



UNIVERSITE DU BURUNDI
FACULTÉ DES SCIENCES
DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE

SYLLABUS DU COURS DE BIOLOGIE DES SOCIÉTÉS ANIMALES

Volume horaire : 45h
(Théorie : 30h + TP : 15h)

2^{ÈME} Année de Master de Biologie des Organismes et Ecologie

Titulaire du cours : Prof. NDUWARUGIRA Déogratias

Année académique 2024-2025

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES	ii
1. FICHE SIGNALÉTIQUE DE L'ECUE.....	1
2. ÉVOLUTION ET DE LA SÉLECTION NATURELLE : RAPPEL.....	2
2.1. Sélection naturelle	2
2.1.1. Les conditions de la sélection naturelle	2
2.1.2. Sélection naturelle et environnement	6
2.2. L'apparition de nouveaux caractères héréditaires	7
2.2.1. Les mutations.....	7
2.2.2. Les recombinaisons génétiques	8
2.3. Les entités sélectionnées.....	8
2.3.1. Sélection de groupe ou sélection sur les individus ?	9
2.3.2. Sélection sur les individus ou sélection sur les gènes ?.....	10
3. EVOLUTION DU COMPORTEMENT	13
3.1. Gènes et comportement	13
3.2. Environnement et comportement.....	13
3.2.1. Facteurs intrinsèques	14
3.2.2. Facteurs extrinsèques.....	14
4. CAUSES ÉVOLUTIVES DE LA COOPÉRATION ET DE LA SOCIALITÉ	16
4.1. Degrés de la socialité.....	16
4.1.1. Grégarisme.....	16
4.1.2. Stade subsocial	17
4.1.3. Stade colonial	18
4.1.4. Stade communal	19
4.1.5. Eusocialité	19
4.2. Causes évolutives de la coopération et de la socialité	20
4.2.1. Bénéfices du mutualisme.....	23
4.2.2. Sélection de la parentèle	26
4.2.3. Sélection au sein des groupes entre les groupes	38
4.2.4. Altruisme réciproque	39
5. SOCIÉTÉS D'INSECTES	44

5.1. Les hyménoptères sociaux	44
5.1.1. Evolution sociale	44
5.1.2. Structures sociales polygynes	46
5.1.3. Structures sociales polyandres	47
5.2. Manipulation parentale	47
5.2.1. Organisation sociale	48
6. VERTEBRES SOCIAUX	56
6.1. Caractéristiques sociales des vertébrés	56
6.1.1. Comportement territorial	57
6.1.2. Les stratégies reproductrices	57
6.2.1. Evolution sociale	63
6.2.2. Mutualisme et la sélection de la parentèle	64
6.2.3. Évolution de la reproduction communautaire et du comportement d'assistance chez les mammifères	65
6.3. Lions	65
6.3.1. Structure sociale	65
6.3.2. Reproduction	67
6.4. Rats-taupes.....	68
6.4.1. Structure sociale	68
6.4.2. La reproduction communautaire	69
6.5. Primates non humains.....	70
6.5.1. Les caractéristiques sociales des primates	71
7. CONFLITS SOCIAUX	83
7.1. Conflits chez les vertébrés	83
7.1.1. Conflits entre parents et descendants.....	83
7.1.2. Conflits entre Partenaires.....	84
7.1.3. Conflits chez les hyménoptères sociaux	84
7.1.4. Conflits entre reines et ouvrières	85
7.1.5. Conflits entre les mâles et les reines	85
7.1.6. Conflits entre les reines pour la reproduction.....	86
8. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	86

1. FICHE SIGNALÉTIQUE DE L'ECUE

Objectif général	A la fin de l'ECUE, l'étudiant sera capable de comprendre l'importance du comportement social chez les animaux
Objectifs spécifiques	L'étudiant sera en mesure de : <ol style="list-style-type: none">1. Expliquer les causes évolutives de la coopération et de la socialité2. Citer et expliquer les différents degrés de la socialité ;3. Décrire les caractéristiques sociales des insectes et des primates ainsi que leur organisation sociale4. Expliquer l'origine des conflits chez les vertébrés et les hyménoptères sociaux
Prérequis	Ecologie générale, éthologie
Conditions générales	1. Supports : Fichier PPT, Syllabus, Vidéos 2. Modalités d'organisation : Enseignement magistral (30 h), Travaux de terrain (15 h)
Bref contenu	- Rappel de l'évolution et de la sélection naturelle - L'évolution du comportement - Les causes évolutives de la coopération et de la socialité - Les sociétés d'insectes - Les vertébrés sociaux - Les conflits sociaux
Activités	- Travaux de recherche documentaire sur les thèmes développés pendant la partie magistrale; - Exposés en groupes sur les recherches documentaires effectuées.
Déroulement	En fonction des objectifs poursuivis dans chaque séance, il y aura des moments d'introduction, de développement, de discussion face aux difficultés rencontrées par les étudiants.
Production	Rapports/comptes rendus individuels et/ou collectifs des tâches réalisées sur demande de l'enseignant
Motivation	L'ECUE constitue une des ressources importantes pour comprendre le processus de sélection naturelle, le processus de coopération dans le règne animal et les enjeux comportementaux qui y sont liés.
Interactions	Interactions entre l'enseignant et les étudiants lors de l'enseignement-apprentissage et de la restitution des travaux ;
Évaluation	- Évaluation formative des compétences en développement au cours de l'enseignement-apprentissage (40%) ; - Évaluation sommative des compétences développées à la fin de l'enseignement-apprentissage (60%).

2. ÉVOLUTION ET DE LA SÉLECTION NATURELLE : RAPPEL

2.1. Sélection naturelle

Les biologistes ont décrit à ce jour plus d'un million d'espèces d'organismes vivants, plantes et animaux confondus. Mais plus que le nombre d'espèces, c'est leur remarquable adaptation à l'environnement qui est fascinante. Le marouflage est un exemple particulièrement manifeste de l'adaptation. Les animaux qui se cachent possèdent généralement des couleurs et des caractéristiques morphologiques qui les rendent moins visibles dans leur environnement.

Qui n'a pas été frappé par l'extraordinaire ressemblance entre un phasme et une brindille ? La morphologie très allongée du phasme et sa couleur brun vert lui permettent de se dissimuler dans l'environnement et d'échapper aux risques de la prédation par des oiseaux ou les reptiles. Le camouflage ne relève pas exclusivement, de la morphologie ou de la physiologie; il peut également se manifester à l'échelle des comportements. Le papillon d'Amérique du Nord *Melanolophia canadaria* possède des ailes rayées. Pour se camoufler, il se pose sur les troncs des arbres de telle sorte que les rayures des ailes soient parallèles aux fissures présentes dans l'écorce. Ce comportement est possible grâce à la perception tactile de l'orientation des fissures dans les écorces des arbres.

2.1.1. Les conditions de la sélection naturelle

La théorie de la sélection naturelle est l'explication biologique de l'évolution et de l'adaptation des organismes à leur environnement. Développée par Charles R. Darwin (1809-1882) en 1859 dans un ouvrage intitulé "*L'Origine des Espèces*", elle est demeurée le concept majeur de la biologie évolutive moderne. La sélection naturelle est la conséquence de trois facteurs.

a) La variabilité inter-individuelle

Au sein de chaque espèce vivante, il existe une variabilité entre les individus. Par exemple, certains canards colvert possèdent des plumes plus colorées que celles d'autres congénères; de même, toutes les gazelles ne s'enfuient pas à la même vitesse à l'approche d'un lion. De telles variations ne sont pas confinées à des caractères morphologiques ou comportementaux. Elles peuvent également apparaître sur le plan cellulaire, de la structure des protéines, du nombre de chromosomes ou encore de la structure des chromosomes.

Chez la mouche du vinaigre *Drosophila melanogaster*, les glandes salivaires possèdent des chromosomes géants au niveau desquels certaines séquences de gènes peuvent être inversées

d'un individu à l'autre. Une même population de mouches peut ainsi présenter un grand nombre d'inversions chromosomiques différentes selon les individus. Quel que soit le trait de caractère étudié pour toutes les espèces et partout dans le monde, il existe donc des variations entre les individus. Ces variations peuvent être d'ordre morphologique, physiologique ou comportemental.

b) Les variations héréditaires

Certaines des variations entre les individus sont inscrites dans le patrimoine et sont par conséquent, héréditaires. Seules les variations présentant une origine génétique interviennent dans le processus de la sélection naturelle. Des caractères comme la longueur des antennes ou la couleur ailes des papillons sont déterminés génétiquement. Il est par conséquent très probable que les descendants issus de parents dont la taille est supérieure à la moyenne héritent de ce caractère et possèdent à leur tour une grande taille.

c) Les différences de succès reproductif associées

Il faut que les variations héréditaires entraînent des différences dans le succès reproductif entre les individus, c'est-à-dire modifient la contribution de leurs porteurs à la génération suivante. Le succès reproductif d'un organisme, également appelé la *valeur adaptative* ou *fitness* en anglais correspond au nombre de ses descendants fertiles qui survivent jusqu'à la maturité sexuelle (âge adulte) et sont capables de se reproduire à leur tour. Le succès reproductif d'un individu est généralement mesuré pendant toute la durée de sa vie. Chaque fois que l'on a pu mesurer le succès reproductif au sein d'une population, on a trouvé qu'il était inégalement réparti entre les individus. Deux raisons principales permettent d'expliquer les différences dans le succès reproductif : le taux de procréation et la mortalité juvénile.

1°) Le taux de procréation

Dans chaque espèce, les individus peuvent donner naissance à un nombre variable de descendants: certains auront un grand nombre de descendants, d'autres peu de descendants, d'autres aucun descendant. Ces différences de taux de procréation s'expliquent par la sélection sexuelle et le taux de fécondité des femelles.

La sélection sexuelle repose sur un double constat : tout d'abord, il existe une compétition entre les mâles pour l'accès aux femelles; ensuite, les femelles choisissent un mâle parmi un ensemble de candidats (les femelles se montrent en général plus exigeantes que les mâles car

la reproduction est plus coûteuse pour elles que pour les mâles). Pour bien cerner l'importance de la sélection sexuelle, il nous faut considérer la contribution respective des mâles et des femelles dans la reproduction. Les ovules sont beaucoup plus gros et donc plus coûteux à produire que les spermatozoïdes. Avec la quantité d'énergie investie par une femelle dans la production d'un seul ovule, un mâle mûrit des millions de spermatozoïdes. Les mâles ont donc la possibilité d'inséminer des centaines de femelles et il est tout à leur avantage de s'accoupler autant qu'ils le peuvent afin d'accroître leur propre succès reproductif. Ceci est à l'origine de la compétition entre mâles. Le succès reproductif des femelles n'est généralement pas limité par le nombre d'accouplements mais par la vitesse de production des œufs, des embryons et des jeunes. Cependant, dans la mesure où les mâles présentent des variations héréditaires se traduisant par des différences dans leur "qualité" (force, aptitude à défendre un territoire, ...), les femelles ont avantage à choisir un mâle de bonne "qualité" afin d'accroître la probabilité que de tels caractères se retrouvent chez les jeunes. La sélection aura donc favorisé la capacité des femelles à distinguer entre des mâles de « qualité » variable.

2°) La mortalité juvénile

La seconde cause responsable de différences dans le succès reproductif entre les individus est la mortalité juvénile ou mortalité pré-reproductrice. Il s'agit de l'élimination des jeunes avant qu'ils n'atteignent la maturité sexuelle et ne se reproduisent à leur tour. La mortalité pré-reproductrice est à la fois logique et nécessaire. La reproduction sexuée exige en effet la participation de deux individus: si chaque couple produisait moins de deux descendants à chaque génération, la population disparaîtrait rapidement; à l'inverse, si chaque couple produisait plus de deux descendants, l'effectif de la population tendrait rapidement vers l'infini, ce qui est inconcevable compte tenu de la limitation des ressources disponibles. Autrement dit, bien que certaines femelles puissent produire plus (ou moins) de deux descendants viables pendant un certain nombre de générations successives, sur le long terme en moyenne chaque couple ne peut être remplacé que par deux individus à la génération suivante. Dans des conditions écologiques stables, l'effectif des populations ne varie donc presque pas sur de longues périodes : le nombre d'individu au sein d'une population reste relativement constant au cours du temps. Il est dès lors possible d'estimer combien d'individus meurent à chaque génération avant d'atteindre la maturité sexuelle. Chez la plus grande espèce de saumon du Pacifique, la plupart des individus se reproduisent vers l'âge de 5 ans et meurent ensuite. Or, les femelles adultes pondent en moyenne 6000 œufs et un seul

mâle suffit à les féconder. Pour que le nombre d'individus reste constant sur de longues périodes, il faut qu'en moyenne chaque couple de saumon donne naissance à deux individus capables de se reproduire 5 ans plus tard. On doit alors s'attendre à ce que 5.998 jeunes saumons périssent avant d'atteindre la maturité sexuelle, ou en tout cas ne se reproduisent pas. Même chez les espèces animales chez lesquelles l'effectif des populations augmente parfois de manière spectaculaire, la majorité des jeunes n'atteignent jamais le stade reproducteur. Par exemple, les femelles du goéland argenté *Larus argentatus* peuvent pondre une trentaine d'œuf au cours de leur vie. Dans les années 1910, le goéland argenté a été considéré comme une nuisance importante en Grande Bretagne, avec une population doublant à chaque génération. Cependant, le doublement des populations signifie que chaque couple produit en moyenne 4 descendants atteignant la maturité sexuelle, ce qui implique que 26 jeunes par couple meurent avant d'avoir pu, à leur tour, procréer.

Bien que les organismes vivants aient la capacité de donner naissance à un grand nombre de descendants, peu de ces derniers atteignent la maturité sexuelle et se reproduisent. Cette fertilité excessive des femelles est universelle et s'observe chez toutes les espèces animales et végétales. Elle est à l'origine de la compétition écologique pour la survie. Dans la nature, les ressources disponibles (nourriture, sites de reproduction, ...) sont limitées. Les organismes sont alors engagés dans une compétition écologique pour la survie et la reproduction. Cette compétition peut se manifester de manière directe (ex : défense d'un territoire) ou de façon indirecte (ex : en consommant des ressources qui, de ce fait, ne sont plus accessibles à d'autres). Darwin caractérisa cette intense compétition pour la survie par l'expression *struggle for existence* ou la lutte pour survivre.

En résumé, la sélection naturelle peut opérer si certaines conditions sont rencontrées. Ces conditions sont :

- i) l'existence de variations entre les individus;
- ii) que les variations présentent un caractère héréditaire;
- iii) que les variations soient associées à une différence dans le succès reproductif entre les individus. Les différences de succès reproductif signifient que certains individus dans la population possèdent des caractères leur conférant un plus grand avantage pour la reproduction que d'autres individus.

Lorsque ces trois conditions sont remplies, les individus présentant des variations génétiques favorables, les rendant mieux adaptés à leur environnement et leur conférant un plus grand succès reproductif, se reproduiront mieux et auront par conséquent plus de descendants. De telles variations favorables étant héréditaires, la proportion d'individus possédant ces variations augmentera dans la population à la génération suivante. La répétition de ce processus au cours des générations successives conduira à des changements dans la constitution génétique de l'espèce et à des individus de mieux en mieux adaptés à leur environnement.

Lorsque Darwin développa la théorie de l'évolution par la sélection naturelle, il ne possédait toutefois encore aucune explication satisfaisante de l'hérédité.

La sélection naturelle fut dès lors largement ignorée par la majorité des biologistes jusque dans les années 1920-1930, période lors de laquelle elle prit son véritable essor, grâce à la redécouverte des mécanismes de l'hérédité entrevus bien plus tôt par Gregor Mendel (1822-1881) dans les années 1860. Seule une théorie éprouvée de la transmission héréditaire permettait en effet d'expliquer les modalités de la transmission d'un caractère favorable d'une génération à l'autre. La fusion de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle de Darwin et des mécanismes de l'hérédité de Mendel a conduit à établir la théorie moderne de l'évolution, également appelée théorie synthétique de l'évolution ou néodarwinisme. Ce travail théorique fut entrepris entre 1930 et 1932, indépendamment par Fisher, Haldane et Wright.

2.1.2. Sélection naturelle et environnement

Un des exemples les plus célèbres illustrant comment ces trois conditions interviennent dans le processus de la sélection naturelle concerne la géométre du bouleau *Biston betularia* en Grande Bretagne, également appelée phalène du bouleau. La forme la plus répandue de ce papillon de nuit possédait des ailes de couleur crème clair mouchetées de marron. Pendant la journée, les papillons se camouflaient à la vue de leurs prédateurs en se posant sur les troncs d'arbres recouverts de lichens de couleur claire. Une seconde forme du papillon, beaucoup moins fréquente et présentant des ailes foncées, fut découverte vers 1830. Cette forme mélanique existait sans doute en très petit nombre avant cette date. L'intense pollution par la fumée engendrée par la révolution industrielle du 19^e siècle en Grande Bretagne a tué les lichens à proximité des zones industrielles et a noirci localement les troncs d'arbres. La forme mélanique de *B. betularia*, bien camouflée sur les branches d'arbres noircies, apparut de plus

en plus abondante. La fréquence de la forme mélanique s'accrut durant tout le 19^{ème} siècle dans les régions polluées, où elle est actuellement reconnue comme la forme normale de *B. betularia*. Dans les régions non industrialisées, la forme claire du papillon est restée la plus commune.

L'exemple de la géomètre du bouleau montre que lorsque l'environnement a changé, la forme locale du papillon s'est modifiée passant de la teinte claire à la teinte foncée. Dans l'environnement industriel pollué par le charbon, la coloration claire était devenue inadaptée alors que la teinte mélanique était, elle, parfaitement adaptée au nouvel environnement. La population du papillon a par conséquent évolué. L'histoire récente de *Biston betularia* nous indique donc que la sélection naturelle conduit à l'évolution dans un milieu changeant et que les caractéristiques des individus qui sont retenues au cours de l'évolution sont adaptées à un environnement, déterminé. Aucun trait n'est adapté à tous les environnements. Les modifications de l'environnement ne sont toutefois pas une nécessité absolue pour l'évolution des espèces. Dans un environnement constant, la sélection naturelle peut également produire des changements évolutifs si, par exemple, une nouvelle forme apparaît dont le succès reproductif est supérieur à celui des formes existantes.

2.2. L'apparition de nouveaux caractères héréditaires

Comme nous l'avons évoqué, les variations au sein d'une population constituent la matière première de la sélection naturelle. Celle-ci est responsable de l'évolution des espèces non seulement dans un environnement changeant, mais également lorsqu'une nouvelle forme apparaît dans un environnement constant. Comment, dans un tel environnement, une nouvelle forme d'individus peut-elle survenir ? En d'autres termes, comment des caractères fondamentalement nouveaux apparaissent-ils au sein d'une population ?

Deux mécanismes permettent d'expliquer l'apparition de nouveaux caractères héréditaires : les mutations et les recombinaisons génétiques.

2.2.1. Les mutations

Les mutations sont des changements physiques des gènes qui en modifient les effets. Par exemple, si un gène G code pour la production d'une substance S, il est susceptible de se transformer par mutation en un nouveau gène qui codera alors pour une substance chimique Z pouvant être totalement différente de S. Si cette mutation confère un avantage sélectif à son porteur, elle sera transmise aux générations futures et on doit s'attendre à ce que la fréquence

du gène G augmente progressivement au sein de la population. De telles mutations spontanées existent, mais à un taux très faible. En outre, de nombreuses mutations peuvent ne pas présenter un quelconque avantage sélectif. En moyenne, on estime que le taux de mutations spontanées par gène et par génération d'organismes est inférieur à une pour un million. Notons cependant que chez les organismes dont le génome est constitué d'acide ribonucléique (ARN), comme certains virus, le taux de mutation peut être considérablement plus élevé. Par exemple, chez le VIH, le taux moyen de mutation est de l'ordre de 1 à 10 par génération. Une telle fréquence de mutations est due au fait que les enzymes nécessaires à la synthèse de nouveaux brins d'ARN (ARN-polymérase) ne disposent pas d'activité correctrice d'erreurs lors de la duplication du virus. Il en résulte un grand nombre de variants génétiques, responsables entre autres de la résistance du VIH aux médicaments antiviraux

2.2.2. Les recombinaisons génétiques

Des caractères nouveaux peuvent également apparaître par recombinaison de différents gènes préexistants. Au cours de la transmission héréditaire, certains gènes sont transmis individuellement aux descendants, alors que d'autres sont transmis en groupe. Ces derniers sont dits liés. Le mode de transmission individuel ou lié est simplement fonction de la position des gènes sur les chromosomes. Si des gènes contrôlant deux caractères distincts, comme la couleur des cheveux et la taille, sont portés par des chromosomes distincts, ils seront transmis indépendamment; au contraire, si ces gènes sont sur le même chromosome ils seront le plus souvent transmis ensemble. Les recombinaisons séparent des ensembles de gènes liés et produisent de nouvelles combinaisons génétiques. Le mécanisme impliqué dans ce processus est le crossing-over qui a lieu au cours de la gamétogenèse. Les nouvelles combinaisons génétiques peuvent avoir une durée de vie relativement courte pour peu qu'elles soient séparées par de nouveaux crossing-over. Les recombinaisons peuvent néanmoins engendrer de nouveaux types d'organismes. Si elles confèrent à leur porteur un avantage sélectif, la sélection naturelle entraînera une augmentation de la fréquence des porteurs au sein de la population et par conséquent son évolution.

2.3. Les entités sélectionnées

A quel niveau de l'organisation biologique la sélection agit-elle ? Quelles sont les entités biologiques sélectionnées par la sélection naturelle et qui, de ce fait, bénéficient des adaptations ? La réponse à ces questions est demeurée longtemps controversée.

La description détaillée de cette controverse dépasse le cadre du présent document.

En théorie, la sélection naturelle peut agir à tous les niveaux de l'organisation biologique : gènes, cellules, organes, individus, groupes sociaux, espèces et même communautés d'espèces. Les exemples de sélection au niveau de la cellule et des organes sont extrêmement rares, de même pour les communautés d'espèces, et donc ces cas ne seront pas abordés.

2.3.1. Sélection de groupe ou sélection sur les individus ?

Avec sa face noire, son poil gris et sa longue queue, *Presbytis entellus* est un singe spectaculaire (planche 2). Originaire de l'Inde, de la Chine et de la Malaisie, ce cercopithèque vit en bandes constituées d'un mâle dominant, de plusieurs femelles adultes et de jeunes des deux sexes. La position de mâle dominant est fréquemment contestée par d'autres mâles extérieurs à la bande. Cette pression exercée par les mâles en quête de femelles incite les dominant à se reproduire le plus rapidement possible. Lorsqu'un nouveau mâle accède à la dominance d'une bande de femelles, il tue généralement tous les jeunes non sevrés âgés de moins de 6 mois. L'infanticide chez les *Presbytis entellus* a longtemps été interprété comme un moyen permettant de réguler la taille de la population, afin d'ajuster celle-ci à la disponibilité des ressources. Cette explication mettant en avant le bien-être de l'espèce repose sur le concept de la sélection de groupe. Au cours des années 1970, Hardy (1977) entreprit une étude approfondie sur la biologie sociale de ces singes. Elle avança, de façon très provocante pour l'époque, que l'infanticide n'était pas avantageux pour l'espèce mais bien pour les individus (mâles) et que ce comportement devait avoir été favorisé par la sélection naturelle. Comment expliquer cette profonde divergence d'interprétation du comportement infanticide ?

