplement 1 (car la population est stationnaire). Ainsi la population familiale fondée par des altruistes se multiplie au point d'envahir le système à condition que la règle de Hamilton s'applique :  $r > c / b$ . Le mécanisme sélectif mis en jeu procède à un tri au niveau des familles : c'est la sélection de parentèle (*kin selection*). Il est intéressant de remarquer que des calculs effectués dans les contextes de la sélection individuelle ou de la sélection de parentèle conduisent au même résultat – une coïncidence analysée en détail par Taylor et Frank (1996). Il y a donc équivalence entre la mesure de valeur sélective individuelle d'un caractère qui comptabilise ce que reçoit l'individu (et de qui il reçoit), et la mesure de valeur sélective inclusive qui comptabilise ce que donne l'individu (et à qui il donne). Pour un système génétique haploïde, Day et Taylor (1998) ont de plus montré que l'apparentement correspondait à la probabilité qu'un mutant interagisse avec un autre mutant.

Le mérite de la règle de Hamilton est avant tout de démystifier l'avantage sélectif de l'altruisme entre apparentés : des gènes favorisant un comportement altruiste voient le dommage (coût –  $c$ ) qu'ils causent à leur propre 'véhicule' (l'individu) contrecarré par le bénéfice reçu par les mêmes gènes dans leurs autres véhicules (Dawkins 1976). Cette règle est néanmoins sous-tendue par des approximations drastiques : très grande population, apparentement  $r$  constant, et surtout la non prise en compte de

l'ensemble des frictions entre altruistes et égoïstes (Ferrière et Michod 1995, 1996). Imaginons en effet la population dans son contexte spatial. Un petit groupe d'altruistes apparaît dans un ensemble d'égoïstes. L'expansion de ce groupe dépend de la dynamique du noyau du groupe constitué seulement d'altruistes et de la dynamique du bord. On voit ainsi que  $r$  possède une forte hétérogénéité : proche de 1 dans le noyau, l'apparement est variable au bord. De plus, sur ce bord, on ne peut négliger les interactions avec les altruistes pour calculer le succès reproducteur des égoïstes. Axelrod et Hamilton (1981) s'attaquèrent déjà à cette difficulté, mais leurs calculs sont incomplets et reflètent mal la dynamique spatio-temporelle inhérente au processus d'invasion. C'est l'étude numérique de Nowak et May (1992) qui confirma les prédictions de Hamilton : placés sur une grille régulière où les interactions prennent place entre proches voisins, un petit groupe d'altruistes inconditionnels peut envahir une population d'égoïstes, une coexistence durable s'instaurant entre les deux phénotypes. Les expériences mathématiques de Nowak et May (1992) mettent cependant l'accent sur le fait que la *viscosité* de la population – adultes immobiles et dispersion natale restreinte au minimum – peut garantir le fort apparement requis par la règle de Hamilton.

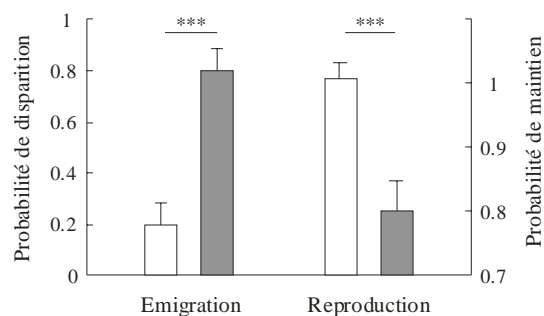
## 5.2. Contexte écologique

L'approche de la sélection de parentèle se heurte au 'paradoxe écologique' de l'altruisme soulevé par Taylor (1992b), Queller (1992, 1994) et Wilson et al. (1992). La mobilité individuelle réduite favorise l'évolution de l'altruisme entre apparentés, mais les performances reproductives accrues des altruistes conduisent à une intense concurrence entre apparentés pour des ressources limitées (voir section 4.4). Les modèles suggèrent que l'évolution de l'altruisme demeure possible face à ce coût indirect si la portée des interactions concurrentielles est plus longue que la portée des interactions coopératrices (Queller 1992), si compétition et coopération sont décalées dans le temps (West et al. 2002), ou si les ressources limitées sont mises à disposition par la variation temporelle de l'environnement (Mitteldorf et Wilson 2001; Le Galliard et al. 2003). Ainsi, l'apparement entre individus bénéficiant du comportement altruiste resterait plus élevé que l'apparement des individus qui en subissent le coût indirect. Le sort du phénotype altruiste serait alors déterminé par une règle de Hamilton amendée, faisant intervenir ces deux degrés d'apparement (Frank 1998; Queller 1994).

Cependant, la mobilité individuelle est aussi sensible aux pressions de sélection qui affectent l'altruisme, en particulier à la compétition de parentèle. L'évolution et le maintien de la coopération dépendent donc de l'évolution conjointe de la mobilité, en particulier (Le Galliard et al. en préparation) :

- L'existence d'un coût à la mobilité est cruciale pour expliquer l'origine évolutive de l'altruisme et le maintien d'un degré significatif d'altruisme requiert un coût à la mobilité suffisamment élevé. Entre les valeurs faibles et hautes du coût à la mobilité, on passe d'un état asocial et mobile à un état social et sédentaire.

- Au cours d'une évolution d'un état ancestral solitaire et mobile vers un état social et sédentaire, la dynamique adaptative d'une population passe par une première phase de sélection de la philopatrie préservant l'état asocial, suivie dans un deuxième temps par l'évolution de l'altruisme.



**Figure 5.** Différence de dispersion et de structure sociale entre un habitat semi-aride (barre pleine) et un habitat non aride (barre vide) chez le Rat-taupe commun. L'intensité de l'émigration est mesurée par la probabilité de disparition d'un individu entre deux sessions de capture. La stabilité sociale des individus reproducteurs (en général un couple) est mesurée par la probabilité de se maintenir à l'état reproducteur dans la même colonie. Dans les habitats semi-arides, l'émigration est plus faible et les couples reproducteurs sont très stables (d'après Spinks et al. 2000).

Le groupe des rats-taupes africains, ou Bathyergidae, définit un niveau taxonomique cohérent pour analyser l'évolution de l'altruisme dans son contexte écologique et mettre à l'épreuve les prédictions théoriques que nous venons de résumer. Les rats-taupes sont des mammifères fouisseurs vivant en couples ou en colonies dans des cavités souterraines qu'ils utilisent pour défendre et exploiter leurs ressources alimentaires (Bennett et Faulkes 2000). Ce groupe comprend un total de 18 espèces dont quatre ont une reproduction solitaire et 14 une reproduction coopérative. Dans chacun des deux genres *Heterocephalus* et *Cryptomys*, il existe une espèce qui peut être considérée comme eusociale : le rat-taupe glabre, *Heterocephalus glaber* (Jarvis 1981), et le rat-taupe de Damaraland, *Cryptomys damarensis* (Jarvis et al. 1994). L'évolution de la reproduction coopérative chez les rats-taupes est associée aux milieux arides. Dans ces habitats, les coûts à la dispersion sont élevés, les opportunités de reproduction indépendante sont limitées et les bénéfices à la vie en groupe sont élevés (Jarvis et al. 1994). Ces espèces semblent se distribuer régulièrement le long d'un gradient d'aridité, l'eusocialité s'observant au sein des milieux les plus arides où la dispersion est la plus faible (Jarvis et al. 1994, 1998; Faulkes et Bennett 2001). Par ailleurs, chez le rat-taupe commun *Cryptomys hottentotus hottentotus*, Spinks et al. (2000) ont observé que la philopatrie est plus forte, la reproduction plurielle est plus rare et les couples reproducteurs sont plus stables dans un milieu semi-aride que dans un milieu non aride (Fig. 5).

Le cas de la reproduction coopérative chez les oiseaux jette aussi un éclairage empirique sur la dynamique adaptative de l'altruisme et de la dispersion. L'hypothèse de la 'saturation de l'habitat' (Brown 1978; Emlen 1982) propose que les individus auxiliaires décalent leur propre reproduction et s'installent sur le territoire parental lorsque les sites de reproduction sont limités. Les individus philopatriques ont alors la possibilité de participer à la défense du territoire parental et de la nichée. Le

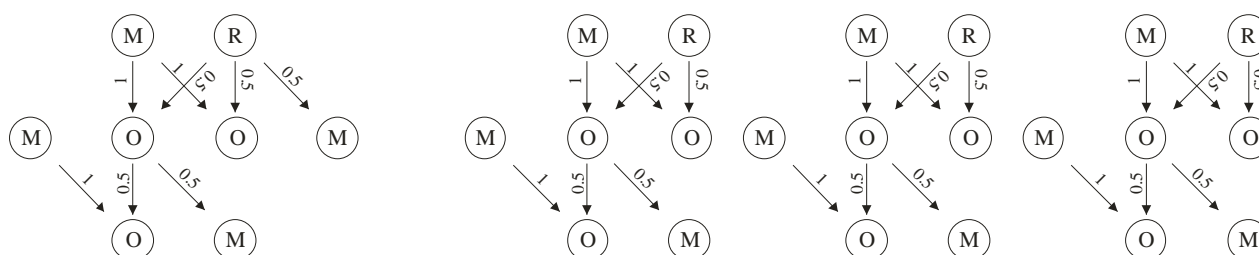
comportement d'assistance évoluerait du fait des bénéfices génétiques indirects (Emlen 1997) et des bénéfices directs (acquisition du territoire facilitée) décalés dans le temps (Cockburn 1998). Ce scénario s'accorderait donc à la dynamique adaptative prédite : l'évolution préliminaire de la philopatry et d'une maturité retardée sous la pression de sélection imposée par la saturation de l'habitat, puis l'évolution de l'assistance à la reproduction.

### 5.3 Contexte génétique

L'impact de la structure d'apparement sur les coûts et bénéfices de l'altruisme ne peut s'évaluer non plus hors du contexte fixé par le système de reproduction de l'espèce. Un exemple de choix nous est fourni par les Hyménoptères sociaux (guêpes, abeilles, fourmis), caractérisés par un altruisme reproducteur entre femelles. Dans les sociétés les plus simples, la colonie est composée de quelques femelles, souvent des sœurs, partageant le même nid et la protection des œufs (Peeters 1997). Dans les sociétés plus complexes, la colonie est composée d'une seule femelle reproductrice et de très nombreuses ouvrières qui ont parfois complètement perdu la capacité de se reproduire. L'altruisme de reproduction entre sœurs des Hyménoptères est classiquement interprété par leur caryotype particulier (Hamilton 1964a, 1964b, 1972). Les Hyménoptères sont tous caractérisés par des mâles haploïdes, issus du développement d'œufs non fécondés, et des femelles diploïdes, issues du développement d'œufs fécondés. Le sexe de la descendance est sous un double contrôle. Les reines peuvent assurer volontairement la fécondation d'un ovule pondu par le sperme stocké dans une spermathèque abdominale. Les ouvrières participent au nourrissage des différents types d'œufs et peuvent pondre leurs propres œufs non fécondés.

On considère ici une société où toutes les femelles sont capables de s'accoupler et produisent uniquement des filles (voir section 8.4 pour le rôle des mâles). Au sein d'une société monogynandrique, l'apparement moyen d'une femelle avec ses sœurs ( $r = 0.75$ ) est plus élevé que l'apparement de cette même femelle avec ses filles ( $r = 0.5$ , Fig. 6A). Selon la règle de Hamilton, cette asymétrie biaise le comportement des femelles en faveur d'une participation altruiste à l'élevage de sœurs plutôt que de leurs propres filles (Hamilton 1964a). Dans une colonie polygyne, plusieurs reines partagent la reproduction (jusqu'à plus de 100 reines chez certaines espèces de fourmis), ce qui diminue l'apparement entre sœurs au sein de la colonie. Quand la colonie consiste de trois reines sœurs accouplées à des mâles non apparentés et participant équitablement à la reproduction, l'apparement moyen entre les sœurs chute à  $r = 0.375$  (Fig. 6B, Pamilo 1991). Dans une colonie polyandrique, plusieurs mâles participent à la descendance (jusqu'à 17 mâles chez l'Abeille mellifère). Si la colonie consiste d'une seule reine accouplée à trois mâles non apparentés qui contribuent équitablement à la descendance, l'apparement moyen entre les sœurs chute à  $r = 0.42$ . Ainsi, l'haplodiploïdie n'est pas suffisante pour permettre le maintien de l'altruisme de reproduction chez de nombreuses espèces d'Hyménoptères caractérisées par un faible apparement entre sœurs. La stabilité de l'altruisme reproducteur entre femelles dans ce contexte pourrait s'expliquer par de plus

forts bénéfiques à la coopération, par un contrôle maternel dominant ou par la stérilité irréversible des ouvrières (Keller 1995). Bien que l'haplodiploïdie favorise la coopération entre femelles, elle n'est plus reconnue comme le facteur unique expliquant l'évolution de l'eusocialité dans ce groupe taxonomique (Choe et Crespi 1997).

A. *Société monogynandrique.*B. *Société polygyne.*

**Figure 6.** Effet de l'asymétrie génétique sur l'altruisme de reproduction entre sœurs chez les Hyménoptères. Règles d'apparentement dans une société monogynandrique (A) et polygyne (B, trois reines). La valeur associée à chaque flèche correspond à l'espérance de la proportion des gènes du parent transmis à un descendant (identité génétique par descendance). Les lettres désignent les reines (R), les ouvrières (O), et les mâles (M).

#### 5.4. La facilitation par effet de groupe

La 'facilitation par effet de groupe' est parfois proposée comme alternative à la sélection de parentèle pour expliquer l'origine et le maintien de certaines formes de coopération entre altruistes (Jarvis et al. 1994; Emlen 1997; Bernasconi et Strassmann 1999; Clutton-Brock 2002). Clutton-Brock (2002) souligne que l'effet de groupe (augmentation du bénéfice indirect de l'altruisme avec la taille du groupe social) pourrait opérer dans les sociétés de vertébrés et d'invertébrés à reproduction coopérative, où une plus grande taille de groupe est associée à un plus grand succès individuel dans l'acquisition des ressources (Wilson 1971), l'évitement de la prédation (Queller et Strassmann 1998), la dispersion (Ligon et Ligon 1978), ou l'élevage des jeunes (Brown 1987). Il en va ainsi de la coopération entre reines non apparentées lors de la fondation des colonies chez certaines fourmis (Bernasconi et Strassmann 1999). Pendant cette période, les reines mobilisent les réserves énergétiques stockées dans leurs muscles alaires pour pondre et nourrir une première portée d'ouvrières. Comparées à des fondatrices solitaires, les reines qui s'associent lors de cette phase critique sont avantagées par des dates de ponte plus précoces et des contingents d'ouvriers plus importants (Bernasconi et Strassmann 1999). Par ailleurs, les effets de groupe peuvent aussi augmenter les bénéfices directs futurs, par exemple l'héritage d'un groupe de grande taille et avec une productivité élevée. Des modèles récents ont ainsi suggéré que si les individus partagent équitablement les bénéfices induits par l'augmentation de la taille de groupe, les pressions de sélection induites

conjointement par la structure de parentèle et l'effet de groupe favorisent l'évolution d'un niveau plus élevé d'investissement individuel dans la fonction altruiste (Roberts 1998; Kokko et al. 2001).

