

CHAP. 4 - LES DIVERS TYPES D'INTERACTIONS ENTRE INDIVIDUS ET LA SÉLECTION DE PARENTÈLE

Introduction : les divers types d'interactions

Rappelons que selon la théorie darwinienne de l'évolution, la théorie de la sélection naturelle favorise les organismes qui ont le meilleur succès reproductif (valeur adaptative ou fitness, mesurée par le nombre de descendants fertiles capables de se reproduire à leur tour). On pourrait s'attendre alors que seuls subsistent les individus ayant des comportements égoïstes optimisant leur propre succès reproductif. Pourtant ce n'est pas le cas puisque de très nombreux phénomènes de coopération existent. Hamilton (1964) a considéré que les comportements interactifs ont un coût et un bénéfice sur la fitness à la fois pour l'émetteur et le receveur. Il a présenté un schéma synthétique des types d'interactions en fonction des bilans des coûts et bénéfices pour le donneur et le receveur, et présenté alors sa fameuse théorie de la sélection de parentèle (*Kin selection theory*).

Il distingue ainsi 4 grandes catégories :

- l'altruisme : coûte au donneur au bénéfice du receveur ;
- à l'inverse l'égoïsme qui se fait au détriment du receveur et au bénéfice de l'émetteur ;
- le mutualisme ou coopération où les deux partenaires sont bénéficiaires. Il peut être différé dans le temps et on parle alors d'altruisme réciproque ;
- et enfin la malveillance où les deux acteurs sont perdants (= comportement « dommageable » selon McFarland). Cela peut se traduire par un comportement de type mafia où un individu répond par des représailles à un acte qui lui a coûté.

	Donneur	Receveur
Altruisme (<i>altruism</i>)	--	→ +
Égoïsme (<i>selfishness</i>)	+ →	--
Mutualisme (<i>cooperation</i>)	+ →	+
Malveillance (<i>spite</i>)	-- →	--
Vengeance	-- ←	+ →

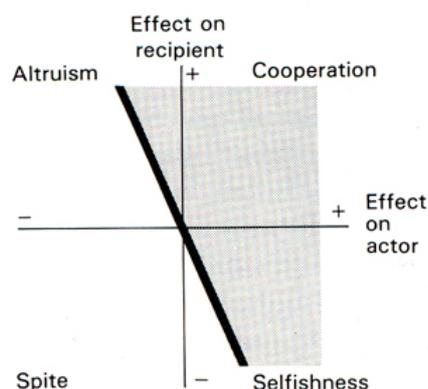
L'égoïsme qualifie certains animaux qui exercent des comportements à l'égard des autres pour les amener à se comporter à leur bénéfice, par exemple des dominants qui agressent des dominés.

- chez les guêpes polistes plusieurs femelles souvent non apparentées s'associent au printemps pour fonder une nouvelle colonie, l'une d'elle devient dominante et menace, agresse, mord constamment les autres. Elle deviendra vite la seule reine pondreuse.
- chez certains primates le chef punit non seulement ses rivaux qui le menacent mais aussi leurs « supporters ». Cela lui permet de maintenir plus facilement son pouvoir.

La malveillance est rare, il n'y a pas d'actes "gratuits".

Quand le donneur répond par des représailles à un acte qui lui a coûté, on parle de vengeance (ou vendetta). La vengeance est rare. On a vu la stratégie mafia des coucous geais. Ce comportement existe aussi chez les primates. Chez le macaque de véritables vendettas apparaissent entre les familles (matrilinéaires) : les parents d'un offensé s'en prennent à un faible du groupe qui a agressé si celui-ci est dominant.

Figure 1. Classification d'Hamilton des comportements interactifs. La région sombre correspond aux actes favorisés par la sélection naturelle pour un acteur et un receveur avec un coefficient de parentèle de $\frac{1}{2}$. L'altruisme est plus difficilement sélectionné que l'égoïsme. D'après BE3, Fig. 11.2, p. 341 [1].



I. L'ALTRUISME ET LA THÉORIE DE LA SÉLECTION DE PARENTÈLE

Sélection de parentèle (Kin selection) : « Mécanisme de sélection basé sur la possession de gènes communs qui amène un individu à favoriser un apparenté en matière de survie ou de reproduction » (Aron & Passera)

Darwin observait déjà que les insectes sociaux font problème dans la théorie de l'évolution dans la mesure où des individus neutres qui ne se reproduisent pas ne peuvent transmettre leurs gènes. Comment se fait donc l'évolution de ces sociétés ? Dans un groupe, comment expliquer qu'un animal meure en protégeant le groupe ? Et pourtant ces comportements sont fréquents. L'idée géniale d'Hamilton (1964) (déjà

proposée par Haldane en 1932, mais reprise par Hamilton avec le succès qu'on lui connaît, voir aussi Maynard-Smith [2]), est de postuler que le succès reproductif d'un gène est le même qu'il soit transmis directement ou par des apparentés. Il imagine alors que la sélection naturelle peut agir aussi sur les individus qui aident leurs apparentés (altruisme) et augmentent donc leur aptitude reproductrice globale (inclusive fitness). En fait l'altruisme est un égoïsme des gènes (Richard Dawkins : « *Le gène égoïste* »).

Altruisme : « comportement qui diminue la valeur adaptative du donneur et augmente celle du receveur » (Aron & Passera).

Le comportement altruiste sera sélectionné si le coût (**c**) subi par le gène altruiste (diminution du succès reproductif de son porteur) est compensé par l'accroissement de sa fréquence via le bénéficiaire de l'acte qui jouit d'un bénéfice (**b**), donc en fonction de la probabilité que ce bénéficiaire soit aussi porteur du gène, mesurée par le coefficient de parenté génétique **r** (*relatedness* ou corrélation génétique = probabilité qu'un gène soit identique chez les deux individus et provenant d'un ancêtre commun) :

Donc si $c/b < r$

Chez les organismes diploïdes, comme chaque parent transmet la moitié de ses gènes à ses descendants, le coefficient de parenté entre parents et enfants ou frères / sœurs est de $\frac{1}{2}$, entre grands-parents et petits enfants de 0,25, entre cousins germains de 0,125. La théorie de Hamilton s'applique à tout gène ou groupe de gènes, les comportements altruistes ne se réduisant évidemment pas à un gène altruiste !

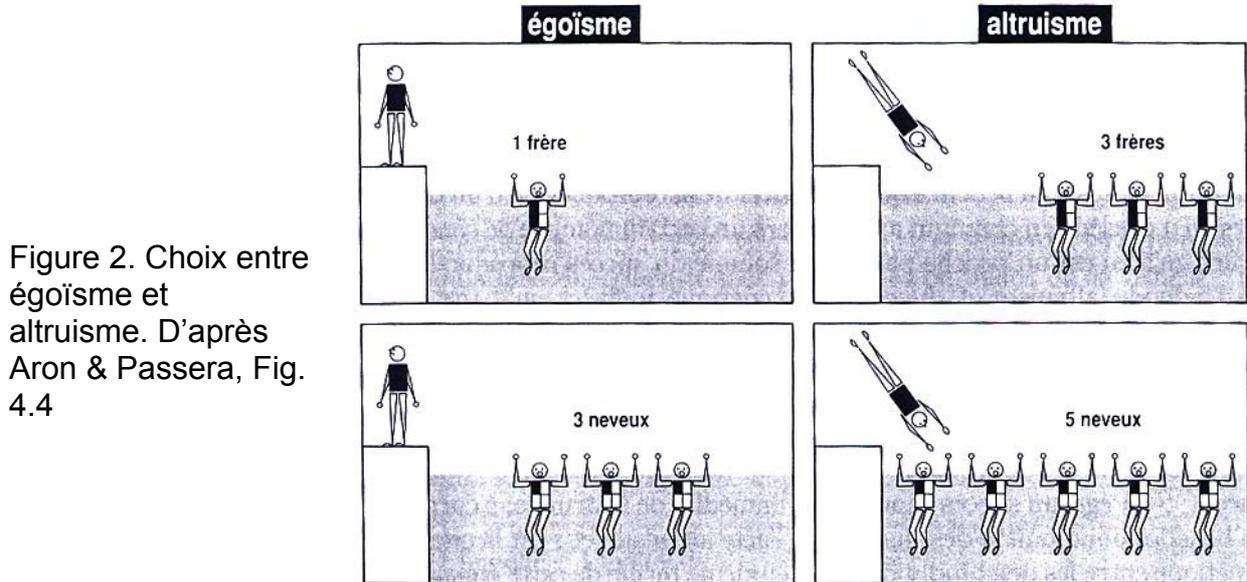


Figure 2. Choix entre égoïsme et altruisme. D'après Aron & Passera, Fig. 4.4

Pour illustrer cette notion, un individu ne se sacrifiera pas pour sauver son frère ($1/1$ n'est pas $< 0,5$) mais pour 3 frères ($1/3 < 0,5$) ou 5 neveux.

La théorie de Hamilton permet de prédire que l'apparition de la coopération et de l'altruisme sera d'autant plus probable que la parenté sera plus forte entre l'altruiste et

son bénéficiaire, mais dès que r est supérieur à zéro, l'altruisme peut évoluer, par exemple lorsque son coût est faible.

L'altruisme s'accompagne de népotisme : privilégier les apparentés (*nepote* = neveu en italien). Le népotisme est peu fréquent, il suppose une discrimination fine des individus selon leur degré de parenté avec tous les risques d'erreur que cela comporte et chez les insectes sociaux, le népotisme n'a pas été véritablement démontré.

1. L'altruisme chez les vertébrés

On signale de nombreux exemples d'altruisme plus ou moins anecdotiques : cétacés soutenant un individu blessé à la surface de l'eau pour l'aider à respirer ; chimpanzés en captivité qui évitent de tirer sur une ficelle qui leur apporte des friandises mais en même temps envoie un choc électrique à un congénère dans une cage voisine qui alors pousse des cris de détresse.

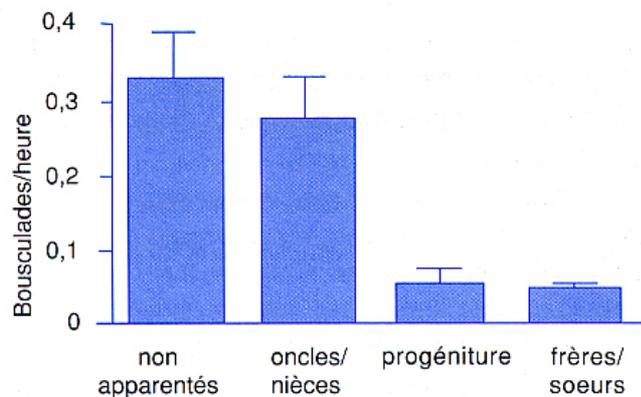
On pouvait s'attendre à trouver du népotisme chez les primates qui ont une connaissance très fine de l'organisation familiale de leur troupe, cela vient d'être montré chez le babouin cynocéphale *Papio cynocephalus* au pied du Kilimandjaro. Chez les primates, le père est apparemment absent dans le comportement parental, mais chez le babouin, les pères très attentionnés vis-à-vis des petits, donnent en cas de bagarre entre les jeunes la préférence à leur descendance et volent au secours de leur enfant. Cela a été vérifié à l'aide d'analyses génétiques. Comment ce népotisme peut-il se manifester ? Probablement par la reconnaissance directe d'une ressemblance physiologique (odeur, apparence). On peut aussi imaginer que les mâles défendent simplement les petits des femelles avec lesquelles ils ont préalablement copulé, mais cela ne semble pas être le cas car le mâle est capable de discriminer entre deux jeunes d'une même femelle [3].

Rat-taupe nu

Le rat-taupe nu (*Heterocephalus glaber*, *naked mole rat*, Éthiopie, Kenya, Somalie, Afr. du Sud – ce ne sont ni des rats ni des taupes, mais une famille à part !) vit en colonies d'une centaine d'individus (40 à 300, moy. 70) dans un réseau de galeries souterraines pouvant aller jusqu'à 2 ou 3 km. Ils mangent des tubercules. Ce sont des poïkilothermes contrairement aux autres mammifères, la température dans leurs galeries est très stable aux alentours de 30°C. Ils sont très adaptés à la vie souterraine : aveugles, glabres. En 1981 on découvre qu'il n'y a qu'une seule femelle reproductrice nourrie par allo-coprophagie – fèces des congénères). Ils forment une même famille avec une reine et un ou à 3 mâles reproducteurs. Tous les autres sont des ouvriers stériles. Ils travaillent collectivement, le premier creuse avec ses incisives et les autres déblaient la terre. Il s'agit d'une adaptation à des conditions écologiques drastiques. Si la nourriture est rare, les rat-taupes pèsent 18 à 28 g et les colonies sont espacées, si la nourriture est abondante, ils pèsent 30 à 40 g avec des colonies rapprochées. Il y a de nombreuses similitudes avec les insectes sociaux : défense contre les serpents par des individus spécialisés, recrutement en cas de découverte d'une source de nourriture avec une phéromone déposée dans la galerie et des vocalisations, odeur coloniale. La reine exerce sa dominance par castration psychique en exerçant en permanence des réprimandes violentes sur ses sujets quand elle n'est pas en période de gestation. Ici les colonies sont formées d'individus très apparentés ($r = 0,81$), ce qui explique que le

« sacrifice » des ouvriers ait été sélectionné en fonction de la théorie de sélection de parentèle. Les individus non apparentés et oncles/nièces sont bousculés beaucoup plus souvent que les proches parents.