Jusqu'au milieu des années 1960, de nombreux biologistes considéraient que les comportements animaux étaient destinés à assurer le bien de l'espèce ou du groupe. Il était ainsi assez fréquent de lire des interprétations comme : « les lions se battent rarement jusqu'à la mort, car s'ils le faisaient cela mettrait en péril la survie de l'espèce ».

Le plus ardent défenseur de la sélection de groupe fut Wynne Edwards (1962, 1986). Il développa ce qu'il pensait être une théorie unifiée du comportement animal et de l'écologie, reposant sur le principe selon lequel les individus seront toujours sélectionnés pour sacrifier leurs propres intérêts au profit du bien du groupe, voire de l'espèce. Selon lui, une population

d'individus qui surexploite son environnement entraîne à terme une chute des ressources disponibles (ex : ressources alimentaires) pouvant conduire à l'extinction de la population. Les animaux auraient par conséquent développé des systèmes de contrôle des naissances, tels que les individus restreignent leur taux de natalité en produisant moins de descendants, en ne s'accouplant pas chaque année, etc. Les espèces non douées d'un tel mécanisme d'autorégulation risqueraient l'extinction suite à la surexploitation du milieu. Cette idée fut plutôt bien accueillie car elle répond à la logique des humains pour assurer le contrôle de leur propre population. Plusieurs évolutionnistes, dont Williams (1966) et Maynard Smith (1964, 1976, 1986) critiquèrent violemment la sélection de groupe qui, selon eux, était incompatible avec le principe même de la sélection naturelle. '

2.3.2. Sélection sur les individus ou sélection sur les gènes ?

Williams (1966) et par la suite Dawkins (1976) défendirent l'idée que l'unité de sélection est le gène, car ce qui change au cours de l'évolution c'est la fréquence relative des gènes dans une population. Tout changement évolutif manifesté à un autre niveau de l'organisation biologique n'est alors que le résultat de la sélection naturelle sur les gènes. Nous savons en effet que la sélection naturelle ne peut agir que sur des variations héréditaires, de telle sorte que toute modification adaptative soit transmise à la génération suivante. Elle n'a aucune prise sur des caractères acquis car, par définition, ils ne sont pas héréditaires. La sélection naturelle modifie donc la fréquence des unités qui sont transmises de génération en génération. Selon Williams et Dawkins, l'unité de sélection doit par conséquent être un instrument de l'hérédité : les gènes, les chromosomes ou le génome dans son ensemble. Mais elle doit également présenter une propriété fondamentale : être stable au cours du temps.

2.3.2.1. Critiques de la sélection sur les gènes

La conception selon laquelle les gènes représentent l'entité biologique sur laquelle agit directement la sélection naturelle reste fortement, critiquée. Pour beaucoup, l'action de la sélection sur les gènes est une interprétation trop simpliste. Une objection majeure avancée notamment par Gould (1980) est que les gènes ne se reproduisent pas dans le vide. Ils sont à l'intérieur d'entités plus vastes : groupes de gènes, cellules, organes, individus et ils ont besoin de cette infrastructure pour s'exprimer et se reproduire; ainsi, ils ne peuvent se multiplier efficacement que si les individus se reproduisent eux-mêmes. Par conséquent, la sélection naturelle n'aurait de prise que sur la survie et la reproduction des individus.

Supposons une modification génétique favorable procurant à un lion une capacité de chasse accrue. Ce lion capturera mieux ses proies et son espérance de vie ainsi que son succès reproductif seront vraisemblablement supérieurs à ceux de ses congénères. La fréquence de ce type de lions augmentera dans la population jusqu'à remplacer celles des autres lions. Dans ce scénario, ce sont les différences dans l'efficacité de la chasse qui sont à l'origine des changements de la fréquence des différents gènes et ces changements ne seraient que le résultat de la sélection sur les individus. Les travaux récents réalisés dans le domaine de la biologie du développement tendent également à minimiser l'autonomie des gènes défendue par Dawkins: ils montrent, entre autres, l'existence d'un grand nombre d'interactions au sein du génome, de nombreux gènes étant sous le contrôle d'autres gènes.

Si passionnant que soit un tel débat, il sort du cadre de cet ouvrage. Notons seulement que les exemples clairs de sélection sur les gènes sont rares. Une des raisons est que, comme nous l'avons mentionné précédemment, la question des entités biologiques sélectionnées se présentent uniquement lorsque le caractère crée un conflit d'intérêt entre les différents niveaux d'organisation biologique. Or, le plus souvent l'intérêt d'un individu et de ses constituants -gènes, chromosomes, cellules est commun: tout caractère permettant d'accroître la reproduction d'un organisme accroît du même coup les fréquences de toutes les cellules, de tous les chromosomes et de tous les gènes de cet organisme. Il existe cependant des cas où l'intérêt de l'individu et de ses constituants peuvent être en conflit. Deux exemples permettent d'illustrer ce phénomène : les gènes de distorsions de ségrégation et les cas des chromosomes égoïstes. Ils montrent que la sélection naturelle peut parfois agir à des niveaux d'organisations biologiques inférieurs à ceux de l'individu.

2.3.2.2. Distorsions de la ségrégation des allèles

Au cours de la méiose, les différents allèles de chaque gène ont normalement une chance égale d'aboutir dans un gamète. Dans certains cas cette répartition peut être biaisée de telle sorte qu'un des allèles est systématiquement transmis à plus de la moitié des gamètes. Ces distorsions de la ségrégation des allèles sont induites par la présence de certains gènes nommés gènes de distorsions de ségrégation. Un tel gène, dont le symbole génétique est *sd*, a été découvert dans certaines lignées de drosophiles aux Etats Unis. Les allèles normaux de ce gène sont représentés par + et les hétérozygotes par *sd/+*. Des études ont montré que 99% des descendants de mâles hétérozygotes portent l'allèle *sd*; ce qui signifie que la plupart des

spermatozoïdes de ces mâles possèdent l'allèle sd. En favorisant leur propre transmission à plus de la moitié des descendants, ces gènes augmentent leur fréquence et sont assurés de se répandre dans toute la population.

2.3.2.3. Les chromosomes égoïstes

Des chromosomes égoïstes ont été découverts chez *Nasonia vitripennis*, un insecte hyménoptère parasite de drosophiles. Comme chez tous les hyménoptères, le déterminisme du sexe chez *Nasonia* est de type haplodiploïde : les femelles sont issues d'œufs fécondés par un spermatozoïde et sont diploïdes, alors que les mâles sont issus d'œufs non fécondés et sont haploïdes. Les femelles ne s'accouplent qu'une seule fois dans leur vie et stockent les spermatozoïdes dans une poche appelée la spermathèque. Pour produire un descendant mâle, elles laissent le conduit de la spermathèque fermé et pondent un œuf non fécondé. Pour produire une femelle, elles libèrent des spermatozoïdes dans l'oviducte immédiatement avant la ponte de l'œuf qui sera alors fécondé. Dans certaines lignées de *Nasonia vitripennis* les mâles peuvent être dotés, en plus de leurs cinq chromosomes normaux, d'un chromosome surnuméraire appelé chromosome BPsr. Ce chromosome perturbe considérablement le déterminisme du sexe à son grand avantage. Il produit un facteur (encore indéterminé) qui détruit les chromosomes paternels excepté lui-même dans le zygote issu de la fécondation d'un ovule par un spermatozoïde. Il en résulte un zygote au sein duquel le génome maternel est conservé, alors que la part de génome paternel est réduite au chromosome BPsr. Le zygote rendu haploïde par l'action du chromosome BPsr se développe alors en un individu mâle plutôt qu'en un individu femelle. La présence de ce chromosome a donc pour effet de convertir toutes les femelles en mâles. Le chromosome BPsr ne confère aucun avantage aux individus qui le portent ; au contraire, il détruit les chromosomes des mâles pour assurer sa propre survie et sa propre transmission dans les générations suivantes. Il est évident que ce X^{me} ne peut envahir toute la population de mâles, auquel cas il ne naîtrait plus de femelles (diploïdes) avec lesquelles les mâles puissent s'accoupler. La survie et la reproduction de X^{me} BPsr est donc dépendante de sa propre fréquence dans la population. Il est probable que la sélection naturelle maintient la fréquence du X^{me} BPsr à un niveau suffisamment bas pour éviter sa disparition dans la population.

3. EVOLUTION DU COMPORTEMENT

3.1. Gènes et comportement

Les changements évolutifs résultent de la sélection naturelle agissant sur la variabilité génétique. Le cas de la géomètre du bouleau *Biston betularia*, dont les couleurs mélanique et claire des ailes sont génétiquement déterminées illustre parfaitement ce phénomène. La forme claire devenant de moins en moins bien camouflée dans les régions industrielles, les papillons crème ont fait l'objet d'une plus intense pression prédatrice. La sélection naturelle a alors favorisé la forme foncée, mieux adaptée dans les régions fortement polluées. L'évolution concerne-t-elle également les comportements ? L'évolution des comportements par la sélection naturelle n'est possible que si les différences entre les individus sont d'origine génétique. Il n'est toutefois pas nécessaire que les comportements soient directement déterminés par les gènes : il suffit que les caractères comportementaux soient directement influencés par des différences d'ordre génétique.

Un grand nombre de recherches ont démontré l'existence d'une composante génétique dans les comportements.

Les connaissances actuelles sur la relation précise gènes-comportements sont encore fragmentaires. Il est acquis que les gènes codent pour des protéines qui influencent le développement du système nerveux. Mais l'on comprend encore mal comment les gènes s'expriment dans le comportement des organismes. L'identification de tels gènes fait. Actuellement appel à des méthodes complexes de génétique quantitative et de génétique moléculaire dont l'explication sort du cadre de cet ouvrage. Ces techniques ont permis d'isoler plusieurs gènes du comportement chez des souris et des drosophiles. Nous envisagerons 3 exemples révélateurs dans lesquels les gènes responsables du comportement ont été identifiés.

▪ Comportement hygiénique des abeilles

Les ruches de l'abeille à miel *Apis mellifera* sont constituées de gâteaux de cire verticaux porteurs de cellules clans lesquelles les ouvrières stockent la nourriture et élèvent le couvain aux stades œuf, larve et nymphe. Lorsque les larves approchent de la nymphose, les ouvrières ferment la cellule à l'aide

3.2. Environnement et comportement

La grande majorité des comportements des animaux sont issus d'interactions complexes entre les gènes et l'environnement. Deux facteurs principaux caractérisent l'environnement : les

facteurs intrinsèques, comme par exemple les hormones et les rythmes biologiques, et des facteurs extrinsèques tels l'environnement social ou le cycle journalier.

3.2.1. Facteurs intrinsèques

a) Hormones

Les hormones sont essentielles dans le contrôle du comportement. Elles ont surtout été étudiées dans le cadre des différences de comportement sexuel chez l'animal, où elles assument un double rôle : un rôle organisateur qui se manifeste au cours du développement prénatal et postnatal, et qui agit à retardement, et un rôle activateur, qui opère sur l'adulte et présente un effet immédiat.

b) Rythmes biologiques annuels

Tout organisme vivant, animal ou végétal, manifeste des moments de faible activité alternant avec des moments de forte activité. Cette alternance ne se distribue pas au hasard, mais se produit de façon périodique, à intervalles réguliers dans le temps. Cette périodicité traduit l'existence d'une structure temporelle des organismes reposant sur une horlogerie biologique interne : il s'agit des rythmes biologiques.

Les écureuils à terrier des régions tempérées d'Amérique du Nord hibernent de la fin de l'automne jusqu'au printemps suivant. Des écureuils nés et élevés en captivité ont été rendus aveugles et maintenus pendant toute leur vie dans un environnement obscur, à température constante et avec une quantité déterminée de nourriture. Chaque année, les écureuils sont entrés en hibernation au même moment que leurs congénères vivant dans des conditions naturelles.

3.2.2. Facteurs extrinsèques

Les expériences sensorielles et sociales acquises par les animaux ont aussi un effet déterminant sur le comportement.

a) Nombre de cycles jour/nuit

Chez la souris domestique *Mus musculus domesticus*, le comportement des mâles à l'égard des jeunes varie fortement au cours du temps. Ces modifications sont particulièrement exacerbées sur une période de 50 jours suivant l'éjaculation au cours de l'accouplement. Les mâles très agressifs à l'égard des jeunes souriceaux et les cas d'infanticide sont fréquents. Ce

comportement agressif se manifeste pendant trois semaines, puis décroît progressivement. Les mâles présentent alors un comportement parental classique : ils protègent et soignent les jeunes. A peu près 50 jours après l'éjaculation, le comportement agressif des mâles à l'égard des souriceaux réapparaît. Ces modifications du comportement s'expliquent aisément. Pendant les 3 semaines qui suivent l'accouplement, les jeunes rencontrés sont issus d'un autre père. Leur élimination est bénéfique pour les mâles : elle permet que toute l'énergie dépensée par la femelle soit dirigée vers sa descendance future. Les femelles mettent bas en moyenne 3 semaines après l'accouplement. Le comportement parental des mâles est alors dirigé vers leurs propres jeunes. Après 50 jours, les souriceaux se sont dispersés et l'agressivité des mâles est à nouveau très probablement dirigée à l'encontre des jeunes qui ne sont pas les leurs.

Quels mécanismes expliquent ces variations comportementales ? Il semble que ce soient les cycles journaliers. Des mâles élevés dans des conditions où les cycles journaliers ont été raccourcis (22 cycles jour/nuit pour 20 jours réels de 24 h) interrompent le comportement infanticide plus rapidement que des mâles placés dans un environnement où les jours sont allongés (18 cycles jour/nuit par 20 jours réels de 24h). C'est donc le nombre de cycles jour/nuit depuis l'éjaculation qui est responsable des fluctuations du comportement des mâles.

b) Environnement social

L'origine génétique des comportements laisse supposer que ces derniers s'expriment de manière invariable. Cette interprétation est inexacte. De nombreuses caractéristiques comportementales, même si elles présentent une origine génétique, ne sont pas constantes tout au long de la vie d'un individu. Elles se modifient au cours du développement et sont étroitement liées à l'environnement social. Ainsi, si les animaux (y compris l'être humain) sont génétiquement programmés, ils le sont aussi pour apprendre. Comme l'a écrit François Jacob (1981) : "Chez les organismes complexes, le programme génétique devient moins contraignant, plus ouvert [...] en ce sens qu'il ne prescrit pas en détail les différents aspects du comportement, mais laisse à l'organisme la possibilité de choix (...).

Chez la plupart des espèces d'oiseaux, un jeune mâle élevé sans pouvoir entendre le chant des mâles adultes ne sera jamais capable de chanter correctement. Par contre, s'il peut écouter un enregistrement de chant d'oiseaux de sa propre espèce, il chantera plus tard tout à fait normalement.

4. CAUSES ÉVOLUTIVES DE LA COOPÉRATION ET DE LA SOCIALITÉ

4.1. Degrés de la socialité

Le premier obstacle pour qui veut étudier la vie sociale est un problème de vocabulaire. Comment définir la socialité ? Le plus simple consistait à considérer comme sociale toute espèce vivant en groupe. Mais le groupement n'est pas synonyme de vie sociale. En effet, de nombreux animaux vivent en rassemblement ou en foules dont la réalisation est sous la dépendance de facteurs environnementaux : les moules sur leur roche sont des foules, non des sociétés animales. Les concentrations de petits papillons de nuit illustrent bien l'effet de foules. Le jour ces lépidoptères vivent cachés dans des abris divers (écorce des arbres) ; la nuit, ils sortent de leur cachette et vivent une vie solitaire marquée seulement par la recherche de la nourriture et du partenaire sexuel. Mais s'ils viennent à traverser un faisceau de lumière, ils dévient de leur route et se portent en masse vers la source lumineuse, obéissant tous à la même phototaxie positive. Dès la lumière éteinte, ils se dispersent et retournent à la vie solitaire. Les rassemblements des papillons de nuit sont donc issus d'un facteur environnemental, en l'occurrence la lumière, et ces animaux doivent être considérés comme solitaires. Il en est de même pour des mouches rassemblées autour d'un morceau de sucre ou des oiseaux s'abreuvant à la même mare.

Le passage de la vie solitaire à la vie eusociale évoluée est marquée par l'apparition des paramètres de complexité croissante.

4.1.1. Grégarisme

D'autres groupements d'animaux résultent des facteurs émanant de leurs congénères et non plus de l'environnement. Ils présentent une attraction réciproque ou interattraction qui est la première étape vers la socialisation. Chaque animal exerce une attraction spécifique sur ses congénères et reçoit d'eux en retour une attraction non moins spécifique. Cette interattraction s'exerce aussi entre animaux de même sexe, ce qui la différencie de l'attraction sexuelle : les ouvrières de fourmis qui n'accouplent jamais n'ont aucune vie sexuelle, mais manifestent en permanence de l'interattraction. En outre, l'attraction sexuelle se sature par la consommation de l'acte alors que l'attraction sociale ne se sature jamais. Ces différences entre interattraction et l'attraction sexuelle sont fondamentales, car si la vie sexuelle est une composante importante de la vie sociale, elle est toutefois insuffisante à elle seule pour définir la socialité. Lorsque les relations entre individus sont limitées à l'interattraction, on parle de grégarisme.

Les blattes qui se regroupent dans un abri commun, réciproquement attirées par des produits volatils émanant des glandes exocrines sont des insectes grégaires

4.1.2. Stade subsocial

Dans sa lente marche vers la socialité, une étape essentielle de l'évolution a résidé dans l'apparition de comportements parentaux qui définissent les animaux subsociaux. Beaucoup d'espèces animales se reproduisent sans prendre soin de leur progéniture : les reptiles, p ex., abandonnent leurs œufs et laissent au soleil le soin d'en assurer l'incubation. D'autres espèces, au contraire, élèvent leur progéniture durant des phases plus ou moins longues (tous les mammifères). Le comportement parental correspond à l'investissement énergétique des parents dans chaque descendant afin d'accroître ses chances de survie. Ce comportement est coûteux en termes d'énergie et réduit la possibilité d'en investir dans la production et l'élevage d'un autre jeune. L'investissement parental porte sur l'investissement métabolique dans la production des cellules sexuelles jusqu'à l'alimentation et la protection des jeunes. Il n'inclut toutefois pas les efforts fournis dans la recherche d'un partenaire sexuel car de tels efforts n'affectent pas immédiatement les chances de survie du jeune issu de l'accouplement.

Les comportements parentaux sont dit polyphylétiques car ils sont apparus de façon indépendante dans différents groupes zoologiques. Certains sont apparus sur une extrémité ramifiée d'un phylum ; ils ne concernent alors qu'un taxon réduit d'espèces. C'est le cas des insectes coléoptères bousiers appartenant au genre *Copris*. La femelle et parfois le mâle confectionnent une petite balle avec les excréments de gros vertébrés. A l'intérieur de cette balle appelée une pilule, la femelle creuse une loge et y pond un œuf. La femelle et le mâle soignent la larve en la nettoyant et en remodelant sans cesse la pilule. Ils peuvent coopérer ainsi jusqu'à l'émergence de leur progéniture mais ils meurent souvent avant.

D'autres exemples concernent les amphibiens. Le mâle du crapaud accoucheur *Alytes obstetricans* soigne ses œufs jusqu'à l'éclosion. Il porte entortiller autour de ses pattes postérieures le cordon ovigère pondu par la femelle. De même, le mâle du crapaud *Rhinoderma* transporte les embryons dans ses sacs vocaux. La femelle d'une autre espèce transporte les siens dans son estomac, à charge pour les têtards de fabriquer une substance qui les protège de l'action du suc gastrique. A l'inverse, le crapaud commun *Bufo bufo* abandonne ses œufs après la ponte. Le comportement parental est également apparu à la racine de certains phylums et s'observent alors dans toutes leurs ramifications. Chez les mammifères,

les femelles de toutes les espèces portent leurs petits et les soignent jusqu'au sevrage ; de même, chez tous les oiseaux l'incubation des œufs est obligatoire. Tous les comportements sociaux connus à ce jour sont apparus dans des taxons animaux où préexistaient des comportements parentaux. Le comportement parental semble avoir donc un prérequis de l'évolution sociale. C'est certainement vrai pour tous les oiseaux et mammifères. C'est également le cas de certains insectes comme les hyménoptères sociaux (abeilles, guêpes, fourmis) et les isoptères. L'ordre des Hyménoptères se divise en deux taxons : les symphites, dont l'abdomen non étranglé à sa base fait suite directement au thorax, et les apocrites, chez lesquels un étranglement (le pétiole) sépare le thorax de l'abdomen. Les apocrites eux-mêmes sont composés des térébrants, dont la femelle est pourvue d'une tarière fonctionnelle qui sert d'organes de ponte, et des aculéates, dont la tarière s'est transformée en un appareil venimeux: l'aiguillon. Seuls les hyménoptères aculéates manifestent un comportement maternel. L'appareil venimeux leur permet de paralyser des proies que les femelles stockent vivantes à proximité de leurs larves. Ce dispositif empêche aux larves de sortir pour s'alimenter, les protégeant ainsi des prédateurs éventuels. Parmi les hyménoptères, le stade de la socialité n'a été atteint qu'au sein des aculéates, même si l'aiguillon a été perdu secondairement dans certains cas. De même, les termites qui manifestent un comportement social très évolué ont sans doute pour ancêtre une blatte à comportement maternel issue du genre *Cryptocercus*. Cette blatte xylophage vit en petites unités sociales formées du couple reproducteur et de 15 à 20 jeunes dans une galerie de bois pourri. Les jeunes s'émancipent lorsqu'ils atteignent la maturité sexuelle.

4.1.3. Stade colonial

Lorsque les comportements individuels de soins aux jeunes se réalisent dans un site d'élevage commun à plusieurs femelles, on accède au stade colonial. Ce site va souvent jouer le rôle d'un nid protecteur. Comme l'interattraction et le comportement parental, l'existence d'un nid est également un facteur de socialisation important. C'est le cas de nombreux coléoptères Scolytidae qui vivent dans des réseaux de galeries creusés dans le bois où les femelles pondent leurs œufs ; les larves se nourrissent de bois ou de moisissures qui s'y développent. Mais chaque femelle travaille pour son compte et ignore ses voisines.