Cette facilitation par effet de groupe pourrait fonctionner par des mécanismes de compétition entre groupes sociaux, comme ceux observés chez certains oiseaux à reproduction coopérative (Cockburn 1998) ou chez certaines fourmis (Wilson 1971). Cette compétition peut s'exprimer par le phénomène étrange du rapt décrit chez un oiseau à reproduction coopérative d'Australie, le Tousseur à ailes blanches. Ce phénomène implique une participation coopérative à l'élevage de la portée de jeunes individus non-apparentés qui ont été détournés de leur propre nichée (Connor et Curry 1995). Plusieurs études ont démontré que la présence d'un minimum de cinq auxiliaires est nécessaire au succès de la ponte, de l'élevage et du premier hivernage de la couvée du groupe chez cette espèce (Heinsohn et Legge 1999). La viabilité des petits groupes s'en trouve fortement compromise. L'enlèvement offre une solution adaptative, car les jeunes détournés peuvent recruter au sein de leur famille d'élevage (Heinsohn 1991a, 1991b). En quatre années de suivi, Heinsohn (1991a) a ainsi décrit 14 cas de transferts de jeunes oiseaux dépendants vers des groupes non apparentés, dont quatre ont été attribués directement à de l'enlèvement.

L'argument de la facilitation par effet de groupe s'avère moins convaincant dans d'autres cas où les individus semblent ajuster leur investissement à la taille du groupe (Kitchen et Packer 1999). Par ailleurs, ces bénéfices ne constituent pas une condition suffisante pour assurer la stabilité évolutive de l'association altruiste. Comme nous le suggérons dans l'Encadré 2 pour un cas simple, il est important que le bénéfice de l'association soit une fonction disproportionnée de l'investissement individuel. Et même dans ce cas, le bénéfice de la coopération n'est pas suffisant pour permettre l'évolution de l'altruisme dans une population initiale d'individus égoïstes. La portée théorique du seul mécanisme évolutif de facilitation par effet de groupe semble donc limitée (*contra* Clutton-Brock 2002).

## 6. ÉVOLUTION DE L'ALTRUISME CONDITIONNEL

Si la sélection de parentèle offre une explication générale de l'origine adaptative de la coopération, le problème de la stabilité évolutive d'un investissement élevé dans un comportement altruiste ne se trouve résolu que dans certains cas, notamment lorsque la mobilité individuelle est limitée (Le Galliard et al. 2003). Houston (1993), à la suite des travaux de Dugatkin et Wilson (1991) et de Enquist et Leimar (1993), a souligné qu'un phénotype tricheur mobile éviterait de multiplier les interactions peu avantageuses au sein de son propre clan et serait susceptible de mettre en péril la pérennité d'une population altruiste sédentaire. Face à ce danger, le conditionnement de l'altruisme – ne coopérer qu'à certaines conditions – offre une possible garantie de stabilité. Dans cette section, nous considérons les mécanismes individuels et les conséquences évolutives du conditionnement comportemental, selon qu'il implique l'état de l'agent ou l'état du partenaire.

### 6.1. Conditionnement à l'état de l'agent

Dans le cas où l'interaction entre partenaires est répétée, un individu peut conditionner son comportement altruiste aux interactions précédentes. A la fin des années 1970, Robert Axelrod exécuta des tournois informatiques d'un dilemme des prisonniers itéré opposant différentes stratégies conditionnelles – certaines très complexes utilisant l'information tirée des interactions passées pour prédire le comportement futur du partenaire et ajuster leur propre comportement (Axelrod et Hamilton 1981). Le vainqueur quasi-systématique sortit pourtant des stratégies les plus simples : il s'agit de 'donnant-donnant' (*Tit-For-Tat*, TFT), qui coopère lors de la première interaction, puis imite le dernier coup du partenaire. TFT est donc prompt à la vengeance, mais dans une population pure du phénotype TFT un observateur extérieur ne perçoit que le comportement coopérateur des individus.

Un calcul simple montre qu'une population du phénotype TFT résiste au parasitisme de mutants égoïstes si la probabilité que l'interaction se répète entre les mêmes individus est suffisamment élevée (Axelrod et Hamilton 1981). Différents facteurs peuvent s'y opposer, comme une mortalité ou une mobilité différentielle des individus altruistes et égoïstes. Ainsi, TFT est incapable d'envahir l'égoïsme ambiant dans une population homogénéisée entre chaque génération (Ferrière et Michod 1995). L'invasion initiale et le maintien de TFT sont néanmoins possibles pour des niveaux de mobilité suffisants et comparables des altruistes et des égoïstes. La mobilité confère à TFT la capacité d'étendre sa répartition à partir d'un foyer initial, et préserve son pouvoir de vengeance à l'encontre d'individus parasites mobiles (Ferrière et Michod 1995, 1996). Le risque d'erreur est aussi facteur de déstabilisation de la coopération par réciprocité car une erreur entraîne une rafale d'égoïsme dans une interaction répétée entre deux individus jouant TFT. Nowak and Sigmund (1993) ont à cet égard découvert une stratégie plus robuste que TFT, dénommée PAVLOV, qui rejoue son propre coup précédent ou son contraire selon que son gain est positif ou au plus nul, respectivement. Ainsi, des actions égoïstes accomplies par erreur entre deux PAVLOV conduisent à l'égoïsme réciproque au coup suivant, puis à la reprise bilatérale de la coopération. La stratégie PAVLOV apparaît très résistante aux erreurs, mais peu apte à s'établir dans une population ancestrale égoïste. Sa supériorité compétitive n'est mise en valeur que lorsque des stratégies plus sévères, sans concessions (telle TFT), ont ouvert la voie en éliminant les égoïstes inconditionnels.

De manière générale, le conditionnement d'un comportement requiert une capacité cognitive minimale de prise et de traitement d'une information (Stephens et al. 2002). La stratégie TFT peut se redéfinir comme conditionnelle à l'état de l'agent à l'issue de l'interaction : si son gain est positif, il se comportera en altruiste ; si son gain est nul ou négatif, il jouera l'égoïsme. Dans une interaction soudée entre partenaires, aucune capacité de mémorisation n'est donc requise. Au contraire, dans un jeu où les paires d'individus en interaction se renouvellent, la mise en œuvre de cette stratégie nécessite une mémoire individuelle. Il peut s'agir du souvenir des partenaires rencontrés à l'occasion d'une ou plusieurs interactions précédentes (Brown et al. 1982; Ferrière et Michod 1996), ou de la

seule aptitude à ‘garder un œil sur ses voisins’ – un individu est alors oublié dès lors qu’il sort du cercle des connaissances (Hutson et Vickers 1995). L’influence des capacités de mémorisation sur l’évolution de stratégies conditionnelles a donné lieu à de multiples expériences informatiques que l’on trouvera résumées chez Lindgren et Nordahl (1994).

La pertinence empirique du conditionnement de l’altruisme et de l’avantage de la coopération à long terme face à un gain immédiat est très discutée. Les stratégies décrites ci-dessus conduisent à l’établissement d’une forme symétrique de coopération, sans doute limitée à certains marchés de biens et services comme l’accès aux ressources alimentaires ou l’épouillage. Par ailleurs, les données appuyant l’hypothèse d’une capacité de vengeance sont peu nombreuses (Clutton-Brock 2002). Ainsi, la même poignée d’exemples continue de circuler dans la littérature de comportement animal (voir Dugatkin 1997) :

- les inspections anti-prédateurs chez les poissons, où par exemple deux épinoches s’entraident pour tester l’agressivité d’un brochet ;
- le commerce des œufs chez les poissons hermaphrodites, qui s’échangent le rôle du mâle et celui, plus coûteux, de la femelle ;
- l’échange de sang entre chauve-souris vampires *Desmodus rotundus*, où des dons réciproques de sang permettent de pallier un manque fatal de nourriture.

La réciprocité n’en demeure pas moins une composante certainement fondamentale de l’organisation des sociétés humaines (Sigmund et Nowak 1999). Ainsi, des expérimentations contrôlées chez l’homme en situation de dilemme des prisonniers confirment l’utilisation prédominante d’une stratégie de type PAVLOV (Wedekind et Milinski 1996) dont la performance est modulée par les capacités de mémorisation des agents, conformément à la théorie (Milinski et Wedekind 1998).

### 6.2. Conditionnement à l’état du partenaire

Le conditionnement à l’état du partenaire présente une alternative non exclusive qu’envisageaient déjà Eshel et Cavalli-Sforza (1982) sous la forme d’une interaction préférentielle des individus selon leur degré d’altruisme. Un signal direct a été mis en évidence récemment dans certaines sociétés de fourmis, sous la forme d’un gène ‘barbe verte’ déterminant conjointement la reconnaissance de la reine par ses filles ouvrières et la coopération des ouvrières à la reproduction de la reine (Keller et Ross 1998, voir aussi chapitre 2). Un tel conditionnement impliquant une signalisation primaire du caractère altruiste (ici vraisemblablement par un marqueur cuticulaire) est peut-être exceptionnelle, mais deux alternatives mettant en jeu des signaux secondaires ont été envisagées :

- Le conditionnement au signal génétique de l’apparentement (Encadré 4).
- Le conditionnement au signal social de ‘l’image de marque’.

**Encadré 4 – Reconnaissance des apparentés**

**Fonctions.** La reconnaissance des apparentés permet quatre formes de discriminations :

- l'évitement de la transmission de maladies par les contacts avec les congénères,
- l'évitement de la compétition avec les apparentés (Hamilton et May 1977, chapitre 9),
- la distribution préférentielle de la coopération vers les individus les plus apparentés (Hamilton 1964a),
- et l'évitement de la consanguinité lors de la reproduction (Bateson 1978, 1983).

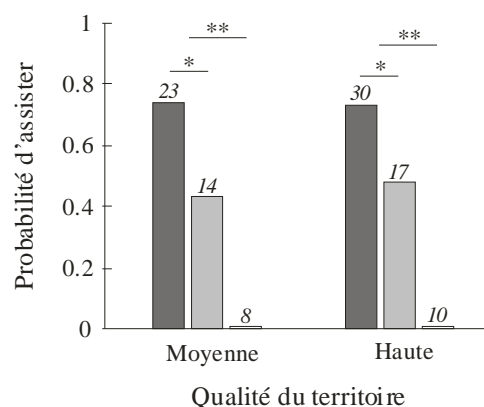
**Mécanismes.** Trois modes majeurs de reconnaissance des apparentés sont reconnus, dont un seul peut être défini comme un mécanisme *sensu stricto* de reconnaissance des apparentés (Grafen 1990; Hepper 1991; Sherman et al. 1997). Cette reconnaissance au sens strict des apparentés fait appel à des *allèles de reconnaissance* : elle passe par une reconnaissance directe de la proximité génétique (Grafen 1990). Par exemple, chez l'ascidie coloniale marine *Botryllus schlosseri* la fusion entre colonies est contrôlée par les allèles du complexe majeur d'histocompatibilité (Grosberg et Quinn 1986). La reconnaissance au sens large assure la même fonction par un mode de reconnaissance indirect. Le premier mécanisme est une *comparaison phénotypique* : l'apparement est évalué par la différence entre la valeur d'un marqueur phénotypique du partenaire et de l'acteur (Lacy et Sherman 1983). Lorsque ce mécanisme utilise une référence phénotypique qui se met en place au cours du développement de l'individu, on dit que l'apparement est estimé par un *apprentissage associatif*. Par exemple, la familiarité est la composante principale de la discrimination entre individus pendant les interactions agonistes chez les écureuils terrestres de Belding (Holmes 1986a). Le second mécanisme est un processus minimaliste qui utilise simplement la *proximité spatiale* comme un indice de l'apparement.

**Evolution de la reconnaissance des apparentés et coopération.** Les données obtenues chez les vertébrés et les invertébrés suggèrent que la reconnaissance des apparentés est répandue chez des espèces solitaires ou coloniales (Waldman 1988; Hepper 1991). Par exemple, chez les amphibiens, cette reconnaissance affecte le comportement cannibale des têtards (Pfennig et al. 1993; Pfennig et al. 1994). La capacité à discriminer les apparentés semble donc préexister à la socialité et ne fournit donc pas *a priori* une limite à l'évolution de la coopération. Cependant, la socialité a pu favoriser la régression ou l'évolution de certaines formes de reconnaissance. En permettant le contact sur de longues durées entre plusieurs générations, les structures familiales étendues favoriseraient la reconnaissance par familiarité par rapport à un système de reconnaissance allélique (Emlen and Wrege 1994; Emlen 1997). Selon les différents scénarios évolutifs imaginables, l'absence de reconnaissance directe pourrait avoir évolué (perte récente), être dérivée (absence ancestrale) ou être tout simplement le fait de la répression par un contrôle central. L'évolution conjointe des systèmes de reconnaissance et de la socialité ne peut donc être comprise qu'à l'aide d'études conduites tant dans les espèces coopératrices que non coopératrices. La difficulté majeure de cette approche comparative tient au fait que la reconnaissance dépend du contexte social dans lequel s'exprime le comportement (Sherman et al. 1997; Waldman 1988), donc qu'il est difficile de faire des 'moyennes' par espèce.

**Apparement.** Agrawal (2001) a étudié l'évolution d'un altruisme discriminant les apparentés avec des erreurs d'acceptation et de refus. L'évolution de l'altruisme discriminant dans une population égoïste est favorisée par une forte proportion d'interactions avec les apparentés et un faible niveau d'erreurs d'acceptation. Ici, l'avantage de l'altruisme dépend essentiellement des bénéfices à favoriser les interactions entre apparentés (Hamilton 1964a). Par contre, l'évolution de la discrimination dans une population altruiste non discriminante est favorisée par une faible proportion d'interactions avec les apparentés et un faible niveau d'erreurs de refus. Dans cette situation, l'avantage de la discrimination tient en effet à sa capacité à rejeter des interactions avec les non apparentés. De plus, Perrin et Lehmann (2001) ont mis en évidence que la discrimination rend possible l'évolution de la coopération malgré les risques accrus de la compétition entre altruistes apparentés

liés à la structure spatiale de la population (Taylor 1992a). La reconnaissance de parentèle constitue en fait un moyen de séparer les voisinages de compétition et d'interaction sociale, en restreignant les interactions sociales entre proches parents (voir sections 4.3 et 5.2). Ces travaux démontrent l'importance d'une aide différentielle entre apparentés, ou *népotisme*, pour l'évolution de la coopération. Ceci nous amène donc à discuter la prévalence et les mécanismes de reconnaissance des apparentés mis en évidence au sein des sociétés coopératives.