Figure 3. Taux horaire de bousculades par la reine en fonction de sa parenté génétique avec les individus agressés chez le rat-taupe nu (Aron & Passera, Fig. 6.24)

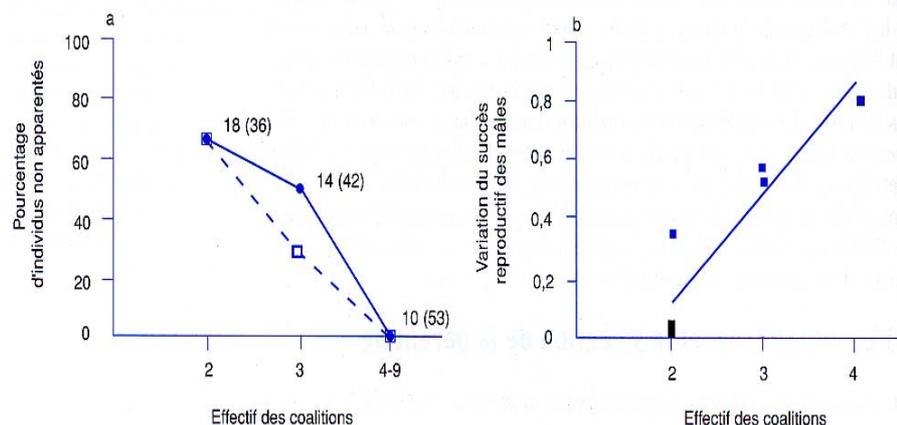


En cas de disparition de la reine des femelles se battent jusqu'à ce que l'une d'elles devienne dominante. On a découvert récemment une forme migrante, des mâles (*dispersers*) plus gros et actifs sexuellement qui partent à l'aventure pour chercher une autre colonie, ce qui permet un peu d'*outbreeding*. Il existe une deuxième espèce de rat-taupe nu en Afrique du Sud, le rat-taupe nu du Damaraland.

Pour plus de détails voir Desor [4].

Lions

Figure 4. Coalitions et succès reproductif chez les lions (a) % de coalitions d'individus non apparentés (en trait plein) et de mâles n'ayant pas de partenaire apparenté. 18= nombre de coalitions étudiées, (36) = nombre total de mâles (Aron & Passera, Fig. 6.20)



On a vu que les groupes de mâles errants sont de taille variable et que la probabilité de conquérir une troupe est plus forte en fonction de la taille du groupe. Or dans ce cas les mâles ne pourront pas tous se reproduire et on a un biais reproductif lié à la taille du groupe (Figure 4b) : la variation du succès reproducteur est de 80% dans les coalitions de 4 mâles. En réalité on constate par analyses d'ADN que plus la coalition de mâles est grande plus les mâles sont apparentés, cela signifie qu'ils acceptent de sacrifier leur

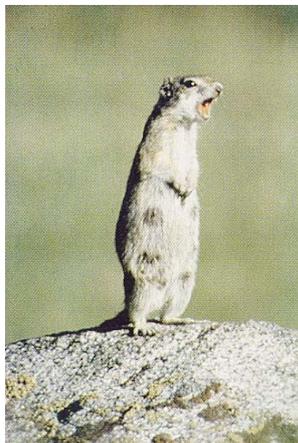
reproduction au bénéfice d'apparentés. Lorsque la coalition est de petite taille (2 mâles par exemple), ils ne sont pas forcément apparentés (dans plus de 60% des cas), dans ce cas c'est du mutualisme, s'ils conquièrent une troupe leurs chances de reproduction sont identiques. Pratiquement toutes les coalitions de 4 mâles ou plus sont constituées d'individus apparentés.

Écureuil de Belding et suricates

Chez l'écureuil de Belding (*Spermophilus beldingi*, *Belding's ground squirrel*) les groupes sont familiaux et formés de femelles apparentées qui cohabitent et coopèrent pour la défense des jeunes, les mâles étant allopatriques dès la puberté. Les femelles sont sédentaires et forment un terrier à proximité du groupe familial alors que les mâles émigrent et évitent leurs frères pour fonder un nouveau terrier. Ce sont les femelles adultes qui émettent les cris d'alarme à l'arrivée d'une belette, d'un blaireau ou d'un coyote. Les mâles sont rarement sentinelles, ce qui peut s'expliquer par le fait qu'ils n'ont pas intérêt à prendre des risques alors qu'ils peuvent se reproduire encore souvent, tandis que les femelles investissent beaucoup dans l'élevage des jeunes et sont plus concernées tentées de prendre des risques (théorie de l'investissement parental). Sherman en 1977 a montré que les sentinelles sont plus souvent tuées que les autres, elles sont donc altruistes. Cela bénéficie à leurs descendants, ce qui s'explique par la sélection de parentèle. D'ailleurs les femelles sont moins souvent sentinelles quand elles ont peu de proches parents à proximité. Cela suggère que la sélection indirecte (de parentèle) est une pression de sélection importante. Parfois des femelles étrangères réussissent à se faire adopter dans un nid, on observe qu'elles crient moins souvent que les femelles natives du nid. Ces données sont en accord avec la sélection de parentèle.

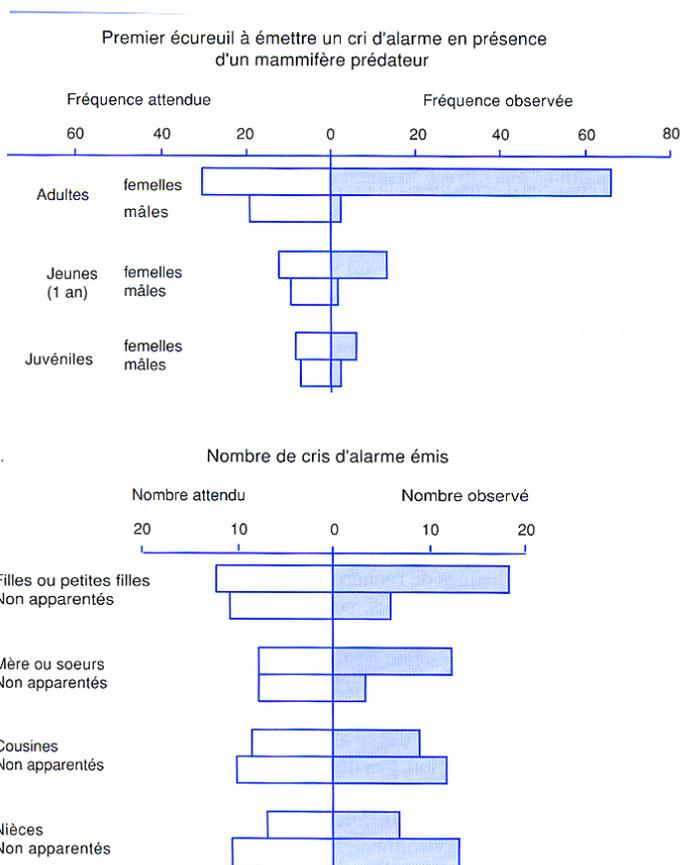
Figure 5 Altruisme chez l'écureuil de Belding.

(a) Fréquence des cris d'alarme émis par le premier écureuil en présence d'un prédateur.



Écureuil de Belding (Alcock, p. 434)

(b) Nombre de cris d'alarme émis par des femelles en fonction de la corrélation génétique des individus à proximité (Aron & Passera Fig. 4.5)



La signification des cris d'alarme des sentinelles.

Chez les suricates d'Afrique australe (*Suricata suricatta*, meerkat, viverridé, sorte de mangouste) vivent dans des terriers dans les plaines désertiques de l'Afrique du Sud ou de l'Angola en groupes de 3 à 30 individus où un couple avec une femelle despotique assure l'essentiel de la reproduction (80%). Une sentinelle surveille les alentours, postée sur une butte, s'appuyant sur sa longue queue qui sert de point d'appui ou une branche d'arbre. Les sentinelles sont moins altruistes, dans ce cas on pensait plutôt à un altruisme réciproque (où chaque acte altruiste peut être rendu plus tard).

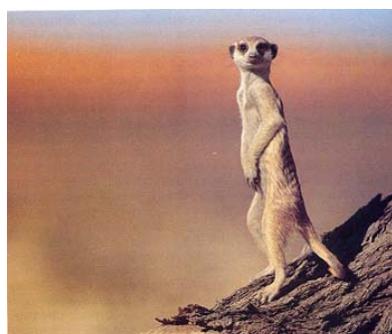


Figure 6. Sentinelle suricate (Alcock p. 430)

Des travaux récents (Clutton-Brock et al. 1999) chez les suricates conduisent à une interprétation différente ! Au Kalahari, après plus de 2 000 heures d'observations il est apparu qu'aucune sentinelle n'a été attaquée ou tuée par un prédateur. Au contraire,

elles ont été les premières à détecter les prédateurs et à se cacher dans les terriers dont elles se tiennent tout près. La probabilité de faire le guet dépend de l'état nutritionnel des individus, les animaux rassasiés sont plus fréquemment observés au poste de garde. Pour Clutton-Brock, le guet est plutôt de nature égoïste (*personal safety hypothesis*) et la sélection de parentèle ou le mutualisme ne permettent pas d'expliquer la surveillance du groupe et l'émission des cris d'alarme. En réalité, les groupes sont très apparentés, si un individu isolé se joint au groupe, il sera souvent relégué au rôle de sentinelle. La sentinelle rend service au groupe des individus apparentés.

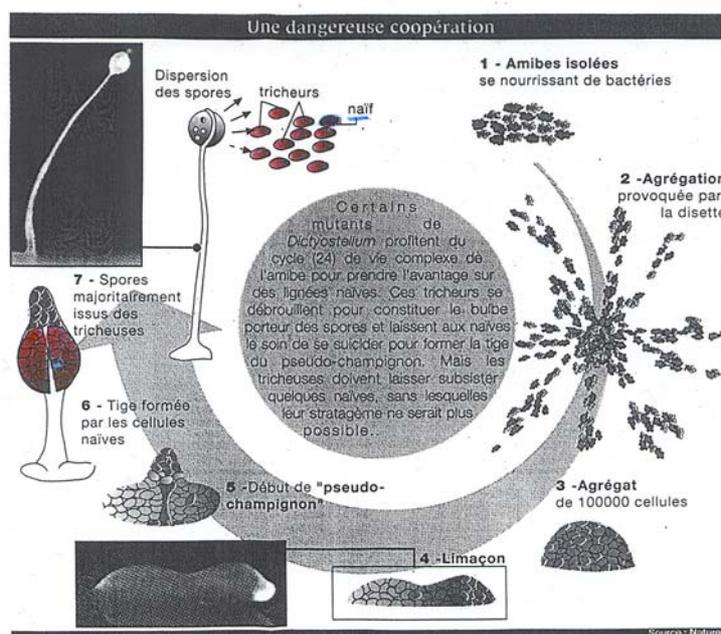
Poule de Tasmanie

La poule de Tasmanie (*Tribonyx mortierii*) est souvent polygame (voir stratégies de reproduction). Dans ce cas de polygamie, les mâles sont souvent deux frères et tous deux participent à l'élevage des jeunes. Un des mâles est dominant mais laisse l'autre se reproduire. On peut pronostiquer dans quelles conditions ce phénomène va apparaître : si les animaux sont frères, dès la deuxième année de reproduction, leur succès reproductif sera supérieur à celui d'un couple. Si les mâles ne sont pas apparentés, leur coopération n'est pas rentable pour le dominant, sauf s'il s'agit d'une femelle inexpérimentée à sa première saison de reproduction. C'est ce qui a été vérifié.

2. L'altruisme cellulaire

a. Les amibes « sociales »

Figure 7. Cycle des amibes *Dictyostelium discoideum*. (Le Monde)



Les amibes *Dictyostelium*, s'agrègent pour former une limace en cas de disette, et produire un champignon avec un pédicelle et une boule sporifère. Les cellules de la tige sont altruistes car elles ne se reproduisent pas. On est dans une situation optimale de sélection de parentèle car toutes les cellules d'une même limace sont identiques ($r = 1$). Il arrive que deux souches s'unissent pour former une même limace, dans ce cas les cellules vont entrer en compétition pour les places dans la fructification. Certaines vont arriver à occuper les meilleures places au détriment d'autres qui seront reléguées dans la tige et ne sporuleront pas. Les premières sont qualifiées de tricheurs, et les autres de naïfs.

b. L'altruisme des spermatozoïdes

Chez le mulot (*Apodemus sylvaticus*), on observe des « trains » de spermatozoïdes qui s'agrègent par centaines ou milliers, ce qui augmente leur mobilité par rapport à un spermatozoïde seul. Le groupe dure de 30 à 90 minutes. La plupart des spermatozoïdes du groupe développent une réaction de perte d'acrosome prématurée, ils sont altruistes car ils aident leurs « frères », mais compromettent leur propre aptitude à fertiliser. Une telle coopération est unique chez les mammifères [5].