4.1.4. Stade communal

Dans d'autres situations, les femelles peuvent coopérer dans les soins aux jeunes, mais sans qu'il y ait spécialisation quelconque dans les tâches. On accède alors au stade communal. Cette situation s'observe chez certains coléoptères comme les *Necrophorus*.

Les nécrophores sont des mangeurs de chair putréfiée. Les femelles transportent à plusieurs des cadavres d'animaux qu'elles enterrent dans une niche. Après avoir pondu dans des cellules latérales, les femelles font retour vers la loge centrale où les jeunes larves les rejoignent. Ces dernières, couchées sur le dos, reçoivent des femelles une bouillie provenant de la chair en putréfaction.

4.1.5. Eusocialité

L'eusocialité correspond au mode de vie sociale le plus élaboré. Selon Michener (1969) et Wilson (1975), elle est atteinte lorsque trois critères essentiels sont remplis :

- l'existence d'une coopération dans les soins aux jeunes,
- le chevauchement d'au moins 2 générations d'individus, si bien que les descendants assistent leurs parents pendant au moins une partie de leur vie ;
- l'existence d'individus spécialisés dans la reproduction aboutissant à une division du travail ou polyéthisme ; on distingue alors des individus féconds à côté d'individus plus ou moins stériles, ce qui induit un biais dans la reproduction

Bien que largement utilisée, cette définition classique de l'eusocialité est considérée par certains comme trop restrictive.

Par exemple : les cas de fourmis. Les sociétés de la fourmi japonaise *Pristomyrmex pungens* sont dépourvues de reine et toutes les ouvrières peuvent se reproduire par parthénogénèse thélytoque. Il n'existe aucune division du travail au niveau de la reproduction et on devrait par conséquent écarter cette espèce de fourmis de l'eusocialité, ce qui paraît peu raisonnable.

Les limites de la définition de l'eusocialité de Michener sont également manifestes chez les mammifères. La population d'une « ville » de chiens de prairie *Cynomys ludovicianus* dans les montagnes du Sud Dakota (USA) peut comprendre jusqu'à 1000 individus. L'unité de base est formée par la coterie qui regroupe 1 ou 2 mâles adultes, 2 ou 3 femelles adultes, 3 ou 4 mâles juvéniles et 2 ou 3 femelles juvéniles. Chaque coterie est donc faite de 8 à 12

individus qui pratiquent l'élevage collectif des jeunes. Les individus reconnaissent les partenaires d'un même terrier grâce à un type particulier de baiser au cours duquel ils joignent leurs lèvres en ouvrant la bouche et en exposant les dents. Ces chiens de prairies utilisent des signaux de communication extrêmement sophistiqués pour signaler l'approche d'un prédateur (oiseau de proie). Cependant, il n'existe aucune division du travail au niveau de la reproduction et tous les individus au sein d'une même coterie se reproduisent. Il convient par conséquent d'éliminer ces animaux du groupe des eusociaux. C'est pourquoi plusieurs auteurs proposent de considérer comme critère majeur d'une eusocialité vraie, l'existence d'une coopération dans l'élevage des jeunes. L'existence d'une caste spécialisée dans la reproduction n'est donc plus la condition essentielle de l'eusocialité. En abandonnant ainsi ce qui fait l'originalité des insectes sociaux, on peut désormais unifier la vie sociale animale et considérer dans un même ensemble eusocial les invertébrés et les vertébrés. La spécialisation au niveau de la reproduction n'est cependant pas négligée pour autant.

Pour Sherman et al. (1995), l'eusocialité est un continuum qui s'étend des espèces primitivement eusociales aux espèces hautement eusociales. Chez les premières, toutes les femelles peuvent se reproduire, alors que chez les dernières il existe une division du travail au niveau de la reproduction. C'est donc l'absence ou l'existence d'un biais reproducteur qui permet de positionner une espèce animale dans le cadre de l'eusocialité. Cette conception unitaire présente toutefois l'inconvénient de minorer la particularité des insectes sociaux, c.à.d. l'existence des castes physiologiques. On peut s'attendre à ce que les entomologistes continuent encore longtemps à accorder beaucoup d'attention au concept d'eusocialité.

N.B. L'élevage communautaire et la spécialisation des individus dans la reproduction sont apparus à plusieurs reprises dans divers embranchements au cours de l'évolution. Comme le comportement parental, il s'agit d'un processus polyphylétique. Il serait vain d'essayer de trouver un mécanisme évolutif unique.

4.2. Causes évolutives de la coopération et de la socialité

La sélection naturelle favorise les organismes qui ont le meilleur succès reproductif c.à.d. ceux qui ont le plus de descendants atteignant la maturité sexuelle et capables de se reproduire à leur tour. Dans la nature, on doit alors s'attendre à ce que les individus manifestent essentiellement des comportements égoïstes, organisés de façon à optimiser leur propre succès reproductif individuel et non celui des groupes ou des espèces. Pourtant, un nombre

croissant d'expériences et d'observations montrent que les animaux ne se comportent pas toujours de façon égoïste. Souvent, les individus peuvent coopérer. La coopération présente une grande variabilité de complexité croissante. Elle s'étend des simples effets de groupe, comme l'agression collective, non coordonnée, d'un prédateur par des oiseaux appartenant à différentes espèces, jusqu'à la manifestation de stratégies complexes et organisées dans la capture de proies chez les grands carnassiers ou la défense d'un territoire commun chez plusieurs espèces d'oiseaux et de mammifères. L'évolution de ce type de coopération est aisée à comprendre peut en effet conduire, car il permet généralement aux individus d'accroître leur propre succès reproductif. Ce n'est cependant toujours le cas. Dans son expression la plus extrême, la coopération peut en effet conduire à la manifestation de comportements altruistes à l'égard d'autres individus. Un comportement altruiste est un comportement qui augmente le succès reproductif de celui qui en bénéficie, tout en diminuant le succès reproductif de son auteur. Dans la mesure où tout acte altruiste confère un avantage reproductif au bénéficiaire, ce comportement est aussi fréquemment appelé altruisme de reproduction. L'exemple le plus classique d'altruisme de reproduction est celui de l'abeille qui meurt avoir piqué son agresseur pour défendre sa société. Un même comportement altruiste se retrouve sous diverses formes, depuis les soldats kamikazes de termites qui explosent au contact d'un prédateur ou d'un agresseur, jusqu'à l'oiseau simulateur qui éloigne les renards de sa nichée en feignant d'être blessé. L'altruisme peut prendre des formes plus discrètes, en contribuant à l'élevage des jeunes issus des congénères aux dépens de sa propre reproduction ; chez les fourmis, les abeilles ou les termites, l'altruisme est poussé à sa limite : les ouvrières ne procréent plus et élèvent la progéniture d'une ou quelques femelles fertiles.

L'altruisme de reproduction constitue un des plus importants paradoxes de l'évolution. Si la sélection naturelle favorise les organismes les mieux adaptés à leur environnement, dont le succès reproductif individuel est par conséquent le plus avantageux, comment expliquer l'évolution de comportements qui tendent à augmenter les chances de survie et le succès reproductif d'autres individus, alors que ces actes diminuent l'aptitude de leurs auteurs ?

Ce problème n'avait pas échappé à Darwin, pour lequel l'altruisme de reproduction représenterait une difficulté majeure pour sa théorie. L'altruisme est exactement ce que la sélection sur l'individu (ou sur les gènes) devrait empêcher. Les bénéfices procurés par l'altruisme devraient favoriser les égoïstes, qui jouissent des bénéfices sans en encourir les coûts ; dans ces conditions, le succès reproductif des altruistes serait inférieur à celui des

égoïstes et leur fréquence devrait diminuer au sein de la population. Or ce n'est pas le cas : l'altruisme de reproduction est, au contraire, répandu dans le monde animal. Nous verrons dans ce chapitre quels facteurs ont permis la sélection et la stabilité de l'altruisme de reproduction au cours du temps.

Il est important de distinguer l'évolution de la coopération de l'évolution de l'altruisme de reproduction. Le comportement social n'entraîne pas toujours de l'altruisme de reproduction, par contre, l'altruisme ne s'observe que dans un contexte social, car aider autrui nécessite par définition des contacts sociaux. Les causes évolutives ayant favorisé la vie en groupe peuvent donc être indépendantes de celles ayant favorisé l'altruisme de reproduction. Les facteurs encourageant la coopération et la socialité incluent, par exemple, les avantages d'une défense collective contre les prédateurs et les parasites, ou la capture collective des proies. Ce n'est qu'une fois la vie en groupe établie que l'altruisme de reproduction peut apparaître.

L'étude des causes évolutives de la coopération et de la socialité fait appel à l'estimation des coûts et des bénéfices concernant le succès reproducteur des individus. La coopération n'a pu évoluer qu'à la stricte condition que les bénéfices qui en sont issus soient supérieurs aux coûts qu'un tel mode de vie génère. Cette approche « économique » de l'évolution sociale dépend directement des contraintes écologiques. Toute interprétation évolutive de la coopération dans le règne animal est en effet indissociable des conditions environnementales. Quel que soit le degré de la coopération (du mutualisme le plus simple à l'altruisme de reproduction) ou le groupe animal considéré (microorganismes, insectes, mammifères, oiseaux, primates), la coopération a été largement favorisée chaque fois qu'elle a conféré aux individus une meilleure résistance aux contraintes du milieu. Les pressions écologiques sont multiples ; elles concernent entre autres les risques de prédation, la difficulté à localiser des sources alimentaires, ou encore l'accès limité aux partenaires sexuels ou à des territoires pour se reproduire. En outre, leurs effets sur la coopération s'expriment de manière différente selon le groupe animal, voire même d'une espèce à l'autre. Compte tenu de la grande diversité des paramètres écologiques, l'estimation de leur contribution respective dans l'évolution de la coopération est une tâche complexe. La majorité des travaux qui sont consacrés reposent sur l'analyse des coûts et des bénéfices de la coopération concernant le succès reproductif des individus dans des milieux différents. Ainsi, chez plusieurs espèces d'oiseaux, des conditions écologiques défavorables, comme la saturation de l'habitat ou de fortes fluctuations climatiques, favorisent la coopération et l'altruisme de reproduction car les coûts de la vie

sociale sont inférieurs aux bénéfices qu'un tel mode de vie procure ; par contre, lorsque les conditions s'améliorent, les oiseaux se dispersent et la coopération disparaît.

4.2.1. Bénéfices du mutualisme

La coopération la plus simple peut être définie comme une interaction à bénéfices mutuels entre deux ou plusieurs individus. La sélection naturelle a facilement favorisé l'évolution de ce type de coopération, car le coût qui lui est associé est largement compensé par un bénéfice net immédiat en faveur des participants. Par exemple, des individus peuvent coopérer dans la défense d'un territoire commun vis-à-vis d'intrus ou de prédateurs, car le bénéfice b engendré par la coopération en termes de survie et de succès reproducteur peut également dépasser le coût c lié au partage de la nourriture. Dans la mesure où elle procure un gain net immédiat à tous les coopérants, une telle forme de coopération est appelée mutualisme. Bien que le coût du mutualisme soit souvent difficile à estimer, il semble à ce point faible que certains auteurs n'ont pas hésité à qualifier le mutualisme de coopération sans coût.

Le mutualisme correspond sans aucun doute au mode de coopération le plus répandu dans le règne animal. La majorité des oiseaux et des mammifères manifestent ce comportement dans différents contextes. L'évolution de la coopération liée aux bénéfices du mutualisme est en grande partie une réponse aux contraintes écologiques. Tant la comparaison entre espèces que celle entre populations différentes d'une même espèce indiquent que le mutualisme procure deux avantages majeurs : la protection contre les prédateurs et l'accès facilité à des sources de nourriture. Ces deux bénéfices peuvent avoir encouragé conjointement la coopération chez plusieurs espèces animales.

a) Protection contre les prédateurs

La prédation est une pression sélective majeure ayant favorisé la coopération chez les vertébrés. La coopération face aux risques de la prédation fait intervenir des comportements comme l'émission de signaux d'alarme, le harcèlement des prédateurs, la vigilance collective ou simplement la défense en groupe.

- L'émission des cris d'alarme chez les oiseaux

Les bénéfices du mutualisme dans la protection contre les prédateurs apparaissent clairement chez les oiseaux qui recherchent leur nourriture au sol. Plusieurs espèces ont développé un système d'alarme sophistiqué afin de limiter les risques de prédation : à tour de rôle, les

membres d'un groupe prennent position sur des arbres élevés pour surveiller l'environnement pendant que les autres membres s'alimentent au sol. Les guetteurs émettent des cris en as de danger. Les oiseaux d'un même groupe différencient les cris des sentinelles de ceux émis par d'autres individus. Une étude menée sur 55 espèces d'oiseaux d'Australie a montré que certains arbres sont occupés à la fois par des espèces solitaires et des espèces sociales. Or, seules les espèces sociales avec leur système de surveillance se nourrissent au sol dans un environnement riche mais dangereux. Les espèces solitaires, quant à elles, limitent leurs déplacements aux branches élevées, cet environnement présente moins de danger mais est aussi plus pauvre en nourriture.

- La vigilance collective chez le pigeon ramier

Pour bon nombre de prédateur, la probabilité de capture d'une proie dépend d'un effet de surprise : ils doivent approcher la proie sans être vus. La vigilance permet à la proie de détecter et de fuir le prédateur lorsque ce dernier est encore à distance respectable. Le niveau de vigilance est supérieur chez les animaux vivant en groupe. L'exemple à l'appui d'un tel phénomène peut encore être emprunté aux oiseaux. Alors que la probabilité de capture du pigeon ramier *Columba palumbus* par l'autour *Accipiter gentilis* est de 80% lorsque le pigeon est isolé, cette probabilité chute fortement avec l'accroissement de la taille du groupe et atteint une valeur proche de 10% lorsque les pigeons sont à plus de 50 individus. Deux mécanismes expliquent l'effet du mutualisme chez les ramiers. Primo, plus l'effectif du groupe est élevé, plus il est probable qu'un individu détecte la présence du prédateur. A ceci est associé le fait que l'envol d'un individu alerté entraîne presque toujours l'envol du groupe. Secundo, la détection en groupe permet de percevoir le prédateur beaucoup plus tôt, puisqu'il y a toujours au moins un individu vigilant ; ce qui augmente la distance de réaction (la distance séparant le prédateur du groupe de pigeons au moment de l'envol.

- La défense collective chez la perche soleil

Chez la perche de soleil d'Amérique *Lepomis macrochirus*, les mâles se regroupent par 50 à 100 au moment de la reproduction pour creuser des nids contigus (dépression dans le sable) sur le fond des rivières, dans lesquels les femelles viennent pondre leurs œufs. Les mâles coopèrent en protégeant collectivement leur nid contre les poissons-chats qui tendent de gober les œufs.

- Défense collective chez les gnous

La coopération dans la défense est plus marquée chez les gnous. Les animaux attaqués se regroupent et font face au prédateur ; dans certains cas, les groupes de gnous peuvent même poursuivre le prédateur. Une adaptation intéressante de la vie en groupe chez les gnous est l'existence de parturitions synchronisées : 80% des naissances ont lieu en 3 semaines ; le jeune peut marcher 5 min après la naissance, courir 15 min plus tard et atteindre des pointes de 50 km/h à l'âge de 4 jours.

b) Accès aux sources de nourriture

Un autre avantage de la coopération apparaît dans la capture de proies éventuellement difficiles à attraper, ces dernières pouvant être rapides, très fortes ou coopérer afin de se protéger contre les prédateurs. Les exemples abondent chez les grands carnivores, comme les lions ou les hyènes qui s'attaquent à des proies volumineuses et énergétiques (grands herbivores). Ils existent aussi chez les poissons et les oiseaux.

- La chasse collective chez les carangues

Le bénéfice de la chasse collective est manifeste chez certains poissons prédateurs, comme la carangue *Caranx ignobilis*. Cette espèce coopère dans la capture d'anchois (*Stolephorus purpureus*), dont ils se nourrissent ; le nombre moyen de proies capturées par individu est supérieur en groupe que lors d'une chasse solitaire.

- La chasse coopérative chez les mouettes rieuses

Les avantages associés au mutualisme dans la capture de proies ont fréquemment été mis en évidence chez les oiseaux marins se nourrissant de poissons. Les mouettes rieuses *Larus ridibundus* illustrent bien ce phénomène. Elles plongent souvent à plusieurs pour capturer des poissons se déplaçant en bancs. Les expériences de Götmark et al. (1986) montrent qu'au cours d'une chasse limitée à une durée de 3 minutes, le taux de capture de proies par individu augmente avec l'effectif du groupe. Après 4 répétitions d'une même expérience, un oiseau isolé capture 10 poissons par chasse, alors que le taux de capture par mouette atteint 20 et même 25 poissons lorsqu'elles chassent respectivement en groupes de 3 et de 6 individus. Le succès de la capture collective chez les mouettes tient au fait que lors d'une attaque, les

poissons qui fuient cherchent à échapper à une mouette donnée et se font capturer par une mouette voisine.

- La chasse collective chez les grands mammifères

La coopération dans la capture des proies par les hyènes révèle bien l'importance du mutualisme : plus la proie est volumineuse, plus grand est le nombre d'individus participant à la capture. Ainsi, les hyènes *Crocuta crocuta* chassent seules les proies de faible poids et se défendant mal, comme les gazelles et leurs faons. Par contre, le taux de succès dans la capture d'un jeune gnou varie de 15% pour une chasse solitaire à 69% pour une chasse collective de 3 hyènes. La capture d'un zèbre, capable de se défendre ardemment, s'effectue par des groupes d'une dizaine d'individus. Chez certains carnivores, il peut en outre exister une spécialisation pendant la chasse. Chez le lycaon ou chien sauvage d'Afrique *Lycaon pictus*, l'animal de tête attrape le zèbre par la queue et freine ainsi sa vitesse. D'autres lycaons mordent ensuite la proie à l'abdomen et à la lèvre supérieure afin de la déséquilibrer : la proie cesse alors de se défendre. L'animal de tête est toujours le même (le plus rapide), ainsi que celui qui mord la lèvre de la proie.

4.2.2. Sélection de la parentèle

La première explication de l'évolution de l'altruisme de reproduction a été proposée en 1932 par le généticien anglais J.B.S. Haldane et ensuite largement développée par W.D. Hamilton dans sa théorie de la sélection de la parentèle. La sélection de la parentèle est appelée par certains auteurs la théorie de la dynamique familiale. Pour beaucoup de biologistes, la théorie de Hamilton marque non seulement le début des études modernes sur la coopération et l'altruisme, mais représente également le début de l'avènement de l'écologie comportemental et de la biologie des sociétés animales.

4.2.2.1. Evolution de l'altruisme par la sélection de la parentèle

La meilleure façon de comprendre le rôle de la sélection de la parentèle dans l'évolution de la coopération est de se placer à l'échelle des gènes. Envisageons l'existence d'un gène qui code pour des comportements altruistes (pour simplifier, nous supposons que l'acte altruiste est codé par un seul gène). Dans quelles conditions un tel gène peut-il se répandre dans une population ? Un individu manifestant un acte altruiste confère un bénéfice b à celui qui en est l'objet. Le coût infligé au gène responsable de l'altruisme se traduit par une réduction d'une

valeur c du nombre de ses copies dans la descendance. Concrètement, coûts et bénéfices correspondent à la réduction et à l'augmentation du nombre de descendants respectivement produits par l'altruiste et le bénéficiaire de l'acte. Si le bénéficiaire de l'acte altruiste est totalement étranger à son auteur, tout acte altruiste entraîne un coût tel que la fréquence du gène responsable de l'altruisme décroît dans la population. Par contre, si l'auteur de l'acte est génétiquement proche du bénéficiaire, il est probable que ce dernier possède lui aussi une copie du gène de l'altruisme. Cette probabilité est fonction de la corrélation génétique r entre les deux individus. La corrélation génétique est définie comme la probabilité qu'un gène nouveau et rare, comme celui responsable de l'altruisme, présent chez un individu se trouve également chez un autre individu. Plus la corrélation génétique entre l'acteur et le bénéficiaire est élevée, plus grande est la probabilité que le bénéficiaire soit également porteur du gène codant pour des comportements altruistes. La théorie de Hamilton prédit que la fréquence du gène de l'altruisme sera plus que compensé par l'accroissement de sa fréquence via le bénéficiaire de l'acte. En d'autres termes, la sélection naturelle favorisera l'altruisme lorsque :

$c < b \times r$ où c correspond au coût subi par le gène altruiste, coût qui se traduit par une réduction de la dispersion du gène altruiste liée à la diminution du succès reproductif de son porteur ; b correspond au bénéfice dont jouit le destinataire de l'acte altruiste, ce gain se traduisant par une augmentation de son succès reproductif, donc par la dispersion de ses gènes, dont éventuellement le gène de l'altruisme dans les générations futures ; et r est la corrélation génétique entre les individus et correspond à la probabilité que le destinataire de l'acte altruiste porte aussi le gène responsable de l'altruisme.

Chez les espèces diploïdes, comme la nôtre, chaque individu hérite la moitié des gènes de sa mère et la moitié des gènes de son père. La corrélation génétique r entre les parents et leurs enfants est de 0,5, celle entre frères et sœurs est également de 0,5 ; celle à l'égard d'un neveu ou d'une nièce est de 0,25 et entre cousins est de 0,125.

Supposons un gène codant pour un comportement altruiste, par exemple un acte de défense au péril de sa vie. Une copie de ce gène disparaîtra chaque fois qu'un altruiste mourra, mais la fréquence de ce gène pourra augmenter dans la population si, en moyenne, le comportement altruiste sauve la vie de plus de 2 frères ou sœurs ($b > 2c$), de plus de 4 nièces ou neveux ($b > 4c$), ou de plus de 8 cousins ($b > 8c$)

La corrélation génétique r entre les individus joue donc un rôle capital dans le modèle de l'évolution de l'altruisme de Hamilton. Par définition, tout acte altruiste a pour effet de diminuer le succès reproductif de son auteur alors qu'il augmente celui du bénéficiaire. Un gène de l'altruisme ne peut dès lors se répandre dans une population si les individus ne sont pas apparentés.

La théorie de Hamilton permet de déduire que l'apparition de la coopération et de l'altruisme sera d'autant plus probable que la corrélation génétique est grande entre l'altruiste et son bénéficiaire, de telle sorte que le maximum de gènes communs seront propagés. Ce constat a conduit et conduit encore de nombreux biologistes à une interprétation erronée de la sélection de la parentèle qui consiste à considérer que cette théorie ne peut rendre compte de l'évolution de l'altruisme qu'à la condition que la corrélation génétique r entre les protagonistes soit levée. Certes, plus r sera grand, plus la rentabilité génétique sera conséquente pour le gène de l'altruisme. Mais si la théorie de Hamilton exige une certaine parenté entre les individus, il n'est cependant pas nécessaire que la valeur de r soit élevée. La théorie de la sélection de la parentèle prédit que l'altruisme peut évoluer même lorsque la corrélation génétique est faible entre les individus : il suffit simplement que $r > 0$. Cette situation peut apparaître, par exemple, lorsque le coût de l'altruisme est très faible.