Les exemples de népotisme proviennent principalement des oiseaux (Clarke 1984; Curry 1988; Emlen et Wrege 1988; Marzluff et Balda 1990; Mumme 1992) et des mammifères à reproduction coopérative (Sherman 1981; Holmes et Sherman 1982; Owens et Owens 1984). Par exemple, sur la base de données généalogiques récoltées au cours d'une étude à moyen terme (1986-1990) sur la Fauvette des Seychelles, Komdeur (1994) a comparé l'investissement dans la coopération des jeunes individus (2-3 ans) selon qu'ils soient confrontés à des poussins pleins frères ( $r = 0.5$ ), demis frères ( $r = 0.25$ ) ou non apparentés ( $r = 0$ ). Comme attendu, l'investissement dans la coopération augmente avec le niveau d'apparentement au poussin (Fig. 7). Le fait que les auxiliaires distribuent préférentiellement leur aide à des individus apparentés qui les ont nourri, plutôt qu'à des individus apparentés qui ne les ont pas nourri, suggère que le mécanisme impliqué repose sur un apprentissage associatif (Encadré 4). Au cours de la seule étude expérimentale chez les oiseaux à reproduction coopérative, Hatchwell et al. (2001) ont aussi mis en évidence un mécanisme d'apprentissage : les auxiliaires de la Mésange à longue queue recrutent en effet au sein d'une famille indifféremment du statut d'apparentement du couple parental pour peu qu'ils aient été élevés par ce couple. Chez le Rataupe glabre, le népotisme semble peu prononcé malgré l'existence de plusieurs lignées paternelles au sein de la colonie (Lacey et Sherman 1991; Reeve et Sherman 1991). La discrimination des apparentés a été étudiée dans le contexte de l'acceptation d'immigrants au sein de la colonie (O'Riain et al. 1996; O'Riain et Jarvis 1997) et du choix du partenaire (Clarke et Faulkes 1999). Clarke et Faulkes (1999) ont ainsi mis en évidence une discrimination des mâles par les femelles reproductrices reposant sur la familiarité, les mâles non familiers étant préférés par les femelles sexuellement actives. Cette discrimination favoriserait l'intégration des immigrants dans la colonie et limiteraient ainsi les conséquences néfastes de la dépression de consanguinité (O'Riain et Braude 2001). De manière générale, c'est donc la familiarité qui est classiquement invoquée pour expliquer les interactions différentielles chez les vertébrés sociaux (Grafen 1990; Komdeur et Hatchwell 1999). Chez les oiseaux, les indices utilisés sont de nature acoustique (Price 1999; Hatchwell et al. 2001) ou visuelles (Lacy et Sherman 1983), alors que plusieurs travaux suggèrent un rôle des odeurs chez les mammifères, en particulier des marques urinaires (Holmes 1986b). Il n'existe aucun cas de reconnaissance directe chez les vertébrés (Encadré 4), bien que certains auteurs qu'on ne puisse l'exclure en théorie quand le contexte est favorable (faible taille de groupe, forte diversité d'apparentés, forts bénéfices indirects) chez certaines espèces d'oiseaux (Emlen et Wrege 1994; Petrie et al. 1999) ou certains mammifères (Blaustein et al. 1991).



**Figure 7.** La discrimination des partenaires sociaux chez la Fauvette des Seychelles se traduit par une plus forte coopération envers les jeunes les plus apparentés. La probabilité d'assistance des auxiliaires matures de deux et trois ans des deux sexes de 1986 à 1990 est maximale entre pleins frères (barre sombre), plus faible entre demi frères (barre claire) et nulle entre non apparentés (barre vide), au sein de deux types de territoires (d'après le Tableau 1 dans Komdeur 1994).

Chez les arthropodes eusociaux, le traitement différentiel entre membres de différentes colonies est un comportement fréquent. Les fourmis, les guêpes, les abeilles et les pucerons discriminent des membres appartenant à différentes colonies mais rarement différents apparentés au sein de la même colonie (Pfennig et al. 1983; Gamboa et al. 1986; Getz 1991; Jaisson 1991; Miller 1998). Le mécanisme de la reconnaissance coloniale repose sur une empreinte associée, en général un composant chimique de la cuticule transmis lors des contacts entre membres de la colonie. Au sein d'une colonie, la discrimination des lignées paternelles chez les espèces polyandriques ou des lignées maternelles chez les espèces polygynes serait envisageable si des mécanismes de reconnaissance génétique existent (Keller 1997). Chez l'Abeille mellifère, des expériences ont suggéré l'existence d'un traitement différentiel entre lignées paternelles (Frumhoff et Schneider 1987; Page et Breed 1987; Page et al. 1989). Des travaux plus récents ont cependant relativisé ces résultats du fait (1) du nombre faible de lignées paternelles dans les colonies d'étude et (2) des conditions expérimentales et comportementales artificielles (Carlin et Frumhoff 1990). Dans des conditions plus réalistes, les ouvrières semblent incapables de discriminer les apparentés au sein d'une colonie (Keller 1997).

Les données que nous venons de résumer suggèrent que la reconnaissance des apparentés repose sur des empreintes coloniales ou individuelles dans de nombreux taxons. Les deux seules démonstrations d'une reconnaissance directe concernent la fusion coloniale chez une ascidie marine (Grosberg et Quinn 1986; Grosberg et Hart 2000) et le recrutement des reines au sein des colonies polygynes d'une fourmi (Keller et Ross 1998). A la suite de Grafen (1990), on peut donc dire que la reconnaissance *sensu stricto* des apparentés est très rare, puisque la majorité des mécanismes observés reflètent une reconnaissance de la famille chez les espèces à reproduction coopérative ou de la colonie chez les espèces à reproduction eusociale. Plusieurs facteurs peuvent contribuer à expliquer cet état des lieux paradoxal :

- La mise en évidence empirique d'un mécanisme de reconnaissance par allèle est difficile, ce qui biaiserait les résultats (Grafen 1991). A ce titre, le cas du népotisme chez les Abeilles mellifères démontre toute la difficulté d'une détection expérimentale rigoureuse ;

- Une reconnaissance directe conduit à une augmentation des erreurs de refus si les membres de la même famille partagent des combinaisons différentes d'allèles et peut donc être coûteuse dans certaines situations (Getz 1991) ;
- La discrimination contemporaine résulte d'un compromis entre les reproducteurs et les auxiliaires, ces derniers étant manipulés par le pouvoir central dont l'intérêt est de limiter la discrimination au sein du groupe (Keller 1997, voir section 7).

**Image de marque.** Il s'agit d'une forme de conditionnement envisagé par Nowak et Sigmund (1998) qui considèrent le cas des populations où il est hautement improbable que le bénéficiaire d'un acte altruiste puisse retourner le geste à son propre bienfaiteur. La réciprocité est néanmoins possible sous une forme indirecte : un individu altruiste, observé par le reste de la population, peut acquérir une « bonne réputation » et se voir aidé, en cas de besoin, sur la base de son « image de marque ». Lors de chaque partie d'un jeu modélisant une telle population, tout joueur voit donc son image de marque affectée par son propre comportement. On peut alors supposer que la coopération s'impose lorsque les individus sont capables d'un jugement discriminatoire : n'aider que les joueurs dont l'image de marque est bonne et s'abstenir vis-à-vis des autres.

Le jeu pose néanmoins un nouveau dilemme non trivial. Supposons qu'un individu discriminateur s'abstienne de coopérer parce qu'il interagit avec un égoïste inconditionnel (dont l'image de marque est forcément mauvaise). Il nuit alors à sa propre image de marque et encourt le risque de se voir refuser ultérieurement l'aide d'un congénère discriminateur qui ne percevra de lui que cette image altérée. En dépit de ce nouveau dilemme, l'analyse mathématique du modèle démontre que la coopération discriminante parvient à supplanter l'égoïsme ambiant. L'image de marque de chaque individu est un score affecté à chaque interaction et la discrimination se fait à hauteur d'une 'barre' sur le score, qui constitue un caractère soumis à mutation et sélection. Ainsi, l'altruiste inconditionnel met la barre au plus bas ; l'égoïste inconditionnel, au plus haut ; et l'altruiste discriminateur, à mi-hauteur. La dynamique adaptative de la population montre alors une alternance d'altruisme inconditionnel, d'égoïsme, et d'altruisme discriminatoire. Une population d'altruistes discriminatoires est alors d'autant plus stable qu'elle est fréquemment agressée par des mutants égoïstes qui purgent la population des altruistes inconditionnels susceptibles de se multiplier par dérive (Nowak et Sigmund 1998).

Dans sa version la plus simple, ce modèle suppose de grandes capacités cognitives individuelles : l'observation et la mémorisation par chaque individu des scores de tous les congénères. La réduction du flux d'information au delà d'un certain seuil met en péril le phénotype discriminatoire, mais la cause même de cette réduction est aussi susceptible de favoriser le développement de nouveaux moyens de communication (Ferrière 1998). Par ailleurs, la pertinence empirique d'un tel modèle reste à démontrer. Alexander (1986) fut sans doute le premier à dégager le concept de réciprocité indirecte dans le cadre de l'évolution des systèmes moraux chez l'homme. Chez

le Cratérope écaillé *Turdoides squamiceps*, les individus semblent se disputer le rôle du donateur pour se forger une bonne réputation, mais l'interprétation de ces comportements demeure toutefois controversée (voir Encadré 3).

## 7. REGULATION DES CONFLITS

Buss (1987), Maynard Smith et Szathmary (1995) puis Michod (1999) ont introduit et développé la thèse selon laquelle la structuration du vivant en différents niveaux d'organisation (gènes, chromosomes, cellules, organismes pluricellulaires, sociétés) serait le fruit de transitions majeures dans l'histoire de la vie permises par l'évolution de la coopération : coopération des gènes au sein du chromosome, coopération des cellules à l'intérieur de l'organisme pluricellulaire, ou coopération des organismes au sein de leur colonie. Chaque individu du niveau inférieur paye le coût direct de son altruisme et retire le bénéfice indirect que lui garantit le bon fonctionnement de l'unité supérieure à laquelle il appartient. Dans ce contexte, le problème du maintien de la coopération prend une dimension nouvelle dont rend compte la métaphore de la « tragédie des communs » introduite dès la fin des années 1960 par G. Hardin (Hardin 1968) : chacun maximise son bénéfice si tous investissent dans un pool commun, le jeu est miné par la menace de la tricherie mais personne ne peut bénéficier du système si l'égoïsme prédomine. La tragédie des communs est révélatrice d'un conflit essentiel entre niveaux d'organisation : la sélection favorise l'égoïsme entre individus, mais la viabilité de l'unité qui intègre ces individus requiert la coopération. La régulation des conflits entre niveaux d'organisation peut alors émaner du fonctionnement de l'unité supérieure, sous différentes formes :

- Un « coût à l'intégration » imposé à tous les individus du niveau inférieur, indépendamment de leur degré d'altruisme, se traduit par une réduction des bénéfices de l'égoïsme (Michod 1999).
- Un « partage des tâches », où la tâche de reproduction se trouve confinée à une caste particulière, permet une réduction du risque d'apparition d'individus égoïstes et met en jeu la sélection entre unités contre l'égoïsme individuel (Michod 1999).
- L'évolution d'une forme de « contrôle », disposant de moyens coercitifs comme l'éviction du groupe (Johnstone et Cant 1999) ou l'encouragement à l'arrêt des activités égoïstes par des pots de vins (Reeve et Keller 1997), réprime les velléités égoïstes des individus (Ratnieks 1988).

Comprendre les conditions sous lesquelles de tels mécanismes peuvent évoluer nécessite alors de penser l'action de la sélection naturelle à tous les niveaux où elle opère.

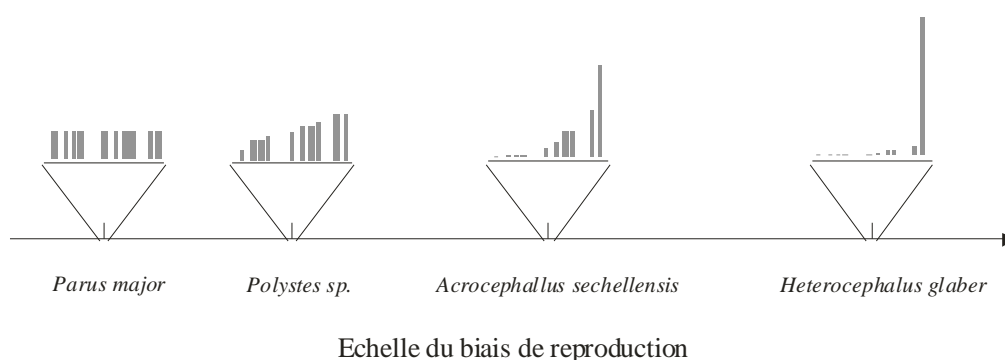
### 7.1. Réduction des bénéfices de l'égoïsme

Le 'jeu des biens collectifs' offre un modèle simple de la dynamique d'un système soumis à la tragédie des communs. Ici, les individus n'interagissent pas directement mais peuvent investir dans une 'mutuelle'. Le capital de la mutuelle augmente et fructifie pour être ensuite redistribué également entre tous les individus, indépendamment de l'investissement de chacun. Comme dans la tragédie des

communs, le gain optimal correspond à l'altruisme de tous, le gain d'un égoïste est toujours supérieur au gain d'un altruiste, et les gains moyens s'amenuisent dès lors que l'égoïsme se répand (Michor et Nowak 2002). Hauert et al. (2002) ont proposé un modèle très simple qui explique alors le maintien de la mutualité, en se fondant sur l'existence d'un 'ticket d'entrée' – la participation à la mutuelle impose un coût à tous les joueurs – et sur l'existence d'un comportement marginal qui décline sa participation au jeu et s'affranchit ainsi du coût du ticket. Les égoïstes s'imposent alors aux altruistes, mais les marginaux dominent les égoïstes, ouvrant la voie à la ré-émergence adaptative de l'altruisme. Dans un tel système où l'altruisme se maintient en coexistant avec les phénotypes égoïstes et marginaux, le succès reproducteur moyen n'est pas supérieur à ce qu'il serait en dehors du jeu, mais le coût de la participation empêche la domination des égoïstes. L'unité intégrant les protagonistes du jeu pourrait être à l'origine de ce coût qui réduit les bénéfices de l'égoïsme.

## 7.2. Partage des tâches

Chez de nombreuses espèces dont les populations sont structurées en unités sociales, la tâche de reproduction n'est pas distribuée équitablement entre tous les individus. Le degré de confinement de la fonction reproductive, ou 'biais de reproduction', peut être plus ou moins élevé selon l'espèce et selon les conditions environnementales chez une même espèce (Emlen 1982; Vehrencamp 1983; Keller and Reeve 1994; Sherman et al. 1995; Reeve et al. 1998). Un fort biais de reproduction correspond à une structure sociale où un faible nombre d'individus monopolise la reproduction (Fig. 8). Dans le cas extrême de l'Abeille mellifère, les colonies contiennent des milliers d'ouvrières et une seule reine fertile. Un faible biais de reproduction correspond à une division équitable de la reproduction sur l'ensemble des individus (du même sexe), comme chez de nombreuses espèces à reproduction communautaire.



**Figure 8.** Division de la reproduction au sein des sociétés animales. L'échelle du biais à la reproduction permet de distinguer les espèces le long d'un continuum de la socialité, depuis les types solitaires (e.g., Mésange charbonnière), coloniaux (e.g., guêpe *Polistes*), à reproduction coopérative (e.g., Fauvette des Seychelles) jusqu'aux espèces eusociales (e.g., Rat-taupo). Pour chaque espèce, le succès reproducteur (barre grise) de dix individus du même groupe est représenté dans l'ordre d'un gradient croissant de rang social (de gauche à droite).

Cette distribution permet de calculer le biais de reproduction, qui est un indice de l'asymétrie de la distribution de la reproduction. Chez les espèces solitaires ou coloniales, le succès reproducteur est distribué uniformément. Chez les espèces à reproduction coopérative ou eusociale, les dominants monopolisent la reproduction : il existe un biais élevé du succès reproducteur.