3. Insectes sociaux

L'altruisme vrai est très développé chez les insectes sociaux en raison de l'asymétrie des coefficients de parenté liée à l'haplo-diploïdisme. Une femelle partage $\frac{3}{4}$ de ses gènes avec ses sœurs : tous ceux du père et la moitié de ceux de la mère. Elle partage $\frac{1}{2}$ de ses gènes avec les descendants qu'elle pourrait produire. Selon la théorie de sélection de parentèle, on est dans une situation optimale pour sélectionner l'altruisme : les

ouvrières ont intérêt à abandonner leur propre descendance pour élever leurs sœurs. On a toutes les conditions pour prédisposer à une organisation sociale avec des ouvrières stériles élevant leurs sœurs. Ceci n'est valable que dans les conditions optimales : monogynie et monoandrie. Le cas des termites est plus complexe car ils sont diploïdes. Chez les abeilles, la reine s'accouple de nombreuses fois au cours de son vol nuptial (polyandrie en moyenne 10 à 12 fois avec un maximum de 20) : dans ce cas le coefficient de parentèle décroît avec le nombre d'accouplements (

Figure 9) pour atteindre 0,25, ce qui correspond à des demi-sœurs. Cela a été vérifié dans les ruches où les analyses génétiques donnent $r = 0,28$ à $0,33$, c'est-à-dire une dizaine d'accouplements.

Figure 8. Les coefficients de parenté chez les insectes sociaux (Aron & Passera Fig. 5.2)

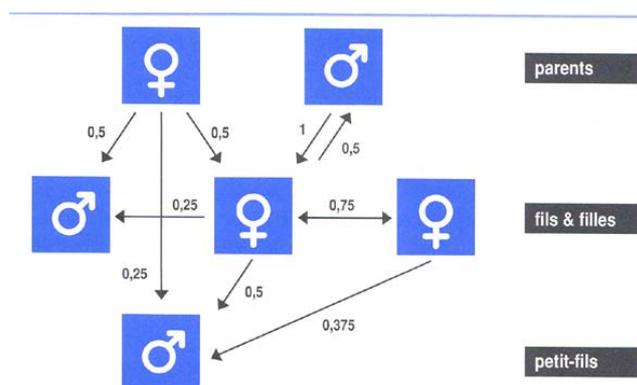
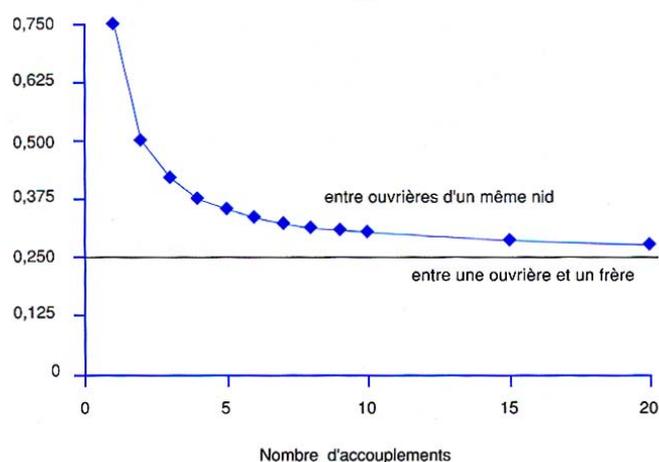


Figure 9. Effets du nombre d'accouplements sur la parenté génétique entre ouvrières d'hyménoptères (Aron & Passera Fig. 5.3)

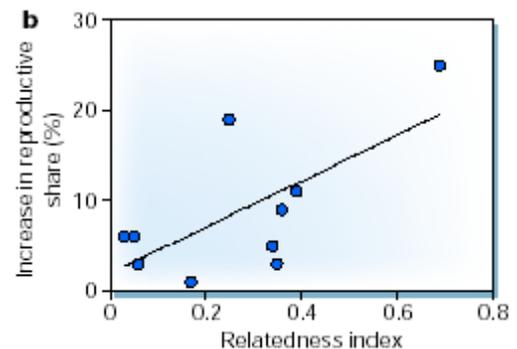


L'altruisme des insectes sociaux est fascinant : sacrifice avec armes kamikazes comme

l'aiguillon bardé détachable des ouvrières d'abeilles (pas la reine qui n'utilise son aiguillon que pour tuer les nouvelles reines), ou l'abdomen explosif pour la défense de la colonie (soldats de termites, quelques fourmis).

Le népotisme semble rare chez les insectes sociaux. Chez l'abeille, il est théoriquement possible, les ouvrières se différencient par les hydrocarbures cuticulaires (Arnold). Chez les fourmis polygynes *Formica fusca* les ouvrières favorisent l'élevage du couvain apparenté, ce qui est une manifestation de népotisme [6].

Figure 10. Népotisme chez la fourmi *Formica fusca*.



Chez les insectes parthénogénétiques, on peut s'attendre à voir apparaître la socialité avec altruisme puisque l'on a des clones avec $r = 1$, situation maximale pour favoriser l'altruisme. C'est le cas de certains pucerons où existe une caste de soldats stériles et altruistes qui défendent la colonie. En réalité, ces cas sont rares. Pourquoi tous les pucerons ne sont-ils pas sociaux ? Pour Hamilton, les clones sont des cul de sac évolutifs, trop fragiles à cause du manque de diversité génétique qui entraîne une très forte sensibilité aux infections et parasites.

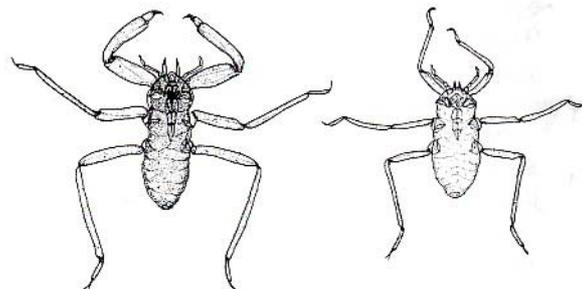


Figure 11. Pucerons sociaux avec soldats défensifs (dessin de gauche) (Alcock p. 450)

II. MUTUALISME

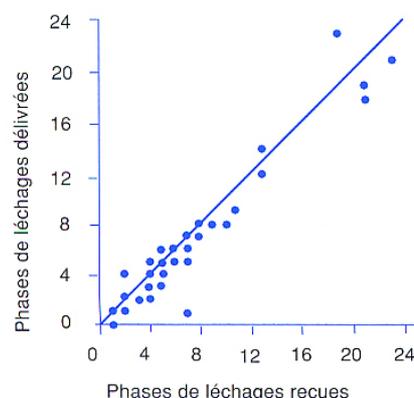
Le mutualisme correspond à une réciprocité dans les échanges. Il s'exerce en absence de relation de parenté.

a. Les léchages réciproques chez les impalas (*Aepyceros melampus*)

Les allogroomings sont très fréquents chez les mammifères.

Le toilettage est initié par le toiletteur et il y a échanges de 3 ou 4 séquences. Les avantages pour le receveur sont liés à la diminution du nombre de tiques enlevés lors du toilettage (ces tiques altèrent la santé de l'animal), le coût pour le donneur étant une perte d'électrolytes par la salive, une baisse de vigilance et un arrêt de l'alimentation. On observe alors une réciprocité absolue pour chaque sexe avec une corrélation parfaite. La pression de sélection est très forte pour la réciprocité. D'ailleurs, dès qu'un individu ne répond pas de manière réciproque, l'acteur s'arrête. Il n'y a pas besoin que les individus soient parents.

Figure 12. Allogrooming réciproque entre femelles chez les impalas. La même courbe est obtenue pour les léchages entre mâles. (Aron & Passera, Fig. 6.17, p. 217).



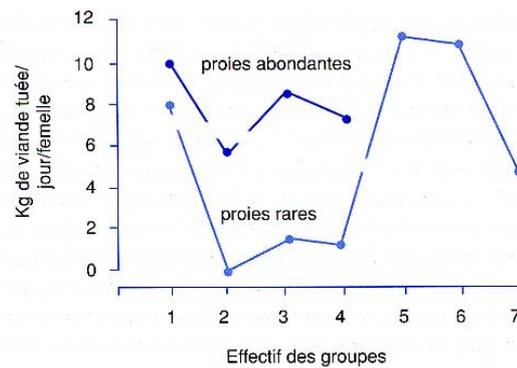
b. La chasse coopérative chez les carnivores sociaux

Elle existe chez les Félidés (lions), les Canidés (loups, lycaons) et Hyénidés (hyènes tachetées). Elle permet la capture de proies 10 fois plus lourdes et potentiellement dangereuses que la chasse solitaire et d'augmenter la probabilité de réussite de la chasse. Cela permet aussi de laisser les petits à la tanière avec quelques gardiens (crèches). Ces comportements coopératifs peuvent apparaître indépendamment des liens de parentèle.

Les lycaons (*Lycaon pictus* d'Afrique) vivent en meutes de 10 adultes environ. La chasse se fait par dispersion du troupeau cible et focalisation sur un individu. Une étude des coûts et bénéfices montre un optimum théorique de meutes de 12 à 14 individus, ce qui est proche de la taille des meutes naturelles. D'autres facteurs écologiques interviennent sans doute pour expliquer la taille des meutes.

Les lionnes chassent aussi en groupes, mais le bénéfice est différent selon que les proies sont abondantes ou rares. Lorsque les proies sont abondantes, il n'y a pas d'effet de la taille du groupe. Si les proies sont rares, la situation est différente : les femelles en groupes de 2 à 4 individus sont peu efficaces, il faut une femelle seule ou des groupes plus nombreux de 5 à 7 individus.

Figure 13. Succès de la chasse en fonction du nombre de femelles participantes chez les lions (Aron & Passera Fig. 6.19)



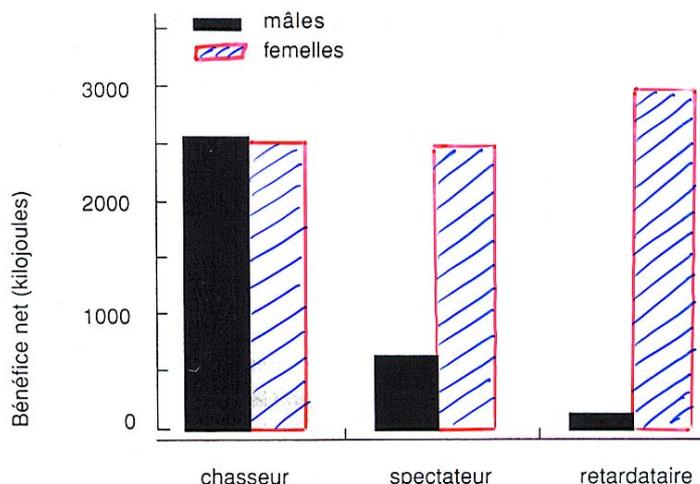
c. La chasse coopérative chez les buses de Harris

Cet oiseau forme des groupes de chasse de 2 à 6 individus. On a pu mesurer un bénéfice direct des groupes de chasse sur le nombre de descendants. Mais ces groupes sont souvent apparentés, ce qui entraîne un bénéfice indirect.

d. La chasse coopérative chez les chimpanzés

Les chimpanzés sont surtout végétariens, mais organisent parfois des parties de chasse, par exemple sur des colobes bais (*Colobius badius* - petits singes arboricoles de 5 à 10 kg). On a réalisé un modèle mathématique en prenant en compte le gain énergétique de la coopération, et les coûts associés (énergie dépensée, risques de blessures, existence de tricheurs spectateurs qui participent ou essaient de participer à la consommation sans participer à la chasse). En forêt de Taï en Côte d'Ivoire, 95% des chasses sont collectives, mais on observe une collaboration effective dans seulement deux tiers des cas. L'efficacité est maximale à partir de 5 individus. Les tricheurs mâles ne sont pas acceptés dans le partage du butin, alors que les femelles sont tolérées. Elles participent très rarement à la chasse à cause des risques de laisser tomber un jeune. La chasse en groupe est ici un ESS.

Figure 14.
Bénéfice net des
mâles et des
fémmelles de
chimpanzés en
forêt de Taï lors
des captures de
colobes (Aron &
Passera Fig. 7.12)



En forêt de Gombe, seulement 12% des chasses sont collectives car le succès des chasses solitaires est très élevé. Il n'y a pas de limitation de l'accès à la proie envers les tricheurs. Dans cette région, il n'y a pas de pression de sélection qui favorise la chasse en groupe.

La sélection de parentèle joue-t-elle dans le cas de la chasse des chimpanzés ? Les femelles quittent le groupe, les mâles qui restent sont donc très apparentés. Les avantages du mutualisme dans la chasse collective sont donc renforcés par la parentèle.

e. La fondation coopérative chez les fourmis

Il est fréquent d'observer chez les fourmis des associations de reines non apparentées et sans hiérarchie pour former une nouvelle colonie. Ces groupes sont plus efficaces dans la compétition avec les autres fondatrices voisines et dans l'élevage du couvain. C'est le cas de la fourmi moissonneuse *Messor pergandei* où les jeunes colonies font des raids pour voler le couvain des fondations voisines qui sont alors condamnées (Rissing et Pollock 1991).

La coopération est fréquente chez les mammifères et les oiseaux où les jeunes restent au nid pour aider à la reproduction (*helpers*) comme on va le voir.

