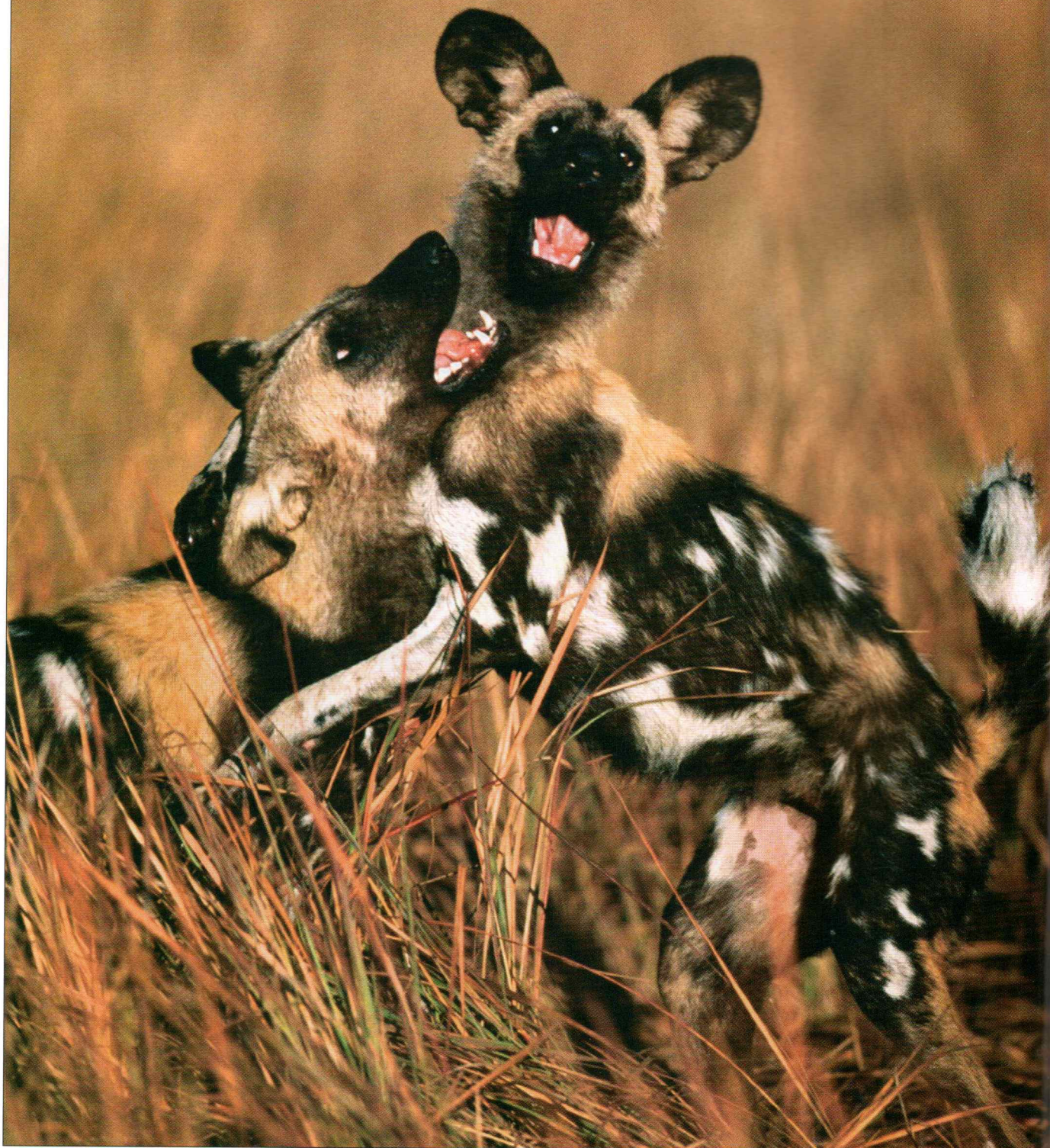


Bagarre de lycaons  
(Botswana). Les lycaons  
sont des chiens  
sauvages d'Afrique  
vivant en meutes d'une  
dizaine d'individus.