**Différenciation germe/soma.** Les espèces eusociales offrent un exemple extrême de partage des tâches au sein d'une structure coloniale, la tâche reproductive étant assurée par un unique individu ou par un groupe de taille très réduite. De nombreux organismes pluricellulaires sont structurés de la même manière : la tâche de reproduction de l'unité coloniale est intégralement déléguée à une classe germinale et son accomplissement est assuré par l'activité coopérative d'une classe somatique. Cette différenciation (qui peut se produire à des stades variés du développement d'un organisme pluricellulaire ou d'une colonie) s'interprète à la lumière du modèle de mutualité exposé précédemment : l'altruisme s'exprime entre individus somatiques qui sacrifient tout ou partie de leur reproduction pour assurer le bien commun que constituent la survie et la fertilité de la classe germinale. Ce service rendu peut prendre des formes variées. Chez des cellules de certains organismes comme les *Volvocales*, la reproduction individuelle au sein de l'unité coloniale est complètement sacrifiée au profit de la motilité, produisant une unité coloniale mobile apte à prospecter l'environnement pour mieux profiter des ressources (Michod 1999). Plus généralement, la reproduction des individus au sein de l'unité coloniale est partiellement sacrifiée chez les organismes différenciés et chez les animaux eusociaux au profit de l'accomplissement du fonctionnement d'un organe ou d'une caste.

Le bénéfice est alors retourné par la classe germinale sous forme de nouvelles unités coloniales fondées par des individus fortement apparentés aux altruistes. Dans un tel système, un tricheur, au sens de Hauert et al. (2002), est un individu somatique qui ne payerait que partiellement le coût de la reproduction collective et conserverait donc une capacité de répllication propre supérieure. L'ordre des *Volvocales* offre un exemple d'organismes chez lesquelles se rencontrent à la fois des formes mutualistes et non-mutualistes. Les résultats expérimentaux de Bell (1985) suggèrent que le succès reproducteur net des premières est effectivement supérieur à celui des secondes, confirmant l'hypothèse du modèle de mutualité relative à la supériorité des altruistes sur les marginaux. Mais comment comprendre le verrouillage adaptatif qui maintient le système dans son état mutualiste en lui évitant le cycle évolutif prédit par ce modèle ?

La sélection à niveaux multiples est probablement essentielle pour comprendre ce verrouillage (Wilson 1997). Le système mutualiste forme une unité supérieure dont les bénéfiques de l'altruisme individuel servent à assurer la répllication. Une stricte différenciation germe/soma confère une hérédité à cette unité, car chaque unité est fondée par la copie d'un individu germinal dans les cas les plus simples. Une tendance égoïste peut alors provenir d'une mutation germinale, l'individu mutant fondant une unité dont tous les individus somatiques sont moins altruistes, ou d'une mutation

somatique, l'individu moins altruiste qui apparaît ainsi développant son clan au sein même du soma de l'unité concernée. La différenciation germe/soma et l'hérédité germinale offrent alors les moyens d'une régulation de la tricherie :

- en limitant le risque de mutations germinales et en exposant les unités coloniales qui en seraient issues à l'action de la sélection au niveau supérieur (Michod 1999) ;
- en éliminant le risque de propagation de mutations somatiques : piégées dans leur propre unité, elles disparaissent à la mort de celle-ci ;

**Domestication des parasites.** Chez de nombreuses espèces dont les populations sont structurées en unités sociales, le partage des tâches peut se révéler plus complexe qu'une simple différenciation germe/soma. Par exemple, la tâche de reproduction n'est pas forcément réservée à un individu ou à une caste germinale exclusive. Ou encore, les individus peuvent se différencier en un plus grand nombre de classes par des processus éventuellement réversibles. Un modèle d'évolution des systèmes métaboliques proposé par Szathmary et Demeter (1987) et Czarán et Szathmary (2000) permet d'analyser la résistance de systèmes sociaux fortement différenciés à la déstabilisation par le parasitisme. Chaque classe d'individus apporte une contribution spécifique à la 'mutuelle' du système en catalysant la synthèse d'un monomère particulier dirigé vers un système métabolique commun. Chaque individu reçoit un bénéfice en retour sous la forme d'enzyme catalytiques synthétisées par le métabolisme à partir des monomères reçus, mais à condition que tous les monomères nécessaires soient parvenus à la mutuelle métabolique.

L'exploration du modèle démontre la capacité de résistance aux parasites que confère la spécialisation du système de coopération par mutualité. Un avantage aux plus rares en est à l'origine : le parasite a peu de chance de prospérer s'il est abondant, car il est alors peu probable que son voisinage soit métaboliquement complet. Alors que l'émergence de structures spatiales auto-organisées apparaît souvent comme un facteur clé de la coexistence d'espèces s'excluant mutuellement, la stabilité de ce jeu métabolique dépend au contraire de son mélange. L'homogénéisation est en effet nécessaire pour que le système métabolique reçoive localement tous les ingrédients nécessaires à la production des bénéfices attendus en retour par les altruistes. Cependant, le système coopératif est généralement incapable d'éliminer complètement ses parasites. Une intéressante éventualité est qu'un parasite soit alors incorporé au système métabolique, ce qui peut s'envisager en deux temps : par une intégration facultative (le parasite contribue au métabolisme là où il est présent), puis obligatoire (le parasite devient indispensable au fonctionnement métabolique). L'intégration accomplie, le système montre généralement une activité métabolique supérieure. Ainsi, la prise en compte du niveau sélectif de la communauté tout entière pourrait expliquer une domestication des parasites par la sélection naturelle. Un tel processus pourrait conduire à l'augmentation évolutive graduelle du degré de coopération d'un système mutualiste (Ferrière et al.

2002) : en favorisant la sélection de génotypes plus altruistes, l'intégration de parasites conduit à un 'marché de la coopération' encore plus actif (Noe et Hammerstein 1995).

### 7.3. Contrôle

Chez de nombreuses espèces, le partage des tâches dépend d'un contrôle entre classes du comportement altruiste de chaque classe. Chez l'homme, le respect de certaines règles sociales ou morales est imposé par des autorités légales ou religieuses. Chez les espèces sociales où la tâche de reproduction est partagée de façon asymétrique entre une classe dominante et des classes dominées, le contrôle peut être exercé dans trois contextes :

- Le contrôle au bénéfice des dominés, comme chez l'Abeille mellifère (Ratnieks 1988; Ratnieks et Visscher 1989). Les dominés détruisent les œufs produits au sein de leur caste et une faille dans ce type de contrôle peut déclencher un 'cancer', dont un cas est désormais connu chez les abeilles (Martin et al. 2002, voir Encadré 5).
- Le contrôle au bénéfice des dominants, par des *répressions* pour empêcher la reproduction des subordonnés, comme chez les rats-taupes (Bennett et Faulkes 2000), certaines guêpes (Röseler 1991), et certaines fourmis (Heinze et al. 1994), ou par des *concessions* de reproduction aux dominés (Reeve et al. 1998).
- Le contrôle par une coopération entre dominants et dominés, dont certaines fourmis sans reine nous offrent un exemple remarquable.

**Contrôle coopératif : l'exemple des fourmis sans reine.** Les fourmis Ponérines sans reine ont perdu la caste reine au cours de leur évolution : toutes les femelles sont des ouvrières qui conservent la capacité d'une reproduction sexuée et on appelle *gamergates* les ouvrières fécondées. Chez l'espèce *Dinoponera quadriceps*, une colonie compte en moyenne 80 ouvrières adultes et une seule gamergate qui possède le rang supérieur dans une hiérarchie de dominance entre 3 à 5 ouvrières. Ces femelles de haut rang sont des prétendantes à la reproduction qui travaillent peu et qui remplacent la gamergate à sa mort. La gamergate s'accouple à un seul mâle non apparenté, de sorte que les ouvrières sont des filles ou des sœurs de la gamergate.

Une ouvrière fille de haut rang (la situation la plus typique) peut accroître son aptitude inclusive en éliminant la gamergate plutôt qu'en attendant sa mort et sa substitution par une autre fille ouvrière. En effet, une fille de haut rang est plus apparentée à ses propres rejetons (0.5) qu'à ceux d'une sœur (0.375). Lorsqu'une ouvrière de haut rang entreprend de défier la gamergate, les deux fourmis s'engagent dans une lutte au cours de laquelle la gamergate effleure la prétendante de son dard, la marquant ainsi chimiquement. Le résultat est une immobilisation de la prétendante par des ouvrières de bas rang, immobilisation qui peut durer plusieurs jours et à la suite de laquelle la prétendante se trouve déchu de sa position élevée dans la hiérarchie (Monnin et Peeters 1999; Monnin et al. 2002). Une telle forme de coopération entre la gamergate et les ouvrières de bas rang tire sa valeur adaptative

du fait que les deux parties sont plus apparentées aux rejetons de la gamergate en place qu'à ceux potentiellement produits par la prétendante. De plus, les ouvrières de bas rang ont intérêt à éviter le remplacement pour s'affranchir du 'coût de la succession' induit par une suspension de reproduction sur six semaines environ et de la perte d'une ouvrière (Monnin et Peeters 1999).

Le marquage chimique et l'immobilisation pratiqués par *Dinoponera quadriceps* représente un exemple de régulation mutuelle punitive (Clutton-Brock et Parker 1995). D'autres cas de comportements de régulation punitifs sont connus chez les fourmis sans reine (Monnin et Ratnieks 2001), mais cet exemple est le seul impliquant une coopération entre la gamergate et les ouvrières de basse condition. Chez les autres espèces, une colonie peut compter plusieurs gamergates, et leur nombre semble directement régulé par les ouvrières de bas rang qui paraissent capables de détecter les signaux chimiques émis par l'activation ovarienne d'une prétendante (Liebig et al. 1999).

#### **Encadré 5 – Echapper au contrôle : une forme de 'cancer social' chez les abeilles**

Chez les Hyménoptères eusociaux, la caste ouvrière est généralement incapable de reproduction en présence de la reine. Les cas de reproduction par des ouvrières anarchistes ont des conséquences limitées sur la colonie dans la mesure où les œufs produits sont de sexe mâle et parce que les ouvrières exercent un contrôle extrêmement efficace de la reproduction au sein de leur propre caste, en attaquant et détruisant les œufs pondus par les anarchistes (Barron et al. 2001; Ratnieks 1988). En 1990 les apiculteurs d'Afrique du Sud ont transféré une abeille mellifère sauvage, l'Abeille du Cap, *Apis mellifera capensis*, vers le Nord du pays. Dès son transfert l'Abeille du Cap s'est mise à parasiter les colonies de l'Abeille mellifère domestique, *A. m. scutellata*, provoquant une véritable hécatombe chez l'Abeille domestique. Martin et al. (2002) ont montré que les ouvrières de l'Abeille du Cap sont capables :

- de s'introduire dans les colonies de l'Abeille domestique sans provoquer de réaction particulière de rejet par les gardiennes de la ruche (leur niveau de tolérance à l'entrée d'ouvrières extérieures à la ruche étant généralement élevé, Downs et Ratnieks 2000) ;
- d'activer leurs ovaires sans encourir de comportement répressif de la part de la colonie d'accueil ;
- de pondre, sans s'accoupler, des œufs femelles diploïdes, grâce à une parthénogenèse thélytoque (méiose suivie d'une fusion des produits méiotiques qui restaure la diploïdie de l'œuf).

Ces trois propriétés conduisent à la prolifération des ouvrières de l'Abeille du Cap au sein de leurs colonies d'accueil. Deux facteurs de la mort de la colonie ont été identifiés :

- un affaiblissement de la force d'approvisionnement alimentaire de la colonie, à laquelle les Abeilles du Cap participent très peu, qui entraîne la mort de la reine ;
- une forte concurrence pour les ressources disponibles entre la reine et les ouvrières parasites.

Ce phénomène est similaire au cancer qui, par la prolifération de cellules somatiques ne contribuant plus au fonctionnement d'un organe, met en péril l'intégrité collective. Une différence importante, cependant, tient à l'origine du parasite : interne dans le cas du cancer, externe, par voie d'infection horizontale entre colonies, dans le cas des abeilles. *Apis m. capensis* et *A. m. scutellata*, bien qu'appartenant à la même espèce, présentent en effet des différences génétiques substantielles et des distributions géographiques naturelles complémentaires.

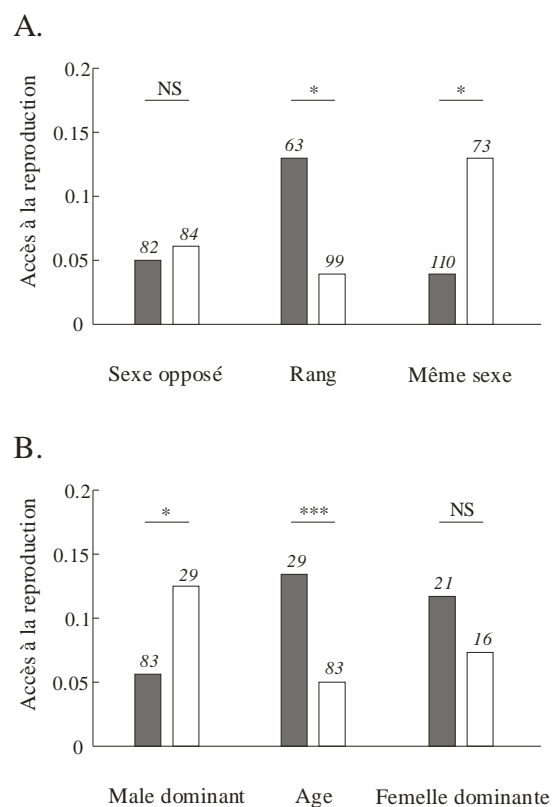
**Contrôle de la reproduction : répressions, concessions et consanguinité.** Chez les espèces à reproduction coopérative, une monopolisation incomplète de la reproduction par la classe dominante peut évoluer dans deux situations : avec un coût de la répression, qui s'exprime lorsque les

dominants n'ont pas l'opportunité, la capacité ou le temps de réprimer la reproduction des dominés (Reeve et al. 1998) ; ou avec des bénéfices tirés de concessions ou d'évitements de consanguinité (Clutton-Brock 1998; Reeve et al. 1998). Les concessions pour la reproduction d'individus dominés sont appelées des 'incitations à la philopatrie' si elles favorisent le maintien des subordonnés dans le groupe, et des 'incitations pacifiques' si elles permettent d'éviter les conflits physiques (Reeve et Ratnieks 1993). On reconnaît trois facteurs pouvant moduler les bénéfices de telles concessions :

- Une moindre différence d'aptitude compétitive entre dominants et subordonnés favoriserait plus de concessions pacifiques (Reeve et Ratnieks 1993).
- Un affaiblissement des contraintes écologiques à la dispersion des subordonnés devrait favoriser les concessions à la philopatrie, car l'option d'un départ et d'une reproduction indépendante étant alors plus attractive pour le subordonné (Vehrencamp 1983).
- Une réduction de l'apparementement entre dominant et subordonnés incite à plus de concessions, car un subordonné peut escompter des bénéfices indirects de la coopération plus faibles (Keller et Reeve 1994) et puisque le risque d'une reproduction consanguine entre un dominant et les subordonnés diminue (Emlen 1996; Faulkes et Bennett 2001).

Des espèces phylogénétiquement proches peuvent avoir des contrôles très contrastés, comme le montre le cas des mangoustes naines et des suricates.