III. LES AIDES À LA REPRODUCTION OU ASSISTANTS (HELPERS)

Les helpers aident à la reproduction et repoussent leur propre reproduction au bénéfice du groupe. On en connaît de très nombreux cas : mangoustes, singes tamarins, hyènes, oiseaux (plus de 100 espèces d'oiseaux). Si on enlève expérimentalement les helpers du groupe, le taux reproducteur baisse, comme cela a été montré chez plusieurs espèces : le chacal argenté qui vit en brousse), le guépier à front blanc et le pic à cocarde rouge. Contrairement au chacal argenté, la présence de helpers est inefficace chez le chacal

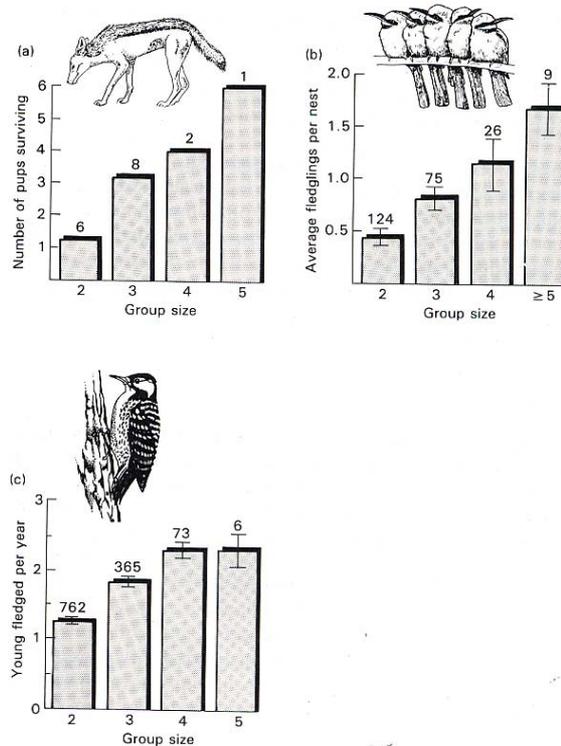
doré qui vit en savane, à cause des orages violents qui inondent les terriers, il vaut mieux tenter sa chance tout seul, les risques de mourir noyé sont plus importants si la taille du groupe croît.

Figure 15. Corrélation entre taille du groupe (avec helpers) et survie des jeunes chez le chacal argenté (a), le guêpier à front blanc (b) et pic à cocarde rouge (c) (BE3, Fig. 10.2)

Guêpier à front blanc



Pic à cocarde rouge)

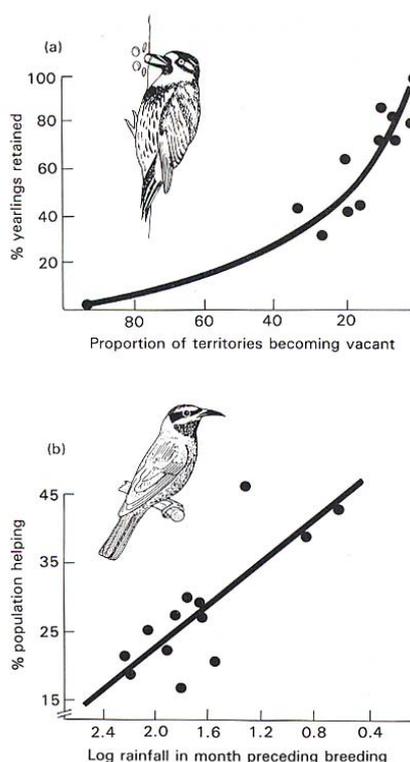


Pourquoi les helpers hypothèquent leur reproduction et ne se reproduisent-ils pas indépendamment tout de suite ?

1. Hypothèse des contraintes écologiques.

L'hypothèse la plus généralement admise est la limitation territoriale, l'habitat étant saturé, il devient impossible de trouver de nouveaux habitats pour nicher seul. La seule stratégie possible est d'attendre son tour. La dispersion des jeunes devient très coûteuse car les territoires vacants sont d'une qualité incertaine alors qu'attendre permet d'occuper une niche déjà connue.

Figure 16. Proportion de jeunes de l'année retenus au nid comme aides en fonction (a) de la rareté des territoires vacants chez le pic des glands et (b) en fonction de la pluviométrie durant le mois qui a précédé l'élevage des jeunes chez le guêpier à front blanc (BE3, Fig. 10.6)



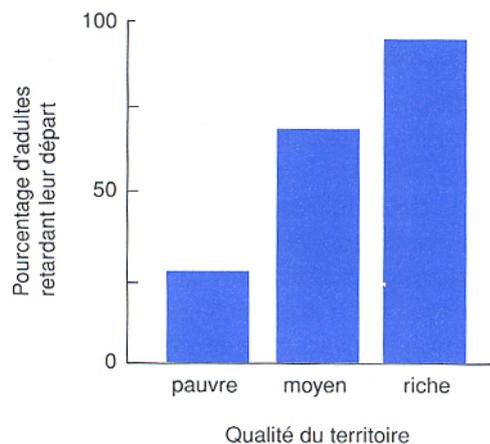
Chez le pic des glands (*Acorn woodpecker, Melanerpes formicivorus*) Emlen (1984) [7] a observé des groupes comprenant jusqu'à 12 oiseaux nichant en commun dans un tronc, défendant âprement en commun leur territoire. On y trouve un système de polygynandrie, avec parfois 4 mâles et 3 femelles dans un même nid. À la fin de l'été ils creusent des petits trous dans les troncs d'arbre, les poteaux et les barrières en bois pour y cacher un gland pour l'hiver. Des quantités considérables de glands peuvent ainsi être cachées : jusqu'à 30 000 trous pour un groupe. Le helping est lié au nombre des territoires vacants. Chez le guêpier à front blanc il est lié à l'intensité des pluies qui ont précédé la couvaison donc à la quantité de nourriture disponible pour les jeunes.

Fauvette des Seychelles (*Acrocephalus sechellensis – Seychelle warbler*) : elle vit sur les îles des Seychelles uniquement. La dispersion est fortement limitée par le nombre de territoires vacants. Komdeur (1992) a retiré des couples pour créer artificiellement des territoires vacants. Il a observé que la migration dépend de la qualité des territoires occupés par le nid : les assistants issus de nids établis sur des territoires de bonne qualité préfèrent rester au nid plutôt que d'aller sur un territoire moins bon.

Figure 17. Migration et territoire chez la fauvette des Seychelles (Aron & Passera Fig. 6.8)



Photo G. Gerra & S. Somazzi, Nature Science update du 10 avril 2003 (<http://www.nature.com/nsu/030407/030407-8.html>)



Quels sont les avantages pour le helper ?

- il accroît sa survie ;
- il accroît ainsi sa probabilité d'être à son tour reproducteur ;
- il accroît sa probabilité d'hériter le territoire ;
- l'expérience qu'il a acquise favorisera son comportement de soins aux jeunes plus tard.

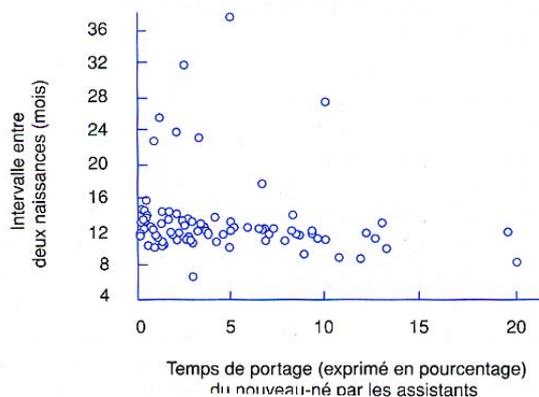
2. La contrainte des soins aux jeunes : le cas des primates

Contrairement à ce qui se passe chez d'autres mammifères et oiseaux, chez les primates les contraintes écologiques sont secondaires. Ce sont plutôt les soins aux jeunes comme le transport, les problèmes liés à la confrontation avec les bandes rivales, qui imposent des contraintes. Dans ce cas, les assistants sont des juvéniles non matures sexuellement.

Singe vert ou vervet (*Cercopithecus aethiopa*) (Fairbanks 1990). Les jeunes sont souvent portés par des assistants où ils peuvent passer plus de 10% de leur temps au cours des deux premiers mois. L'aide des assistants réduit la mortalité infantile. Les assistants sont surtout des femelles juvéniles (près de 90% des cas). Le comportement d'assistance permet de raccourcir le temps entre deux naissances : les mères libérées des activités de soins peuvent se reproduire plus rapidement (

Figure 18). Cette corrélation est cependant peu marquée !

Figure 18. Intervalle entre naissances et temps de portage chez le singe vert (Aron & Passera Fig. 7.13)



Coût du helping : les femelles assistantes sont plus souvent agressées, elles passent moins de temps à d'autres activités sociales.

Bénéfices : ils doivent compenser les coûts. Les assistantes juvéniles acquièrent une expérience dans l'élevage des jeunes. Les femelles inexpérimentées ont un taux de survie des jeunes de 44% seulement, alors que les femelles qui ont été assistantes obtiennent 100%. Par ailleurs les assistantes aident plutôt leurs frères et sœurs, donc le coût est diminué par le bénéfice indirect lié à la sélection de parentèle.

On retrouve la même chose chez les tamarins.

3. Helping et coefficient de parentèle

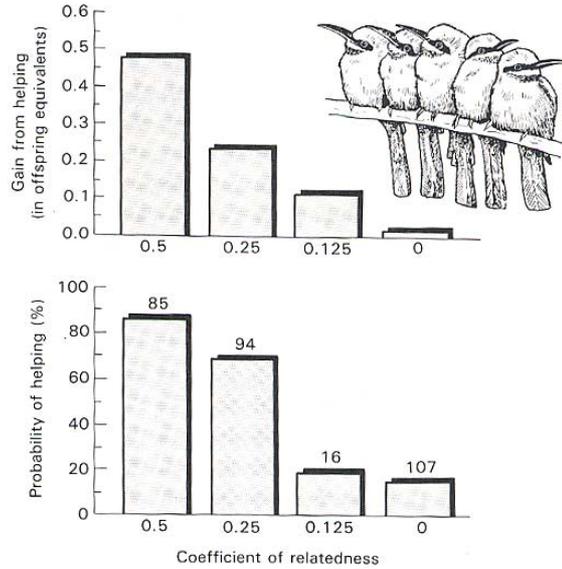
On a souvent considéré que le helping était favorisé par un coefficient de parentèle élevé entre les membres du groupe, par exemple si l'on a des frères ou sœurs. Dans ce cas il faut rajouter au bénéfice direct du helping le bénéfice indirect selon la théorie de la sélection de parentèle.

C'est ce qui a été observé chez le guêpier à front blanc : la probabilité de trouver des helpers passe de 20% dans les groupes non apparentés à 70 - 80% dans les groupes de frères - sœurs ($r = 0,5$) ou cousins / demi-frères ($r = 0,125$). On a les mêmes données dans le cas du geai de Floride (Aron & Passera Fig. 4.6).

Cette théorie classique n'explique pas tout dans la mesure où l'on connaît de nombreux cas de helping sans parentèle. Par exemple, le helping dans le cas du pic des glands est considéré comme coopératif plutôt qu'altruiste car le couple est bénéficiaire mais le helper aussi.

Figure 19. Relations entre parentèle et probabilité de helping chez le guêpier à front blanc

(a) gain indirect : nombre de descendants supplémentaires à la suite de l'aide
(b) probabilité de helping
(BE3 Fig. 10.8)



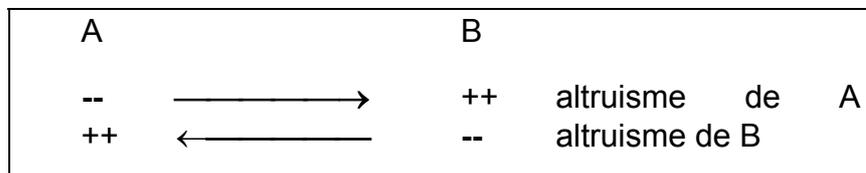
Helping chez les poissons à comportement parental

Chez les cichlidés du lac Tanganyika les jeunes restent sur le territoire des parents même à maturité. Dans ce cas on invoque à la fois le mutualisme, la sélection de parentèle et l'altruisme réciproque ! (AP p. 188)

IV. L'ALTRUISME RÉCIPROQUE (RÉCIPROCITÉ)

Réciprocité : « aide apportée par un bénéficiaire non apparenté et rendue par celui-ci ultérieurement » (Aron & Passera)

Selon Trivers (1971) les rôles d'altruiste et celui de bénéficiaire peuvent se trouver inversés dans le temps, ce qui permet à l'altruiste d'avoir le retour de son coût. Ce système peut parfaitement évoluer dans les groupes non apparentés génétiquement.



Exemples :

Moqueur vert d'Afrique orientale (*Pheniculus purpureus*, sorte d'étourneau à long bec rouge) : il forme des bandes comportant jusqu'à 16 individus, mais il n'y a qu'un seul couple reproducteur. Au Kenya, on a observé qu'ils dorment la nuit dans des cavités de troncs d'acacias. Les aides reproducteurs ne sont en général pas apparentés au couple reproducteur. De nombreux animaux changent de territoire au moins une fois dans leur vie. C'est le principe de réciprocité qui semble jouer ici : quand un jeune aide adulte émigre vers un autre territoire, il est généralement accompagné de plusieurs jeunes,

cela lui permet d'obtenir le remboursement de sa dette : ce qu'il a investi en restant au nid lui est rendu par l'aide apportée par les jeunes qui le suivent [8].



Figure 20. Moqueur vert.