La logique de la théorie de Hamilton ne s'applique pas exclusivement aux gènes altruistes, mais porte évidemment sur tous les gènes, n'importe quel allèle d'un gène peut se maintenir au cours de l'évolution à la stricte condition qu'il soit suffisamment compétitif pour se reproduire au cours des générations successives. Les allèles d'un gène ne sont pas uniquement partagés entre les parents et leur progéniture, mais ils ont également une certaine probabilité r de se trouver chez d'autres individus apparentés, qui peuvent en avoir hérité à partir d'un ancêtre commun. La sélection naturelle favorisant les allèles qui se reproduisent le mieux ne fait pas la distinction entre les allèles transmis par filiation directe et ceux transmis par d'autres individus apparentés, comme les frères, les sœurs ou les cousins. Par conséquent, les individus peuvent propager leurs gènes non seulement par leur propre reproduction, mais également en favorisant la reproduction d'individus qui leur sont génétiquement proches. Hamilton avança que le succès reproductif d'un individu se mesure non seulement à son succès personnel en matière de reproduction (son propre succès reproductif), mais aussi au bénéfice qu'il peut tirer de la reproduction d'un tiers, dès lors qu'il en est un proche parent. La somme du succès reproductif direct de l'individu altruiste et du bénéfice génétique indirect

qu'il tire de son altruisme à l'égard d'un parent est appelée par Hamilton le succès reproductif global de l'individu. Il formalisa ce concept par l'équation : $S_T = S + b \times r$ où

S_T est le succès reproductif global d'un individu altruiste à l'égard d'un parent, S est égal au succès reproductif immédiat de l'altruiste ; b correspond au bénéfice dont jouit le destinataire de l'acte altruiste ; et r est la corrélation génétique entre les deux individus. Le deuxième terme de cette équation correspond au succès reproductif direct de l'individu (direct fitness) et le troisième terme à son succès reproductif indirect (indirect fitness).

En conclusion, pour que les comportements altruistes aient été retenus au cours de l'évolution, ils doivent procurer un avantage à leurs acteurs. La théorie de la sélection de la parentèle définit cet avantage comme un bénéfice génétique. Ce que le gène de l'altruisme perd par le sacrifice de son porteur est compensé par l'augmentation du succès reproductif des bénéficiaires de l'altruisme. Par conséquent, le gène de l'altruisme se propage parce qu'il favorise des copies de lui-même via les individus apparentés à son porteur. Il s'agit donc d'une dynamique familiale. La théorie de la sélection de la parentèle constitue une théorie fondamentale de la biologie évolutive : elle permet non seulement d'expliquer l'évolution des comportements altruistes et de la socialité entre des individus apparentés, mais elle est aussi à l'origine de la révolution idéologique qui consiste à expliquer l'effet de la sélection naturelle en termes génétiques et la transition du concept de sélection sur les individus à celui de sélection sur les gènes.

Notons que par simplicité la théorie de Hamilton considère l'existence d'un gène altruiste unique. Il est toutefois probable que les comportements altruistes ont pour origine un grand nombre de gènes. C'est la raison pour laquelle les tenants de la sélection individuelle préfèrent l'expression « d'individu génétiquement altruiste » à celle de « gène altruiste »

Plusieurs exemples témoignent de l'expression de la sélection de la parentèle dans la nature.

- **Le partage des femelles chez la gallinule**

La reproduction chez les gallinules de Tasmanie *Tribonyx mortierii* illustre de façon quantitative comment la sélection de la parentèle peut être favorisée dans les conditions naturelles. Krebs et Davies (1993) ont très clairement résumé les tableaux de Maynard Smith et Ridpath (1972) à ce sujet. Les populations de *Tribonyx* sont plus riches en mâles qu'en femelles. Les femelles peuvent s'accoupler avec un ou deux mâles ; dans les de polygamie,

les mâles sont souvent apparentés (frères) et tous deux participent à l'élevage des jeunes. Un des mâles est dominant, mais laisse néanmoins l'autre mâle s'accoupler avec la femelle.

La loi de Hamilton permet de prédire dans quelles conditions cette coopération est bénéfique au dominant, lorsqu'il est apparenté ou non à l'autre mâle. Supposons

N_1 : le nombre total de descendants élevés par une paire (1 femelle + 1 mâle) ; et

N_2 : le nombre total de descendants élevés par un trio (1 femelle + 2 mâles)

Si le dominant se comporte en égoïste et chasse le subordonné, il produira N_1 jeunes. Compte tenu de la compétition entre mâles pour l'accès aux femelles, il est peu probable que le subordonné puisse se reproduire et son succès reproductif sera nul. Inversement, si les deux mâles s'accouplent avec la femelle (trio) et s'ils partagent équitablement la paternité de la descendance, chacun produira $0,5 \times N_2$.

Paternité	Comportement du mâle dominant	
	Coopération	Egoïsme
Mâle dominant	$0,5 \times N_2$	N_1
Mâle subordonné	$0,5 \times N_2$	0

Le système reproductif des gallinules de Tasmanie est tel que le subordonné a toujours intérêt à coopérer : le bénéfice b_S dont il jouit dans une coopération en trio équivaut à $0,5 \times N_2$. Le coût de la coopération sur le succès reproductif du dominant c_D correspond au nombre de descendants dont il n'a pas la paternité, alors qu'il aurait pu se comporter en égoïste et ne pas partager sa femelle, soit $N_1 - (0,5 \times N_2)$. Selon la théorie de Hamilton, le mâle dominant devrait coopérer si le bénéfice génétique dépasse le coût d'une telle association. Dans l'exemple qui nous intéresse, le mâle dominant peut trouver un bénéfice génétique immédiat via sa propre procréation, mais également un bénéfice génétique indirect via la reproduction du mâle subordonné si ce dernier est un parent. Il faut alors tenir compte de la corrélation génétique entre le mâle dominant et les jeunes issus de l'accouplement de la femelle avec le mâle subordonné (r_1) et entre le dominant et sa propre progéniture (r_2).

Pour que la coopération ait été favorisée par la sélection, il faut donc que : $b_S \times r_1 > c_D \times r_2$

- Si les mâles ne sont pas apparentés, $r_1 = 0$ et le mâle dominant doit coopérer si

$$0 > (N1 - 0,5 \times N2) \times 0,5$$

$$0,5 \times N2 > N1$$

- Si les mâles sont des frères, $r1 = 0,25$ et le mâle dominant doit coopérer si :

$$0,25 \times (0,5 \times N2) > 0,5 \times (N1 - 0,5 \times N2)$$

$$0,75 \times N2 > N1$$

La coopération entre mâles non apparentés n'est donc rentable pour le dominant qu'à la condition qu'elle conduise à la production de plus de deux fois le nombre de jeunes qu'il est capable d'engendrer seul ($N2 > 2 \times N1$). En d'autres termes, le nombre total de descendants élevés par un trio ($N2$) peut être plus faible lorsque les individus sont apparentés et les conditions pour qu'il y ait coopération sont par conséquent moins sévères à l'égard d'un frère qu'à l'égard d'un individu étranger.

Les résultats des études de Maynard Smith et Ridpath (1972) sur les gallinules de Tasmanie confirment ces prédictions. Ces auteurs ont isolé 3 facteurs influençant directement le succès reproductif des individus : d'une part, le succès reproductif des gallinules ayant de l'expérience dans l'élevage des jeunes est supérieur à celui des gallinules qui élèvent leur première couvée ; d'autre part, les mâles peuvent se reproduire 5 années consécutives, mais nombreux sont ceux qui ne procréent que 2 années de suite ; enfin, le taux de mortalité des jeunes n'est pas différent selon qu'ils sont issus de paires ou de trios.

Dans ces conditions :

- Si les mâles ne sont pas apparentés, la coopération n'est pas rentable pour le mâle dominant car $0,5 \times N2$ est toujours inférieur à $N1$, que les mâles procréent 5 saisons ou 2 saisons successives. Mais ceci n'est vrai que pour des gallinules expérimentées dans l'élevage des jeunes ; pour les gallinules assurant leur première couvée, l'élevage des jeunes en trio est supérieur à celui en duo ($0,5 \times N2 > N1$) même lorsque l'association implique des individus non apparentés ;
- Si les mâles sont frères, leur succès reproductif dans un trio est supérieur dès la seconde année de reproduction, car $0,75 \times N2 > N1$; lorsque les mâles procréent 5 saisons consécutives, $0,75 \times N2$ est presque équivalent à $N1$.

Cet exemple montre que la coopération entre mâles pour la reproduction chez les gallinules de Tasmanie peut être retenue par la sélection naturelle pour autant que les individus soient des frères. Par contre, la coopération entre individus non apparentés n'est rentable que lors de la première couvée.

	Reproducteurs inexpérimentés	Reproducteurs expérimentés	2 saisons de reproduction	5 saisons de reproduction
Paire N ₁	1,1(±0,32)	5,5(±0,63)	1,1 + 5,5= 6,6	1,1 + (4 x 5,5)= 23,1
Trio N ₂	3,1(±0,64)	6,5(±0,72)	3,1 + 0,65= 9,6	3,1 + (4 x 6,5)= 29,1

- **L'émission de cris d'alarme chez l'écureuil à terrier**

L'écureuil à terrier *Spermophilus beldingi* est un rongeur diurne, très territorial, vivant dans les prairies de l'ouest des Etats-Unis. Après l'accouplement qui a lieu à la sortie de l'hibernation, les mâles s'en vont et laissent les femelles élever seules leurs jeunes. Dès qu'ils sont sevrés, les jeunes sortent du terrier ; les mâles encore juvéniles quittent leur famille alors que les jeunes femelles, plus sédentaires, s'installent dans leur propre terrier toujours à proximité du territoire maternel. Contrairement aux femelles, les mâles interagissent donc très peu avec leurs parents. Les femelles apparentées (mère, filles, sœurs) ne se battent jamais pour l'accès à un terrier, ni ne se chassent mutuellement de leur territoire respectif. Au contraire, elles coopèrent dans la protection des jeunes en émettant des cris d'alarme à l'approche d'un prédateur (coyote, belette). Dans ces conditions :

- 1°) les femelles donnent plus souvent l'alarme que les mâles ;
- 2°) la fréquence des cris d'alarme émis par les femelles est supérieure à la fréquence attendue si elles alertaient par hasard et ;
- 3) plus la corrélation génétique est grande avec les voisins, plus la probabilité que les femelles signalent la présence d'un prédateur est élevée.

Les femelles qui vivent le plus souvent à proximité immédiate de parents ont donc une plus grande probabilité de signaler la présence d'un prédateur que les individus dont le voisinage est composé de non apparentés.

- **La surveillance et l'émission des cris d'alarme : altruisme ou égoïsme ?**

L'émission des cris d'alarme en présence d'un prédateur potentiel constitue un exemple spectaculaire d'altruisme chez les écureuils. Bien qu'un tel comportement ait été décrit également chez d'autres mammifères et plusieurs espèces d'oiseaux, il subsiste néanmoins encore un grand nombre d'interrogations quant aux coûts et aux bénéfices qui lui sont associés. Quels sont les coûts et les bénéfices pour l'émetteur et pour les récepteurs ?

L'émission d'un cri d'alarme augmente-t-elle la probabilité d'être capturé ? Quelles sont les causes évolutives de ce comportement ?

Sherman (1985) fut un des premiers à proposer une explication pour justifier l'émission des cris d'alarme en présence d'un prédateur. Selon lui, un tel comportement procure un bénéfice mutuel à tous les individus du groupe : l'alarme provoque la fuite tous azimuts et dans une grande confusion des individus, ce qui a pour effet de désorienter et de troubler le prédateur. Un animal repérant un prédateur et fuyant seul, sans signaler le risque à ses congénères, pourrait lui-même devenir une cible privilégiée, parce que son mouvement précipité pour se réfugier le rend plus visible. En d'autres termes, en prévenant ses congénères, l'émetteur d'un signal d'alarme crée le chaos dans lequel il se confond, ce qui augmente ses chances de s'échapper à la prédation. Ce chaos n'est toutefois possible qu'à la condition que les autres individus du groupe n'ignorent pas le signal émis et se précipitent également pour se mettre à l'abri. Mais l'immobilisme n'est pas forcément un avantage : un individu qui est la cible d'un prédateur trouve certainement plus de bénéfices à se dissimuler plutôt qu'à demeurer immobile en attendant patiemment que le prédateur s'éloigne. Le cri d'alarme procurerait un bénéfice mutuel à tous les membres du groupe, favorisant l'incitation des individus à émettre ces signaux et à y répondre de façon appropriée. Outre la sélection de la parentèle, le mutualisme pourrait donc avoir aussi favorisé l'évolution de ce comportement altruiste.

- **Le comportement d'assistance au nid chez le geai de Floride**

La majorité des oiseaux sont monogames et les nids sont composés d'un mâle, d'une femelle et éventuellement de jeunes immatures. Chez un certain nombre d'espèces, dont le geai de Floride *Aphelocoma coerulescens*, le couple parental peut toutefois être aidé par des auxiliaires que l'on appelle communément des assistants. Les assistants sont généralement des mâles issus d'une couvée précédente qui sont restés au nid parental et participent à l'élevage de leurs jeunes frères et sœurs, plutôt que de fonder leur propre nid. Tant qu'ils séjournent dans le nid parental, ils ne se reproduisent pas. Leur contribution à l'élevage des jeunes est double : ils participent à la défense du nid contre d'éventuels prédateurs et compétiteurs, et ils aident le couple à nourrir les jeunes. Les assistants sont associés généralement à des couples avec lesquels ils présentent de lien génétique très étroits, plus les assistants sont apparentés aux jeunes, plus ils contribuent à leur alimentation.

- Dispersion chez les amibes acrasiales

Les amibes acrasiales sont des protistes de l'embranchement des Rhizopodes vivant dans le sol. Dans un milieu riche en nourriture (bactéries), elles mènent la vie rampante classique de ces animaux. Quand le milieu s'appauvrit, les amibes sont incapables de se déplacer à la recherche de conditions favorables. Elles font alors appel à une forme sociale susceptible de résoudre ce problème. Chez *Dictyostelium discoideum*, les amibes se rassemblent grâce à des signaux chimiques et s'agglutinent en un grex (ou limace amibiale) doué de mouvements orientés. Bientôt le grex gagne la surface du substrat et s'organise ; un pied s'individualise, surmonté d'une capsule sporifère qui correspond à une forme de résistance. Initialement individuelles et semblables, les amibes acrasiales deviennent donc polymorphe : les unes constituent un support sans avenir reproducteur alors que les autres se transforment en un kyste dont les spores transportées par le vent ou des insectes peuvent trouver un milieu plus favorable où elles pourront germer. Plus le support est long, plus la capsule a des chances d'atteindre l'air libre et de pouvoir fructifier. Les amibes du support manifestent donc un altruisme de reproduction au profit des amibes de la capsule sporifère. Cet altruisme n'a pu évoluer qu'à la condition que les amibes du pied trouvent également un bénéfice génétique suffisant à la dispersion des amibes reproductrices.

L'analyse montre en effet que les amibes du pied favorisent préférentiellement la reproduction d'amibes qui sont apparentées, ce qui leur permet d'accroître leur succès reproductif indirect. Lorsque les grex sont composés d'amibe de même souche génétique le pied est long, de nombreuses amibes se sacrifiant pour favoriser la germination des apparentés de la capsule. A l'inverse, les grex composés d'amibes issues de souches mixtes présentent un pied court mais une capsule plus large, une majorité d'amibes adoptant un comportement « égoïste » qui consiste à s'enkyster.

4.2.2.2. La reconnaissance des individus apparentés

Bien que la théorie de la sélection de la parentèle constitue un excellent concept pour expliquer l'évolution de l'altruisme, elle s'est heurtée à l'origine à une assez forte incrédule car elle ne peut fonctionner que si les individus se reconnaissent. Or, dans les années 1960, seule la reconnaissance parents-enfants était admise. Il fallait donc démontrer que la reconnaissance s'étendait au-delà et concernait l'ensemble de la parenté. La réalité de la reconnaissance des apparentés a remarquablement été mise en évidence chez les insectes. La

petite abeille *Lasioglossum zephyrum* vit en sociétés de taille modeste, dans des labyrinthes souterrains dont les galeries permettent juste le passage d'un animal. Il existe des ouvrières gardiennes qui veillent à l'entrée du nid. La gardienne sa tête par l'ouverture, palpe de ses antennes le visiteur, vérifiant ainsi son identité. Les occupants légitimes du nid (qui sont en principes des sœurs issues de la colonie) sont autorisés à rentrer alors que les conspécifiques étrangers (animaux victimes d'une erreur de navigation ou voleurs) sont refoulés. Par des artifices d'élevage, Greenberg (1979) est parvenu à obtenir des individus présentant entre eux 14 degrés possibles d'apparentement, depuis des sœurs génétiques ($r : 0,75$) jusqu'à des individus totalement étrangers ($r=0$). En présentant à une gardienne donnée des individus appartenant à ces différents groupes, il a obtenu un index de tolérance qui est précisément fonction de la corrélation génétique entre la gardienne et l'individu qu'on lui soumet.

Des travaux réalisés sur l'abeille domestique *Apis mellifera* par Robinson et al. (1999) ont récemment révélé le rôle fondamental de l'octopamine dans le processus de reconnaissance entre individus. Des abeilles traitées par injection de deux substances agissant comme agonistes de l'octopamine manifestent un pouvoir de discrimination entre apparentés et non apparentés fortement accru. Non seulement les ouvrières sont moins agressives à l'égard de leurs congénères, mais elles sont simultanément plus agressives vis-à-vis d'individus étrangers à leur société. Il est probable que l'octopamine accroît la capacité de discrimination des abeilles en agissant comme un neuromodulateur et en réduisant le seuil de sensibilité à certains stimuli olfactifs.

a) Reconnaissance spatiale

La reconnaissance spatiale repose sur des signaux émis par l'environnement ; les individus apprennent ces signaux et y répondent de manière différentielle. Tout individu qui sera rencontré dans l'environnement porteur du signal sera considéré comme apparenté et tout individu rencontré dans l'environnement sans ce signal sera considéré comme étranger.

Par exemple, une jeune mouette placée dans un nid particulier sera nourrie par les propriétaires du nid comme ses propres jeunes. Par contre, si le poussin est éloigné du nid de ses parents de quelques dizaines de centimètres, il sera abandonné malgré ses cris de détresse. Le plus souvent, l'animal utilisera des signaux associés à l'emplacement du nid ou du gîte. Un mécanisme assez voisin évite les effets néfastes du cannibalisme chez les têtards du crapaud *Scaphiopus bombifrons*. Cette espèce affectionne les mares temporelles des régions arides

américaines. Quand le têtard change de régime alimentaire au cours de sa vie et devient carnivore, il évite soigneusement la zone de mare où se trouvent ses apparentés pour ne pas les dévorer.

b) Reconnaissance phénotypique

C'est sans doute le mécanisme le plus souvent rencontré. Les individus produisent et/ou portent des signaux de reconnaissance qui sont perçus et interprétés par leurs voisins. La nature des signaux varie largement d'une espèce animale à une autre. Les références visuelles sont par exemple très communes chez les primates, dont la vue est particulièrement développée. Dans d'autres taxons comme celui des grenouilles et des crapauds, chez lesquels les accouplements sont nocturnes, les signaux auditifs sont les plus utilisés. Mais c'est incontestablement l'usage des signaux chimiques qui est le plus répandu dans le monde animal, en particulier chez les invertébrés.

Quelle que soit la nature du signal utilisé, la reconnaissance de l'individu apparenté repose sur des signaux présentés par le congénère. Trois types de reconnaissances phénotypiques peuvent être distingués : la reconnaissance par association ou familiarité, la reconnaissance par comparaison des phénotypes et la reconnaissance allélique.

L'association est généralement considérée comme le mode de reconnaissance le plus fréquent. Les individus apprennent au cours de leur développement les signaux phénotypiques des congénères les plus familiers ou les plus souvent rencontrés dans leur environnement. Ils traitent alors ceux-ci comme des apparentés et les individus inconnus comme des non apparentés. L'existence de ce mécanisme a été démontrée par l'élevage en commun dès la naissance de jeunes rats non apparentés. Plus tard, quand on donne le choix aux animaux entre des non apparentés familiers et des apparentés non familiers, les jeunes rats préfèrent se rapprocher d'un compagnon familier. La préférence pour les individus familiers prouve donc l'existence d'une reconnaissance par association ou familiarité.

Dans le cas de la reconnaissance par comparaison des phénotypes, les individus apprennent les signaux (ou labels) émanant des conspécifiques et les assimilent à un modèle de référence. Quand l'animal rencontre un autre individu, il compare les signaux de cet individu 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 de comparaison des phénotypes permet de reconnaître comme apparenté un individu même jamais rencontré, pourvu qu'il soit porteur du

signal marquant la parenté. Des preuves de l'existence d'un tel mécanisme sont apportées par la confrontation d'animaux apparentés mais qui ne se sont jamais rencontrés. Par exemple, lorsqu'un jeune rat est présenté à deux congénères qui lui sont inconnus, mais dont l'un est un frère génétique, il préfère se rapprocher de ce dernier plutôt que de l'inconnu qui lui est génétiquement étranger.

La comparaison des phénotypes peut fonctionner avec des signaux appris, mais elle est aussi très efficace (et même souvent meilleure) avec des signaux génétiques, dont la reconnaissance peut être innée. On parle alors de recombinaison allélique : tout porteur des allèles considérés sera perçu comme apparenté. Les allèles pourraient s'exprimer dans le phénotype de diverses manières, par exemple sous forme d'une odeur ou d'un trait physique. La reconnaissance directe d'un gène ou d'un lot de gènes à travers ses manifestations phénotypiques fut plaisamment appelée par Dawkins l'effet « barbe verte » : l'existence d'un gène sera directement perçue par le biais d'un effet phénotypique (Dawkins 1976°). Tout porteur d'une barbe verte, donc possesseur du gène correspondant, sera reconnu par son entourage et traité en conséquence. Le seul exemple d'effet barbe verte connu dans le comportement animal concerne la fourmi du feu *Solenopsis invicta*. Dans les sociétés polygynes de cette espèce, l'agressivité de certaines ouvrières à l'égard des reines est associée à la présence d'un allèle particulier chez ces dernières.

Les signaux impliqués dans la reconnaissance phénotypique présentent une double origine : soit ils sont issus de l'environnement, soit ils ont une base génétique. Les deux exemples suivant montrent comment les signaux phénotypiques peuvent être issus de l'environnement.