**SOCIÉTÉ ANIMALE, LIEU POTENTIEL DE CONFLITS** Si la socialité animale se caractérise par le haut degré de coopération entre les membres d'une même société, elle se traduit aussi par les conflits sociaux qui opposent les individus génétiquement différents et apparentés

# Conflits sociaux



M. BOWLER/NHPA/SUNSET

**L**a grande majorité des animaux mènent une vie solitaire, mais plusieurs dizaines de milliers d'espèces vivent exclusivement en société.

Les sociétés animales les plus complexes sont caractérisées par le fait qu'une partie des individus ne se reproduisent pas et en aident d'autres à le faire, en contribuant à l'élevage des jeunes. On trouve ces sociétés animales aussi bien chez les vertébrés que chez les invertébrés. Les espèces emblématiques de vertébrés sociaux sont les lycaons (canidés sauvages d'Afrique), les dhols (canidés sauvages d'Asie), les mangoustes naines, les rats-taupes nus et les rats-taupes du Damara-land (rongeurs Africains qui vivent dans des réseaux de galeries souterraines). Les invertébrés sociaux les plus connus sont les termites, les fourmis, les abeilles et les guêpes (seule une minorité d'abeilles et de guêpes sont sociales). Certaines de ces sociétés animales sont très anciennes : les termites existent depuis 150 millions d'années, et les fourmis depuis 120 millions d'années. Ces sociétés d'insectes ont un impact écologique majeur de par leur action dans la régénération du sol, la prédation d'insectes herbivores et la pollinisation des plantes à fleurs.

Le succès évolutif de la vie en société s'explique par les bénéfices que confère la coopération entre membres d'une même société. Mais



**THIBAUD MONNIN, CHRISTIAN PEETERS ET CLAUDIE DOUMS**

sont respectivement chargé de recherche, directeur de recherche, et maître de conférences à l'Université Paris-VI, Laboratoire Fonctionnement et Evolution des Systèmes écologiques tmonnin@snv.jussieu.fr

la coopération n'est qu'une des faces de la socialité, l'autre étant les conflits qui existent au sein des sociétés. Quelles sont les causes des conflits, et comment sont-ils résolus ? La théorie de la sélection de parentèle ou théorie d'Hamilton (*lire, page 59, « La sélection de la parentèle »*), explique que les sociétés avancées peuvent apparaître à partir du moment où les individus de la colonie sont génétiquement proches, par exemple lorsqu'ils sont parents : les individus qui n'ont pas de descendants se reproduisent « indirectement » à travers les individus qu'ils aident et qui ont des descendants. La théorie d'Hamilton prédit aussi la possibilité de conflits sociaux. En effet, dans certaines situations, se reproduire directement est plus bénéfique que se reproduire indirectement.

Les sociétés animales peuvent être classées en deux groupes : celles où tous les individus sont morphologiquement identiques et peuvent potentiellement se reproduire directement (sociétés sans castes), et celles où une partie des individus sont stériles (caste des ouvrières) et ne peuvent se reproduire qu'en aidant les individus fertiles (caste des reines).

## Pas de castes morphologiques chez les vertébrés sociaux

Les vertébrés sociaux n'ont pas de castes morphologiques : tous les in-

dividus sont physiquement ressemblants et potentiellement capables de se reproduire. Le rat-taupo est le seul vertébré où la reproductrice est morphologiquement différente des autres femelles. Mais cette différence est la conséquence de l'acquisition de la fonction reproductrice et non une cause : lorsqu'une femelle devient reproductrice, elle grandit par croissance secondaire des vertèbres. Le fait que tous les individus de la colonie peuvent potentiellement devenir reproducteurs plus tard est essentiel.