Vervets : les vervets sollicitent l'aide des autres à l'aide de trois cris spécifiques pour un prédateur donné (serpent, aigle ou léopard). Expérimentalement les cris de divers singes ont été émis dans des buissons par un haut-parleur pour voir les réactions des animaux : si les singes situés à proximité sont apparentés avec celui qui émet le cri émis, ils réagissent toujours. S'ils sont non apparentés un singe répond plus volontiers si auparavant il avait eu un épouillage mutuel ou un autre comportement affiliatif avec l'émetteur (Seyfarth et Cheney, Nature 308, 541-2,1984). La nécessité de se tenir au courant des dettes réciproques serait un élément du développement de l'intelligence. Les toilettes réciproques sont très fréquents chez les primates et supposent une réciprocité. Cela a été vérifié chez les vervets : le bénéficiaire du toilettage rend ultérieurement le toilettage.



Figure 21. Réciprocité chez les vervets (Alcock p. 431)

Babouin de l'olivier (*Papio anubis*, olive baboon de Tanzanie, Packer C. 1977). Les jeunes mâles quittent la troupe, ce qui évite la consanguinité, et les mâles d'une troupe ayant des origines diverses sont très peu apparentés. Packer a montré qu'un mâle aura d'autant plus de chance de s'intégrer dans une troupe et de s'accoupler qu'il est aidé par un autre qui monte la garde et empêche les concurrents de s'interposer, y compris en se battant avec eux. Ce système peut être sélectionné s'il y a renvoi de l'ascenseur plus tard.

Il nécessite une reconnaissance individuelle précise pour rendre le service et que les deux individus se rencontrent souvent pour que le retour revienne dans un délai raisonnable, sinon il y a tricherie possible.

Le vampire d'Azara (*Desmodus rotundus*, vampire bat de Costa Rica). Cet animal qui suce le sang de gros mammifères possède 2,5 jours de réserves de sang seulement, il meurt la 3^{ème} nuit de jeûne s'il ne se nourrit pas (voir [9]). Pour éviter les hécatombes en cas de disette, les individus pratiquent le don du sang. Les groupes nichent dans des cavités d'arbres de la forêt tropicale. Ils sont composés de 10 femelles avec leurs petits, ces femelles ne sont pas toujours parentes et d'un mâle dominant accompagné de mâles périphériques ($r = 0.02$ à 0.11 , donc très faible). Les mâles défendent le territoire contre les autres mâles. En général les filles restent et les fils s'en vont.

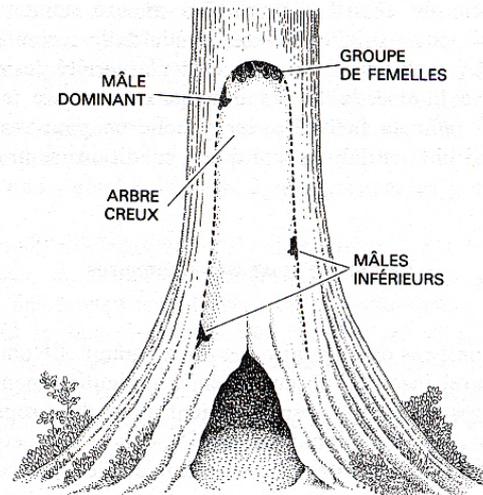
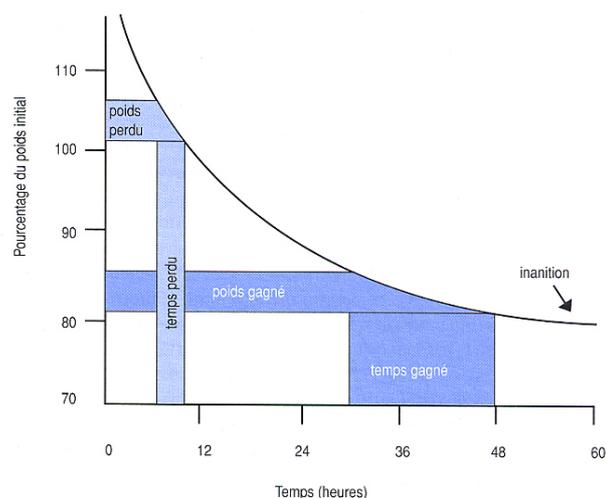


Figure 22. Habitat d'une colonie de vampires d'Azara en forêt costaricaine (Jaisson, Fig. 8.2, p. 242)

Les dons de sang permettent de sauver un congénère. Le don de 5ml de sang se traduit par la perte de 3 heures de réserves (5 à 6% de son autonomie) pour le donneur et le gain de 18 heures de sursis pour le receveur qui dans tous les cas a moins de 24h de réserves, soit un bénéfice de 30% d'autonomie. Les dons sont destinés à 70% aux petits, mais d'autres bénéficiaires existent : soit les apparentés, soit des compagnons de longue date. En absence de dons, la mortalité dans les groupes en période de disette est de 84%, contre 24% avec dons.

Figure 23. Modèle Vampire d'Azara (Aron & Passera, Fig. 4.11)



Chez cette espèce l'altruisme a pu être sélectionné sur la base de la parentèle mais aussi sur la base d'une réciprocité.

L'altruisme réciproque est susceptible de tricherie dans la mesure où des « parasites » peuvent profiter plus qu'ils ne bénéficient au groupe. C'est peut-être pour cette raison qu'il n'y aurait qu'un petit nombre de cas.

V. THÉORIE DES JEUX

La théorie des jeux a été énoncée par J. Maynard Smith en 1982 dans son livre : « *Evolution and Theory of Games* ». Maynard Smith partait de l'observation de nombreux animaux qui sont fortement armés et combattent pour une femelle ou des crabes violonistes (*Uca tangeri*, fiddler crab) pour un terrier, pour lesquels la majorité des rencontres s'achève sans blessures alors qu'ils ont la capacité de se tuer. Quelle peut être la valeur sélective de ces comportements de simulation ? Est-ce que les animaux ne « joueraient » pas ? Le biologiste anglais a eu l'idée de poser le problème en utilisant la théorie des jeux.

a) Le jeu faucon / colombe

Cette théorie permet de rechercher la stratégie optimale dans une situation de compétition. Maynard Smith considère qu'il n'y a que deux tactiques parmi les animaux en compétition :

- la stratégie « *Faucon* » (méchant) qui consiste à se battre jusqu'au bout, c'est-à-dire la victoire ou la mort (ou blessure grave incapacitante) ;
- la stratégie « *Colombe* » (gentil) qui limite les risques et s'échappe avant une blessure.

Il est possible de faire une simulation du jeu en donnant des points à l'issue d'une rencontre :

- blessure grave = -20

- victoire = +10
- longue bataille coûteuse entre 2 colombes = -3

Les diverses rencontres vont se présenter de la manière suivante :

exemple : E = Espérance de gain dans une rencontre d'un faucon envers un autre faucon E(F,F)

- $E(F,F) = \frac{1}{2} (+10) + \frac{1}{2} (-20) = -5$
- $E(F,C) = +10$ (victoire sans combat)
- $E(C,F) = 0$ (perd sans se battre)
- $E(C,C) = \frac{1}{2} (+10) + (-3) = +2$

On pourrait penser que les méchants triomphent toujours, mais de fait une population formée uniquement de faucons ne serait pas viable car l'espérance moyenne de gain est négative, de même une population uniquement de colombes (gain moyen +2). Une stratégie mixte est la seule stratégie stable du point de vue évolutif (ESS), on peut même calculer qu'il faut se comporter dans 60% des cas comme un faucon et 40% comme une colombe pour que le système décrit plus haut soit stable. Il y a deux possibilités pour arriver à cette stratégie mixte : les individus changent de stratégie en fonction de la situation (plasticité comportementale) ou bien les individus ont une stratégie fixée au niveau génétique. [Ex mouche de la bouse, voir Maynard Smith]

Autre exemple : stratégies découvreur ou pique-assiette dans une population d'oiseaux : le découvreur tire sur une ficelle pour ouvrir un tube contenant des graines, le pique-assiette se content d'attendre que les découvreurs aient ouvert les tubes ! Un même individu peut adopter une stratégie variable selon les cas, on parle d'ESS mixtes. L'individu choisit en fonction de la perception des autres mais aussi de l'estimation de son gain propre prévisible.

Stratégie du « bourgeois » (exemple de plasticité comportementale)

La stratégie du bourgeois est liée au territoire : le propriétaire d'un territoire se comporte en faucon et l'intrus en colombe, c'est donc une stratégie mixte.

Exemples

- Babouin *Hamadryas (Papio hamadryas)*. Le mâle est un polygame tyrannique mais qui respecte la propriété.

On peut placer des animaux dans deux enclos avec dans l'un d'eux un mâle A et une femelle, et dans l'autre un mâle B seul. En 1 heure le mâle A établit un lien avec la femelle. Si les deux enclos permettent une observation réciproque le mâle B va pouvoir constater la mise en place du lien entre A et sa femelle. On peut alors lâcher le mâle B dans l'enclos A, le mâle B n'essaie pas de s'approprier la femelle. On peut vérifier que ce comportement de colombe est bien lié à la propriété en inversant la situation un mois plus tard. Les Hamadryas sont des mâles bourgeois qui respectent la propriété.

- Voir le cours de l'UE3 pour d'autres exemples comme le tircis (*Pararge aegeria*, Satyridae).

b. Le dilemme du prisonnier

Ce jeu a été présenté par Robert Axelrod et Hamilton (1981). On pourra voir les livres d'Axelrod « *Donnant – donnant. Théorie du comportement coopératif* » (O. Jacob, 1992)

et « Comment réussir dans un monde d'égoïstes » (Opus, Odile Jacob).

Figure 24

(Science et Vie Junior hors série "La théorie de l'évolution", n° 27, janvier 1997)



Imaginons la situation suivante : deux malfaiteurs complices soupçonnés de vol à main armée sont incarcérés sans possibilité de communiquer entre eux. La justice n'ayant pas suffisamment de preuves sur leur culpabilité essaie de les faire parler en promettant au premier qui parle une libération avec amnistie en cas d'aveux complets, l'autre écopant de 5 ans de prison. Quelle stratégie adopter ? Si tous deux se taisent, ils seront globalement gagnants car en absence d'aveux et de preuves, leur peine sera réduite à un an pour port d'armes ou même ils seront libérés, c'est la coopération. Mais est-ce que l'autre respectera la loi du silence ? Faut-il parier sur la trahison et parler le premier pour avoir la réduction de peine ou le gain maximum, la liberté ? Mais si l'autre avoue aussi les deux auront 3 ans.

Échiquier du jeu du prisonnier. Le joueur 1 joue d'abord, sans savoir ce que va jouer l'autre, il doit parier.

		Joueur 2 avoue oui / non	
		oui	non
Joueur 1 avoue oui / non	oui	J1 = 3 J2 = 3	J1 = 0 J2 = 5
	non	J1 = 5 J2 = 0	J1 = 1 J2 = 1

Ce problème a beaucoup agité les stratégies de la dissuasion nucléaire et les sociologues (attitude face aux délinquants). Si on joue plusieurs fois de suite, on peut mettre en place une stratégie, c'est le dilemme du prisonnier itéré.

Autre présentation. Dans ce jeu purement théorique, chaque joueur se voit attribuer des points

		Joueur 2	
		Coopère (cooperate)	Trahit (cheat)

Joueur 1	Coopère (cooperate)	Récompense (Reward) 1 : R = 3 2 : R = 3	Bonne poire, dupe (Sucker) S = 0 Trahison T = 5
	Trahit (cheat)	1 : Trahison T = 5 2 : Dupe S = 0	Punition P = 1 P = 1

On a donc 4 situations où chaque coup produit un bénéfice plus ou moins fort :

- les deux choisissent de coopérer et obtiennent un gain R de 3
- si le joueur 1 trahit l'autre qui coopère, le gain de 1 est plus grand T = 5 alors que 2 est roulé S = 0 ;
- s'il coopère alors que l'autre le trahit on a le même schéma inversé ;
- enfin si les deux trahissent, ils perdent le bénéfice de leur trahison, mais avec une punition plus faible P = 1.

Il faut que **T > R > P > S**

Cas des animaux : comment agir face à un congénère dont on ne connaît pas les intentions ?

Une stratégie possible est celle du « prêté pour un rendu » ou encore « donnant-donnant » - voir le livre cité plus haut (*TFT Tit for Tat*). Elle comporte deux règles simples :

- au premier coup jouer la confiance en coopérant ;
- ensuite utiliser la même stratégie que le partenaire, ce qui conduit à des conduites punitives ou à la coopération avec l'adversaire qui a changé de tactique (pardon).

Cette stratégie a fait l'objet de très nombreuses simulations sur ordinateur. On peut montrer ainsi qu'elle est stable évolutivement (ESS).

Le premier exemple connu de cette stratégie a été celui de l'hirondelle des arbres (*Tachycineta bicolor*, aux USA) étudiée en 1985. Il existe des populations denses de nids dans les arbres où les couples sont entourés de juvéniles. Ceux-ci sont tolérés car ils montent la garde. Leur intérêt est qu'ils pourront accéder aux sites de nidification l'année suivante. On a montré avec des leurres empaillés que les juvéniles sont tolérés. Cependant ces leurres sont attaqués si on simule une atteinte grave aux petits en l'absence des parents. Il s'agit donc de représailles en réponse à un changement de comportement du partenaire.