- Les signaux de reconnaissance issus de l'alimentation, chez une fourmi champignoniste

Chez la fourmi champignoniste *Acromyrmex octospinosus*, des sociétés étrangères nourries alternativement avec des signaux communs ou avec des végétaux différents adoptent un comportement synchrone de la nature de l'alimentation : alors que les fourmis sont extrêmement agressives lorsqu'elles sont nourries sur des supports différents, elles se tolèrent quand les sociétés partagent la même nourriture. L'hostilité est donc induite par l'utilisation des régimes alimentaires différents.

- Les signaux de reconnaissance issus des matériaux du nid chez une guêpe poliste

Les guêpes *Polistes fuscatus* construisent des nids formés de cellules hexagonales dont la matière première est de la fibre végétale longuement mâchée. La reconnaissance parentale est importante car des guêpes étrangères qui tentent de voler des œufs avec lesquels elles alimentent leurs propres larves peuvent vouloir pénétrer dans la société. Chaque individu acquiert son guêpier une odeur qu'il partage avec ses compagnons. Cette odeur se fixe dans la couche cireuse de l'épicuticule alors qu'elle durcit juste après la nymphose. Dans le cas des guêpes, l'odeur est dérivée du matériel végétal qui sert à construire le nid ainsi que des sécrétions émises par les guêpes bâtisseuses. Chaque société utilisant un mélange de plantes trouvées dans l'environnement de son nid, la mixture est unique et conduit à une odeur propre permettant la reconnaissance des habitants.

Ces quelques exemples montrent que la reconnaissance des apparentés est un phénomène largement répandu dans la nature. Son existence rend particulièrement crédible la sélection de la parentèle.

4.2.3. Sélection au sein des groupes entre les groupes

Selon la théorie de Wynne-Edwards, les groupes correspondent à des dèmes ; il s'agit de populations structurées, indépendantes et isolées les unes des autres quant à la reproduction. Ces dèmes présentent une composition homogène : certains sont constitués d'individus altruistes (qui limitent leur reproduction afin de réduire le risque d'extinction de la population lié à une pénurie des ressources), d'autres d'individus égoïstes (qui n'appliquent pas la politique du contrôle des naissances), de telle sorte que les groupes altruistes survivraient mieux que les groupes égoïstes. La sélection de groupe selon Wynne-Edwards concerne par conséquent la sélection entre les dèmes (sélection interdèmes). Comme nous l'avons largement développé précédemment, l'altruisme ne peut que très rarement évoluer dans de telles conditions : 1°) n'importe quel groupe altruiste contenant au moins un seul égoïste tendra rapidement à l'établissement d'un groupe égoïste ; 2°) les populations altruistes devant être isolées pour limiter tout risque de pénétration d'un individu égoïste, elles ne sont dès lors pas non plus capables « d'exporter » le gène de l'altruisme vers d'autres. Enfin, 3° la sélection de groupe selon Wynne-Edwards repose sur un mécanisme très particulier, qui concerne l'extinction de certains groupes (égoïstes) liée à la surexploitation du milieu.

Wilson (1980) envisage les populations comme des entités structurées en groupes. Ces groupes. Ces groupes n'étant pas isolés les uns des autres, l'accouplement est possible entre les individus issus de différents groupes d'une même population. En outre, les groupes présentent une composition hétérogène : des individus altruistes et égoïstes coexistent en proportions variables. Après l'accouplement, il existe une phase de brassage des individus appartenant aux différents groupes. Ce brassage peut se produire plusieurs fois au cours de la vie d'un individu. Elle est suivie par la formation de nouveaux groupes mixtes dont la composition est aléatoire. Dans ce type de modèle, la sélection agit au sein des populations ; il s'agit donc d'un modèle de sélection intradèmes par opposition au modèle interdèmes de Wynne-Edwards. La sélection sur les caractéristiques des groupes n'est pas limitée au mécanisme de l'exploitation différentielle du milieu par les groupes, mais repose sur la différence de productivité (en termes de procréation) entre ces derniers, quel que soit le mécanisme qui en est responsable.

4.2.3.1. Evolution de l'altruisme par la sélection sur les caractéristiques des groupes

Dans une population structurée telle que définie par Wilson, la sélection agit à deux niveaux : l'un concerne la sélection entre les groupes, l'autre la sélection au sein des groupes.

La théorie de la sélection sur les caractéristiques des groupes prédit que la coopération peut évoluer lorsque le gain de productivité des groupes constitués de nombreux altruistes est supérieur au bénéfice de l'égoïsme au sein des groupes. En d'autres termes, la sélection entre les groupes doit être plus forte que la sélection au sein des groupes, de telle sorte que les groupes doués de coopération soient plus productifs que les groupes constitués d'égoïstes.

4.2.4. Altruisme réciproque

Les théories de la sélection de la parentèle et de la sélection sur les caractéristiques des groupes expliquent l'évolution de comportements altruistes entre individus apparentés. Cependant, dans la nature, l'altruisme est fréquent entre individus non apparentés.

Une interprétation de la coopération entre individus non apparentés repose sur le concept de l'altruisme réciproque. Ce type d'altruisme peut apparaître chaque fois qu'un individu qui coopère reçoit en échange de son acte une aide réciproque, cette réciprocité pouvant être différée dans le temps.

Par exemple si un individu A aide un individu B aujourd'hui et, par réciprocité, B aide A ultérieurement, les deux individus peuvent accroître leur succès reproductif et la fréquence des gènes responsables de comportements altruistes augmentent dans la population.

L'altruisme réciproque peut être mis en péril par la présence d'individus égoïstes et tricheurs. Compte tenu du délai séparant les échanges, le bénéficiaire égoïste d'un acte altruiste peut refuser de rendre cette aide à son auteur. Tout gène codant pour la coopération subira alors un coût sans aucun bénéfice et les gènes favorisant l'égoïsme se répandront dans la population.

4.2.4.1. Le dilemme du prisonnier

Ce modèle met en scène deux individus qui sont interrogés par un juge, car soupçonnés d'avoir commis un délit. Les deux suspects, détenus, sont interrogés séparément. Soit les deux suspects coopèrent en ne se dénonçant pas mutuellement, soit ils se comportent de façon égoïste et se dénoncent réciproquement. Mais pour favoriser la dénonciation, le juge promet séparément à chaque inculpé la liberté assortie d'une prime s'il dénonce l'autre. La tentation de faire cavalier seul et de se comporter de façon égoïste est évidemment grande. Dans ce cas, l'égoïste est libéré alors que le second suspect est le seul accusé et est condamné à la peine la plus lourde.

Donc, dans une population où les individus qui interagissent ont le choix entre coopérer ou se comporter de façon égoïste. Les coûts et les bénéfices issus de ces interactions se répercutent sur le succès reproductif des protagonistes. Au cours de chaque interaction, les solutions qui s'offrent aux individus et leur résultat sont les suivants :

- Les deux individus coopèrent. La récompense R de cette coopération est de 3 unités pour chacun ;
- Les deux individus ne coopèrent pas. La défection mutuelle implique une punition p correspondante à 1 unité pour chacun
- Un individu coopère mais l'autre fait cavalier seul. La tentation de l'égoïste T est grande, car elle permet de bénéficier de l'aide du partenaire sans lui rendre la réciprocité ultérieurement. L'égoïste obtient alors 5 unités, tandis que l'individu coopérant récolte la sanction de la dupe S , à savoir 0 unité.

Quelle est la meilleure stratégie à adopter pour chaque individu ?

Supposons que B coopère : Si A coopère, A gagne 3 unités, alors que s'il ne coopère pas il bénéficie de 5 unités. Il est dès lors rentable pour A de ne pas coopérer.

Supposons que B ne coopère pas : si A coopère, il est dupé et ne gagne rien, alors que si A choisit de ne pas coopérer, il gagne quand même 1 unité. Dans cette situation également, il est plus intéressant pour A de ne pas coopérer. Quelle que soit l'attitude du détenu B, il est donc plus rentable pour A de ne jamais coopérer. Cette conclusion est valable pour autant que

$T > R$ (si B coopère, il est avantageux pour A de se dérober) (1) et

$P > S$ (si B ne coopère pas, il est avantageux pour A de se dérober) (2)

Par symétrie, B peut se comporter rigoureusement de la même manière que A et ne jamais coopérer. Une telle logique égoïste se traduit toutefois par un faible gain limité à 1 unité pour les deux individus, alors même qu'ils auraient pu, en coopérant, bénéficier chacun de 3 unités ($R > P$).

Quelle est la meilleure stratégie pour un individu moyen de la paire (A,B) ?

La situation illustrée dans le tableau **a** dernier est symétrique pour A et pour B : dans le cas d'une coopération mutuelle, B gagne R et en cas de défection mutuelle, le bénéfice de l'interaction est limité à P. Les stratégies mixtes donnent des résultats inversés. Le tableau **b** reprend les gains de A et de B et le gain moyen pour un individu A ou B est indiqué dans le tableau **c**. Les conditions pour que la coopération mutuelle soit la stratégie commune la plus rentable sont donc

$R > (T+S) / 2$ (3) et $R > P$ (4)

En conclusion, les conditions (1) et (2) impliquent qu'il est toujours plus intéressant pour un individu donné de ne pas coopérer, alors que les conditions (3) et (4) supposent que la stratégie la plus profitable pour un individu moyen est la coopération mutuelle.

Les conditions (1) et (4) réunies se résument à $T > R > P > S$ et $R > (T+S) / 2$

Ces conditions définissent le modèle du dilemme du prisonnier/ : si A et B ne coopèrent pas, A ne gagne que P. Il aurait été plus profitable pour lui de se trouver dans la situation où tous deux coopèrent, puisque $R > P$. Mais si B coopère, il est encore plus intéressant pour A de ne pas coopérer, puisque $T > R$.

a)

		Individu B	
		Coopère	Ne coopère pas
Individu A	coopère	R=3 récompense d'une coopération mutuelle	S= 0 Sanction infligée à la dupe
	Ne coopère pas	T= 5 Tentation de l'égoïste	P=1 Punition de l'égoïste

b)

		Individu B	
		Coopère	Ne coopère pas
Individu A	coopère	A gagne R B gagne R	A sanctionné de S B obtient T
	Ne coopère pas	A obtient T B sanctionné de S	A puni de P B puni de P

c)

		Individu B	
		Coopère	Ne coopère pas
Individu A	coopère	R	(T+S)/2
	Ne coopère pas	(T+S)/2	P

4.2.4.2. Analogie entre le dilemme du prisonnier et les processus évolutifs

Le don du sang chez le vampire d'Azara

La chauve-souris *Desmodus rotundus* ou vampire d'Azara est une espèce d'Amérique centrale qui se nourrit exclusivement la nuit du sang des chevaux et des ânes. Elle vit en groupe de 8 à 12 femelles et leurs petits dans des troncs d'arbres creux, les mâles se dispersant. Ces groupes de femelles restent stables plusieurs années consécutives, mais peuvent accueillir chaque année de jeunes femelles non apparentées, de telle sorte que les groupes comprennent des individus apparentés et non apparentés. Le vampire d'Azara est particulièrement fragile car il ne peut résister au plus jeûne plus de 2 nuits successives ; si la récolte de sang lors de la 3^{ème} nuit est infructueuse, l'animal meurt. Un voisin bien alimenté peut toutefois partager avec l'individu affamé une petite quantité du sang lui offrant ainsi la possibilité d'une nouvelle nuit

de chasse. Le coût du partage se traduit par une chute de 5% à 6% du temps d'autonomie du donneur, mais le bénéficiaire gagne jusqu'à 30% d'autonomie.

On trouve qu'en absence du don de sang, le taux de mortalité annuelle du vampire d'Azara atteindrait 82%, alors qu'il n'est en réalité que de 24%. En outre, le don de sang s'effectue entre individus apparentés et non apparentés, mais dans tous les cas donneurs et receveurs sont toujours des individus qui passent au moins 60% de leur temps côte à côte dans les troncs d'arbres. La réalité d'un altruisme est soulignée par le fait que les animaux secourus seront ultérieurement à leur tour des donneurs, plus souvent que ne le laisserait supposer le hasard. Trois conditions ont permis l'évolution de la réciprocité chez les vampires d'Azara : d'une part, les individus se reconnaissent et favorisent ceux avec lesquels ils ont une plus grande probabilité de rencontre ; d'autre part, malgré les modifications de la composition des groupes liées aux déplacements des femelles, des individus non apparentés viennent en communauté pendant plusieurs années, de telle sorte que leurs interactions sont fréquentes et leur nombre indéterminé ; enfin, le don d'une petite quantité de sang représente un coût relativement faible (en termes de temps de survie) comparé au bénéfice qu'il procure à un receveur affamé. Le bénéfice d'une coopération mutuelle (R) permettant aux individus de recevoir du sang en cas de nécessité est donc largement supérieur au coût qu'une telle coopération implique ($R > S$).

4.3. Le parasitisme social ou la manipulation

Comme déjà évoqué, la sélection naturelle favorise l'apparition de comportements égoïstes favorables aux intérêts reproductifs des organismes. Le mutualisme, la sélection de la parentèle, la sélection sur les caractéristiques des groupes et l'altruisme réciproque permettent d'expliquer l'évolution de la coopération et de l'altruisme, mais sont égoïstes du point de vue génétique car favorables au succès reproductif direct ou indirects des individus. Dans la nature, il peut arriver que des comportements altruistes soient exploités par des individus « parasites » appartenant à la même espèce (parasitisme intraspécifique) ou à une espèce différente (parasitisme interspécifique). Dans cette situation, l'altruisme manifesté par l'hôte n'est autre que le fruit d'une manipulation exercée par le bénéficiaire visant à induire des comportements altruistes à son profit ; le préjudice infligé au succès reproductif de l'altruiste (et par conséquent au gène ou au génotype responsable de l'altruisme) devient alors énorme.

- Le comportement parasite du coucou gris

- Les femelles de *Cuculus canorus* pondent leurs œufs dans le nid d'autres oiseaux. Chaque femelle du parasite se spécialise dans le choix d'un hôte spécifique et pond des œufs qui ressemblent étroitement à ceux de ce dernier.

- Les femelles de plusieurs espèces de Cichlidae d'Afrique incubent leurs œufs dans la bouche. La fécondation est limitée par le volume de la cavité buccale où les œufs et les jeunes sont incubés. Ainsi, les femelles pondent simultanément aux femelles hôtes, ces dernières incubant ensuite les œufs du parasite avec les siens. Les œufs du parasite éclosent les premiers et les jeunes qui en sont issus dévorent les alevins de l'espèce hôte alors qu'ils sont encore dans la bouche de leur mère.

5. SOCIÉTÉS D'INSECTES

Les insectes sociaux, notamment les hyménoptères (abeilles, bourdons, fourmis, guêpes) et les isoptères ont atteint le degré le plus élevé d'eusocialité dans le règne animal. Ils sont caractérisés par une division du travail entre des individus reproducteurs et des individus généralement stériles assurant l'essentiel des tâches de la société.

5.1. Les hyménoptères sociaux

Les hyménoptères (abeilles, fourmis, guêpes) ont atteint le degré d'eusocialité le plus élevé. Deux hypothèses principales sont proposées pour rendre compte de l'altruisme de reproduction : la théorie de la sélection de la parentèle et la théorie de la manipulation parentale.

5.1.1. Evolution sociale

a) Haplodiploïdie et sélection de la parentèle

La sélection de la parentèle ayant joué le rôle important dans la promotion de la coopération chez les individus diploïdes, constitue une théorie encore plus puissante lorsque l'on a affaire à des organismes dont le mode de détermination du sexe implique l'existence d'individus haploïdes. C'est le cas des insectes hyménoptères dont la reproduction est qualifiée d'haplodiploïdie.

Quelles sont les différences entre le déterminisme du sexe par haplodiploïdie et celui impliquant l'hétérochromosomie qui caractérise les animaux diploïdes ?

Dans l'hétérochromosomie, la méiose qui conduit à l'élaboration des gamètes est marquée par une réduction chromosomique : chacun des gamètes reçoit la moitié des chromosomes de l'adulte et ceci pour les deux sexes. Chaque enfant aura donc 50% de gènes communs avec sa mère, 50% de gènes communs avec son père et 50% de gènes communs avec chacun de ses propres enfants lorsqu'il se reproduit à son tour.

Dans les trois cas, son coefficient de corrélation génétique r sera par conséquent 0,5 (quel que soit le sexe de sa progéniture).

Dans le cas d'*haplodiploïdie*, les mâles sont presque toujours obtenus par parthénogénèse d'un œuf femelle (donc haploïdes) et les femelles issues des œufs fécondés (donc diploïdes).

L'haplodiploïdie est assez largement répandue et concerne environ 20% du règne animal ; elle existe non seulement chez les insectes (hyménoptères, qlqs coléoptères, thysanoptères), mais aussi chez les Rotifères et les acariens.

Le système haplodiploïde est parfois rendu complexe par la présence de mâles diploïdes. En effet, on a trouvé chez *Apis mellifera* que la détermination du sexe est sous la dépendance d'un ou plusieurs loci multialléliques. Si lors de la fécondation de l'ovule les loci codeurs du sexe apportés par le mâle sont différents de ceux portés par la femelle, l'œuf sera toujours de sexe femelle ; et au contraire en cas d'homozygotie pour les loci responsables du sexe, l'œuf sera de sexe mâle. L'existence des mâles diploïdes chez les insectes haplodiploïdes est un phénomène rare, de plus de tels mâles sont pas généralement viables (ils sont soit éliminés au cours de leur développement (cas abeilles), soit ils restent stériles (cas fourmis). Du point de vue évolutif, il convient donc de ne considérer que le cas des mâles haploïdes.

Conséquence de l'haplodiploïdie, présence des asymétries génétiques entre les individus au sein d'une même société. Les mâles étant haploïdes, ils ne subissent pas de réduction chromosomique pour fabriquer des spermatozoïdes à $n X^{\text{mes}}$ (tous les spermatozoïdes d'un même mâle sont génétiquement identiques).

Les liens de parenté observés chez les animaux haploïdes apparaissent donc très différents de ce qu'ils sont chez les organismes.

Coefficient de corrélations génétique chez les organismes haploïdes et diploïdes

	Organismes haploïdes	Organismes diploïdes
Mère → fille	0.5	0.5
Mère → fils	0.5	0.5
Père → fille	1	0.5
Fille → père	0.5	0.5
Père → fils		0.5
Sœurs	0.75	0.5
Sœur → frère	0.25	0.5
Frères	0.5	0.5
Femelle → petits-fils	0.25	0.25
Femelle → Neveu ou nièce	0.375	0.25

Avec l'existence d'asymétries génétiques entre individus, l'haplodiploidie aurait largement contribué à l'évolution de l'altruisme de reproduction par sélection de la parentèle chez les hyménoptères sociaux. En effet, les ouvrières ont plus de gènes en commun avec leurs sœurs qu'elles n'en auraient avec des filles éventuelles. Dans ce cas, le succès reproductif indirect des ouvrières, qui élèvent leurs sœurs, est supérieur au succès reproductif direct dont elles bénéficieraient en ayant elles-mêmes des filles. L'altruisme de reproduction manifesté par les ouvrières qui renoncent à pondre, restent avec la mère et soignent leurs sœurs, est du point de vue strictement génétique très égoïste, puisqu'il permet aux ouvrières d'optimiser leur succès reproductif global.

5.1.2. Structures sociales polygynes

La monogynie est une situation plus fréquente chez les hyménoptères sociaux. Chez de nombreuses espèces, plusieurs reines associent leurs efforts et contribuent collectivement à assurer la descendance. Il y a existence des ouvrières appartenant à des lignées matriarcales différentes. La corrélation génétique moyenne entre les ouvrières d'un tel nid dépendra du degré d'apparentement entre les reines qui est souvent faible, voire parfois nul. La polygynie diminue l'intérêt génétique que manifestent les ouvrières nourrices pour les larves royales qu'elles élèvent. Plus la corrélation génétique entre une ouvrière et la larve femelle qu'elle

élève diminue et plus il deviendra intéressant pour cette même ouvrière de diriger ses efforts nourriciers vers une larve mâle.

En cas de la polygynie, la théorie de la sélection de la parentèle prédit que le sex-ratio doit être biaisé en faveur du sexe mâle.

5.1.3. Structures sociales polyandres

Lorsque la reine s'accouple avec plusieurs mâles, les ouvrières d'une même société ne sont alors que des demi-sœurs appartenant à autant de lignées patriarcales qu'il y a eu de pères différents. La corrélation génétique moyenne entre sœurs est déterminée par l'équation

$R=1/4 + 1/2k$ où k représente le nombre effectif de pères.

Plus k augmente, plus la corrélation génétique moyenne entre une ouvrière et ses sœurs diminue

Si la corrélation génétique moyenne entre deux vraies sœurs (reine fécondée par un seul père) est de 0.75, elle tombe à 0.50 lorsque la reine est fécondée par deux mâles, à 0.42 si elle est fécondée par trois mâles, etc. Dans la situation imaginaire où toutes les femelles seraient issues d'un père différent, elles ne possèderaient alors en commun que la part maternelle de leur génome, soit 0.25.

Par contre, la corrélation génétique entre une ouvrière et ses frères est indépendante du nombre d'accouplement de la mère, puisque tous les frères sont des fils parthénogétiques de la même reine ; la corrélation génétique entre une ouvrière et les mâles qu'elle élève reste donc de 0.25 quel que soit le degré de polyandrie. Par conséquent, dans les cas de polyandrie, les ouvrières ont de moins en moins d'intérêt génétique à privilégier le sexe femelle.

Le sex-ratio théorique optimal pour les ouvrières, exprimé en nombre de reines par mâle, s'établit selon la formule : $(k+2) / k$

Dans ces conditions, le sex-ratio femelles : mâle est de 3:1 (cas monoandrie), 2:1 (cas 2 accouplements) et 1.7 :1 (cas 3 accouplements).

5.2. Manipulation parentale

Cette théorie suggère que les descendants d'une femelle deviennent des ouvrières sous la force contraignante de la mère. Ainsi, la mère pourrait sous-alimenter ses filles pour réduire leur potentiel reproducteur ou les dominer de quelque façon que ce soit, afin de rendre

impossible une fécondation indépendante ; les filles ne peuvent alors devenir que des ouvrières (exploitation des enfants par les parents).

Cette théorie est puissante selon ses défenseurs pour expliquer l'altruisme de reproduction chez les hyménoptères. Ainsi, tout gène porté par un descendant qui le conduirait à se rebeller contre ses parents deviendrait désavantageux quand le descendant devient lui-même parent puisque ce gène passerait dans sa descendance. Par conséquent, les parents doivent toujours gagner les conflits les opposant à leurs jeunes et seules les lignées comportant des descendants dociles, permettant la manipulation parentale, pourraient se maintenir.

Ex : Cas de l'abeille sociale primitive *Lasioglossum zephyrum*. Cette petite abeille vit dans des nids souterrains, la reine contrôle les autres femelles adultes au moyen de deux comportements très simples. Elle bouscule systématiquement les femelles au cours d'un acte agressif, ce qui inhiberait leur développement ovarien. Ce comportement est suivi par une marche arrière de la reine qui s'efforce d'entraîner l'ouvrière basculée vers les profondeurs du nid afin qu'elle participe à la construction et l'approvisionnement des cellules où la reine a pondu.