**Concessions chez les mangoustes naines.** Les mangoustes naines *Helogale parvula* sont des mammifères à reproduction coopérative vivant en groupes de 3 à 18 individus dans les savanes ou les bois ouverts d'Afrique centrale. Les petits groupes sont des unités familiales comprenant un mâle, une femelle et leurs descendants, alors que les groupes plus importants sont formés par l'addition de familles apparentées et d'immigrants. La reproduction des subordonnés est réprimée par le couple dominant (Creel et al. 1992). Les subordonnés peuvent se reproduire directement en accédant au statut de dominant dans leur groupe de naissance ou dans un groupe de dispersion, ou en se reproduisant avec d'autres subordonnés (Creel et Waser 1991). La reproduction des subordonnés n'est pas limitée par des risques d'appariements consanguins (Keane et al. 1990). Les appariements ont lieu indifféremment entre individus plus ou moins apparentés et les appariements consanguins ne sont pas délétères (Fig. 9A). La distribution de la reproduction des subordonnés est bien prédite par un modèle d'optimisation des concessions (Vehrencamp 1983). Les femelles subordonnées plus âgées ont préférentiellement accès à la reproduction, vraisemblablement parce qu'elles ont une aptitude compétitive supérieure dans les conflits avec la dominante (incitations pacifiques). La contribution des subordonnées à la reproduction du groupe est aussi influencée par l'apparementement avec la dominante (Fig. 9A, Keane et al. 1994). Quand une subordonnée est âgée, la reproduction est concédée préférentiellement aux subordonnées les moins apparentées. Chez cette espèce avec une forte dispersion et un contrôle dominant, la répartition de la reproduction est compatible avec un modèle des concessions optimales.



**Figure 9.** Distribution asymétrique de l'altruisme de reproduction chez deux mangoustes sociales. A. La reproduction des subordonnés chez la Mangouste naine n'est pas affectée par l'apparement avec l'individu dominant du sexe opposé (barre pleine : dominant fortement apparementé ; barre vide : dominant faiblement apparementé), mais est plus fréquente chez les subordonnés de haut rang (barre pleine : second et troisième rang ; barre vide : rang inférieur) et moins apparementées avec l'individu dominant du même sexe (barre pleine : dominant fortement apparementé ; d'après les données aimablement communiquées de Keane et al. 1994). B. La reproduction des femelles subordonnées chez le Suricate est limitée par la présence de mâles apparementés (barre pleine : mâle apparementé, barre vide : mâle non apparementé), est favorisée par la compétitivité de la femelle (barre pleine : même génération que la dominante, barre vide : subordonnée plus jeune que la dominante) mais n'est pas affectée par l'apparement avec la dominante (barre pleine : femelle dominante apparementée, d'après Clutton-Brock et al. 2001).

**Consanguinité chez les suricates.** Les suricates *Suricata suricatta* sont aussi des mangoustes à reproduction coopérative qui vivent en petits groupes de 2 à 30 individus dans des milieux semi-désertiques du sud de l'Afrique. Les groupes sont formés d'un couple parental, d'individus subordonnés et des jeunes. Les membres du groupe coopèrent pour l'élevage des jeunes et la surveillance du groupe, mais la reproduction est monopolisée par un couple dominant (Clutton-Brock et al. 1998; Clutton-Brock et al. 1999a). La reproduction des femelles subordonnées est réprimée par le couple dominant (O'Riain et al. 2001). Les modalités de la reproduction des femelles subordonnées au sein de différents groupes ont pu être analysées à l'aide d'un suivi démographique d'une population du Kalahari (Clutton-Brock et al. 2001). La reproduction des subordonnées est fortement limitée par les risques de reproduction consanguine (Fig. 9B). Au sein des groupes où les mâles sont apparementés aux subordonnées, les femelles subordonnées réalisent moins d'appariements. De même, après la mort d'un mâle dominant, la femelle dominante et les subordonnées ne se reproduisent pas avant l'immigration d'un mâle non apparementé. De plus, les subordonnées se reproduisent préférentiellement lorsqu'elles sont compétitivement supérieures, suggérant un rôle des conflits avec la dominante (Fig. 9B). Par contre, la reproduction des subordonnées n'est influencée ni par l'apparement avec la dominante, ni par sa contribution individuelle au groupe, et ni par sa capacité de dispersion, contrairement aux prédictions du modèle de concessions. Chez cette espèce avec une faible dispersion

et une répression réversible de la reproduction, la reproduction des subordonnées est compatible avec une minimisation des risques de consanguinité et un contrôle limité de la femelle dominante.

## 8. REVERSION EVOLUTIVE ET PERTE DE LA COOPERATION

Après plus d'un siècle de réflexion sur l'origine évolutive et le maintien de la coopération entre altruistes, les outils de la phylogénie moléculaire ont tout récemment soulevé la question inattendue de sa régression évolutive. Ainsi, de nouvelles données phylogénétiques remettent en cause le principe de l'irréversibilité de la socialité, et en particulier des structures eusociales (Wilson 1975). L'existence de réversions invite à s'interroger sur les causes de la perte de la socialité.

### 8.1. Données phylogénétiques

La terminologie développée pour décrire les formes de socialité (voir section 1) sous-entend que l'évolution de la coopération conduit irréversiblement vers la complexité sociale. Alors que l'irréversibilité de l'eusocialité semble probable chez certains insectes (Isoptères, Formicidae, Apini, Bombini), et peut-être chez les vertébrés (Bathyergidae), les données phylogénétiques démontrent cependant le caractère labile de la socialité au sein de certains taxons (Crespi 1996; Wcislo et Danforth 1997) :

- Chez les abeilles, plusieurs réversions ont jalonné l'histoire évolutive des Halictines (Packer 1991), des Allodapines (Wcislo et Danforth 1997) et des Auglochorines (Danforth et Eickwort 1997).
- Chez les Aphidiens, la différenciation de castes de soldats a pu être perdue une ou deux fois (Stern et Foster 1997).
- Chez les thysanoptères eusociaux, on envisage la possibilité d'une ou de deux réversions de l'eusocialité (Crespi 1996).
- Au sein d'un groupe de crevette du genre *Synalpheus*, dont plusieurs représentants sont considérés comme eusociaux, l'analyse comparative met en évidence plusieurs transitions de l'eusocialité vers un système de reproduction coopérative (Duffy 1996; Duffy et al. 2000).

Globalement, ces exemples de réversions, qui demandent à être confirmées par de nouvelles données phylogénétiques, restent limités à quelques groupes. Il semble aussi que ces transitions soient plus rares que les multiples origines indépendantes de l'eusocialité, que l'on a pu mettre en évidence dans le groupe des Hyménoptères (11 occurrences), des Isoptères (2 occurrences), des Aphidiens (7-9 occurrences), des Thysanoptères (2 occurrences), ou des crevettes *Synalpheus* (3 occurrences, Crespi 1996; Stern et Foster 1997; Duffy et al. 2000). Malgré tout, ces nouvelles données incitent à modifier radicalement la vision classique d'une stricte canalisation évolutive de l'eusocialité.

Comparativement, l'évolution des systèmes de reproduction *coopérative* n'a pas encore fait l'objet d'études aussi systématiques. Ces systèmes sociaux sont pourtant représentatifs de nombreuses

espèces d'oiseaux, de mammifères, et de certains ordres d'insectes (Brockmann 1997; Emlen 1997). Chez les oiseaux, la reconstruction phylogénétique au niveau familiale conduite par Arnold et Owens (1999) suggère une perte de la reproduction coopérative dans les familles des oiseaux-lyres et des oiseaux à berceaux. De même, plusieurs réversions ont été décrites dans la superfamille des Corvoidea (Edwards et Naeem 1993). Des phylogénies détaillées de certains genres illustrent aussi plusieurs réversions sociales récentes au niveau spécifique : une réversion chez les Grimpereaux australiens, une chez les Troglodytes du Nouveau Monde, une chez les Geais des buissons et une chez les Geais du Nouveau Monde (Edwards et Naeem 1993). De nombreux travaux d'analyse comparative restent encore à mener concernant le déterminisme de la réversion évolutive de l'eusocialité, et la dynamique évolutive d'une réversion. La modélisation mathématique permet de baliser ce champ de recherche empirique, en identifiant trois mécanismes de l'inversion du bilan des pressions de sélection s'exerçant sur le caractère altruiste :

- Une modification des pressions de sélection suite à un changement des conditions environnementales.
- Le changement d'attracteur écologique du système (Dercole et al. 2002), associé par exemple à un effet de Allee engendré par la coopération.
- L'évolution adaptative conjointe d'autres caractères phénotypiques.

### 8.2 *Changement environnemental*

Un changement environnemental peut conduire à une diminution des bénéfices directs de la coopération, par exemple par l'intermédiaire des ressources si la coopération procure des avantages pour le nourrissage, et des bénéfices indirects, par exemple en favorisant un plus fort mélange génétique dans la population. Un tel scénario pourrait expliquer la perte de la socialité chez certains insectes dont la structure sociale varie le long de gradients climatiques, suggérant que la dynamique adaptative de leur caractère altruiste puisse répondre à des modifications climatiques globales (Eickwort et al. 1996; Danforth et Eickwort 1997).

Un exemple de perte d'un phénotype social chez la Myxobactérie *Myxococcus xanthus* a ouvert une porte à des investigations expérimentales de ces phénomènes. L'expérience a consisté à maintenir en milieu liquide, homogène et riche plusieurs clones initialement cultivés en milieu solide, hétérogène et appauvri (Velicer et al. 1998). Après 10.000 générations, une comparaison entre les souches dérivées et ancestrales fournit une indication de l'évolution ayant eu lieu dans le milieu de culture. Les comparaisons phénotypiques mettent en évidence une motilité sociale plus faible de la majorité des souches dérivées, une chute de la production de corps de fructification et de la fréquences de sporulation. La caractérisation génotypique des souches dérivées met en parallèle la régression du phénotype social avec la perte d'un système génétique contrôlant la motilité cellulaire. Cette expérience démontre que le maintien génétique d'une fonction sociale complexe est fragile et dépend des conditions écologiques. Dans l'environnement hétérogène et appauvri des souches ancestrales,

l'apparement et des bénéfices directs pourraient favoriser le maintien de la coopération contre la tricherie (Velicer et al. 2000). Dans un environnement homogène et enrichi, les coûts à la coopération dépasseraient ces bénéfices et faciliteraient l'évolution de types asociaux (Velicer et al. 1998).

### 8.3. Effet de Allee et conséquences évolutives

Une population peut se stabiliser dans des états écologiques différents, répondant à la contingence des conditions initiales – par exemple l'état de la population au moment de sa fondation. En particulier, le comportement altruiste induit une bistabilité écologique : pour une valeur fixée de l'investissement individuel dans l'altruisme, la viabilité de la population dépend de l'effectif fondateur. Une population fondée avec un nombre insuffisant d'individus s'éteint par un effet dit de Allee. Les mécanismes d'un tel effet de Allee ont été discutés pour les vertébrés à reproduction coopérative obligatoire où ils impliquent l'insuffisance du nombre de partenaires pour établir un niveau de coopération suffisant ou le manque de partenaires pour la reproduction (Courchamp et al. 1999a, b). Au contraire, si l'effectif initial est suffisant, la population se stabilise dans un état écologique viable. Le Galliard et al. (2003) ont montré que cette bistabilité écologique était perdue chez certains organismes en dessous d'un certain seuil sur le degré individuel d'altruisme ne laissant à la population que la perspective d'une extinction. De plus, les pressions de sélection favorisent une réduction de l'altruisme au dessus de ce seuil ! Une population initialement viable et coopérative se voit donc entraînée par la dynamique adaptative du caractère altruiste vers l'extinction, exemple d'un 'suicide évolutif' (Ferrière 2000) qui implique la perte d'une population sociale.

### 8.4. Evolution multidimensionnelle

L'évolution de la coopération par altruisme s'accompagne de nouvelles conditions génétiques et écologiques (Avilés 1999) qui peuvent se répercuter sur l'évolution de toute la suite des caractères adaptatifs de l'espèce. Ainsi l'état social d'une population peut être soumis à une pression de sélection radicalement différente selon les valeurs des autres caractères adaptatifs représentées dans la population.

Par exemple, le modèle développé par (Hamilton 1964a, b, 1972) pour l'évolution de l'altruisme de reproduction chez les Hyménoptères haplodiploïdes ne tient pas compte des mâles. Trivers et Hare (1976) ont montré que, du fait de l'asymétrie d'apparement, les ouvrières tirent un avantage à l'élevage de sœurs plutôt que de filles (section 5.3), mais qu'en revanche elles tirent un avantage à l'élevage de fils ( $r = 0.5$ ) plutôt que de frères ( $r = 0.25$ ). Ainsi, dans une population à l'équilibre de la sexe ratio et où une ouvrière (appariée) produirait seule le même nombre de descendants qu'une reproductrice, la valeur sélective inclusive de la stratégie de coopération équivaut à celle de la reproduction égoïste (Trivers et Hare 1976; Grafen 1986). Comme Trivers et Hare (1976) l'ont noté, la coopération peut cependant prendre le dessus si les ouvrières sont capables de biaiser la sexe ratio en faveur des sœurs (voir chapitre 12). Dans ces conditions, l'évolution de la coopération

reste possible, et est explorée en détail par Crozier et Pamilo (1996). Dans d'autres situations, comme un contrôle de la sexe ratio par la reine, une limitation du biais femelle de la sexe ratio dans la colonie va défavoriser la coopération entre sœurs.

#### Encadré 6 – Biologie et altruisme : bref historique

**Darwin et les insectes sociaux.** La théorie darwinienne classique propose une vision compétitive du monde – la 'lutte pour la vie'. Les descriptions de comportements coopératifs par des contemporains de Darwin auraient du lever un obstacle majeur à la théorie de la sélection naturelle. Une lecture précise des textes de Darwin indique cependant que le 'problème de la coopération' y est effectivement traité, mais avec une forte ambiguïté (Cronin 1991). A de nombreuses reprises, Darwin se montre incapable d'évaluer les coûts associés à un comportement altruiste (Darwin 1859). Par exemple, la stérilité des castes ouvrières des insectes sociaux, qui est un altruisme de reproduction, ne perturbe pas fondamentalement Darwin (Darwin 1859, p.234-263). Darwin est plus fondamentalement gêné par un problème d'hérédité : comment une différenciation morphologique entre castes stériles et castes fertiles peut-elle évoluer en l'absence de transmission des caractères acquis chez la caste stérile ? Il assimile parfois la stérilité des ouvrières à une difficulté préliminaire : « L'explication de la stérilité des ouvrières est une difficulté, mais pas plus que tout autre modification frappante de structure (...). Si de tels insectes ont été sociaux et qu'il ait été profitable à la *communauté* qu'une proportion de la descendance soit capable de travailler, mais incapable de procréer, cela ne pose pas de problème sérieux à la sélection naturelle. » (Darwin 1859, emphase personnelle). L'explication de l'altruisme des ouvrières chez Darwin fait appel à de la sélection naturelle au niveau d'un groupe : « Nous pouvons voir l'intérêt à produire des castes stériles pour la *communauté* sociale d'insectes, de la même façon que la division du travail est utile à l'homme civilisé » (Darwin 1859, emphase personnelle). On trouvera les séquelles de cette explication dans les courants néodarwiniens et chez les premiers éthologues.