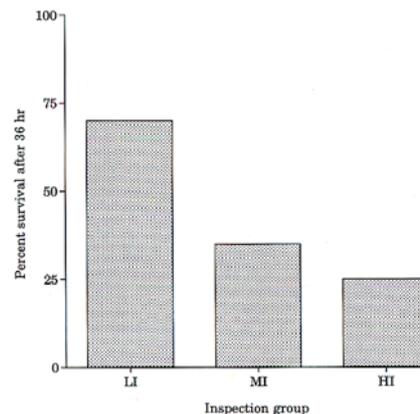
Figure 25. Hirondelle des arbres

Autre exemple : TFT et inspection des prédateurs chez les poissons.

Les guppys (*Poecilia reticulata*) et épinoches (*Gasterosteus aculeatus*) vivent en groupe qui se déplacent en mouvements lents et sinueux (« schools »). Chez de nombreux poissons on peut observer un individu qui s'éloigne du groupe et s'approche d'un prédateur pour tester le danger potentiel (inspection du prédateur). On voit que l'inspection a un coût élevé : le taux de survie des téméraires (HI) est seulement de 25% au bout de 36 heures (

Figure 26).

Figure 26. Taux de survie des guppys après 36 heures en présence d'un prédateur, en fonction de leur tendance à inspecter le prédateur. HI = taux élevé d'inspections, MI = taux moyen et LI = taux faible (Dugatkin 1997, Fig. 3.7 p. 61)



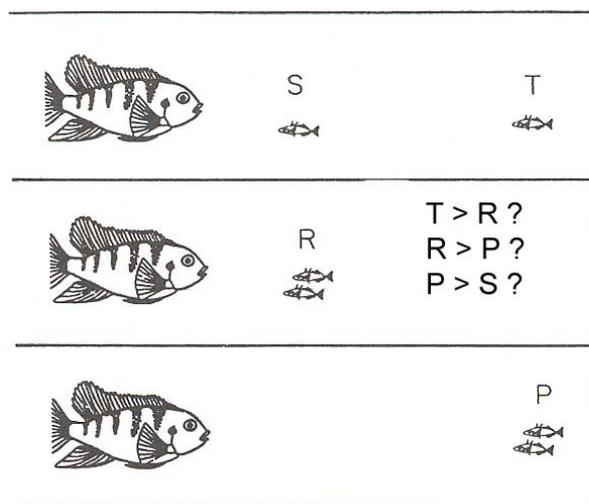
Si on applique le dilemme du prisonnier il y a plusieurs options pour un individu :

- la meilleure option est de rester dans le groupe (T) et observer le partenaire inspecter le prédateur (S), avec $T > S$;
- si les deux restent immobiles ils reçoivent P ;

- ou les deux approchent le prédateur (coopération R).

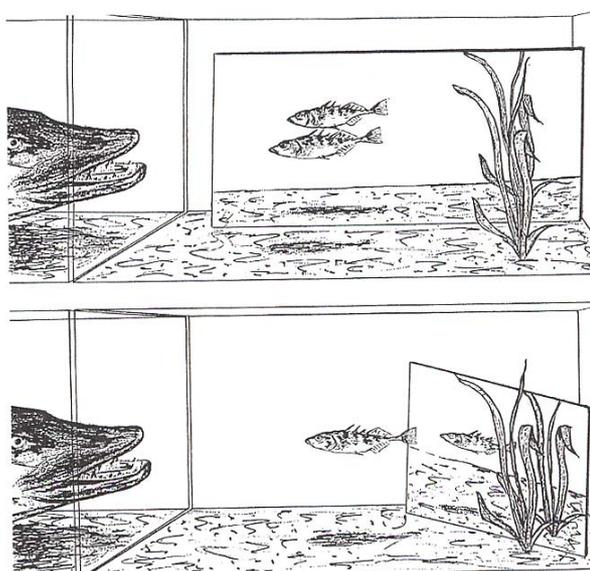
le tout avec $T > R > P > S$.

Figure 27. Inspection d'un prédateur selon le dilemme du prisonnier. Quand un poisson seul inspecte, il est dupe (S Sucker) et son partenaire reçoit le prix de la trahison (T). Quand les deux inspectent, ils reçoivent la récompense de leur coopération (R). Quand aucun n'inspecte, ils reçoivent la punition (P) pour défection mutuelle. (Dugatkin 1997, Fig. 3.8 p. 64)



Observations chez les guppys et épinoches : les inspecteurs utilisent-ils la stratégie TFT ?

Figure 28. En haut, une épinuche observe son image dans le miroir et reste à côté (miroir coopératif). En bas, l'inspecteur voit son image derrière avec un miroir à 32°, image qui disparaît lorsque le poisson s'approche près du prédateur (Dugatkin 1997, Fig. 3.9 p. 66, d'après les travaux de Milinski 1987)



Les belles expériences de Milinski (1987), puis reprises par Dugatkin (1988) sur les guppys ont permis de répondre : les poissons avec un miroir coopératif sont souvent près du prédateur, alors qu'avec le miroir qui induit la trahison, le poisson est plus souvent en retrait loin du prédateur.

Les « inspecteurs » mémorisent l'identité et le comportement de leurs partenaires et

préfèrent s'associer avec des coopérateurs plutôt qu'avec des trompeurs. Ils utilisent aussi le TFT :

- un inspecteur commence à inspecter à peu près en même temps qu'un autre inspecteur ;
- l'inspecteur s'arrête si le partenaire cesse ;
- l'inspecteur pardonne : si le partenaire qui a trompé recommence à inspecter, il recommence aussi.

Les parulines à capuchon (*Hooded warblers, Wilsonia citrini*, une sorte de fauvette) pourraient jouer à ce jeu. Lorsque des animaux territoriaux sont proches, ils connaissent leurs proches voisins envers lesquels ils sont moins agressifs qu'envers des inconnus. Fischer a appelé ce phénomène l'effet « cher ennemi » (« *dear enemy* » [Fisher, 1954 #1258] – voir cours UE3). Cet effet est utile si la réponse du voisin est prédictible ; cela permet aux deux partenaires d'économiser du temps et de l'énergie, c'est alors une forme de coopération. Cette coopération peut être assimilée à un jeu du prisonnier, si le voisin ne joue plus le jeu et essaie d'agrandir son territoire, l'autre va réagir plus fortement selon la stratégie du TFT [Godard, 1993 #1259].

VI. LA RECONNAISSANCE DES APPARENTÉS

Reconnaissance de parentèle (*Kin recognition*) : reconnaissance des apparentés avec traitement différentiel selon le degré d'apparentement des individus conspécifiques

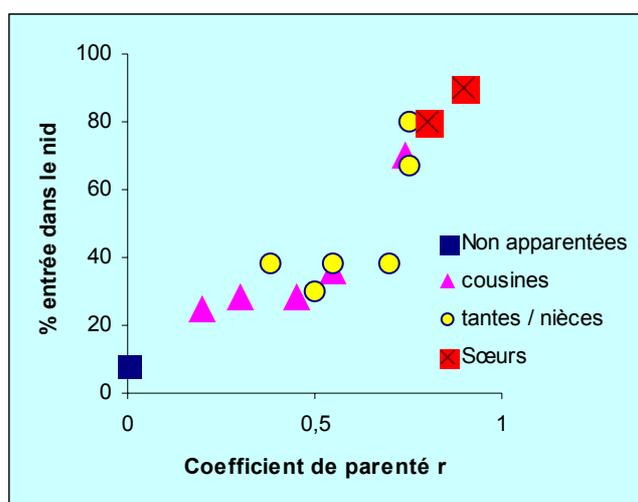
Parentèle = ensemble des parents

La sélection de parentèle ne peut fonctionner que si les individus se reconnaissent, ce qui n'était admis dans les années 60 que pour les relations parents / enfants.

La première démonstration de reconnaissance des apparentés a été réalisée chez une petite abeille d'Amérique du Nord, *Lasioglossum zephyrum*. Elle forme des sociétés de taille modeste, dans des labyrinthes souterrains dont les galeries permettent juste le passage d'un animal. L'entrée du nid est placée sous l'étroite surveillance d'une ouvrière gardienne, qui vérifie l'identité du visiteur en passant la tête par l'ouverture et en le palpant à l'aide de ses antennes. Les occupants légitimes du nid (en principe des sœurs issues de la même mère) sont autorisés à rentrer, les autres (voleurs ou victimes d'une erreur de navigation) sont considérés comme des intrus et sont refoulés. Greenberg en 1979 a obtenu par croisement des individus présentant entre eux 14 degrés d'apparentement possibles depuis des sœurs génétiques ($r = 0.75$) à des individus totalement étrangers ($r = 0$).

L'index de tolérance obtenu en présentant ces différents individus à une gardienne est directement lié au degré de parenté entre la gardienne et l'ouvrière présentée.

Figure 29. Reconnaissance de parentèle chez *Lasioglossum zephyrum* (d'après Greenberg, 1979 ; voir aussi Aron & Passera, Fig 4.8 p. 79)



Depuis ces premiers travaux, on a montré que l'identification des apparentés existe dans l'ensemble du règne animal et végétal, à tous les niveaux d'organisation. C'est ainsi que les pieds d'alouette, le plantain lancéolé poussent plus vite à proximité de pieds frères que de pieds non apparentés [10].

La reconnaissance de parentèle a maintenant été démontrée chez de nombreuses espèces animales : Invertébrés marins (tuniciers), Acariens, Hyménoptères, mais aussi Poissons, Batraciens, Oiseaux et Mammifères.

A- Les mécanismes de la reconnaissance

1) La reconnaissance indirecte : la reconnaissance spatiale

Elle repose sur des signaux environnementaux : les individus apprennent ces signaux et y répondent de manière différentielle. Dans ce cas, le degré de parenté génétique n'est pas le facteur clé de la reconnaissance, car tout individu rencontré dans l'environnement porteur du signal sera considéré comme apparenté, alors qu'un individu rencontré dans un environnement non porteur du signal sera considéré comme un étranger.

Exemple : la mouette

Une jeune mouette placée dans un nid quelconque sera nourrie par les propriétaires du nid comme leurs propres jeunes. Si le poussin est éloigné du nid de ses parents de quelques dizaines de centimètres seulement, il sera considéré comme un intrus et abandonné malgré ses cris de détresse. Dans ce cas, l'environnement associé à la reconnaissance de parentèle s'étend sur quelques centimètres seulement autour du nid.

Autre exemple : le crapaud fouisseur (*Scaphiopus bombifrons*, spadefoot toad) (Pfennig et al. 1993).

Un mécanisme similaire évite les effets néfastes du cannibalisme chez cette espèce. Elle affectionne les mares temporaires des régions arides américaines. Au début, le têtard est omnivore et se nourrit de déchets en tous genres. Il reste alors groupé avec ses frères et sœurs. Occasionnellement, il lui arrive de s'attaquer à une crevette ou un autre têtard. Il change alors de régime alimentaire et devient carnivore. Dans ces conditions, il s'associe plus généralement avec des non apparentés, qu'il mange après les avoir goûtés. De même, il évite soigneusement les endroits de la mare où se trouvent ses apparentés pour ne pas les dévorer ou les relâche sans blessure, tant qu'il n'est pas lui-même affamé.

2- Reconnaissance phénotypique = reconnaissance directe

Ce type de reconnaissance est le mécanisme sans doute le plus rencontré. Il est basé sur l'utilisation de signaux émis par l'individu à identifier. La nature des signaux varie considérablement selon les groupes animaux. Les signaux visuels (primates) ou sonores (grenouilles, oiseaux, certains mammifères) sont largement utilisés, mais les signaux chimiques sont les plus répandus. On distingue trois types de reconnaissance phénotypique (Hepper 1991).

a) Reconnaissance par association ou familiarité

Ce mode de reconnaissance est généralement considéré comme le plus fréquent. Les individus apprennent au cours de leur développement les signaux phénotypiques des congénères les plus familiers ou les plus fréquemment rencontrés dans leur environnement. Ils sont alors traités comme des apparentés. Il y a donc apprentissage d'un modèle de référence, le « patron » ou *template* mémorisé en début de vie. Ce modèle est susceptible d'ajustement si les signaux évoluent en fonction du temps ou avec l'âge.

Exemple : rat

Le raton apprend à reconnaître l'odeur de sa mère et de sa fratrie. Ceci est montré par l'élevage en commun, dès leur naissance, de jeunes rats non apparentés. Ensuite, ils

préfèrent des individus familiers non apparentés à des individus inconnus, apparentés ou non dans un test de labyrinthe (Hepper 1983). Il y a donc eu apprentissage d'un signal de reconnaissance par familiarité. Avec des parfums artificiels, 80% des rats s'orientent vers en labyrinthe en Y vers les congénères ayant la même odeur. Ceci a été montré aussi chez l'écureuil de Belding par des adoptions croisées et des tests de rencontres.

Ce phénomène existe chez les insectes sociaux, c'est la reconnaissance des congénères du même nid ou nestmate recognition. Tous les étrangers sont systématiquement rejetés, on parle de fermeture coloniale. Les individus ont une odeur commune ou odeur coloniale. Les odeurs individuelles sont des lipides très peu volatiles portés par la cuticule, en majorité des hydrocarbures. Ces substances sont partagées entre tous les individus du nid par divers processus comme des échanges trophallactiques, des toilettages interindividuels. On appelle cette odeur commune la « gestalt ».