Les sociétés de vertébrés ont une structure familiale simple, avec un seul couple reproducteur aidé par les autres membres de la société, appelés les assistants, qui récoltent la nourriture, nourrissent les jeunes, entretiennent le nid et défendent le groupe contre les prédateurs. La structure génétique des sociétés montre qu'il n'y a pas de conflit d'intérêt entre le couple reproducteur et leur progéniture. Un assistant (mâle ou femelle) n'augmenterait pas son succès reproducteur en se reproduisant directement, car il est génétiquement aussi semblable aux descendants du couple reproducteur qu'aux siens. Mais il y a un conflit potentiel entre les assistants, car il y a un fort bénéfice à devenir reproducteur après la mort du père ou de la mère plutôt qu'à rester un assistant (*lire, page 58, ●●●*)



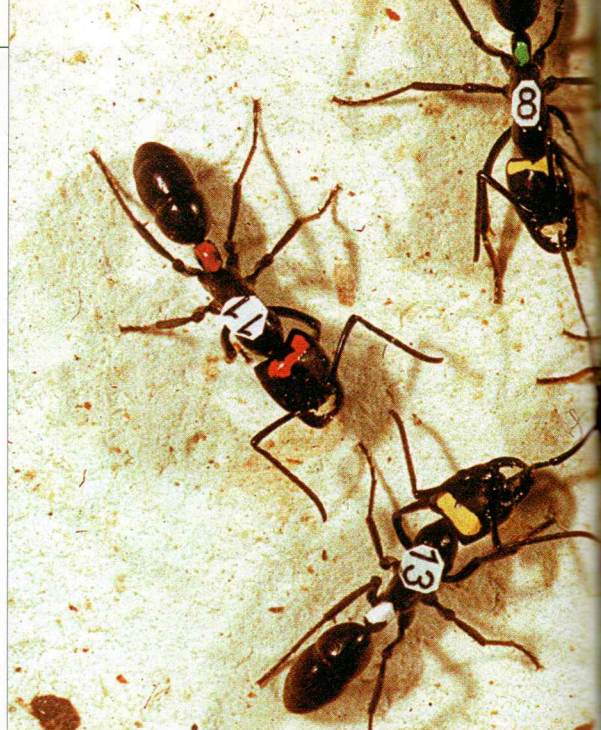
●●● « Degrés de parenté chez les vertébrés »).

Ce conflit pour hériter de la société et de ses ressources peut conduire à un conflit entre les assistants de haut rang et le couple reproducteur, et se traduire par des agressions plus ou moins stéréotypées. Chez les vertébrés, les assistants ont peu de pouvoir. Ils sont physiquement plus faibles que les reproducteurs, qui sont souvent les individus les plus âgés du groupe tandis que la plupart des assistants sont des jeunes immatures. Les assistants sont relativement peu nombreux puisque les sociétés sont petites, avec en moyenne de 8 à 11 individus seulement chez les lycéons, les dholes, les mangoustes naines et les rats-taupes du Damaraland, et 75 chez les rats-taupes nus, dont des colonies sont exceptionnellement grandes pour des vertébrés. Mais surtout, les assistants, qui ont une bonne probabilité de pouvoir se reproduire plus tard (surtout les jeunes), ont beaucoup à perdre en cas de blessure. C'est pourquoi ils ne prennent pas le risque d'entrer en conflit ouvert avec le couple reproducteur, qui est ainsi généralement capable de résister à un remplacement précoce.

## Insectes sociaux sans castes : trois groupes d'intérêt

Il n'y a pas de castes chez les guêpes du genre *Polistes*, et certaines fourmis ont perdu la caste reine. Toutes les femelles sont morphologiquement identiques et peuvent soit se reproduire soit rester stérile et aider la reproductrice en récoltant la nourriture, en nourrissant les jeunes et en protégeant la colonie (les mâles ne participent pas à la vie sociale chez les insectes). Ces insectes sociaux sans castes sont donc très comparables aux vertébrés sociaux. Les conflits relatifs à la reproduction mettent en jeu trois groupes d'intérêt : la reproductrice, les jeunes ouvrières qui pourraient prendre sa place, et celles trop âgées qui ne le peuvent plus.