Dans son ouvrage sur la sélection sexuelle et les comportement humains, Darwin identifie clairement des comportements altruistes, et évoque les problèmes d'interprétation qu'ils posent pour un mécanisme de sélection naturelle agissant au niveau individuel (Darwin 1871, Première partie, Sur la descendance de l'homme, chapitres 3 et 5). Pour autant, il n'en fournit pas d'explication convaincante ou s'en remet à nouveau à des explications par la sélection au niveau de la communauté ou du groupe (Hamilton 1972). Parfois, Darwin suggère aussi la possibilité d'une sélection de l'altruisme au niveau de la famille : « La sélection peut être appliquée à la *famille*, de même qu'à l'individu (...). Par la sélection continue et prolongée des parents fertiles qui produisent le plus de descendants stériles avec la modification favorable, tous les individus stériles ont fini par porter cette modification. » (Darwin 1859, emphase personnelle). Cette explication ressemble à l'argumentation embryonnaire d'une théorie de l'altruisme entre apparentés qui sera développée un siècle plus tard (Hamilton 1964a).

**Néodarwinisme, bien de l'espèce ou égoïsme des gènes ?** L'étude de l'altruisme dans le cadre de la théorie néodarwinienne de l'évolution est plus complexe, parce que ce mouvement du début du vingtième siècle inclut de nombreuses écoles de pensée. Pour la majorité des écologistes de cette époque, la coopération s'érige en standard du monde vivant, et s'explique parce qu'elle favorise le groupe ou l'espèce. Cette vision opposée au modèle compétitif darwinien trouve son origine dans l'écologie des communautés et la biologie des populations. Ainsi, pour l'écologiste Clements (1916), l'écosystème fonctionne comme un individu, les espèces étant assimilées à des organes qui coopèrent, se développent et meurent avec l'écosystème. Le démographe Allee (1949) décrit les populations comme des organismes, avec des propriétés de régulation et d'organisation. Au contraire, l'éthologie s'intéresse peu aux comportements altruistes, comme en témoignent les écrits de deux de ses pères fondateurs (Lorenz 1966; Tinbergen 1951, 1964). Tinbergen (1951) distingue les instincts bénéfiques à l'individu, 'éléments individuels', des instincts bénéfiques au groupe mais non à l'individu, 'éléments sociaux', dont il propose une classification. Et de conclure alors : « Pour résumer cette investigation des comportements sociaux, et bien que leurs mécanismes aient été démontrés expérimentalement dans un faible nombre de situations, il est aisé de conclure que ce sont des adaptations servant à promouvoir la coopération entre individus de la même espèce pour le bénéfice du groupe »

(Tinbergen 1951, chapitre VII). Au travers de ses multiples avatars, ce consensus, fondé sur un bénéfice de la coopération pour le groupe ou l'espèce, ne trouve pas d'opposition jusqu'à la publication de l'ouvrage de (Wynne-Edwards 1962). Ces explications au niveau du groupe provoquent alors de vifs débats qui les remettent en cause aux profits d'explications par la sélection individuelle (Fisher 1930; Williams 1966; Trivers 1971; Dawkins 1976; Axelrod et Hamilton 1981), la sélection de parentèle (Haldane 1955; Hamilton 1964a, 1964b, 1972) et la sélection à niveaux multiples (Michod 1999). Ainsi, des travaux mettent en lumière la difficulté pour un caractère désavantageant l'individu de se fixer dans une population par l'intermédiaire d'un seul bénéfice pour le groupe ou pour l'espèce (Dawkins 1976). L'explication tient au fait que la sélection est beaucoup plus rapide entre individus à l'intérieur d'une population qu'entre populations (Williams 1966; Gouyon et al. 1997).

## 9. CONCLUSIONS

Près de 150 ans après les premières notes de Darwin, 40 ans après qu'Hamilton eut jeté les bases d'une théorie de l'évolution de l'altruisme, et plus de 30 ans après que Wilson eut donné ses lettres de noblesse à la sociobiologie (voir Encadré 6), force est de reconnaître que l'identification même des comportements altruistes demeure problématique (Clutton-Brock 2002). Non pas que la théorie ne nous ait pas permis de progresser grandement dans notre approche analytique de ces comportements. Précisément, mettant en lumière les pressions de sélection susceptibles de les affecter, la modélisation nous a forcé de dresser des bilans plus fins des coûts et bénéfices impliqués, qui sous-tendent la définition même de l'altruisme. On s'accorde aujourd'hui pour reconnaître que les bénéfices directs et les coûts indirects des comportements altruistes ont été sous-estimés (Cockburn 1998; West et al. 2002), et que l'ensemble des coûts et bénéfices dépendent d'un contexte écologique et génétique qui ne peut être ignoré. Le phénomène de la reproduction coopérative chez les oiseaux offre sans doute le meilleur matériel d'une telle étude économique de l'altruisme, qui se voit aujourd'hui replacée dans le cadre plus général de l'analyse comparative de suites de caractères comportementaux et démographiques (Arnold et Owens 1998, 1999).

La fragilité d'un programme adaptationniste de la biologie des comportements sociaux, tel qu'il fut conçu par Wilson (1975), a longtemps tenu à la méconnaissance des bases génétiques des caractères considérés, et l'appréhension insuffisante qui était faite de leur plasticité. La génétique moléculaire des insectes sociaux et de certains microorganismes, et l'étude expérimentale de leur comportement en interaction avec leur environnement, ont permis de franchir des pas décisifs en la matière (Keller et Chapuisat 1999; Crespi 2001). Seuls, quelques commentateurs de bas étage, prétendument philosophes et guère scientifiques, ignorant du mouvement de la biologie, continuent de décrier aujourd'hui ce qu'est devenu la sociobiologie de Wilson – une écologie comportementale de la socialité dotées de bases mathématiques et expérimentales solides, dont les avancées sont parmi les plus marquantes et les plus spectaculaires de la recherche sur l'évolution du vivant.

L'écologie comportementale de la socialité a désormais dépassé les limites de la biologie animale pour trouver les avatars de son objet d'étude à tous les niveaux d'organisation du vivant – du niveau moléculaire de l'information génétique, jusqu'au niveau sociétal de la communication humaine

– et fournir les clés ultimes de l'existence même de ces niveaux (Maynard Smith et Szathmary 1995). La coopération permet l'émergence d'unités intégrées capables de réplication, au niveau desquelles sont transférés les conflits que le fonctionnement coopératif excite entre individus (Dawkins 1976). Reconnaître l'action de la sélection naturelle sur une hiérarchie de niveaux biotiques est ainsi devenu fondamental pour aborder la régulation des conflits qui mine tout système vivant. Cette notion de régulation n'est probablement pas, d'ailleurs, le concept le plus approprié pour décrire le maintien précaire d'une activité coopérative soumise au perpétuel assaut d'éléments égoïstes, sans cesse renouvelés et gérés dans les limites qu'autorisent les mécanismes de reconnaissance, de répression, et de domestication.

Si Darwin posa le problème de l'action spéciationniste de l'évolution, Buss (1987), Maynard Smith et Szathmary (1995) et Michod (1999) ont fait de l'évolution de la coopération la question centrale d'une biologie de la complexification. Deux problèmes pas forcément séparés si l'on suit Margulis and Dorion (2002) dans son interprétation de la spéciation comme résultat d'une coopération entre génomes...

**Remerciements.** Nous remercions les éditeurs, Luc-Alain Giraldeau, Frank Cézilly, et Etienne Danchin, pour nous avoir invité à présenter cette synthèse et nous avoir suggéré des modifications importantes sur une version préliminaire. Nos plus sincères remerciements vont aussi à Thibaud Monnin pour avoir relu ce chapitre et nous avoir fait part de ses nombreuses remarques.

## QUESTIONS

**Question 1.** Construisez la valeur sélective inclusive complète du comportement décrit à l'aide de la Figure 3, et déduisez en une règle économique simple pour l'évolution de l'altruisme envisagée dans la section 4.

**Question 2.** Déduisez des paramètres de la matrice du jeu décrit dans l'Encadré 3 les règles pour la stabilité évolutive des deux stratégies et la dynamique en temps discret de la population de coopérateurs dans un milieu homogène ?

**Réponse 2.** Le rangement des valeurs des gains permet de déterminer la stabilité évolutive d'une stratégie du jeu, qui décrit la résistance d'une stratégie établie à l'invasion de la stratégie alternative, (1) lorsque  $R > T$  ou  $R = T$  et  $P < S$  la coopération est évolutivement stable et lorsque  $P > S$  ou  $P = S$  et  $R < T$  l'égoïsme est évolutivement stable ; (2) lorsque  $R = T$  et  $P = S$  la coopération et l'égoïsme sont évolutivement neutres et (3) lorsque  $R < T$  la coopération est évolutivement instable et lorsque  $P < S$  l'égoïsme est évolutivement instable. Par ailleurs, si on désigne par  $p_{C,t}$  la fréquence relative des individus coopérateurs dans une population bien mélangée des stratégies C et D, l'équation des réplicateurs décrit la dynamique de la population des coopérateur comme :

$$p_{C,t+1} = \frac{R p_{C,t} + S(1-p_{C,t})}{p_{C,t} [R p_{C,t} + S(1-p_{C,t})] + (1-p_{C,t}) [T p_{C,t} + P(1-p_{C,t})]} p_{C,t}$$

**Question 3.** Considérez une extension du jeu de l'Encadré 3 à une population structurée dans l'espace. Quelles sont les prédictions évolutives dans ce contexte ?

**Question 4.** Discuter de la différence entre reconnaissance et discrimination des partenaires. Quelles sont les conséquences pour l'interprétation des résultats expérimentaux ?

**Question 5.** L'article de Zahavi (1995) donne une description très atypique du problème de la coopération. A l'aide de cet article, soulevez les contradictions de l'argumentation de Zahavi quand il présente la théorie de la sélection de parentèle et sa propre théorie du handicap. Plus généralement, jugez de la pertinence scientifique de la structure du texte de Zahavi et de la neutralité de l'auteur dans son texte.

**Réponse 5.** Les réponses critiques de Pomiankowski and Iwasa (1998) et de Wright (1999) peuvent servir de correction à ce problème.

## RÉFÉRENCES

Abbot, P., J. H. Withgott, and N. A. Moran. 2001. Genetic conflict and conditional altruism in social aphid colonies. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 98:12068-12071.

Agrawal, A. F. 2001. Kin recognition and the evolution of altruism. *Proceedings of the Royal Society London B* 268:1099-1104.

Alexander, R. D. 1986. Ostracism and indirect reciprocity - the reproductive significance of humor. *Ethology and Sociobiology* 7:253-270.

Allee, W. C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park, and K. P. Schmidt. 1949. *Principles of animal ecology*. Saunders, Philadelphia.

Arnold, K. E., and I. P. F. Owens. 1998. Cooperative breeding in birds: a comparative test of the life-history hypothesis. *Proceedings of the Royal Society London B* 265:739-745.

Arnold, K. E., and I. P. F. Owens. 1999. Cooperative breeding in birds: the role of ecology. *Behavioral Ecology* 10:465-471.

Avilés, L. 1999. Cooperation and non-linear dynamics: an ecological perspective on the evolution of sociality. *Evolutionary Ecology Research* 1:459-477.

Axelrod, R., and W. D. Hamilton. 1981. The evolution of cooperation. *Science* 211:1390-1396.

Barron, A. B., B. P. Oldroyd, and F. L. W. Ratnieks. 2001. Worker reproduction in honey-bees (*Apis*) and the anarchic syndrome: a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50:199-208.

Bateson, P. P. G. 1978. Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature* 273:659-660.

- Bateson, P. P. G. 1983. Optimal outbreeding. Pp. 257-277 in P. P. G. Bateson, ed. *Mate choice*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bednekoff, P. A. 1997. Mutualism among safe, selfish sentinels: a dynamic model. *The American Naturalist* 150:373-392.
- Bell, G. 1985. The origin and early evolution of germ cells as illustrated by the Volvocales. Pp. 221-256 in H. Halvorson and A. Mornoy, eds. *The origin and evolution of sex*. Allan R. Liss, New York.
- Bennett, N. C., and C. G. Faulkes. 2000. *African mole-rats: ecology and eusociality*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Benton, T. G., and W. A. Foster. 1992. Altruistic housekeeping in a social aphid. *Proceedings of the Royal Society London B* 247:199-202.
- Bernasconi, G., and J. E. Strassmann. 1999. Cooperation among unrelated individuals: the ant foundress case. *Trends in Ecology and Evolution* 14:477-482.
- Blaustein, A. R., M. Bekoff, J. A. Byers, and T. J. Daniels. 1991. Kin recognition in vertebrates: what do we really know about adaptive value? *Animal Behaviour* 41:1079-1083.
- Boland, C. R. J., R. H. Heinsohn, and A. Cockburn. 1997. Deception by helpers in cooperatively breeding white-winged cougars and its experimental manipulation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41:251-256.
- Brockmann, H. J. 1997. Cooperative breeding in wasps and vertebrates: the role of ecological constraints in J. C. Choe and B. J. Crespi, eds. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brown, J. L. 1978. Avian communal breeding systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9:123-155.
- Brown, J. L. 1987. *Helping and communal breeding in birds: ecology and evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Brown, J. S., M. J. Sanderson, and R. E. Michod. 1982. Evolution of social behavior by reciprocation. *Journal of Theoretical Biology* 99:319-339.
- Buss, L. W. 1987. *The evolution of individuality*. Princeton University Press, Princeton.
- Carlin, N. F., and P. C. Frumhoff. 1990. Nepotism in the honey bee. *Nature* 346:706-707.
- Carlisle, T. R., and A. Zahavi. 1986. Helping at the nest, allofeeding and social status in immature Arabian babblers. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 18:339-351.
- Charnov, E. L., and J. R. Krebs. 1975. The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *The American Naturalist* 109:107-112.
- Choe, J. C., and B. J. Crespi. 1997. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Clarke, F. M., and C. G. Faulkes. 1999. Kin discrimination and female mate choice in the naked mole-rat *Heterocephalus glaber*. *Proceedings of the Royal Society London B* 266:1995-2002.