5.2.1. Organisation sociale

Parmi les invertébrés, la vie sociale a atteint un sommet évolutif dans le fonctionnement et l'organisation des sociétés d'hyménoptères chez lesquels la coopération est la plus spectaculaire. Nous nous intéresserons plus particulièrement aux facteurs responsables du succès de coopération chez les fourmis et les abeilles.

Le succès de la coopération chez les hyménoptères s'exprime à plusieurs niveaux de leur organisation sociale et est la conséquence de deux fondamentaux : des systèmes de communication extrêmement sophistiqués et une division du travail entre les individus de la société.

5.2.1.1. Communication chimique chez les fourmis

La vie sociale implique la circulation d'informations entre les individus d'une même société. La communication correspond à l'émission par un individu d'un stimulus qui provoque une réaction chez un autre individu, la réaction étant bénéfique à celui qui a émis le stimulus, à celui qui l'a reçu ou aux deux. Les canaux de communication varient selon le mode de transmission : visuel, sonore, olfactif, tactile et plus rarement électrique. Nous nous

intéresserons ici aux messages olfactifs chez les fourmis, lesquels sont à la base de chacune des activités sociales de la fourmilière.

Les signaux chimiques ou sémiouchimiques sont des molécules organiques plus ou moins volatiles dont le nom diffère selon que le destinataire appartient ou non à la même espèce que l'émetteur. Lorsque la communication intervient entre espèces animales ou végétales différentes, les substances émises sont appelées des allélochimiques. Ces substances sont elles-mêmes réparties en allomones et en kairomones.

Lorsque la communication intervient entre représentants d'une même espèce, on parle de phéromones.

. Phéromones de pistes

Les phéromones de piste sont à l'origine d'un comportement spectaculaire observé chez les fourmis : le recrutement des congénères. Comme son nom l'indique, ce processus permet de recruter et de conduire très rapidement un grand nombre d'ouvrières à un endroit déterminé, par exemple une source de nourriture, un ennemi à neutraliser ou un nouveau nid au cours du déménagement. Lorsqu'une fourmi découvre une source de nourriture liquide ou trop volumineuse pour être transportée par un seul individu, elle gagne le plus souvent son nid en frottant son aiguillon ou l'extrémité de son abdomen sur le sol. Ce faisant, elle balise le chemin séparant la source du nid en déposant une phéromone de piste. La piste chimique ainsi tracée sur le sol peut suffire à recruter un grand nombre de congénères et à les orienter jusqu'à la source découverte. Il existe plusieurs variantes de recrutement qui ne diffèrent fondamentalement les unes des autres que par la phase de retour à la nourriture. Dans chaque mode de recrutement, les fourmis recrutées ayant atteint la source de nourriture deviennent implicitement à leur tour des recruteuses qui renforceront la concentration en phéromone de la piste. Ce processus typiquement autocatalytique entraîne l'exploitation des sources découvertes par un nombre d'individus progressivement de plus en plus élevé.

. Phéromones d'alarme

Ces phéromones constituent un progrès dans l'évolution des espèces eusociales, car elles permettent une mobilisation rapide en réponse à un stress ou une perturbation.

La fonction première des phéromones d'alarme est justement de mettre en alerte les autres membres de la société. On peut diviser le comportement d'alarme en deux activités de base: un mouvement de panique au cours duquel les ouvrières se déplacent à grande vitesse en tous

sens, et un comportement agressif marqué par un déplacement rapide et orienté vers la source de la perturbation. Arrivées vers leur but, les ouvrières prennent des attitudes menaçantes (ouverture des mandibules, mouvements du gastre) et attaquent en mordant ou en piquant l'ennemi.

. Interactions reines-ouvrières

La division du travail entre individus reproducteurs (reines) et non reproducteurs (ouvrières) est une caractéristique propre aux animaux eusociaux les plus évolués. Cette répartition des tâches n'est possible qu'à condition que les reines soient dispensées de toute autre activité que la que la ponte. C'est la raison pour laquelle les reines des fourmis, comme d'ailleurs celles des autres insectes sociaux, sont très souvent entourées d'une cour d'ouvrières qui les soignent, les nourrissent et les protègent.

Ce comportement de "cour" peut recouvrir plusieurs comportements différents, comme l'attraction à distance, l'agrégation autour de la reine, la reconnaissance de cette même reine.

Chez *Solenopsis invicta*, les phéromones responsables de la cour royale sont produites par la glande à poison, également à l'origine des phéromones de piste

. La reconnaissance sociale

Les hyménoptères appartenant à des espèces différentes se reconnaissent sans aucune difficulté et s'évitent généralement soigneusement. La reconnaissance intraspécifique est un phénomène plus complexe. Les ouvrières d'un même nid se reconnaissent entre elles, ce qui aboutit souvent à la fermeture de la société : tout individu s'égarant dans une société voisine est reconnu comme étranger par les ouvrière résidentes et est habituellement chassé, quand il n'est pas mis à mort. Cette aptitude à discriminer les membres d'un même groupe social de ceux issus d'un autre groupe est un facteur essentiel de la cohésion et de la coopération qui caractérisent les sociétés animales.

Les phéromones de reconnaissance sont essentiellement issues des lipides cuticulaires. Ces derniers contiennent une large proportion d'hydrocarbures qui sont responsables de l'odeur caractéristique de chaque société'.

5.2.1.2. Une communication complexe : la danse des abeilles

- Danse en rond

Cette danse très simple est effectuée lorsque la source de nourriture est à proximité de la ruche, dans un rayon inférieur à une quinzaine de mètres. La butineuse qui a découvert une fleur prélève du nectar, rentre à la ruche et distribue un peu de sa récolte à ses compagnes. Elle exécute ensuite une danse circulaire entraînant dans son sillage plusieurs ouvrières qui la touchent des antennes. Ces petits cercles sont répétés plusieurs fois, la danseuse changeant de temps en temps le sens de rotation. La danse est souvent interrompue pour distribuer du nectar aux suiveuses. La richesse de la source est marquée par une danse plus vigoureuse et plus longue. La danse en rond ne donne aucune indication concernant la distance ou la direction à suivre; elle a seulement valeur de recrutement. Les compagnes sortent de la ruche et font des vols de plus en plus larges à la recherche de l'odeur du nectare qui leur a été communiquée.

- Danse frétilante

Pour des sources alimentaires situées à des distances comprises entre une quinzaine et une centaine de mètres de la ruche, la recruteuse modifie graduellement sa danse pour passer de la danse en rond à la danse frétilante.

Ces danses de transition constituent des danses en faucille. Dans la danse frétilante, l'abeille effectue un parcours rectiligne de quelques centimètres en secouant son abdomen d'un côté à l'autre selon une fréquence de 13 à 15 oscillations par seconde. En même temps, l'ouvrière produit un fort bourdonnement dû à la vibration des muscles alaires. A la fin de chaque course droite, l'abeille tourne alternativement d'un côté et de l'autre effectuant un demi-tour circulaire qui la ramène au point de départ. Elle effectue ainsi une figure semblable à un huit couché, d'où le nom de danse en huit que l'on donne parfois à la danse frétilante. Les compagnes suivent la danseuse au cours de ses déplacements et la touchent des antennes.

La précision de l'information transmise par la danse des abeilles, tant en ce qui concerne la distance que l'orientation, n'est pas parfaite en particulier pour les sources alimentaires situées à courte distance. Une partie des erreurs vient du fait que plusieurs danseuses indiquant une même source effectuent des danses légèrement différentes. Bien que les ouvrières semblent capables de faire la moyenne des informations reçues, un pourcentage appréciable d'abeilles s'écartent de la cible indiquée. Ces erreurs d'orientation associées à l'imprécision de la communication présentent une forte valeur adaptative. Non seulement elles permettent l'exploitation de la totalité d'un champ de fleurs au lieu de concentrer toutes les butineuses au même endroit, mais elles peuvent, également conduire à la découverte de

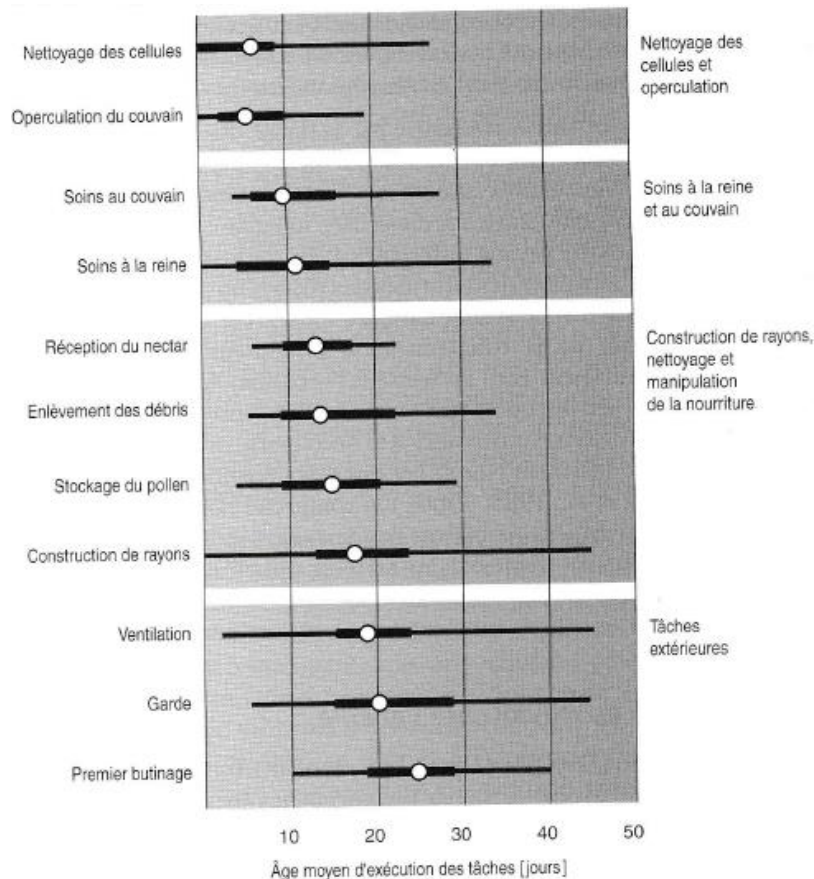
nouvelles sources de nourriture éventuellement plus riches que la source initiale. On comprend donc que l'utilisation conjointe des performances collectives (les danses) et individuelles (capacité d'orientation) expliquent comment les sociétés d'abeilles sont capables de recruter des congénères et d'exploiter rapidement les ressources présentes dans leur environnement, ce qui constitue un des avantages majeurs de la socialité.

La division du travail chez l'abeille

La division du travail ou polyéthisme est un des fondements des sociétés d'insectes les plus évoluées, comme les fourmis, les abeilles ou les termites. Le partage des rôles concernant la reproduction est le fait le plus marquant.

La division du travail concerne aussi les ouvrières dans leurs tâches quotidiennes. C'est à ce partage des rôles que l'on doit une grande partie du succès écologique des insectes sociaux. Deux types de polyéthisme sont reconnus chez les femelles non reproductrices: le polyéthisme de caste et le polyéthisme d'âge.

Le polyéthisme de caste est lié à la possession par l'individu de particularités anatomiques le prédisposant à un type d'activité. Le polyéthisme d'âge se traduit par l'existence de castes temporelles qui font que le répertoire d'un animal est lié à son âge.



Polyéthisme des ouvrières de l'abeille en fonction de leur âge. L'activité des ouvrières se déplace graduellement de l'intérieur de la ruche vers l'extérieur. Le rond blanc indique l'âge moyen, le trait épais l'âge le plus commun au moment de l'exécution de la tâche et le trait fin la durée moyenne de l'activité considérée.

5.2.1.3. Isoptères

Les isoptères sont exclusivement représentés par les termites, qu'il l'essentiel de bien positionner dans la phylogénèse des insectes. Il s'agit d'organismes hémimétaboles contrairement aux hyménoptères qui sont holométaboles.

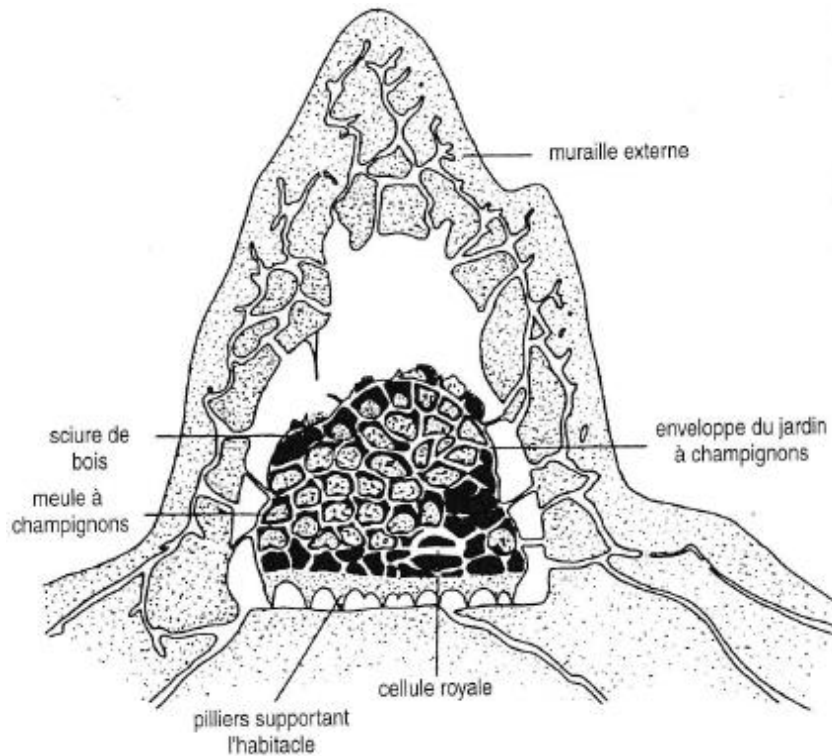
a) Évolution sociale

Tous les termites sont eusociaux et possèdent une ou plusieurs reines et rois spécialisés dans la reproduction. Ils présentent un déterminisme du sexe classique, les mâles comme les femelles possédant un double jeu de chromosomes. Les causes évolutives de l'eusocialité chez les termites sont encore floues. A l'heure actuelle, il est toutefois bien établi que les termites possèdent un grand nombre de prédispositions favorables à la socialité et que leur évolution sociale a été favorisée au moins en partie par la sélection de la parentèle.

b) Organisation sociale

Les termites de nos régions vivent le plus souvent, dans le bois et ne construisent pas de nids apparents. Par contre, les termites africains habitant les savanes construisent des nids d'une grande complexité. Ils utilisent généralement des particules de terre qu'ils mâchent longuement. Ces éléments sont liés avec de la salive et une quantité variable d'excréments avant d'être appliqués sur la construction. Le résultat est un édifice aérien qui peut atteindre plusieurs mètres de hauteur. Ces termitières évoquent de façon grossière une cathédrale avec ses clochetons et ses flèches. Le cœur du nid est occupé par la cellule royale. Il s'agit d'une loge d'argile entièrement fermée à l'exception de petits orifices équatoriaux par lesquels circulent les ouvriers. La reine présente une physogastrie monstrueuse et ne peut bouger, la loge étant construite à ses dimensions comme un sarcophage. Le roi, plus petit, se déplace autour de la reine mais ne peut davantage sortir. Autour de la loge royale sont construites d'autres chambres réservées aux œufs et aux jeunes larves. En périphérie, les chambres renferment des meules à champignons. Une solide muraille externe de 40 ou 50 cm d'épaisseur entoure l'habitable. L'architecture des chambres répond à des exigences précises.

Elle permet par exemple de maintenir une hygrométrie ou un taux de CO₂ constants. Les orifices qui unissent les chambres facilitent la défense du nid car ils sont percés à la dimension des soldats qui peuvent bloquer les carrefours de communication.



c) Castes et la division du travail

L'absence de stade nymphal et l'existence de métamorphoses progressives expliquent, pour une large part la plasticité extraordinaire des termites. Chez les termites supérieurs (Termitidae), les larves issues des œufs peuvent subir trois destinées différentes en donnant des ouvriers, des soldats ou des imagos ailés (figure 5.32).

Les vrais ouvriers sont des individus fixés qui ont arrêté leur développement après un nombre variable de mues larvaires. Ils ne présentent jamais de traces d'ailes ou de taches oculaires. À l'état adulte, ils sont de sexe mâle ou femelle et bien que leurs organes reproducteurs soient très réduits, il existe souvent un dimorphisme sexuel quant à leur taille. Chez la plupart des termites inférieurs, ce sont les larves indifférenciées les plus âgées qui assurent les fonctions d'ouvrier. Les soldats représentent [une caste très originale qui n'a pas son équivalent chez les Hyménoptères sociaux (Noirot, 1990)]. On les rencontre à la fois chez les termites inférieurs et supérieurs. Ils possèdent une tête très allongée, presque rectangulaire, munie de fortes

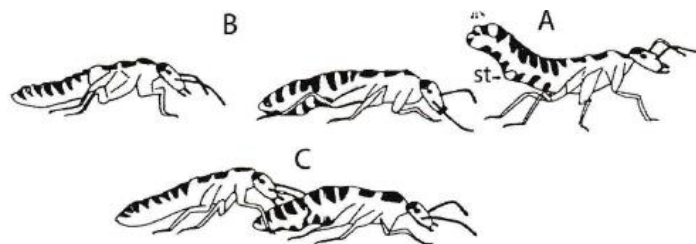
mandibules. Le soldat précédant, l'adulte est totalement dépigmenté, ce qui lui vaut le nom de soldat blanc.

Les soldats de termites sont soit unisexués, lorsqu'ils sont issus de la transformation des ouvriers d'un seul sexe, soit bisexués. Dans ce dernier cas, le dimorphisme sexuel n'apparaît qu'exceptionnellement. Ils ont un rôle strictement défensif, se montrant même incapables de se nourrir seuls. La dernière lignée est celle des sexués. Au cours des mues, les larves appartenant à la lignée des sexués acquièrent, des ébauches alaires et oculaires. Ces ébauches alaires valent à leurs propriétaires le nom de nymphes (terme plutôt mal choisi s'agissant d'un hémimétabole. Après la mue imaginale, les ailes sont totalement développées mais il est impossible de distinguer les mâles des femelles. Ce sont ces sexués ailés qui effectueront le vol nuptial.

A ces castes les plus communes, il convient souvent d'ajouter chez les termites d'autres individus, notamment des pseudergates ou faux ouvriers

d) Reproduction et multiplication des sociétés

L'essaimage est généralement préparé par les ouvriers qui creusent des galeries dans la partie aérienne de la termitière puis des orifices par lesquels les sexués s'échappent dans une grande agitation. Les soldats protègent l'opération. L'appariement intervient quand les insectes tombent au sol mais parfois le mâle s'accroche à la femelle en vol, perd ses ailes et finit sa course comme passager. La femelle revenue au sol dresse son abdomen et émet une phéromone sexuelle qui attire le mâle. Les sexués perdent leurs ailes et le tandem ainsi formé se met en mouvement. La femelle marche en tête, relevant parfois l'abdomen pour émettre une phéromone attractive qui permet au mâle de la suivre. Cette marche en tandem dure selon les espèces de quelques minutes à deux jours. Elle se termine lorsque le couple trouve une anfractuosité qu'il agrandit rapidement pour créer une chambre nuptiale. La chambre est immédiatement scellée et les premiers accouplements interviennent.



e) Alimentation des termites

Les termites se nourrissent presque exclusivement de végétaux sous toutes les formes : bois, feuilles, plantes herbacées, et ce qui est, plus nuisible encore pour l'économie humaine, bois des constructions, papiers et tissus. Ils entreprennent souvent de longues colonnes de récolte en direction d'une source alimentaire en se protégeant de la lumière par la construction d'un tunnel fait de déchets divers agglomérés. Leur cheminement est facilité par l'emploi de phéromones de piste. Contrairement, aux fourmis, chez lesquelles l'origine glandulaire de telles phéromones est très variable, les phéromones de pistes des termites sont exclusivement issues des glandes sternales. A ce jour, seules deux substances peuvent être considérées avec certitude comme des phéromones de piste : le (Z,Z,E)-3,6,8 dodecatriénol et le (E,E,E) neocembrène, respectivement identifiés chez *Reticulitermes lavipes* et *Nasutitermes exitiosus*. L'étude des phéromones de piste chez les termites est rendue très complexe par les risques d'artefacts, les individus suivant, volontiers des pistes artificielles de composition variable. Par exemple, les termites suivent aisément des pistes tracées avec du 2-phénoxyéthanol, un composé que l'on trouve dans l'encre des stylos à bille, ou encore des pistes de phtalates, substances qui entrent notamment dans la composition des tubes et des bouteilles en plastique ou des tuyaux en PVC.

Dans tous leurs aliments les termites recherchent surtout la cellulose. Chez les termites inférieurs, la cellulose est digérée par des cellulases sécrétées au niveau du mésentéron et par des symbiontes (zooflagellés et bactéries) situés dans une poche de l'intestin postérieur. Ces zooflagellés, spécifiques de telle ou telle famille de termites, sont des unicellulaires géants dont le poids total représente jusqu'à 34% de celui de l'insecte. A l'inverse des termites inférieurs, les termites supérieurs sont tous dépourvus de zooflagellés symbiotiques dans leur intestin. Ils hébergent par contre une communauté complexe de bactéries. Parmi les termites supérieurs, les Macrotermitinae cultivent également des champignons capables de dégrader la cellulose, exactement comme le font les fourmis champignonnistes.

6. VERTEBRES SOCIAUX

6.1. Caractéristiques sociales des vertébrés

Trois facteurs principaux caractérisent les sociétés de vertébrés: le comportement, territorial, des stratégies reproductrices variables et les hiérarchies sociales.

6.1.1. Comportement territorial

Bien qu'un tel comportement existe aussi chez les insectes sociaux, la défense d'un territoire" est une caractéristique fondamentale de l'organisation sociale des vertébrés. Les territoires sont des espaces défendus agressivement par leur propriétaire à l'égard de tout intrus. Ils permettent en premier aux animaux de s'approprier des ressources alimentaires. Les oiseaux utilisent à cet effet différents comportements comme des chants, des cris ou des postures visuelles. De nombreuses espèces de mammifères utilisent des marques odorantes issues de sécrétions glandulaires et présentes dans les urines ou dans les fèces. La défense de territoires n'est cependant pas toujours motivée par la présence de nourriture. Plusieurs espèces d'oiseaux marins tels les goélands, les sternes ou les fous maintiennent de petites aires autour de leur nid, afin de limiter les risques de cannibalisme et/ou de parasitisme par d'autres oiseaux de la même population. De même, les mâles de quelques espèces d'ongulés africains (antilopes), de tétras et d'oiseaux tropicaux défendent ardemment de petits territoires très temporaires et, exclusivement réservés à la reproduction: les leks.