Les colonies d'insectes sociaux sans caste ont une structure familiale simple, le plus souvent avec une seule reproductrice ayant stocké le sperme d'un seul mâle. L'analyse de la structure génétique des colonies montre que les conflits sociaux sont similaires à ceux rencontrés chez les vertébrés sociaux. Il n'y a pas de conflit d'intérêt entre les ouvrières et la reproductrice puisqu'une ouvrière n'augmente-



**Conflit chez la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps*.** Des ouvrières de bas rang (n° 4, 8 et 13) mordent les pattes et les antennes d'une ouvrière de haut rang (n° 14) qui a tenté d'évincer la reproductrice. Ce remplacement précoce n'est en effet pas dans leur intérêt.

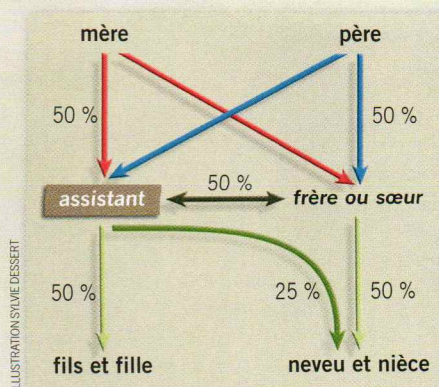
rait pas son succès reproducteur en se reproduisant directement, car elle est génétiquement aussi semblable aux descendants de la reproductrice qu'à ceux qu'elle pourrait avoir (*lire, page 60, « Degrés de parenté chez les hyménoptères »*).

En revanche, les ouvrières sont en conflit les unes avec les autres pour hériter de la colonie. Chaque ouvrière aurait intérêt à devenir la prochaine reproductrice plutôt qu'à rester ouvrière et à laisser une autre devenir la reproductrice : dans le premier cas, elle produirait des fils et des filles, tandis que dans le second elle élèverait des neveux et des nièces, qui lui sont génétiquement moins proches. Ce conflit entre ouvrières peut en induire une avec la reproductrice. En effet, une ouvrière pourrait essayer de remplacer la reproductrice par la force plutôt que d'attendre sa mort et d'être en compétition avec les autres ouvrières pour hériter. Chez les insectes sociaux sans caste, la reproductrice est souvent la femelle la plus haut dans une hiérarchie de dominance, et les ouvrières placées immédiatement au-dessous d'elle sont celles qui ont

## Conflit potentiel entre les assistants

# Degrés de parenté chez les vertébrés

Les flèches pleines illustrent les liens de parenté parents-enfants, les flèches pointillées les autres liens de parenté. Les pourcentages donnent le degré de similarité génétique entre les individus. Les vertébrés sont diploïdes, c'est-à-dire que les mâles et les femelles sont issus d'œufs fécondés et ont deux exemplaires de chaque chromosome (2n chromosomes), l'un hérité de la mère et l'autre hérité du père. Un assistant – c'est-à-dire un individu qui aide dans le soin aux jeunes – mâle ou femelle obtient la même reproduction (c'est-à-dire propage aussi bien ses allèles) en élevant ses frères et sœurs qu'en élevant ses fils et filles. Tous lui sont génétiquement identique à 50 % : il n'y a donc pas de conflit direct entre un assistant et ses parents. En revanche, un assistant qui deviendrait reproducteur élèverait ses fils et filles (similarité génétique de 50 %) tandis que s'il restait assistant il élèverait ses



neveux et nièces (0,25 %). Il y a donc un conflit potentiel entre les assistants pour hériter du groupe après la mort des parents. Un remplacement précoce des reproducteurs serait coûteux pour les assistants qui le resteraient, car ils échangeraient la production de frères et sœurs pour celle de neveux et nièces.