La jeune fourmi ou la jeune abeille se familiarise à l'émergence à l'odeur de ses congénères. Chez les fourmis, il existe même un apprentissage préimaginal qui peut être modulé à l'émergence. Chez la guêpe cet apprentissage est très rapide : les jeunes guêpes isolées à la naissance pendant quelques heures ne sont pas capables ultérieurement de discriminer parents et non apparentés. Dans ce cas la reconnaissance est basée sur les matériaux du nid (voir plus loin). Chez les fourmis, l'apprentissage des signaux n'est pas dépendant du nid, l'odeur des sœurs suffit. Par la suite elle traitera comme nestmate tout individu ayant à peu près la même odeur. Paradoxalement, chez les insectes sociaux, la sélection de parentèle n'est plus une pression évolutive importante, elle est remplacée par la reconnaissance des nestmates qui a été sélectionnée secondairement. De nombreuses possibilités de tromperie existent (parasites sociaux, myrmécophiles).

Une reconnaissance familiale existe aussi chez le cloporte de Réaumur (*desert isopod*, *Hemilepistus reaumuri*) qui vit dans les déserts et zones semi-arides d'Afrique du Nord. Ils sont herbivores et détritivores. Ils forment des groupes familiaux annuels avec quelques dizaines de jeunes à partir d'un couple monogame dans un terrier de 90 cm de profondeur où l'humidité est constante (92% HR) et la température inférieure à 37°C. Les terriers sont rapprochés, 10 / m². Les groupes sont très fermés avec un visa chimique familial. On observe du cannibalisme envers les jeunes étrangers (voir Jaisson, p. 202 et suiv.).

Figure 30. Fermeture coloniale chez les fourmis tisserandes oecophylles.



Figure 31. Trophallaxie entre deux fourmis.



Figure 32. Hydrocarbures cuticulaires d'une fourmi *Aphaenogaster senilis* par chromatographie en phase gazeuse. Chaque pic correspond à un ou plusieurs hydrocarbures. En abscisse le temps de rétention en minutes, en ordonnées concentration relative de la substance.

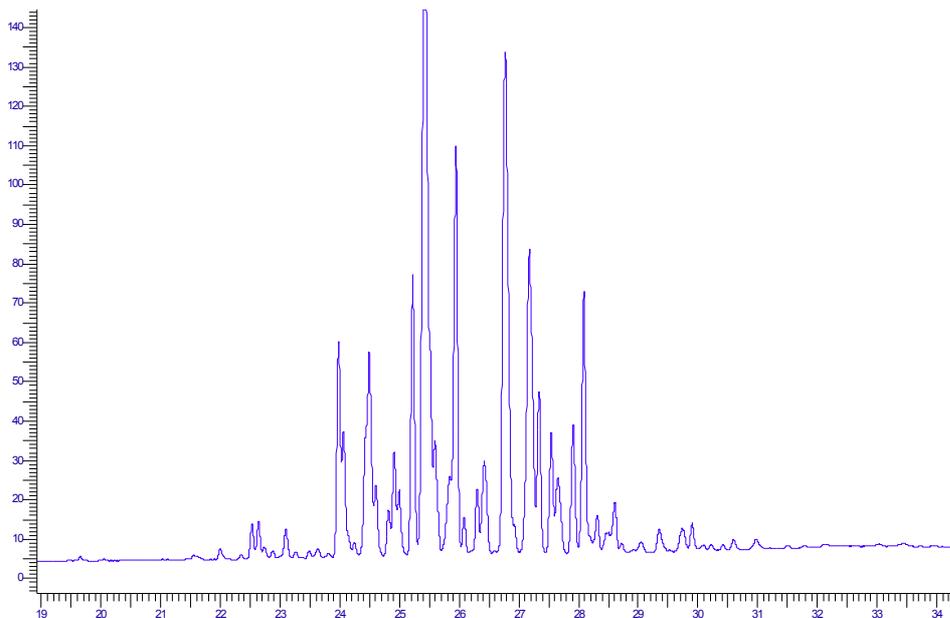


Figure 33. Coléoptère *Atemeles* parasite social d'une fourmi *Formica*, toléré grâce au mimétisme de l'odeur de l'hôte et à des substances attractives pour la fourmi.

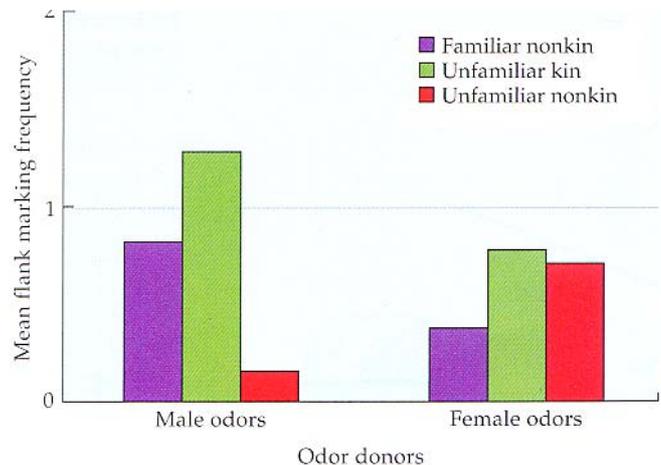


b) Reconnaissance par comparaison des phénotypes (*phenotype matching*)

Les individus apprennent toujours les signaux émanant des conspécifiques et les assimilent à un modèle de référence inné, ou son propre modèle. Quand l'animal rencontre un individu, il compare les signaux émis par celui-ci à ceux qu'il a appris et selon le degré de recouvrement des signaux, il détermine sa corrélation génétique avec l'individu rencontré. Ce mécanisme permet de reconnaître comme apparenté un individu que l'on n'a jamais rencontré, pourvu qu'il soit porteur des signaux de reconnaissance (Holmes et Sherman).

Exemple : un jeune rat confronté à deux congénères inconnus préfère se rapprocher d'un individu inconnu apparenté plutôt que d'un individu non apparenté. Cela a été vérifié chez la grenouille et le hamster doré. Celui-ci marque avec ses glandes annexes latérales. Les femelles réagissent beaucoup plus aux odeurs de mâles, surtout s'ils sont apparentés même non familiers, ce qui témoigne d'une reconnaissance de signaux phénotypiques.

Figure 34. *Phenotype matching* chez le hamster doré. Taux de marquage à l'aide des flancs chez les femelles en fonction de l'odeur de la litière, selon le degré de familiarité et de parenté (Alcock, Fig. 14, p. 89)



c) Reconnaissance allélique : effet « barbe verte » de Dawkins (1976)

Il s'agit d'une forme particulière de *phenotype matching*. Elle est liée à l'émission de signaux d'origine génétique dont la reconnaissance peut être innée : tout porteur des allèles considérés sera reconnu comme apparenté. Les allèles peuvent exprimer un signal phénotypique particulier, comme une odeur ou un caractère physique. La reconnaissance des allèles particuliers à travers la reconnaissance du caractère phénotypique qu'ils expriment a été découverte chez la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*) (Keller et Ross 1998).

Figure 35. Fourmi de feu



Dans cette espèce, il existe des reines vierges avant l'essaimage B/B, des reines Bb et

des reines bb pour l'allèle Gp-9 (phosphoglucomutase). On a déjà vu que seules les reines hétérozygotes Bb survivent et sont tolérées par les ouvrières. Les reines bb meurent prématurément pour des raisons inconnues. Les reines BB fécondées qui rentrent dans un nid après l'essaimage sont sélectivement agressées et tuées par les ouvrières. Les ouvrières Bb sont de plus responsables de la majorité des exécutions. L'allèle considéré Gp-9b est directement responsable de la reconnaissance et vient d'être identifié [11]. Les ouvrières détectent les reines Gp-9BB sur la base de leur plus grande production de phéromone. L'allèle B persiste car il subsiste dans les colonies monogynes et les mâles porteurs viennent féconder les femelles ailées des colonies polygynes.

Chez l'amibe sociale *Dictyostelium discoideum*, le gène csA (protéine d'adhésion) agit aussi comme un gène barbe-verte. Quand des amibes sauvages sont mélangées à des csA-knockout, les sauvages sont plus altruistes et orientent préférentiellement leur altruisme envers les autres de même type [12]. On vient enfin de montrer que les plasmides, qui sont des génomes intra-bactériens extra-chromosomiques qui se transmettent par infection ou lors de la division bactérienne, peuvent aussi se reconnaître par ce procédé. Ils fabriquent des poisons et un antidote à courte vie. Si une cellule se sépare sans le plasmide, elle est privée de l'antidote et succombe au poison. Les gènes de l'antidote et du poison forment un ensemble qui permet au plasmide de se reconnaître, donc c'est un effet barbe verte [13].

3- Reconnaissance directe et indirecte à la fois

En fait, il a été démontré que souvent, les animaux utilisent les deux systèmes de reconnaissance.

Exemple : Hirondelle des rivages (*Riparia riparia, bank swallow*)

Elles nichent en colonies sur des falaises de sable en bordure des rivières. Les petits sont élevés dans une chambre située au bout d'un couloir durant trois semaines. Tous les petits présents dans le nid sont nourris, quel que soit leur degré de parenté. Les parents reconnaissent en fait durant cette période l'emplacement du nid et non les jeunes eux-mêmes (= reconnaissance spatiale indirecte). Ce mécanisme est suffisant dans la mesure où, dans les conditions naturelles, tous les jeunes se trouvant dans le nid font partie de leur progéniture.

Quand les petits commencent à voler, les nichées se mélangent. Malgré tout, les jeunes ne sont nourris que par leurs propres parents. La reconnaissance de parentèle est cette fois basée sur le cri du jeune, reconnu individuellement (= reconnaissance directe) comme chez les manchots dans la nurserie.

4- L'origine des signaux phénotypiques

L'exemple de la fourmi de feu montre une origine génétique. Il s'agit de signaux chimiques qui pourraient avoir été sélectionnés à partir du système immunitaire. Souvent ils proviennent au moins en partie de l'environnement.

- Reconnaissance liée au CMH. Il s'agit du complexe majeur d'histocompatibilité. C'est le système HLA chez l'homme, qui est lié à 3 gènes portés par le chromosome 17, il comporte au moins 50 allèles soit plusieurs milliards de combinaisons.

Les tuniciers botrylles (*Botryllus schlosseri*) sont des organismes primitifs sans cerveau, il s'agit de clones issus de larves planctoniques fixés sur des plantes marines, ils se développent par bourgeonnement. Grosberg et Quinn ont montré que la fusion de deux colonies est possible seulement en cas de parenté génétique, sinon les colonies se repoussent par des substances toxiques liées à des gènes CMH (soi – non soi).

Autre exemple : la souris reconnaît ses proches parents par l'odeur corporelle de l'urine, liée aux gènes CMH. Elles nichent avec des femelles qui ont la même odeur, par exemple des sœurs. Cela augmente la probabilité de survie des descendants mais aussi des neveux et nièces. Elles s'accouplent avec un mâle d'odeur différente.

Les signaux sont donc ici sous dépendance génétique stricte. La probabilité que des étrangers aient les mêmes odeurs est faible à cause de très grande variabilité des systèmes CMH. Ce système se retrouve aussi chez des poissons et l'homme (voir plus loin pour ce dernier).

- Reconnaissance liée à l'alimentation

Acromyrmex octospinosus est une fourmi champignonniste d'Amérique du sud qui fait des ravages dans les monocultures. Elle cultive et se nourrit de champignon (= symbiose) en découpant des feuilles d'essences végétales différentes. Deux colonies nourries avec une nourriture différente sont plus agressives entre elles que deux colonies nourries de la même façon (Jutsum et coll. 1979).

- Reconnaissance liée aux matériaux du nid

Les guêpes, par exemple les *Polistes*, construisent des nids formés d'alvéoles hexagonales de papier pré-mâché. La guêpe fait des nids annuels qui sont souvent visités par des guêpes étrangères qui tentent de temps en temps de voler des larves avec lesquelles elles nourriront leur propre couvain ou des guêpes dont le nid a été détruit. Chaque individu acquiert l'odeur de son nid et la partage avec ses compagnes. L'odeur est dérivée des substances végétales utilisées par la société et de sécrétions émises par les bâtisseuses. Chaque nid utilise du matériel trouvé dans son environnement proche, si bien que chaque nid et chaque société a son odeur propre qui permet la reconnaissance des apparentés. Seules les guêpes parentes seront tolérées. Chez l'abeille la reconnaissance est liée à la cire des rayons.

B - Reconnaissance de parentèle et évitement des infections

Exemple: Salamandre tigre d'Arizona (*Ambystoma tigrinum*). Il existe deux formes de larves : l'une à petite tête, omnivore, mangeant des invertébrés, l'autre à grosse tête, cannibale, qui apparaît en situation de surpeuplement, mais qui évite de manger des apparentés.

Figure 36. Salamandre tigrée cannibale (Alcock, Fig. 18, p. 93)



On a ici probablement à faire à du népotisme, mais ce n'est pas la seule raison. Selon Hamilton, l'évitement d'un apparenté lors du cannibalisme sera sélectionné si $c/b < 1/2$ ($r = 1/2$).

Estimation de c et b :

Les auteurs ont réalisé des expériences avec des groupes de parentèle connue. Si le cannibalisme avait lieu au hasard, un cannibale avait 25% de chances de manger un apparenté : on a considéré que les individus qui discriminent mangent $< 25\%$ d'apparentés, ceux qui ne discriminent pas mangent $\geq 25\%$. La moyenne de congénères apparentés mangés a été de 20%, donc inférieure au hasard ; il y a bien eu discrimination de la parentèle dans ce cas.