Les leks s'établissent chaque année au même endroit. Les femelles s'y rendent exclusivement, pour l'accouplement. Chaque mâle occupe son propre lek et attire les femelles par des sons ou des signaux visuels. Ces dernières choisissent alors de s'accoupler avec un seul mâle sur la base de critères variables et quittent ensuite le lek du reproducteur. Ce scénario se répète à plusieurs reprises, le mâle s'accouplant successivement avec des femelles différentes. En général, la constitution de leks est étroitement corrélée à un très fort biais du succès reproductif des mâles; ainsi, chez les tétras *Centrocercus urophasianus* un seul mâle peut être responsable de 50% à 70% des copulations.

6.1.2. Les stratégies reproductrices

Chez les vertébrés, le type d'organisation sociale est souvent fonction de la stratégie reproductrice. La stratégie reproductrice d'une espèce correspond à la manière dont les sexes s'assemblent pour la reproduction. Ses deux propriétés majeures sont le temps pendant lequel les sexes s'associent et le nombre de mâles et de femelles dans un groupe au moment de la reproduction. Trois catégories principales de systèmes sexuels sont reconnues: la monogamie, la polygamie et la polyandrie. Chez les espèces monogames, un mâle et une femelle forment un couple unique pour une période de durée variable. La monogamie est fréquente chez les oiseaux, les loups et les primates. La polygamie correspond à l'accouplement' d'un mâle avec

plusieurs femelles, alors que celles-ci ne se reproduisent qu'avec un seul mâle. Dans un tel système sexuel en harems, la disponibilité en femelles est réduite et un grand nombre de mâles ne se reproduisent pas.

Un même mâle peut s'associer avec plusieurs femelles simultanément (polygamie simultanée) ou successivement (polygamie successive); de même, ces associations peuvent être courtes ou longues (les legs constituent une des associations courtes de la polygamie chez plusieurs espèces de mammifères et d'oiseaux.

La polyandrie est l'inverse de la polygamie: une femelle s'associe à plusieurs mâles simultanément (polyandrie simultanée) ou successivement (polyandrie successive), mais chaque mâle ne s'accouple qu'une seule fois. Bien que ce mode sexuel soit rare, il est néanmoins connu chez l'épinoche, le lynx roux, l'ours polaire, le lièvre d'Amérique et les jacanas. Chez ces derniers, les femelles sont plus grandes et plus fortes que les mâles et elles les protègent de toute femelle susceptible de les convoiter.

a) Oiseaux

La coopération chez les oiseaux a fait l'objet d'un nombre impressionnant d'études. Elle se manifeste dans des contextes très variables, comme la défense du territoire, la capture de proies, le partage des ressources alimentaires, l'émission de cris d'alarme, l'intimidation de prédateurs potentiels, etc... Mais c'est clairement l'altruisme manifesté dans l'élevage collectif des jeunes et la reproduction communautaire qui ont focalisé l'attention au cours de ces dernières années. Compte tenu de leur complexité, il serait peu raisonnable dans le cadre de cet ouvrage de vouloir développer en détails les causes proximales et ultimes responsables de l'évolution de la coopération dans la

b) Émission de cris d'alarme chez les mésanges et les pics

Durant l'hiver, les mésanges boréales *Parus montanus* constituent de petites unités sociales composées de 1 à 8 individus non apparentés. Ces oiseaux émettent des cris d'alarme en présence d'un prédateur, comme l'épervier d'Europe *Accipiter nisus*. La probabilité d'émission d'un cri d'alarme par les mésanges dépend de la distance du prédateur : seuls 10% des individus donnent l'alarme lorsque le prédateur est à 10 m alors que plus de 50% des individus du groupe émettent un tel signal lorsque le prédateur est distant de 40m. L'émission d'un cri d'alarme est donc plus générale lorsque le prédateur est loin, ce qui suggère l'existence d'un certain risque pour l'émetteur. Il existe cependant des variations entre les individus au sein des

groupes de mésanges : les mâles dominants, plus âgés, donnent plus souvent l'alarme que les femelles ou les jeunes mâles subordonnés. Les individus dominants ont sans doute un plus grand bénéfice à crier que les autres membres du groupe. Ce bénéfice semble associé à la probabilité de se reproduire. Les mésanges boréales s'accouplent généralement avec les membres de leur groupe; dans la mesure où 5% à 30% des mâles ne se reproduisent pas, la survie des femelles est donc un facteur important pour les mâles dominants. Les conditions nécessaires à l'établissement du mutualisme sont donc rencontrées pour les dominants, mais pas pour les subordonnés du groupe.

Chez le pic mineur *Picoides pubescens* et la mésange à tête noire *Parus atricapillus*, les individus émettent des cris d'alarme afin de protéger leurs partenaires sexuels. Les pics mineurs n'émettent jamais de tels signaux lorsqu'ils sont au sein d'un groupe appartenant à une autre espèce ou dans un groupe d'individus du même sexe et de la même espèce. Par contre, les femelles comme les mâles du pic émettent des cris d'alerte dans plus de 75% des cas en présence d'individus du sexe opposé, suggérant donc la possibilité d'un mutualisme entre les individus des deux sexes.

c) Nid comme centre d'information chez les hirondelles

Au Nebraska, les hirondelles à front blanc *Hirundo pyrrhonota* nidifient en groupes dont la taille peut varier de 1 à 3.000 paires. Elles construisent des nids de boue en surplomb des falaises et sous les ponts. Les hirondelles se nourrissent en groupe, principalement d'insectes en essaims.

Les concentrations de proies sont fugaces car elles sont déterminées par les mouvements de l'air et les courants de convection; en moyenne, les oiseaux chassent dans une zone déterminée pendant environ 25 minutes, puis sont obligés de trouver de nouvelles sources de nourriture. Le groupe constitue un centre d'information permanent : la probabilité qu'un oiseau du groupe suive un autre oiseau vers un site d'approvisionnement dépend de son taux de succès au cours des vols précédents. Ainsi, un individu revenu bredouille d'une chasse n'est suivi que dans 10% des cas par un autre oiseau du groupe, alors que les individus ayant eu plus de succès dans la chasse sont suivis dans 44% des cas.

d) Évolution de la reproduction communautaire et du comportement d'assistance chez les oiseaux

Chez la grande majorité des animaux, les jeunes quittent le gîte parental une fois parvenus à l'âge adulte, afin de se reproduire. Ils interrompent définitivement toute relation avec leurs parents. Cependant, chez certaines espèces, les jeunes devenus adultes et sexuellement mûrs peuvent différer leur départ du territoire natal et aider leurs parents à élever les jeunes issus d'une seconde portée. Ils retardent alors leur propre reproduction. Ces assistants, également appelés auxiliaires ou aides non reproducteurs, ne sont pas toujours les descendants immédiats du couple reproducteur; il arrive en effet que des individus coopèrent dans la reproduction de couples avec lesquels ils ne sont pas apparentés. Le comportement d'assistance est assez répandu dans la nature : il a été observé chez plus de 200 espèces d'oiseaux, 120 espèces de mammifères et quelques espèces de poissons. Compte tenu de sa fréquence, la coopération dans la reproduction a évolué plusieurs fois et indépendamment dans une grande variété de groupes taxonomiques différents.

Le comportement d'assistance n'a pu être retenu par la sélection naturelle et évoluer que si le succès reproductif qu'il confère aux auxiliaires est équivalent ou supérieur à celui des individus quittant le territoire des parents pour se reproduire. Or, les assistants ne se reproduisent pas en présence de leurs parents dominants. En outre, au comportement d'assistance est associé un coût énergétique dont les conséquences à court ou long terme peuvent être désavantageuses. A priori, il est donc plus bénéfique pour un adulte de quitter le gîte parental afin de se reproduire, plutôt que d'y rester et de participer à l'élevage des jeunes. Dans ces conditions comment expliquer l'évolution du comportement d'assistance ? La réponse à cette question est complexe. Nous la décomposerons en trois axes complémentaires en abordant successivement les facteurs qui limitent la dispersion des jeunes, les avantages que procurent les assistants au couple reproducteur et enfin les avantages associés au comportement d'assistance.

e) Facteurs limitant la dispersion des jeunes

Les individus qui coopèrent jouissent d'un bénéfice génétique direct ou indirect. En coopérant avec des individus qui leur sont apparentés, les organismes peuvent en effet accroître leur succès reproductif indirect par sélection de la parentèle. Lorsque les individus qui interagissent ne présentent aucune corrélation génétique, le mutualisme et la réciprocité

confèrent un bénéfice génétique direct en augmentant simplement les chances de survie et de reproduction dans l'immédiat ou futur. Ces différents processus peuvent parfois se combiner dans la nature. Deux arguments indiquent que le strict profit génétique est insuffisant pour expliquer, seul, l'évolution de la coopération dans la reproduction

1°) Saturation de l'habitat

La saturation de l'habitat en sites constitue une contrainte écologique majeure. Dans bien des cas, les individus n'ont pas la possibilité de procréer à cause du manque de sites disponibles nécessaires à cet effet. Ils se voient alors contraints de différer leur reproduction jusqu'à ce que des territoires deviennent vacants. Dans ces conditions, le coût d'un échec dans la reproduction peut être largement compensé par les bénéfices associés au comportement d'assistance, à savoir : patienter sur un territoire de qualité connue et en compagnie d'individus apparentés. Le manque de sites disponibles est étroitement corrélé au comportement d'assistance chez de nombreuses espèces d'oiseaux, comme le pic des glands, le guêpier à front ou l'irrisor moqueur d'Afrique.

2°) Contraintes démographiques

Chez de nombreuses espèces animales, le sex-ratio est biaisé en faveur du sexe mâle, ce qui se traduit par une compétition entre mâles pour l'accès aux femelles. Cette contrainte démographique peut favoriser la rétention des jeunes dans leur nid natal. Son influence a été invoquée pour justifier le retard de la dispersion des adultes chez des oiseaux comme la gallinule de Tasmanie *Tribonyx mortierii*, le martin-pêcheur pie *Ceryle rudis* et certaines espèces de *Troglodytes*. Chez le mérion superbe *Malurus cyaneus*, les couples reproducteurs sont le plus souvent aidés par des assistants de sexe mâle.

3°) Conditions climatiques

Les fluctuations climatiques annuelles influencent directement la probabilité qu'ont les couples de se reproduire. Le coût associé à la dispersion est relativement faible lorsque les conditions climatiques annuelles sont favorables, mais il peut devenir prohibitif les années défavorables. De mauvaises conditions climatiques entravent fortement la reproduction des jeunes couples inexprimés (et le plus souvent non assistés). On doit alors s'attendre à ce que le retardement de la dispersion des adultes soit plus fréquent dans les populations soumises à

des conditions climatiques défavorables. Ce phénomène a été démontré par exemple chez le guêpier à front blanc *Merops bullockoides* et le martin-pêcheur pie *Ceryle rudis*.

f) Avantages procurés par les assistants aux couples reproducteurs

Le comportement d'assistance est-il avantageux pour les parents? Si les risques de reproduction nulle ou de mortalité associés à la dispersion sont élevés, les parents ont intérêt à ce que les jeunes adultes retardent leur départ jusqu'à ce que les conditions s'améliorent; il s'agit là simplement d'une prolongation de l'investissement parental. Mais la présence de descendants adultes peut également limiter le succès reproductif des parents, par exemple s'ils entrent en compétition avec leurs jeunes frères et sœurs pour la nourriture.

Les avantages procurés par les assistants aux couples reproducteurs peuvent être synthétisés comme suit :

- L'augmentation du taux de survie des jeunes
- La réduction de la charge des parents
- L'augmentation de l'espérance de vie du couple reproducteur

g) Bénéfices associés au comportement d'assistance

Il est généralement plus avantageux pour les adultes de quitter le territoire parental afin de se reproduire, plutôt que d'assister le couple reproducteur dans l'élevage des jeunes. Mais comme nous l'avons vu, le bénéfice de la dispersion peut être contrebalancé par des contraintes écologiques limitant les potentialités de la reproduction. Dans ces circonstances, rien n'empêcherait un individu adulte de rester au nid sans contribuer au succès reproductif de ses parents. La question cruciale qui se pose alors: *pourquoi les adultes manifestent-ils le plus souvent un comportement d'assistance, alors qu'ils pourraient fort bien prolonger leur séjour sur le territoire des parents en attendant une amélioration des conditions écologiques et ce, sans coopérer dans l'élevage de jeunes qui ne sont pas leurs descendants directs ?*

Chez les espèces où la reproduction communautaire est un phénomène commun, les assistants augmentent leur succès reproductif en différant leur départ (et leur reproduction) du territoire familial. Les avantages de la coopération dans l'élevage des jeunes sont doubles : d'une part, rester au nid et aider temporairement le couple reproducteur permet aux assistants d'augmenter leurs chances de se reproduire ultérieurement; d'autre part, les assistants trouvent un bénéfice génétique indirect en soignant leurs frères et sœurs.

Ces avantages sont issus de quatre processus distincts favorisant le succès reproductif global des assistants :

- Accroissement de leur probabilité de survie,
- Accroissement de leurs chances de reproduction ultérieures,
- Accroissement des performances dans la reproduction et
- Accroissement de la production de jeunes qui ne sont pas des descendants immédiats.

6.2. Mammifères (non primates)

La coopération a été encouragée par les bénéfices du mutualisme, la sélection de la parentèle, l'altruisme réciproque et la sélection de groupe. La contribution respective de ces facteurs est variable selon les espèces et dans bien des cas la vie sociale a été favorisée par l'action conjointe de plusieurs d'entre eux.

6.2.1. Evolution sociale

a) Réciprocité

- Le toilettage réciproque chez les impalas

Le comportement de toilettage réciproque est commun chez les mammifères. Il permet non seulement d'ôter les ectoparasites comme les tiques mais il joue également un rôle important en cimentant les relations sociales entre les individus. Ce comportement est très fréquent chez les impalas *Aepyceros melampus*.

Le toilettage réciproque est initié sans aucune sollicitation par le premier bénéficiaire. Chaque phase correspond à une dizaine de léchages (avec la langue ou la lèvre inférieure) le long du cou du partenaire. Ce dernier répond ensuite par le même comportement, débutant une seconde phase de toilettage. En règle générale, le comportement de toilettage réciproque implique 2 à 10 phases successives. Le toilettage réciproque chez les impalas s'observe essentiellement entre individus non apparentés; il n'a donc pas été favorisé par la sélection de la parentèle. En outre, bien que la réduction du nombre d'ectoparasites représente sans aucun doute un avantage sanitaire, ce comportement a aussi un coût non négligeable lié à la dépense d'énergie, la consommation de salive et surtout la réduction de la vigilance à l'égard des prédateurs au cours des échanges; le mutualisme semble donc une explication peu probable pour justifier son évolution. Contrairement à ce qui s'observe chez les primates non humains,

les dominants ne reçoivent pas plus de léchages que les autres individus du groupe. La réciprocité observée dans le toilettage chez les impalas est particulièrement remarquable : lorsque le bénéficiaire d'une phase ne manifeste pas (ou plus) de réciprocité, l'acteur interrompt immédiatement son comportement. En conséquence, les individus bénéficient presque toujours du même nombre de phases de toilettage qu'ils en délivrent aux congénères. Ceci est en parfaite adéquation avec l'hypothèse selon laquelle la réciprocité est un facteur majeur ayant favorisé l'évolution du comportement de toilettage chez cette espèce. Dans ce système, le facteur décisif n'est pas le nombre de rencontres entre les individus (les impalas ne constituent pas des groupes sociaux stables), mais bien le nombre de phases d'échanges de toilettage.

b) Chasse coopérative chez les chiens sauvages

La coopération dans la capture de proies existe au sein de trois familles de carnivores terrestres Felidés (lions), canidés (loups et lycaons) et Hyénidés (hyènes tachetées). Ces carnivores sociaux sont capables de capturer des proies dix fois plus lourdes et volumineuses que ne chassent des individus seuls. En outre la chasse collective permet d'accroître la probabilité de capture de proies.

6.2.2. Mutualisme et la sélection de la parentèle

La chasse coopérative, la protection des jeunes et les coalitions chez les lions

Les troupes de lions *Panthera leo* sont le plus souvent composées de 2 à 9 femelles adultes apparentées, 2 à 6 mâles adultes et leurs juvéniles. Les femelles assurent la majorité des captures de proies. Lorsque ces dernières sont abondantes, l'effectif des groupes n'a que peu d'influence sur le succès de la chasse (exprimé en kg de viande consommés par individu et par jour). Par contre, lorsque la densité de proies est faible, le succès de la chasse est supérieur pour des femelles chassant, seules et pour des groupes de chasse de 5 à 6 femelles, que pour celui des groupes de taille intermédiaire. Pourtant, dans les groupes contenant moins de 5 femelles, le plus grand nombre possible d'entre elles participent à la chasse (au lieu de chasser seules); de même, les lionnes vivant en troupes d'effectif plus élevé (par ex. 9 femelles) chassent en petits groupes de 4 ou 5 individus. La taille des groupes de lionnes le plus fréquemment observée dans la nature n'est donc pas déterminée en priorité par l'efficacité de la chasse.

Un des avantages majeurs de la coopération pour les femelles est la possibilité de regrouper leurs jeunes dans une crèche commune afin de les protéger, en particulier contre des mâles étrangers susceptibles d'infanticide

6.2.3. Évolution de la reproduction communautaire et du comportement d'assistance chez les mammifères

Le comportement d'assistance est un phénomène commun chez les mammifères. Il a été observé dans des groupes aussi divers que les loups, les chacals, les chiens sauvages, les mangoustes, les lions ou les hyènes. Comme c'est le cas chez les oiseaux, l'absence de dispersion des adultes et par conséquent la limitation des opportunités de reproduction est étroitement associée aux contraintes écologiques. Parmi celles-ci, on peut noter :

- l'absence de territoire disponible due à une saturation de l'habitat
- des conditions climatiques défavorables, limitant les chances de succès dans la reproduction et augmentant dès lors considérablement le coût de la dispersion.

Bien que l'évolution du comportement d'assistance chez les mammifères ait fait l'objet d'un nombre limité d'études (comparativement aux oiseaux), les effets des contraintes écologiques et les avantages que procure le comportement d'assistance aux couples reproducteurs sont similaires à ceux précédemment évoqués chez les oiseaux.

6.3. Lions

6.3.1. Structure sociale

Les lions *Panthera leo* présentent deux caractéristiques : ce sont les plus grands des prédateurs et les seuls félins à être sociaux. Leurs proies comprennent une grande variété de mammifères: zèbres et gnous sont leur préférence, mais ils s'attaquent aussi à des buffles, des gazelles ou des phacochères. Les chasses se déroulent principalement de nuit. En raison de leur taille et de leur poids (mâle ~ 180kg, femelle ~ 120 kg), les lions ne sont pas très adaptés à la chasse individuelle d'animaux nettement plus rapides qu'eux. La coopération dans la capture de proies est souvent avantageuse et les bénéfices issus de ce mutualisme constituent un facteur majeur ayant favorisé la vie communautaire.

Les troupes de lions sont généralement composées de 5 à 10 femelles adultes, 2 ou 3 mâles adultes et un certain nombre de juvéniles : des lionceaux de moins de 2 ans et des subadultes de 2 à 4 ans.

Chaque troupe est propriétaire d'un territoire de quelques km² défendu très agressivement contre tout intrus. Au total, une région naturelle comme une savane forme mosaïque de territoires plus ou moins contigus, chacun occupé par une troupe, et entre lesquels circulent des lions nomades. Les femelles constituent le noyau de base de chaque troupe. Elles y demeurent jusqu'à l'âge adulte et sont ensuite recrutées à l'âge de 3 ou 4 ans comme reproductrices par leur propre groupe natal. Chaque troupe de lions est par conséquent constitué de femelles apparentées de toutes classes d'âge. Elles se reproduisent pour la première fois vers l'âge de 4 ans, procréent pendant environ 13 ans et meurent vers 18 ans. Dans quelques cas rares, une femelle peut être chassée de sa troupe d'origine et mener une vie nomade. Pour tout individu solitaire, la capture de proies est une activité extrêmement hasardeuse; les chances de survie sont limitées et, dans les meilleures conditions, son succès reproductif est faible. Le destin des mâles est très différent. Contrairement aux femelles, les jeunes mâles quittent la troupe lorsqu'ils ont atteint l'âge de 3 ans. Ils partent en groupe de quelques individus apparentés et forment une population nomade. Cette vie nomade se prolonge deux années, ce qui leur permet d'atteindre une taille adulte et l'âge de la reproduction. Les coalitions de mâles adultes tenteront alors de pénétrer dans une troupe existante afin de pouvoir se reproduire avec les femelles. Cette entrée se fait sans problème si les mâles résidants sont morts. Si ce n'est pas le cas, les nouveaux venus choisissent préférentiellement une troupe au sein de laquelle les mâles sont plus âgés, car ces derniers n'ont plus la force de rivaliser avec les nouveaux venus et peuvent partir spontanément ou en être chassés plus facilement.

Néanmoins, dans bien des cas, des combats très intenses entre des mâles résidants et des coalitions de mâles étrangers provoquent des blessures.

Les lions possèdent donc une organisation sociale très particulière: au sein d'une même troupe, les femelles sont apparentées entre elles, les mâles sont apparentés entre eux, mais les mâles ne sont pas apparentés aux femelles. Il n'y a donc pas d'endogamie. Les mâles séjournent dans la troupe pendant environ 2 ou 3 ans, avant d'être eux-mêmes victimes de nouveaux venus plus forts ou plus nombreux. Dès lors, ils ne contrôlent la troupe et ne se reproduisent que pendant peu de temps. Une fois chassés, les mâles retrouvent à nouveau une vie nomade qui est souvent plus difficile que la précédente, car ils sont plus âgés et plus lourds. Ils sont condamnés d'autant plus vite que leur expulsion s'est souvent traduite par des blessures.

6.3.2. Reproduction

Les lionnes n'ont pas de cycle œstral régulier. Les chaleurs apparaissent à des intervalles de quelques semaines à quelques mois. Par contre, il y a synchronisation des cycles sexuels pour toutes les lionnes d'une même troupe. Le mécanisme responsable de cette synchronisation serait d'ordre phéromonal. Pendant les quelques jours de la période réceptive, l'activité sexuelle des lionnes est exacerbée: elles s'accouplent en moyenne toutes les 15 minutes. Bien que les mâles répondent activement à leurs ardeurs, les femelles ne sont que rarement fécondées. En moyenne, la fécondation ne se produit que dans un cycle sur cinq. Les cycles œstraux étant synchrones, tous les lionceaux naissent en même temps au sein d'une même troupe. La phase de gestation ne dure que 15 semaines, ce qui est court pour des animaux de la taille de lions, si bien que lionceaux sont très petits et fragiles à la naissance. La mortalité infantile est très élevée: 80% des lionceaux meurent avant d'avoir atteint l'âge adulte.