THIBAUD MONNIER

le plus de chance de la remplacer. La hiérarchie est déterminée par des agressions et par l'âge. Les agressions sont largement stéréotypées. Ce sont par exemple des coups d'antennes et des morsures chez les fourmis sans reine, et elles résultent rarement en blessures. L'âge est important, et seules les jeunes ouvrières obtiennent un haut rang dans la hiérarchie de dominance et sont susceptibles de remplacer la reproductrice.

### Deux stratégies pour devenir reproductrice

Les remplaçantes potentielles doivent choisir entre deux stratégies : attendre le déclin de la reproductrice pour la remplacer, ou tenter de prendre sa place par la force de manière anticipée. Si elles attendent, elles courent le risque de perdre leur haut rang avant que la reproductrice ne décline, et de ne plus être en position d'hériter de la colonie (les ouvrières descendent dans la hiérarchie de dominance au fur et à mesure que de nouvelles ouvrières naissent et prennent les rangs les plus hauts). Si elles tentent de supplanter la reproductrice de force elles risquent de perdre le combat et leur haut rang, et donc toute chance d'hériter plus tard. On constate que les ouvrières de haut rang attendent le déclin de la reproductrice car les ouvrières de

## La loi d'Hamilton

# La sélection de parentèle

**L**a théorie de la sélection de parentèle, ou théorie d'Hamilton, explique comment des individus qui ne se reproduisent pas ont pu évoluer. En effet, ceci est apparemment problématique puisque la sélection naturelle favorise justement les individus qui produisent la descendance la plus nombreuse et la plus vigoureuse ! La sélection de

parentèle explique que des individus qui ne se reproduisent pas personnellement peuvent néanmoins se reproduire indirectement, en aidant des individus apparentés à le faire. Il faut pour cela que le coût  $c$  supporté par l'individu aidant soit inférieur au bénéfice  $b$  obtenu par l'individu aidé, pondéré par le degré de

similarité génétique  $r$  entre les individus, c'est-à-dire que  $b \cdot r - c > 0$ . Cette loi d'Hamilton montre que l'évolution de la socialité n'est possible qu'entre individus apparentés (il faut que  $r$  soit supérieur à zéro) et est conditionnée par les facteurs écologiques qui vont déterminer les coûts et les bénéfices des actes coopératifs.

bas rang s'opposent à un remplacement précoce, qui n'est pas dans leur intérêt : quand la reproductrice est remplacée, les ouvrières de bas rang doivent élever des neveux et des nièces plutôt que des frères et sœurs, puisque la nouvelle reproductrice s'est accouplée avec un mâle étranger. Les ouvrières de bas rang ont, collectivement, le pouvoir d'imposer leur intérêt, d'une part parce qu'elles sont physiquement aussi fortes que la reproductrice et que les ouvrières de haut rang, puisqu'il n'y a pas de différences morphologiques, d'autre part parce qu'elles sont beaucoup plus nombreuses, puisque les sociétés comprennent quelques dizaines à quelques centaines d'individus. Enfin, elles ont peu à perdre si elles sont blessées suites à des agressions, puisqu'elles n'ont aucune chance de devenir dominante et de se reproduire. Les ouvrières de bas rang imposent donc leur intérêt en empêchant le remplacement précoce de la reproductrice tant qu'elle est fertile, et en le favorisant quand elle décline. Chez les insectes sociaux sans caste c'est donc la convergence d'intérêt entre la reproductrice et la grande majorité des ouvrières qui garantit la stabilité de la structure sociale de la colonie.