Le bénéfice a été estimé par le taux de survie des apparentés après métamorphose ; le coût par le taux de croissance et l'âge de la métamorphose. Le coût de l'évitement du cannibalisme doit s'exprimer par une baisse de la croissance ou de la survie liée à la nécessité de dépenser plus d'énergie pour s'alimenter.

Le bénéfice lié à la discrimination des apparentés est important : les individus qui discriminent ont deux fois plus d'apparentés qui survivent après la métamorphose, ce qui accroît donc leur succès reproductif indirect. Le coût est très faible : aucune différence constatée dans la croissance ou l'âge de la métamorphose.

Bénéfice direct lié aux bactéries pathogènes ? Il existe des populations saines et d'autres infestées par des agents pathogènes. L'hypothèse admise généralement veut que ces agents pathogènes limitent le cannibalisme dans la mesure où ils sont très adaptés à leur hôte. Ainsi, l'infestation a d'autant plus de chances de se faire que le patrimoine génétique de la larve cannibale et de sa proie sont proches, ce qui expliquerait la préférence pour les hétérospécifiques mais aussi pour les conspécifiques non apparentés.

L'évitement des apparentés lié à l'infestation suppose donc que les apparentés soient plus infectieux que les non apparentés. En fait, c'est l'inverse qui a été observé : les non-apparentés ont plus de chances de transmettre des pathogènes que les apparentés. La *kin selection* explique ici la discrimination des apparentés. Comment l'expliquer ? On peut émettre l'hypothèse qu'un apparenté a peut-être moins de chances de porter une maladie à laquelle le cannibale serait sensible et contre laquelle il n'aurait pas encore développé de défenses immunitaires.

C- Reconnaissance de parentèle et choix du partenaire sexuel

1) Théorie de l'hybridation optimale "Optimal outbreeding theory" (Bateson et Shields, 1970)

Il s'agit de la recherche d'un partenaire sexuel qui ne soit ni trop proche (éviter de la consanguinité et inceste) ni trop éloigné (dilution des gènes, perte de caractères favorables).

Ce phénomène a été découvert chez le cygne de Bewick (*Cygnus columbianus bewickii*). Chaque individu peut se différencier par la forme des tâches colorant leur bec. Les petits tendent à ressembler à leurs parents. Devenus adultes ils forment des couples, de préférence avec des partenaires ne ressemblant pas à leurs parents, mais pas trop différents. Ils tendraient donc ainsi à éviter la consanguinité.

La caille japonaise est très sensible à la consanguinité. Bateson a formé des couples entre des jeunes femelles n'ayant pas encore pondu et des individus de degré plus ou moins apparenté : frère familial, cousin au premier degré inconnu, inconnu non apparenté. Puis il a mesuré la durée moyenne mise par la femelle pour pondre son premier œuf. La femelle met significativement moins de temps lorsqu'elle est en couple avec un cousin inconnu. Elle semble donc éviter les accouplements avec des individus génétiquement trop proches ou trop éloignés.

Ce phénomène existerait aussi chez les singes : certaines femelles gorilles présentent en zoo une stérilité apparente. Elles deviennent fertiles lorsqu'on les change de partenaires. On peut penser que leur partenaire était trop proche ou trop loin génétiquement. Cela est important pour faciliter dans les zoos la reproduction d'espèces menacées.

Ce mécanisme permet notamment d'éviter l'inceste. Il a aussi été démontré chez les loups (*Canis lupus*) : la meute est constituée d'un couple reproducteur et de jeunes adolescents qui aident à la chasse et protègent les jeunes. Leur intérêt serait de rester pour prendre la place du couple dominant. En fait, il n'en est rien, car ils préfèrent partir, évitant ainsi l'inceste (cela a été confirmé par les analyses génétiques). Ce n'est pas le cas des rats-taupes nus qui sont très consanguins, mais où des hétérozygotes peuvent exister (on a découvert des mâles migrants et dans ce cas on observe une préférence pour les mâles différents).

Ce phénomène a été retrouvé chez le crapaud *Bufo americanus* (*American toad*)

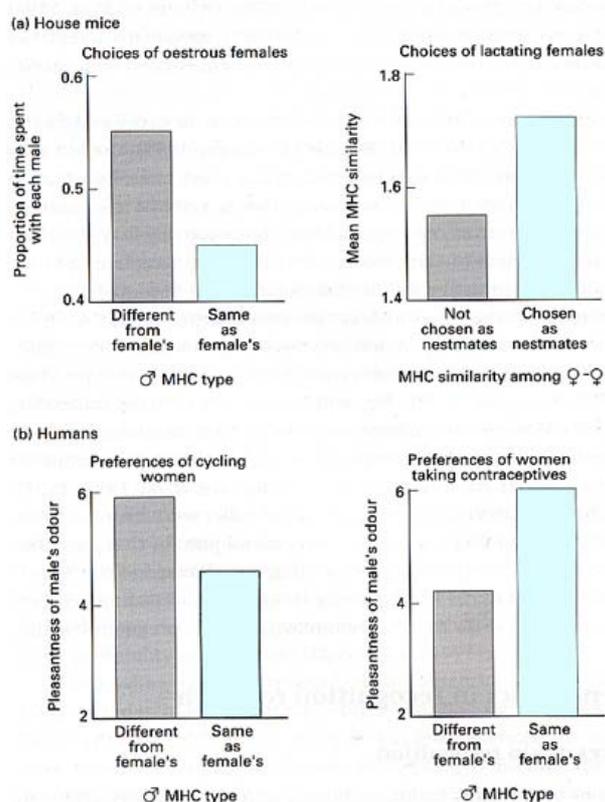
2) Rôle du CMH dans le choix du partenaire sexuel

L'endogamie (accouplement avec un partenaire apparenté) est rare chez les vertébrés. Les femelles (et les mâles) préfèrent s'accoupler avec des étrangers. Ceci est rendu possible par la reconnaissance d'odeurs, déterminées en partie par des gènes du Complexe Majeur d'Histocompatibilité ou CMH qui est responsable d'une odeur particulière.

Exemple :

Figure 37. Système de reconnaissance chez la souris et l'homme en relation avec le CMH. (a) des souris réceptives sexuellement évitent les mâles avec un génotype CMH similaire, alors que les femelles gestantes ou allaitantes sont attirées par des femelles avec un génotype proche avec lesquelles elles forment un nid commun. (b) Des femmes trouvent l'odeur d'hommes avec un génotype différent plus plaisante que l'odeur d'hommes ayant un génotype proche. Si la femme est sous contraceptif oral, elle préfère l'odeur d'hommes ayant un génotype proche.

BE4 ; Fig. 4.6, p. 9



Les préférences sexuelles des souris sont influencées par le génotype du complexe majeur d'histocompatibilité CMH, et les souris vont s'accoupler de préférence avec un congénère ayant une odeur CMH différente (par empreinte filiale avant le sevrage). La reconnaissance se fait par des mécanismes chémo-sensoriels. Les odeurs liées au CMH sont des phéromones, molécules volatiles de petite taille, portées par des protéines (MUPs Major Urinary Proteins) [14]. Ces phéromones sont reconnues dans la sueur et l'urine chez la souris et le rat, même avec un background génétique identique (souches congéniques) (test labyrinthe en Y). Ceci a été vérifié avec des souches mutantes pour le CMH et aussi en conditions semi-naturelles. Par contre, les femelles préfèrent s'associer avec d'autres femelles ayant un CMH proche pour la nidification.

Problème de la sélection et du maintien de la diversité des CMH : 2 hypothèses liées :

- le CMH est lié au système immunitaire et gouverne la résistance aux pathogènes, il est d'autant plus efficace que les individus sont hétérozygotes, ce qui assure une bonne protection contre les virus, parasites et autres pathogènes.
- mécanismes d'évitement de la consanguinité et de la dépression consanguine. Le partenaire sexuel idéal est celui qui a des gènes CMH différents donc les réponses immunitaires seront accrues pour les descendants.

Qu'en est-il de l'homme ? Wededink (1995) a testé la reconnaissance de tee-shirts portés par des hommes pendant 2 nuits, tous parfumés avec la même lotion et utilisant un savon sans odeur. Les femmes en général préfèrent les t-shirt des hommes ayant un CMH différent, ce qui maximise les réponses immunitaires des enfants potentiels (comme chez la souris). On sait que les couples avec CMH semblables sont parfois moins fertiles avec plus de risques d'avortement des foetus homozygotes. Ce fait permettrait de comprendre des avortements spontanés précoces inexplicables et a été observé chez les Hutterites (secte religieuse où existe une consanguinité forte). En cas de similarité des CMH, on trouve plus de risques de maladies auto-immunes, les nouveau-nés sont plus petits.

Au contraire les femmes sous pilule préfèrent les hommes à CMH identique. En fait la pilule mime une grossesse : une femme enceinte préférerait un compagnon apparenté pour élever ses enfants ? On a vu que les souris préfèrent nidifier avec d'autres souris apparentées. La préférence inversée sous pilule est inadaptative : un partenaire choisi sous pilule qui sent "bon" peut changer de "signification" quand la femme arrête la pilule. Est-ce que cela expliquerait le grand nombre de divorces actuels ?

Des CMH différents sont plus efficaces aussi dans les avortements chez les souris (c'est l'effet Bruce, si le génotype du deuxième mâle est nouveau, il y a blocage de la gestation dans 56% des cas, seulement 16% pour le cas contraire), et aussi lorsqu'il y a incompatibilité génétique.

Au total les marqueurs olfactifs du polymorphisme génétique permettent d'éviter la consanguinité.

Glossaire

Reconnaissance de parentèle (*Kin recognition*) : reconnaissance des apparentés avec traitement différentiel selon le degré d'apparentement des individus conspécifiques.

Parentèle = ensemble des parents.

Manuels

- *Les sociétés animales*, de Serge Aron et Luc Passera (2000). DeBoeck. Voir La reconnaissance des apparentés (p. 79), effet barbe verte (p. 284).
- *La fourmi et le sociobiologiste*, de Pierre Jaisson (1993). Odile Jacob. Voir altruisme et reconnaissance des apparentés chap.6 et suiv., vampires p. 241, altruisme réciproque p. 121, TFT p. 123 {BU SCI 547.524JAI}.
- *Le comportement social des animaux*, de Didier Desor (1999). Presses Université de Grenoble. Voir chapitre 10 : La société des rats-taupes.
- *Le comportement des animaux*, Bibliothèque Pour La Science (1994) - Recueil d'articles . Voir L'évolution du comportement, Les rats-taupes, La reproduction coopérative chez le moqueur vert d'Afrique, L'aide à la reproduction chez le pic des glands, Le partage du sang chez les vampires. {BU SCI 591.5COM, DESCO J0U1233}.
- *Dictionnaire du comportement animal*, de David McFarland (1990). Bouquins Laffont. Voir Altruisme. {BU SCI 2ex 591.51}.

Vidéos

- *Les surprises du sexe*", Vol.1, Production Canal+ Vidéo (1997).

Pour en savoir plus

- *Cooperation among animals, an evolutionary perspective*, de Lee Alan Dugatkin (1997). Oxford

University Press.

- *The Oxford Companion to Animal Behaviour*, de David McFarland (1981). Oxford University Press. {DESCO McFAR696}.

Références

1. Seger, J., *Cooperation and conflict in social insects*, in *Behavioral Ecology. An evolutionary approach*, J.R. Krebs and N.B. Davies, Editors. 1991, Blackwell. p. 338-373.
2. Maynard Smith, J., *L'évolution du comportement*, in *Pour la Science*. 1978. p. 148-158.
3. Morin, H., *Des tests génétiques révèlent le népotisme des babouins du bassin d'Amboseli*, in *Le Monde*. 2003. p. 23.
4. Sherman, P., J. Jarvis, and B. Stanton, *Les rats-taupes*, in *Pour la Science*. 1992.
5. Moore, H. and et al., *Exceptional sperm cooperation in the wood mouse*. *Nature*, 2002. **418**: p. 174-177.
6. Hannonen, M. and L. Sundström, *Worker nepotism among polygynous ants*. *Nature*, 2003. **421**: p. 910.
7. Stacey, P. and W. Koenig, *L'aide à la reproduction chez le pic des glands*, in *Pour la Science*. 1984. p. 78-86.
8. Ligon, D. and S. Ligon, *La reproduction coopérative chez le moqueur vert d'Afrique*, in *Pour la Science*. 1982. p. 24-33.
9. Wilkinson, G., *Le partage du sang chez les vampires*, in *Pour la Science*. 1990.
10. Pfenning, D. and P. Sherman, *La reconnaissance parentale*, in *Pour la Science*. 1995. p. 40-46.
11. Krieger, M.J.B. and K.G. Ross, *Identification of a major gene regulating complex social behavior*. *Science*, 2002. **295**: p. 328-332.
12. Queller, D.C., et al., *Single-gene greenbeard effect in the social amoeba *Dictyostelium discoideum**. *Science*, 2003. **299**: p. 105-106.
13. Riley, M.S. and D.M. Gordon, *Trends in Microbiology*, 1999. **7**: p. 129-.
14. Hurst, J.L. and et al., *Individual recognition in mice mediated by major urinary proteins*. *Nature*, 2001. **416**: p. 631-634.