- Clarke, M. F. 1984. Cooperative breeding by the Australian Bell Miner *Manorina melanophrys* Latham: a test of kin selection theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14:137-146.
- Clements, F. E. 1916. *Plant succession: analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute of Washington Publication, Washington.
- Clutton-Brock, T. 2002. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science* 296:69-72.
- Clutton-Brock, T. H. 1998. Reproductive skew, concessions and limited control. *Trends in Ecology and Evolution* 13:288-292.
- Clutton-Brock, T. H., P. N. M. Brotherton, A. F. Russell, M. J. O'Riain, D. Gaynor, R. Kansky, A. Griffin, M. Manser, L. Sharpe, G. M. McIlrath, T. Small, A. Moss, and S. Monfort. 2001. Cooperation, control, and concession in meerkats groups. *Science* 291:478-481.
- Clutton-Brock, T. H., D. Gaynor, R. Kansky, A. D. C. MacColl, G. McIlrath, P. Chadwick, P. N. M. Brotherton, J. M. O'Riain, M. Manser, and J. D. Skinner. 1998. Costs of cooperative behaviour in suricates (*Suricata suricatta*). *Proceedings of the Royal Society London B* 265:185-90.
- Clutton-Brock, T. H., D. Gaynor, G. M. McIlrath, A. D. C. Maccoll, R. Kansky, P. Chadwick, M. Manser, J. D. Skinner, and P. N. M. Brotherton. 1999a. Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology* 68:672-683.
- Clutton-Brock, T. H., M. J. O'Riain, P. N. M. Brotherton, D. Gaynor, R. Kansky, A. S. Griffin, and M. Manser. 1999b. Selfish sentinels in cooperative mammals. *Science* 284:1640-1644.
- Clutton-Brock, T. H., and G. A. Parker. 1995. Punishment in animal societies. *Nature* 373:209-216.
- Cockburn, A. 1991. *An introduction to evolutionary ecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Cockburn, A. 1998. Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 29:141-177.
- Connor, R. C. 1995. Altruism among non-relatives: alternatives to the 'Prisoner's Dilemma'. *Trends in Ecology and Evolution* 10:84-86.
- Connor, R. C., and R. L. Curry. 1995. Helping non-relatives: a role for deceit? *Animal Behaviour* 49:389-393.
- Courchamp, F., T. Clutton-Brock, and B. Grenfell. 1999a. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution* 14:405-410.
- Courchamp, F., B. Grenfell, and T. Clutton-Brock. 1999b. Population dynamics of obligate cooperators. *Proceedings of the Royal Society London B* 266:557-563.
- Creel, S. R., N. Creel, D. E. Wildt, and S. L. Monfort. 1992. Behavioural and endocrine mechanisms of reproductive suppression in Serengeti dwarf mongooses. *Animal Behaviour* 43:231-245.
- Creel, S. R., and P. M. Waser. 1991. Failures of reproductive suppression in dwarf mongooses (*Helogale parvula*): accident or adaptation ? *Behavioral Ecology* 2:7-15.

- Crespi, B. J. 1992. Eusociality in the Australian gall thrips. *Nature* 359:724-726.
- Crespi, B. J. 1996. Comparative analysis of the origins and losses of eusociality: causal mosaics and historical uniqueness. Pp. 253-287 *in* E. Martins, ed. *Phylogenies and the comparative method in animal behavior*. Oxford University Press, New York.
- Crespi, B. J. 2001. The evolution of social behavior in microorganisms. *Trends in Ecology and Evolution* 16:178-183.
- Crespi, B. J., and J. C. Choe. 1997. Explanation and evolution of social systems *in* J. C. Choe and B. J. Crespi, eds. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Crespi, B. J., and D. Yanega. 1995. The definition of eusociality. *Behavioral Ecology* 6:109-115.
- Cronin, H. 1991. *The ant and the peacock*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Crozier, R. H., and P. Pamilo. 1996. *Evolution of social insects colonies: sex allocation and kin selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Curry, R. L. 1988. Influence of kinship on helping behavior in Galapagos mockingbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22:141-152.
- Czaran, T., and E. Szathmari. 2000. Coexistence of replicators in prebiotic evolution. Pp. 116-134 *in* U. Dieckmann, R. Law and J. A. J. Metz, eds. *The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexities*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Danchin, E., and R. H. Wagner. 1997. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology and Evolution* 12:342-347.
- Danforth, B. N., and G. C. Eickwort. 1997. The evolution of social behavior in the auglochorine sweat bees (Hymenoptera: Halictidae) based on a phylogenetic analysis of the genera *in* J. C. Choe and B. J. Crespi, eds. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Darwin, C. 1859. *The origin of species*. John Murray, London.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- Dawkins, R. 1976. *The selfish gene*. Oxford University Press, Oxford.
- Day, T., and P. D. Taylor. 1998. Unifying genetic and game theoretic models of kin selection for continuous traits. *Journal of Theoretical Biology* 194:391-407.
- Dercole, F., R. Ferrière, and S. Rinaldi. 2002. Ecological bistability and evolutionary reversals under asymmetrical competition. *Evolution* 56:1081-1090.
- Downs, S. G., and F. L. W. Ratnieks. 2000. Adaptive shifts in honey bee (*Apis mellifera* L.) guarding behavior support predictions of the acceptance threshold model. *Behavioral Ecology* 11:326-333.
- Duffy, J. E. 1996. Eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature* 381:512-514.

- Duffy, J. E., C. L. Morrison, and R. Rios. 2000. Multiple origins of eusociality among sponge-dwelling shrimps (*Synalpheus*). *Evolution* 54:503-516.
- Dugatkin, L. A. 1997. *Cooperation among animals*. Oxford University Press
- Dugatkin, L. A., and D. S. Wilson. 1991. ROVER: a strategy for exploiting cooperators in a patchy environment. *The American Naturalist* 138:687-701.
- Edwards, S. V., and S. Naeem. 1993. The phylogenetic component of cooperative breeding in perching birds. *American Naturalist* 141:754-789.
- Eickwort, G. C., J. M. Eickwort, J. Gordon, and M. A. Eickwort. 1996. Solitary behavior in a high-altitude population of the social sweat bee *Halictus rubicundus* (Hymenoptera: Halictidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38:227-233.
- Emlen, S. T. 1982. The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *The American Naturalist* 119:29-39.
- Emlen, S. T. 1994. Benefits, constraints and the evolution of family. *Trends in Ecology and Evolution* 9:282-285.
- Emlen, S. T. 1996. Reproductive sharing in different kinds of kin associations. *The American Naturalist* 148:756-763.
- Emlen, S. T. 1997. Predicting family dynamics in social vertebrates. Pp. 228-253 in J. R. Krebs and N. B. Davies, eds. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford.
- Emlen, S. T., and P. H. Wrege. 1988. The role of kinship in helping decisions among white-fronted bee-eaters. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23:305-315.
- Emlen, S. T., and P. H. Wrege. 1994. Gender, status and family fortunes in the white-fronted bee-eater. *Nature* 367:129-132.
- Endler, J. A. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton.
- Ennis, H. L., D. N. Nao, S. U. Pukatzki, and R. H. Kessin. 2000. *Dictyostelium amoebae* lacking an F-box protein form spores rather than stalk in chimeras wild type. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97:3292-3297.
- Enquist, M., and O. Leimar. 1993. The evolution of cooperation in mobile organisms. *Animal Behaviour* 45:747-757.
- Eshel, I., and L. L. Cavalli-Sforza. 1982. Assortment of encounters and evolution of cooperativeness. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 79:1331-1335.
- Faulkes, C. G., and N. C. Bennett. 2001. Family values: group dynamics and social control of reproduction in African mole-rats. *Trends in Ecology and Evolution* 16:184-190.
- Ferrière, R. 1998. Help and you shall be helped. *Nature* 393:517-518.
- Ferrière, R. 2000. Adaptive responses to environmental threats: evolutionary suicide, insurance, and rescue. *Options* Spring:12-16.
- Ferrière, R., J. L. Bronstein, S. Rinaldi, R. Law, and M. Gauduchon. 2002. Cheating and the evolutionary stability of mutualisms. *Proceedings of the Royal Society London B* 269:773-780.

- Ferrière, R., and R. Michod. 1995. Invading wave of cooperation in a spatial iterated prisoner's dilemma. *Proceedings of the Royal Society London B* 259:77-83.
- Ferrière, R., and R. Michod. 1996. The evolution of cooperation in spatially heterogeneous populations. *The American Naturalist* 147:692-717.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.
- FitzGibbon, C. D. 1989. A cost to individuals with reduced vigilance in groups of Thomson's gazelles hunted by cheetahs. *Animal Behaviour* 37:508-510.
- Frank, S. A. 1998. *Foundations of social evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Frumhoff, P. C., and S. Schneider. 1987. The social consequences of honey bee polyandry: the effects of kinship on worker interactions within colonies. *Animal Behaviour* 55:255-262.
- Gamboa, G. J., H. K. Reeve, I. D. Ferguson, and T. L. Wacker. 1986. Nestmate recognition in social wasps: the origin and acquisition of recognition odours. *Animal Behaviour* 34:685-695.
- Getz, W. M. 1991. The honey bee as a model of kin recognition systems. Pp. 358-412 in P. G. Hepper, ed. *Kin recognition*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gouyon, P.-H., J.-P. Henry, and J. Arnould. 1997. *Les avatars du gène*. Belin, Paris.
- Grafen, A. 1986. Split sex-ratios and the evolutionary origins of eusociality. *Journal of Theoretical Biology* 122:95-121.
- Grafen, A. 1990. Do animals really recognize kin ? *Animal Behaviour* 39:42-54.
- Grafen, A. 1991. A reply to Blaustein et al. *Animal Behaviour* 41:1085-1087.
- Griffin, A. S., and S. A. West. 2002. Kin selection: fact and fiction. *Trends in Ecology and Evolution* 17:15-21.
- Grosberg, R. K., and M. W. Hart. 2000. Mate selection and the evolution of highly polymorphic self/non self recognition genes. *Science* 289:2111-2114.
- Grosberg, R. K., and J. F. Quinn. 1986. The genetic control and consequences of kin recognition by the larvae of a colonial marine invertebrate. *Nature* 322:457-459.
- Haldane, J. B. S. 1955. Genetics of population. *New Biology* 18:34-51.
- Hamilton, W. D. 1964a. The genetical evolution of social behaviour, I. *Journal of Theoretical Biology* 7:1-16.
- Hamilton, W. D. 1964b. The genetical evolution of social behaviour, II. *Journal of Theoretical Biology* 7:17-52.
- Hamilton, W. D. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:193-232.
- Hamilton, W. D., and R. M. May. 1977. Dispersal in stable habitats. *Nature* 269:578-581.
- Hardin, G. 1968. Tragedy of commons. *Science* 162:1243.
- Hart, B. L., and L. A. Hart. 1992. Reciprocal allogrooming in impala, *Aepyceros melampus*. *Animal Behaviour* 44:1073-1083.

- Hatchwell, B. J., D. J. Ross, M. K. Fowlie, and A. McGowan. 2001. Kin discrimination in cooperatively breeding long-tailed tits. *Proceedings of the Royal Society London B* 268:885-890.
- Hauert, C., S. De Monte, J. Hofbauer, and K. Sigmund. 2002. Volunteering as Red Queen mechanism for cooperation in public goods games. *Science* 296:1129-1132.
- Heinsohn, R., and A. Cockburn. 1994. Helping is costly to young birds in cooperatively breeding white-winged coughs. *Proceedings of the Royal Society London B* 256:299-303.
- Heinsohn, R. G. 1991a. Kidnapping and reciprocity in cooperatively breeding white-winged coughs. *Animal Behaviour* 41:1097-1100.
- Heinsohn, R. G. 1991b. Slow learning of foraging skills and extended parental care in cooperatively breeding white-winged coughs. *The American Naturalist* 137:864-881.
- Heinsohn, R. G., and S. Legge. 1999. The cost of helping. *Trends in Ecology and Evolution* 14:53-57.
- Heinze, J., B. Holldobler, and C. Peeters. 1994. Conflict and cooperation in ant societies. *Naturewissenschaften* 81:489-497.
- Hepper, P. G. 1991. Kin recognition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Holmes, W. G. 1986a. Identification of paternal half-siblings by captive Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* 34:321-327.
- Holmes, W. G. 1986b. Kin recognition by phenotype matching in female Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* 34:38-47.
- Holmes, W. G., and P. W. Sherman. 1982. The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *American Zoologist* 22:491-517.
- Houston, A. I. 1993. Mobility limits cooperation. *Trends in Ecology and Evolution* 8:194-196.
- Hutson, V. C. L., and G. T. Vickers. 1995. The spatial struggle of Tit-for-Tat and Defect. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 348:393-404.
- Jaisson, P. 1991. Kinship and fellowship in ants and social wasps. Pp. 60-93 in P. G. Hepper, ed. Kin recognition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jarvis, J. U. M. 1981. Eu-sociality in mammal - cooperative breeding in naked mole-rat *Heterocephalus glaber* colonies. *Science* 212:571-573.
- Jarvis, J. U. M., N. C. Bennett, and A. C. Spinks. 1998. Food availability and foraging by wild colonies of Damaraland mole-rats (*Cryptomys damarensis*): implications for sociality. *Oecologia* 113:290-298.
- Jarvis, J. U. M., M. J. O'Riain, N. C. Bennett, and P. W. Sherman. 1994. Mammalian eusociality: a family affair. *Trends in Ecology and Evolution* 9:47-51.
- Johnstone, R. A., and M. A. Cant. 1999. Reproductive skew and the threat of eviction: a new perspective. *Proceedings of the Royal Society London B* 266:275-279.
- Keane, B., S. R. Creel, and P. M. Waser. 1990. No evidence of inbreeding avoidance or inbreeding depression in a social carnivore. *Behavioral Ecology* 7:480-489.

- Keane, B., P. M. Waser, S. R. Creel, N. Creel, L. F. Elliot, and D. J. Minchella. 1994. Subordinate reproduction in dwarf mongooses. *Animal Behaviour* 47:65-75.
- Keller, L. 1995. Social life: the paradox of multiple-queen colonies. *Trends in Ecology and Evolution* 10:355-360.
- Keller, L. 1997. Indiscriminate altruism: unduly nice parents and siblings. *Trends in Ecology and Evolution* 12:99-103.
- Keller, L., and M. Chapuisat. 1999. Cooperation among selfish individuals in insect societies. *Bioscience* 49:899-909.
- Keller, L., and P. Nonacs. 1993. The role of queen pheromones in social insects: queen control or queen signal? *Animal Behaviour* 45:787-794.
- Keller, L., and H. K. Reeve. 1994. Partitioning of reproduction in animal societies. *Trends in Ecology and Evolution* 9:98-102.
- Keller, L., and K. G. Ross. 1998. Selfish genes: a green beard in the red fire ant. *Nature* 394:573-575.
- Kitchen, D. M., and C. Packer. 1999. Complexity in vertebrate societies. Pp. 176-196 in L. Keller, ed. *Levels of selection in evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Kokko, H., R. A. Johnstone, and T. Clutton-Brock. 2001. The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proceedings of the Royal Society London B* 268:187-196.
- Komdeur, J. 1992. Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seychelles warbler. *Nature* 358:493-495.
- Komdeur, J. 1994. The effect of kinship on helping in the cooperative breeding Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *Proceedings of the Royal Society London B* 256:17-52.
- Komdeur, J. 1996. Influence of helping and breeding experience on reproductive performance in the Seychelles warbler: a translocation experiment. *Behavioral Ecology* 7:326-333.
- Komdeur, J., and B. J. Hatchwell. 1999. Kin recognition: function and mechanism in avian societies. *Trends in Ecology and Evolution* 14:237-241.
- Lacey, E. A., and P. W. Sherman. 1991. Social organization of naked mole-rat colonies: evidence for division of labor. Pp. 267-301 in P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis and R. D. Alexander, eds. *The biology of the naked mole-rat*. Princeton University Press, Princeton.
- Lacy, R. C., and P. W. Sherman. 1983. Kin recognition by phenotype matching. *The American Naturalist* 121:489-512.
- Le Galliard, J.-F., R. Ferrière, and U. Dieckmann. 2003. The adaptive dynamics of altruism in spatially heterogeneous populations. *Evolution* 57
- Liebig, J., C. Peeters, and B. Holldobler. 1999. Worker policing limits the number of reproductives in a ponerine ant. *Proceedings of the Royal Society London B* 266:1865-1870.
- Ligon, J. D., and S. H. Ligon. 1978. Communal breeding in green woodhoopoes as a case for reciprocity. *Nature* 276:496-498.