### Les sociétés avec castes

De nombreuses espèces d'insectes sociaux ont des castes morphologiques. La reine est plus grosse et spécialisée pour la reproduction, tandis que les ouvrières, ses filles, sont

spécialisées pour l'aider. Ces sociétés sont généralement plus grandes que celles des espèces sans castes. Néanmoins leurs tailles sont très variables. Les plus petites ne comptent que quelques dizaines ou centaines d'individus tandis que les plus grandes en comptent des centaines de milliers et même jusqu'à plus d'un million. Chez les hyménoptères sociaux les ouvrières ne peuvent pas s'accoupler mais peuvent généralement pondre des œufs vierges qui se développent en mâles. Contrairement aux sociétés sans castes il n'y a pas de conflit pour devenir la reine, puisque les ouvrières ne peuvent pas changer de morphologie. Mais il peut y avoir un conflit pour la production des mâles (ce conflit existe aussi chez les insectes sociaux sans castes). Il y a, de nouveau, trois groupes d'intérêt : la reine, les ouvrières assez jeunes pour produire des mâles, et les ouvrières âgées qui ne le peuvent pas. La structure génétique des colonies est déterminante dans la résolution de ce conflit.

Lorsqu'il n'y a qu'une reine fécondée par un seul mâle, les ouvrières sont sœurs. Il y a alors un conflit entre la reine et toutes les ouvrières liguées contre elle. La reine gagnerait à produire tous les mâles. Chaque ouvrière préférerait produire tous les mâles ou, à défaut, que d'autres ouvrières produisent les mâles. Malgré le déséquilibre numérique très largement en faveur des ouvrières, c'est généralement la reine qui remporte ce conflit, à cause d'une asymétrie ●●●



ANIMALS-ANIMALS/JUNET

### Mangouste naine.

Les mangoustes sont des vertébrés sociaux formant des sociétés d'une dizaine d'individus.



●●● d'information sur l'origine et la nature des œufs produits. Ceux de la reine ont une odeur différente de ceux des ouvrières. Celles-ci ne pouvant pas s'accoupler, tous leurs œufs sont des mâles, que la reine peut détruire sans crainte puisqu'elle peut les remplacer par ses propres fils. Au contraire, les ouvrières peuvent olfactivement reconnaître les œufs de la reine mais parmi ceux-ci elles ne peuvent pas différencier les mâles des femelles. En l'absence d'information sur le sexe des œufs, elles sont dans l'incapacité d'agir, car détruire des œufs femelles qu'elles ne peuvent pas remplacer serait catastrophique pour la colonie.

Lorsque l'espèce a une reine fécondée par plusieurs mâles, comme l'abeille domestique, la plupart des ouvrières ne sont plus des sœurs mais des demi-sœurs. Dans ce cas il n'y a plus de conflit pour la pro-



Les rats-taupes nus vivent dans des colonies où, comme chez les insectes, il y a une seule femelle reproductrice.

NEIL BROMHAL/SCIENCE PHOTO LIBRARY/CCSAS

duction des mâles. Chaque ouvrière gagnerait toujours à produire tous les mâles, mais elle ne gagnerait plus à ce que les autres ouvrières en produisent. Il en résulte que les ouvrières mangent les œufs produits par d'autres ouvrières, et qu'en conséquence peu d'ouvrières

tentent même de se reproduire dans la mesure où leurs œufs ont peu de chance de survivre. La reine produit alors la quasi-totalité des mâles.

### Conflits mais grand succès évolutif

La forte coopération observée dans les sociétés animales explique leur grand succès évolutif. Mais ces sociétés sont aussi le lieu potentiel de conflits. En effet elles sont composées d'individus génétiquement différents bien qu'apparentés, et qui ont donc des intérêts partiellement divergents. La théorie de la sélection de parentèle permet de déterminer les intérêts communs et divergents des membres d'une colonie, les divers groupes d'intérêt, et de prédire la nature des conflits sociaux. Mais l'expression ou la non-expression des conflits potentiels, et leur résultat éventuel, dépend de facteurs qui déterminent le pouvoir relatif des groupes d'intérêt, tels l'existence ou l'absence de castes morphologiques, la force relative des groupes d'intérêt (nombre d'individus, âge), l'évitement de la consanguinité et la connaissance du sexe des œufs. Dans toutes les espèces sociales, chaque individu cherche à maximiser les bénéfices qu'il tire de la société. Pour ce faire il peut tenter de manipuler le groupe à son avantage, même si c'est au détriment des autres individus. Mais cette manipulation ne peut être trop handicapante pour la société, sinon l'individu manipulateur, qui a besoin de l'aide du groupe, n'obtiendrait aucun bénéfice supplémentaire. Ainsi, coopération et conflits potentiels sont indissociables de la vie en société. ■