- Lindgren, and M. G. Nordahl. 1994. Evolutionary dynamics of spatial games. *Physica D* 75
- Lorenz, K. 1966. Evolution and modification of behaviour. University of Chicago Press, Chicago.
- Margulis, L., and S. Dorion. 2002. Acquiring genomes: a theory of the origins of species. Perseus Book Group
- Martin, S. J., M. Beekman, T. C. Wossler, and F. L. W. Ratnieks. 2002. Parasitic Cape honeybee workers, *Apis mellifera capensis*, evade policing. *Nature* 415:163-165.
- Marzluff, J. M., and R. P. Balda. 1990. Pinyon jays: making the best of a bad job by helping. Pp. 199-237 in P. B. Stacey and W. D. Koenig, eds. Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J., and E. Szathmary. 1995. The major transitions in evolution
- Michod, R. E. 1999. Darwinian dynamics - Evolutionary transitions in fitness and individuality. Princeton University Press, Princeton.
- Michor, F., and M. A. Nowak. 2002. Evolution - the good, the bad and the lonely. *Nature* 419:677.
- Milinski, M., and C. Wedekind. 1998. Working memory constrains human cooperation in the Prisoner's Dilemma. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA* 95:13755-13758.
- Miller, D. G. I. 1998. Consequences of communal gall occupation and a test for kin discrimination in the aphid *Tamalia coweni* (Cockerell) (Homoptera: Aphididae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43:95-103.
- Mitteldorf, J., and D. S. Wilson. 2001. Population viscosity and the evolution of altruism. *Journal of Theoretical Biology* 204:481-496.
- Monnin, T., and C. Peeters. 1999. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behavioral Ecology* 10:323-332.
- Monnin, T., and F. L. W. Ratnieks. 2001. Policing in queenless ponerine ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50:97-108.
- Monnin, T., F. L. W. Ratnieks, G. R. Jones, and R. Beard. 2002. Pretender punishment induced by chemical signalling in a queenless ant. *Nature* 419:61-65.
- Mooring, M. S., and B. L. Hart. 1995. Differential grooming rate and tick load of territorial male and female impala, *Aepyceros melampus*. *Behavioral Ecology* 6:94-101.
- Moritz, R. F. A., P. Kryger, and M. H. Allsopp. 1996. Competition for royalty in bees. *Nature* 384:31.
- Mumme, R. L. 1992. Do helpers increase reproductive success? An experimental analysis in the Florida scrub jay. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31:319-328.
- Noe, R., and P. Hammerstein. 1995. Biological markets. *Trends in Ecology and Evolution* 10:336-339.

- Nowak, M., and K. Sigmund. 1993. A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms in the Prisoner's Dilemma game. *Nature* 364:56-58.
- Nowak, M. A., and R. M. May. 1992. Evolutionary games and spatial chaos. *Nature* 359:826-829.
- Nowak, M. A., and K. Sigmund. 1998. Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature* 393:573-577.
- Olroyd, B. P., A. J. Smolenski, J.-M. Cornuet, and R. H. Crozier. 1994. Anarchy in the beehive. *Nature* 371:749.
- O'Riain, M. J., N. C. Bennett, P. N. M. Brotherton, G. McIlrath, and T. H. Clutton-Brock. 2001. Reproductive suppression and inbreeding avoidance in wild populations of cooperatively breeding meerkats (*Suicatta surricata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48:471-477.
- O'Riain, M. J., and S. Braude. 2001. Inbreeding versus outbreeding in captive and wild populations of naked mole-rats. Pp. 143-154 *in* J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt and J. D. Nichols, eds. *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford.
- O'Riain, M. J., and J. U. M. Jarvis. 1997. Colony member recognition and xenophobia in the naked mole-rat. *Animal Behaviour* 53:487-498.
- O'Riain, M. J., J. U. M. Jarvis, and C. G. Faulkes. 1996. A dispersive morph in the naked mole-rat. *Nature* 380:619-621.
- Owens, D. D., and M. J. Owens. 1984. Helping behaviour in brown hyenas. *Nature* 296:740-742.
- Packer, L. 1991. The evolution of social behavior and nest architecture in sweat bees of the subgenus *Evyllaesus* (Hymenoptera:Halictidae): a phylogenetic approach. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29:153-160.
- Page, R. E. J., and M. D. Breed. 1987. Kin recognition in social bees. *Trends in Ecology and Evolution* 2:272-275.
- Page, R. E. J., G. E. Robinson, and M. K. Fondrk. 1989. Genetic specialists, kin recognition and nepotism in honey-bee colonies. *Nature* 338:576-579.
- Pamilo, P. 1991. Evolution of colony characteristics in social insects. II. Number of reproductive individuals. *The American Naturalist* 138:412-433.
- Peeters, C. 1997. Morphologically 'primitive' ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism *in* J. C. Choe and B. J. Crespi, eds. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Perrin, N., and L. Lehmann. 2001. Is sociality driven by the costs of dispersal of the benefits of philopatry? A role for kin-discrimination mechanisms. *The American Naturalist* 158:471-483.
- Petrie, M., A. Krupa, and T. Burke. 1999. Peacock leks with relatives even in the absence of social and environmental cues. *Nature* 401:155-157.

- Pettifor, R. A., C. M. Perrins, and R. H. McCleery. 1988. Individual optimization of clutch size in great tits. *Nature* 336:160-162.
- Pfennig, D. W., G. J. Gamboa, H. K. Reeve, J. Shellman Reeve, and I. D. Ferguson. 1983. The mechanism of nestmate discrimination in social wasps (*Polistes*, Hymenoptera: Vespidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13:299-305.
- Pfennig, D. W., H. K. Reeve, and P. W. Sherman. 1993. Kin recognition and cannibalism in spadefoot toad tadpoles. *Animal Behaviour* 46:87-94.
- Pfennig, D. W., P. W. Sherman, and J. P. Collins. 1994. Kin recognition and cannibalism in polyphenic salamanders. *Behavioral Ecology* 5:225-232.
- Pomiankowski, A., and Y. Iwasa. 1998. Handicap signalling: loud and true? Book Review of "The Handicap Principle: a missing piece of Darwin's puzzle." (A. Zahavi and A. Zahavi, Oxford University Press). *Evolution* 52:928-932.
- Price, J. J. 1999. Recognition of family-specific calls in stripe-backed wrens. *Animal Behaviour* 57:483-492.
- Queller, D. C. 1992. Does population viscosity promote kin selection? *Trends in Ecology and Evolution* 7:322-324.
- Queller, D. C. 1994. Genetic relatedness in viscous populations. *Evolutionary Ecology* 8:70-73.
- Queller, D. C., and J. E. Strassmann. 1998. Kin selection and social insects. *Bioscience* 48:165-175.
- Rabenold, K. N. 1990. *Campylorhynchus* wrens: the ecology of delayed dispersal and cooperation in the Venezuelan savanna. Pp. 159-196 in P. B. Stacey and W. D. Koenig, eds. *Cooperative breeding in birds: long-term studies of ecology and behavior*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rabenold, P. P., K. N. Rabenold, W. H. Piper, J. Haydock, and S. W. Zack. 1990. Shared paternity revealed by genetic analysis in cooperatively breeding tropical wrens. *Nature* 348:538-540.
- Rasa, O. A. E. 1989. The costs and effectiveness of vigilance behaviour in the dwarf mongoose: implication for fitness and optimal group size. *Ethology Ecology and Evolution* 1:265-282.
- Ratnieks, F. L., and P. K. Visscher. 1989. Worker policing in the honeybee. *Nature* 342:796-797.
- Ratnieks, F. L. W. 1988. Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial hymenoptera. *The American Naturalist* 112:217-236.
- Reeve, H. K., S. T. Emlen, and L. Keller. 1998. Reproductive sharing in animal societies: reproductive incentives or incomplete control by dominant breeders? *Behavioral Ecology* 9:267-278.
- Reeve, H. K., and L. Keller. 1997. Reproductive bribing and policing as mechanisms for the suppression of within-group selfishness. *The American Naturalist* 150:S42-S58.

- Reeve, H. K., and F. L. W. Ratnieks. 1993. Queen-queen conflict in polygynous societies: mutual tolerance and reproductive skew. Pp. 45-85 in L. Keller, ed. Queen number and sociality in insects. Oxford University Press, Oxford.
- Reeve, K., and P. W. Sherman. 1991. Intracolony aggression and nepotism by the breeding female naked-mole rat. Pp. 337-357 in P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis and R. D. Alexander, eds. The biology of naked mole-rat. Princeton University Press, Princeton.
- Reyer, H.-U. 1984. Investment and relatedness: a cost/benefit analysis of breeding and helping in the pied kingfisher (*Ceryle rudis*). *Animal Behaviour* 32:1163-1178.
- Roberts, G. 1998. Competitive altruism: from reciprocity to the handicap principle. *Proceedings of the Royal Society London B* 265:427-431.
- Roberts, G., and T. N. Sherratt. 1998. Development of cooperative relationships through increasing investment. *Nature* 394:175-179.
- Röseler, P. F. 1991. Social and reproductive dominance among ants. *Naturewissenschaften* 78:114-120.
- Ross, K. G., and L. Keller. 1998. Genetic control of social organization in an ant. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95:14232-14237.
- Rothenbuhler, N. 1964. Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of F1 and backcross generations to disease-killed brood. *American Zoologist* 4:111-123.
- Shellman Reeve, J. S. 1997. The spectrum of eusociality in termites in J. C. Choe and B. J. Crespi, eds. The evolution of social behavior in insects and arachnids. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sherley, G. H. 1990. Cooperative breeding in rifleman (*Acanthisitta chloris*): benefits to parents, offspring and helpers. *Behaviour* 112:1-22.
- Sherman, P. W. 1981. Kinship, demography, and Belding's ground squirrel nepotism. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8:251-259.
- Sherman, P. W., E. A. Lacey, H. K. Reeve, and L. Keller. 1995. The eusociality continuum. *Behavioral Ecology* 6:102-108.
- Sherman, P. W., H. K. Reeve, and D. W. Pfennig. 1997. Recognition systems. Pp. 69-96 in J. R. Krebs and N. B. Davies, eds. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford.
- Sigmund, K., and M. A. Nowak. 1999. Evolutionary game theory. *Current Biology* 9:R503-R505.
- Spinks, A. C., J. U. M. Jarvis, and N. C. Bennett. 2000. Comparative patterns of philopatry and dispersal in two common mole-rat populations: implications for the evolution of mole-rat sociality. *Journal of Animal Ecology* 69:224-234.

Stacey, P. B., and J. D. Ligon. 1987. Territory quality and dispersal options in the acorn woodpecker, and a challenge to the habitat-saturation model of cooperative breeding. *The American Naturalist* 130:654-676.

Stacey, P. B., and J. D. Ligon. 1991. The benefits-of-philopatry hypothesis for the evolution of cooperative breeding : variation in territory quality and group size effects. *The American Naturalist* 137:831-846.

Stephens, D. W., McLinn, C. M., and J. R. Stevens. 2002. Discounting and reciprocity in an iterated Prisoner's Dilemma. *Science* 298:2216-2218.

Stern, D. L., and W. A. Foster. 1997. The evolution of sociality in aphids: a clone's-eye view *in* J. C. Choe and B. J. Crespi, eds. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge.

Strassmann, J. E., Y. Zhu, and D. C. Queller. 2000. Altruism and social cheating in the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. *Nature* 408:965-967.

Szathmary, E., and L. Demeter. 1987. Group selection of early replicators and the origin of life. *Journal of Theoretical Biology* 128:463-486.

Taylor, P. D. 1992a. Altruism in viscous populations - an inclusive fitness approach. *Evolutionary Ecology* 6:352-356.

Taylor, P. D. 1992b. Inclusive fitness in a homogeneous environment. *Proceedings of the Royal Society London B* 249:299-302.

Taylor, P. D., and S. A. Frank. 1996. How to make a kin selection model. *Journal of Theoretical Biology* 180:27-37.

Thorne, B. L. 1997. Evolution of eusociality in termites. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:27-54.

Tinbergen, N. 1951. *The study of instinct*. Oxford University Press, Oxford.

Tinbergen, N. 1964. *Social behaviour in animals*. Chapman and Hall, London.

Trivers, R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46:35-57.

Trivers, R. L., and H. Hare. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191:249-263.

Turner, P. E., and L. Chao. 1999. Prisoner's dilemma in a RNA virus. *Nature* 398:441-443.

Vehrencamp SL, 1983. Optimal degree of skew in cooperative societies. *American Zoologist* 23:327-335

Vehrencamp, S. L., R. R. Koford, and B. S. Bowen. 1988. The effect of breeding-unit size on fitness components in groove-billed anis. Pp. 291-304 *in* T. H. Clutton-Brock, ed. *Reproductive success: studies on individual variation in contrasting breeding systems*. University of Chicago Press, Chicago.

Velicer, G. J., L. Kroops, and R. E. Lenski. 2000. Developmental cheating in the social bacterium *Myxococcus xanthus*. *Nature* 404:598-600.

Velicer, G. J., L. Kroos, and R. E. Lenski. 1998. Loss of social behaviors in *Myxococcus xanthus* during evolution in an unstructured habitat. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95:12376-12380.

Waldman, B. 1988. The ecology of kin recognition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:543-571.

Wcislo, W. T. 1997. Are behavioral classification blinders to studying natural variation ? in J. C. Choe and B. J. Crespi, eds. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge.

Wcislo, W. T., and B. N. Danforth. 1997. Secondarily solitary: the evolutionary loss of social behavior. *Trends in Ecology and Evolution* 12:468-474.

Wedekind, C., and M. Milinski. 1996. Human cooperation in the simultaneous and the alternating Prisoner's Dilemma: Pavlov versus Generous Tit-for-Tat. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 93:2686-2689.

West, S. A., M. G. Murray, C. A. Machado, A. S. Griffin, and E. A. Herre. 2001. Testing Hamilton's rule with competition between relatives. *Nature* 409:510-513.

West, S. A., I. Pen, and A. S. Griffin. 2002. Cooperation and competition between relatives. *Science* 296:72-75.

Williams, G. C. 1966. *Adaptation and natural selection, a critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Princeton.

Wilson, D. S. 1997. Altruism and organism: disentangling the themes of multilevel selection theory. *The American Naturalist* 150:S122-S134.

Wilson, D. S., G. B. Pollock, and L. A. Dugatkin. 1992. Can altruism evolve in purely viscous populations? *Evolutionary Ecology* 6:331-341.

Wilson, E. O. 1971. *The insects societies*. Harvard University Press, Cambridge.

Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard University Press, Cambridge.

Wright, J. 1997. Helping-at-the-nest in Arabian babblers: signalling social status or sensible investment in chicks ? *Animal Behaviour* 54:1439-1448.

Wright, J. 1999. Altruism as a signal - Zahavi's alternative to kin selection and reciprocity. *Journal of Avian Biology* 30:108-115.

Wynne-Edwards, V. C. 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Oliver and Boyd, Edinburgh.

Zahavi, A. 1990. Arabian babblers: the quest for status in cooperative breeder. Pp. 105-130 in P. B. Stacey and W. D. Koenig, eds. *Cooperative breeding in birds: long term studies of ecology and behavior*. Cambridge University Press, Cambridge.

Zahavi, A. 1995. Altruism as a handicap - the limitations of kin selection and reciprocity. *Journal of Avian Biology* 26:1-3.

Zahavi, A., and A. Zahavi. 1997. *The Handicap Principle: a missing piece of Darwin's puzzle*. Oxford University Press, Oxford.