### Pas de conflit entre la reine et ses ouvrières

## Degrés de parenté chez les hyménoptères

Les hyménoptères sont haplo-diploïdes : les femelles sont diploïdes ( $2n$  chromosomes), les mâles haploïdes ( $n$  chromosome). Les femelles sont issues d'œufs fécondés et ont deux exemplaires de chaque chromosome, l'un hérité de la mère et l'autre du père. Les mâles sont issus d'œufs vierges et n'ont donc qu'un seul exemplaire de chaque chromosome, hérité de la mère. L'haplo-diploïdie modifie les liens de parenté : les mâles n'ont pas de père et transmettent 100 % de leur patrimoine génétique à leurs filles alors que les femelles en transmettent 50 %. Une ouvrière obtient le même succès reproducteur en élevant des frères et sœurs (génétiquement similaires à 25 % et à 75 %, soit 50 % en moyenne) qu'en élevant

des fils et filles (similarité génétique de 50 %). Il n'y a donc pas de conflit direct entre une ouvrière et ses parents.

Dans les espèces sans castes où les ouvrières peuvent devenir reproductrices, il y a un conflit potentiel entre ouvrières pour hériter du groupe après la mort des parents : une ouvrière qui deviendrait reproductrice élèverait des fils et filles (50 %) tandis qu'en restant ouvrière elle élèverait des neveux et nièces (37,5 %). Le remplacement précoce de la reproductrice serait coûteux pour les ouvrières qui le resteraient car elles échangeraient la production de frères et sœurs pour celle de neveux et nièces.

Il y a aussi un conflit potentiel pour la production des mâles. La reine gagnerait à produire tous les mâles (elle est génétiquement plus proche de ses fils que de ceux des ouvrières, qui ne sont que ses petits-fils – 50 % contre 25 %). De leur côté, chaque ouvrière gagnerait à produire tous les mâles (50 %), ou à défaut à ce que les autres ouvrières produisent des neveux (37,5 %), plutôt que d'élever des frères (25 %). Cet ordre change si la reine est accouplée à plusieurs mâles. La plupart des ouvrières sont alors des demi-sœurs, apparentées à 25 %, et préfèrent alors produire des fils (50 %) ou élever des frères (25 %) plutôt que d'élever les mâles produits par leurs demi-sœurs (12,5 %).

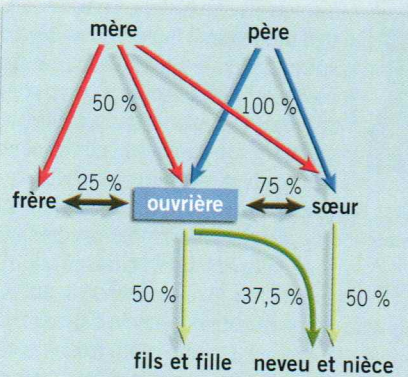


ILLUSTRATION SYLVIE DESSERT

### POUR EN SAVOIR PLUS

« Les Fourmis - Comportement, organisation sociale et évolution », de Luc Passera et Serge Aron (Presses scientifiques du CNRS, 2005)

« Conflict Resolution in Insect Societies », de Francis L. W. Ratnieks, Kevin R. Foster et Tom Wenseleers (in « Annual Review of Entomology », 51:581-608, janvier 2006)