L'entrée d'une coalition de mâles dans une nouvelle troupe est marquée par une très forte mortalité des lionceaux. Cette mortalité est due au comportement d'infanticide manifesté par les nouveaux venus.

Dans un système social comme celui des lions, où les mâles sont fréquemment remplacés par d'autres coalitions, l'infanticide est bénéfique.

D'une part, ce comportement a pour effet de réduire le délai séparant deux phases d'œstrus, ce qui permet aux mâles de s'accoupler plus rapidement. En effet, les lionnes ne mettent bas que quand les petits de la portée précédente sont âgés de 20 à 30 mois; ce délai n'est que de 6 à 12 mois après la mort du dernier petit. En tuant les jeunes, les mâles ont donc plus rapidement accès à la reproduction et évitent que les femelles ne dépensent de l'énergie et du temps à l'élevage de descendants avec lesquels ils n'ont aucun lien de parenté.

D'autre part, la progéniture du nouveau mâle sera débarrassée de la concurrence des lionceaux plus âgés qui pourraient lui disputer la nourriture. Il est remarquable de constater que les femelles s'opposent souvent très agressivement aux mâles étrangers) et que beaucoup de femelles gestantes avortent lorsque de nouveaux mâles accèdent à la dominance d'une troupe.

6.4. Rats-taupes

6.4.1. Structure sociale

Le rat-taupe *Heterocephalus glaber* qui n'est ni un rat (rongeur, Muridae) ni une taupe (insectivore, Talpidae) mais un Bathyergidae, fréquente les zones arides de l'Éthiopie, du Kenya et de l'Afrique du sud. Il constitue des sociétés d'une centaine d'individus, vivant dans des nids souterrains au départ desquels s'étendent des galeries de plusieurs centaines de mètres de long. Les rats taupes sont adaptés à la vie souterraine : ils possèdent un corps cylindrique dépourvu de poils, des membres courts ressemblant à ceux d'un fœtus, une peau flasque et rose, des yeux réduits et leur tête étrange porte des incisives démesurées.

Le quart de la force musculaire est concentrée dans les mâchoires ce qui leur permet d'excaver d'immenses galeries autour du nid. Le creusement des galeries est un travail de coopération. L'animal du front de taille creuse le sol avec ses incisives et propulse la terre à l'individu qui le suit. Ce dernier se déplace à reculons en repoussant la terre avec ses pattes postérieures, transmet sa charge à un compagnon et ainsi de suite. Finalement, la terre parvient à un "déblayeur" plus gros qui évacue la terre à l'extérieur. Les galeries aboutissent à des racines et des tubercules de géophytes qui constituent la nourriture principale des rats-taupes. Comme chez les termites, leur TD est riche en microorganismes permettant de digérer la cellulose des tubercules. Ils rejettent deux types d'excréments. Les uns sont déposés dans une chambre commune où ils se dessèchent. Les autres, mous, sont très riches en éléments nutritifs et en microorganismes, ils sont offerts à la femelle reproductrice et aux jeunes. Les galeries ont également un rôle thermique important. Fait unique chez des mammifères, les rats-taupes sont des poïkilothermes. Les galeries souterraines présentent une température très stable toute l'année qui est de l'ordre de 30°. Néanmoins, lorsque les animaux ont froid, ils se roulent en boule et se serrent les uns contre les autres.

La division du travail est très comparable à celle observée chez les insectes sociaux. Les sociétés de rats-taupes sont composées d'une unique femelle reproductrice, d'une caste d'ouvriers mâles et femelles qui ne se reproduiront jamais. Les ouvriers sont chargés de toutes les tâches d'entretien : soins aux jeunes, creusement des galeries, ravitaillement, défense contre les prédateurs etc. La femelle reproductrice est l'animal le plus gros (son poids peut atteindre 50g).

Elle présente une morphologie particulière caractérisée par un allongement extraordinaire des vertèbres, ce qui lui permet de circuler dans les galeries pendant la phase de gestation. Elle

est régulièrement fécondée par les mâles reproducteurs et a 4 ou 5 portées par an d'une douzaine de petits qu'elle est la seule à allaiter; ses mamelons sont en permanence très développés. Toutes les autres femelles de la société sont stériles. Chez ces dernières l'examen anatomique révèle une inhibition de l'ovulation; les follicules restent à l'état primaire et secondaire et il n'y a pas de cicatrice placentaire. De plus leur sang contient très peu d'hormones de la reproduction (progestérone et LH), ce qui confirme la mise en sommeil de l'ovaire. Pour leur part, les mâles non reproducteurs possèdent des gonades actives mais ils ne s'accouplent généralement pas; ils ne deviennent sexuellement actifs que si un mâle reproducteur vient à mourir. L'occasion se présente assez fréquemment car les mâles reproducteurs vivent très peu de temps. Les tâches accomplies par les ouvriers sont étroitement corrélées à leur poids.

Globalement, on peut considérer la coexistence de deux sous castes d'ouvriers : les ouvriers actifs et les ouvriers peu actifs.

Les ouvriers actifs sont des mâles et des femelles de petite taille (30g-40g) qui creusent et entretiennent les galeries. Ils ramènent la nourriture au nid central où les jeunes sont élevés. Les ouvriers peu actifs correspondent à des femelles et des mâles plus gros que les précédents. Ils sont peu engagés dans les travaux de creusement et assurent essentiellement la défense de la société. Lorsqu'un serpent (principal prédateur du rat-taupe) pénètre dans une galerie, ils l'attaquent, tentent de le tuer ou de l'ensevelir sous la terre; ils bouchent aussi toutes les galeries en quelques minutes. L'analogie avec les sociétés d'insectes s'étend au recrutement. Quand un rat-taupe a trouvé de la nourriture, il revient vers le nid en déposant des marques odorantes dans la galerie qu'il parcourt et émet des vocalisations bruyantes qui alertent les congénères. Parvenu au nid, il agite la nourriture dans le but d'accélérer la diffusion d'odeurs qui avertissent les partenaires. Il s'en suit le recrutement d'ouvriers actifs qui se rendent massivement vers la source fraîchement découverte. Ces ouvriers participent également à l'élevage des jeunes. Lors de la mise-bas, ils s'entassent dans le nid et forment un tapis vivant qui réchauffe et protège les petits jusqu'à ce qu'ils soient sevrés. Ils nourrissent aussi les jeunes après le sevrage en leur apportant des morceaux de tubercules et en leur donnant des fèces nutritives ou cécotrophes.

6.4.2. La reproduction communautaire

La mort de la femelle reproductrice entraîne d'intenses conflits sociaux en vue d'assurer sa succession. Ces combats ne cessent que lorsqu'une femelle prend le dessus et devient l'unique

dominante du groupe. Son développement ovarien reprend aussitôt, les premières ovulations apparaissent et elle s'accouple avec un des mâles reproducteurs. Ce phénomène pose le problème du mécanisme qui maintient les femelles subordonnées dans un état de stérilité. Le comportement des individus joue un rôle déterminant à cet égard.

Les sociétés de rats-taupes sont fréquemment le siège d'interactions agressives, qui peuvent dans certains cas entraîner de profondes morsures. Les bousculades entre individus, qui se manifestent généralement par des poussées violentes et prolongées nez à nez, sont de loin les interactions agressives les plus fréquentes. En moyenne, la femelle dominante est responsable de 80% de toutes les interactions de bousculades observées dans un groupe.

Lorsqu'elle n'est pas en phase de gestation, la femelle reproductrice patrouille régulièrement dans les galeries et bouscule agressivement les membres qu'elle rencontre. En outre, elle inspecte fréquemment la région anogénitale des autres femelles de la société; ce comportement lui permet de prendre connaissance indirectement de leurs capacités de reproduction, laquelle est directement associée à leur condition hormonale et à l'émission de substances odorantes. Son agressivité s'exerce particulièrement à l'encontre de la ou des quelques rares femelles qui ont précédemment ovulé en sa présence. Le taux horaire de bousculades initiées par la femelle reproductrice est de 3,8/h, c'est-à-dire 12 fois plus que les mâles reproducteurs et 400 fois plus que les non reproducteurs. L'agressivité des femelles reproductrices est supérieure à l'encontre des individus les moins apparentés, mais aussi des individus femelles les plus gros et susceptibles de devenir des sexués de remplacement. Le stress qui en résulte est à l'origine de l'inhibition du développement ovarien des ouvrières.

Les interactions agressives de la femelle ont donc une double conséquence : d'une part, elles permettent à la femelle de maintenir son statut d'unique dominante reproductrice ; d'autre part, elles stimulent les non reproducteurs à travailler.

6.5. Primates non humains

Les primates se caractérisent par une extraordinaire diversité, tant en ce qui concerne la distribution géographique, l'habitat et le régime alimentaire, qu'en ce qui concerne l'organisation sociale. Trois facteurs principaux sont responsables de la variabilité des structures sociales: les contraintes phylogénétiques, les pressions écologiques comme les risques de prédation et la dispersion des ressources alimentaires et les conflits d'intérêts entre mâles et femelles pour accroître leur succès reproductif.

Familles	Nombre d'espèces	Noms communs de quelques espèces	Poids (Kg)	Habitat	Effectif des groupes	Structure sociale
PROSIMIENS						
<i>Lémuriformes</i>						
Lemuridae	9	lémurs	0,6 - 2,5	A, D	3 - 12	multi-mâles
Cheirogaleidae	6	lémurs nains, chirogales	0,1	A, N	1 - 2	solitaires
Indridae	4	indris, sifakas	3,5 - 12,5	A, D	2 - 4	monogames
Daubentoniidae	1	ayes-ayes	0,1	A, N	1	solitaires
Lorisidae	9	galagos, potos, loris	0,2 - 1,2	A, N	1	solitaires
<i>Tarsiiformes</i>						
Tarsiidae	3	tarsiers	0,1	A, N	1	solitaires
SIMIENS (ou Anthropoïdes)						
<i>Platyrrhiniens</i> (ou singes du nouveau monde)						
Cebidae	6	callicèbes ou titis, capucins, sapajous-écureuils jaunes	0,6 - 2,3	A, D	7 - 33	multi-mâles
Callitricidae	17	ouistitis, tamarins, singes-lions	0,3 - 0,6	A, D	3 - 5	monogames
Atelidae	13	singes araignées, hurleurs	5,7 - 6,8	A, D	15 - 25	multi-mâles
Pitheciidae	11	singes uakaris	0,7 - 1,4	A, D	1 - 5	variable
<i>Catarrhiniens</i> (ou singes de l'ancien monde)						
Cercopitheciidae	44	macaques, babouins, singes verts, mandrills, géoladas	1,1 - 17,0	A/T, D	4 - 150	variable
Colobidae	34	colobes, semnopithèques, entelles, nasiques	3,6 - 10,5	A, D	10 - 20	monogames
<i>Hominoïdes</i>						
Hylobatidae	7	gibbons, siamang	5,0 - 10,5	A, D	3 - 5	monogames
Pongidae	4	orangs-outangs, chimpanzés, bonobos, gorilles	33,0 - 90,0	A/T, D	1 - 30	variable
Hominidae	1	homme	50,0 - 60,0	T, D	variable	variable

6.5.1. Les caractéristiques sociales des primates

6.5.1.1. Diversité biologique

Les primates ont fait l'objet d'un nombre considérable d'études. L'intérêt porté à leur comportement par les zoologistes, les anthropologues ou les psychologues a plusieurs origines: une étroite ressemblance avec les comportements humains, un très haut degré de coopération entre les individus largement supérieur à celui observé chez la majorité des autres animaux et une étonnante diversité. Cette diversité concerne de multiples aspects de leur

biologie, comme la dispersion géographique, l'habitat, le régime alimentaire ou la structure sociale. Certaines espèces occupent préférentiellement les régions montagneuses (macaques japonais, entelles) alors que d'autres vivent exclusivement dans les forêts tropicales (mandrills) ou les savanes et les zones désertiques (géladas, babouins); certains primates sont strictement arboricoles (singes hurleurs, colobes d'Afrique), d'autres sont principalement terrestres (babouins, chimpanzés); les prosimiens sont généralement des spécialistes insectivores alors que les gorilles sont plutôt végétariens, mais il existe également de nombreuses espèces dont le régime alimentaire est beaucoup plus varié (chimpanzés, babouins); enfin, certaines espèces sont solitaires et d'autres toujours sociales.

L'ordre des primates se subdivise en deux groupes majeurs: les prosimiens et les simiens ou primates supérieurs (platyrhiniens, catarhiniens et hominoïdes).

Ces deux groupes représentent un certain nombre de familles distinctes. Les prosimiens correspondent à un ensemble très diversifié de primates hautement spécialisés. Les Lemuridae ou Lémuriens actuels sont le résultat de l'évolution de primates archaïques présents sur l'île de Madagascar lors de sa séparation du continent africain, il y a quelque 60 millions d'années'. Les autres prosimiens sont les descendants de primates restés sur le continent. Bien qu'ils se déplacent aisément sur le sol, les prosimiens sont arboricoles. La majorité sont nocturnes, insectivores et solitaires. Ils ont le plus souvent un poids assez faible, de quelques centaines de grammes à quelques kilos et occupent seuls ou en groupe très réduits des territoires qu'ils défendent contre les congénères du même sexe. C'est le cas de tous les Lorisidae, les Tarsiidae, les Daubentoniidae et les Chirogaleidae. Les Lemuridae, pour leur part, sont essentiellement diurnes. Ils sont végétariens, se nourrissant d'une grande diversité de feuilles et de fruits, et présentent des formes plus ou moins socialisées. Ils vivent en groupes de 10 à 25 individus sur des territoires de quelques hectares préservés par l'emploi d'un marquage chimique très odorant déposé sur les branches des arbres. Lors des rencontres hostiles, les maki catta *Lemur catta* enduisent leur queue de sécrétions issues de glandes des poignets et l'agitent en direction de leur adversaire; par ailleurs, la queue des maki catta est rayée de noir et blanc, ce qui en fait un signal visuel évident.

Les primates supérieurs sont principalement diurnes. Ils se différencient par un certain nombre de caractères anatomiques, comme la structure du crâne et la forme des dents. Les platyrhiniens ou singes du nouveau monde vivent en Amérique centrale et en Amérique du Sud. Ils se répartissent en deux groupes principaux : Callitricidae et Cebidae. Les Callitricidae

sont les plus colorés des primates du nouveau monde; ils se distinguent également des Cebidae par leur plus petite taille. Ils consomment des fruits, des fleurs, des nectars et des petits animaux (lézards, insectes, escargots, ...). Les ouistitis sont spécialisés dans la consommation de gomme qui suinte des arbres endommagés. Les singes callitriches forment le plus souvent des groupes familiaux de faible effectif, atteignant au maximum une quinzaine d'individus, et défendent leur territoire par des cris, des poursuites et des parades.

Les Cebidae sont presque exclusivement arboricoles. Leur régime alimentaire est très varié et comprend des insectes, des fruits, des feuilles et parfois d'autres mammifères. Ils constituent souvent de grands groupes polygames multi-mâles.

Les catarhiniens ou singes de l'ancien monde et les hominoïdes sont distribués en Afrique et en Asie. Les catarhiniens sont représentés par deux familles principales : les Colobidae et les Cercopithecidae. Ces deux familles présentent des différences significatives quant à leurs systèmes sociaux et leurs adaptations écologiques. Les cercopithèques occupent différents types d'habitats (forêts, montagnes, savanes). Essentiellement frugivores, leur régime peut aussi inclure des végétaux, de la gomme, des insectes, des oiseaux et d'autres mammifères. Actifs et bruyants, il s'agit des singes qui nous sont les plus familiers, car leur mode de vie les met souvent en contact avec les humains : leur opportunisme les conduit en effet à dérober aux hommes presque tout ce qui est comestible. À l'exception des hamadryas, l'organisation sociale des cercopithèques est fondée sur la filiation matrilineaire, les mâles quittant leur troupe natale à l'adolescence. L'effectif des groupes est extrêmement variable en fonction des disponibilités alimentaires. Les troupes de babouins et de macaques sont généralement composées de 30 à 80 individus, mais elles peuvent parfois en comporter plus de 150. La structure sociale est très variable bien qu'elle soit souvent polygame (en harems). Contrairement aux espèces arboricoles, les espèces terrestres sont en règle générale peu territoriales. Les singes colobes sont surtout répandus dans les forêts d'Asie, mais ils occupent parfois des régions cultivées et des environnements urbains. Ils sont arboricoles et presque toutes les espèces sont exclusivement phyllophages. Les Colobidae forment le plus souvent des groupes de petite taille d'une vingtaine de membres, mais ils atteignent occasionnellement plus de 100 individus. Ils sont territoriaux. Contrairement aux cercopithèques, ils ont peu de contacts avec les humains, excepté l'entelle qui est sacré pour les Hindous.

Les hominoïdes ou grands singes diffèrent des autres primates par l'absence de queue, une taille imposante et des capacités cognitives élevées.

6.5.1.2. Organisation sociale

a) Babouins

1°) Structure sociale

Les babouins sont les plus grands Cercopithecidae. Ils sont principalement frugivores et phylophages mais leur régime alimentaire peut inclure des graines, des fleurs, des insectes et des oiseaux. Ce sont également de redoutables prédateurs de mammifères comme les petits herbivores, les lièvres, les gazelles ou d'autres primates les singes verts. Les chasses sont souvent collectives; les babouins encerclent leur proie pour la capturer et partagent la nourriture. À l'exception des hamadryas, l'organisation sociale des babouins est de type matrilineaire: les filles restent avec leur mère au sein de la troupe alors que les mâles la quittent à l'adolescence. La reproduction n'est pas saisonnière et peut avoir lieu à tout moment; elle est néanmoins plus fréquente lorsque les conditions écologiques sont favorables (climat, nourriture). Les femelles se reproduisent à partir de l'âge de 4 ans. La gestation dure environ 6 mois et donne lieu naissance à un seul petit.

L'intervalle entre deux naissances est variable selon la disponibilité en nourriture; il est en moyenne de 15 à 20 mois, mais il est plus réduit lorsque le jeune décède prématurément. Le dimorphisme sexuel est très prononcé' les mâles étant parfois deux fois plus grands que les femelles.

Les babouins sont représentés par cinq espèces avec d'importantes différences d'organisation sociale.

2°) Babouins cynocéphales

La distribution des babouins cynocéphales vert olive s'étend de l'Ethiopie à l'Afrique du Sud. Ces singes vivent en troupes multimâles et multi femelles composés de 30 à 150 membres. Ils occupent des domaines vitaux atteignant jusqu'à 40 km². On les trouve sur des terrains herbeux et broussailleux et à la lisière des forêts. Les sociétés sont matrilineaires. Au sein de chaque lignée maternelle existe une hiérarchie, la mère étant la femelle dominante. Ces hiérarchies sont très stables et les interactions agonistiques entre femelles sont rares. En outre, le statut des petits dépend fortement de celui de leur mère.

Les femelles issues d'une même lignée entretiennent des relations privilégiées: le toilettage social est beaucoup plus fréquent entre femelles apparentées et ces dernières se portent une

assistance mutuelle en cas d'agression par d'autres babouins. Ceci n'exclut toutefois pas l'existence de liens étroits entre femelles appartenant à des groupes familiaux voisins dans une même troupe.

Le sex-ratio à l'état adulte est en moyenne de 1 mâle pour 2 femelles chez cette espèce. L'intégration d'un mâle adulte étranger dans une troupe n'est possible qu'à la condition qu'il s'associe à une femelle adulte. Cette union est favorisée par le toilettage répété de la femelle, mais le mâle doit également entretenir des liens avec d'autres femelles de la troupe pour s'y établir définitivement.

Les femelles ont des relations privilégiées avec 1 ou 2 mâles, quel que soit leur âge ou leur statut social. Les mâles soignent et protègent les petits de la femelle; cette attention soutenue à l'égard des jeunes ne relève pas nécessairement de la sélection de la parentèle car elle s'observe aussi entre mâles et jeunes non apparentés. Les mâles peuvent de cette façon gagner les faveurs des femelles et être préférés à d'autres pour l'accouplement, lorsque les femelles sont en période d'œstrus. La polygamie et la polyandrie sont fréquentes. Le nombre de partenaires avec lesquelles s'accouplent les mâles varie en fonction de leur âge, de leur contribution à l'élevage des jeunes de différentes femelles et du temps de séjour dans la troupe. Les individus les plus âgés et ceux qui se sont activement occupés des jeunes ont un accès privilégié aux femelles; par contre, les mâles fraîchement intégrés à la troupe ne s'accouplent que rarement. Malgré cette organisation, les combats entre mâles pour l'accès aux femelles sont courants et la hiérarchie entre les mâles au sein d'une troupe est beaucoup moins stable que la hiérarchie entre les femelles.

3°) **Hamadryas**

Les hamadryas sont de grands cercopithèques diurnes, presque exclusivement terrestres. Ils sont confinés à la lisière des forêts et dans les zones subdésertiques de l'Éthiopie, du Soudan, de la Somalie et de l'Arabie Saoudite.

Fait exceptionnel chez les babouins, l'organisation sociale des *Papio hamadryas* est de type patrilinéaire : ce sont en effet les femelles qui quittent la troupe natale à l'adolescence. Les femelles au sein d'une troupe ne sont donc pas apparentées. En outre, parmi toutes les espèces de babouins, l'hamadryas est le seul à former des unités sociales polygames à un seul mâle. Les harems sont constitués d'un mâle dominant, de 2 à 20 femelles et de quelques juvéniles.

Leur composition est stable et peut persister plusieurs années. Le toilettage social est essentiellement limité aux membres d'une même unité sociale.

Le mâle dominant est l'objet d'un toilettage plus fréquent de la part des autres membres du groupe; les femelles peuvent d'ailleurs entrer en compétition pour nettoyer le pelage du mâle. Au contraire, ce dernier ne toilette que fort peu les femelles de son harem. Les femelles d'une même unité sociale entretiennent par contre des relations de toilettage équilibrées: chacune reçoit autant d'actes de toilettage qu'elle en procure.

Les sociétés d'hamadryas se caractérisent par l'existence de plusieurs niveaux d'organisation. Les unités sociales (harems) se regroupent en clans, ces derniers se rassemblant en bandes et l'ensemble des bandes constitue une troupe. Les clans correspondent au regroupement de deux ou trois unités sociales issues d'une même famille d'origine; ils présentent trois propriétés :

(1) au sein d'une troupe, les interactions sociales sont beaucoup plus fréquentes entre individus d'un même clan qu'entre individus de clans différents; (2) les membres d'un même clan coopèrent dans la recherche et la défense des ressources alimentaires; en outre, ils se rassemblent pour passer la nuit; (3) enfin, les mâles d'un même clan sont généralement apparentés.

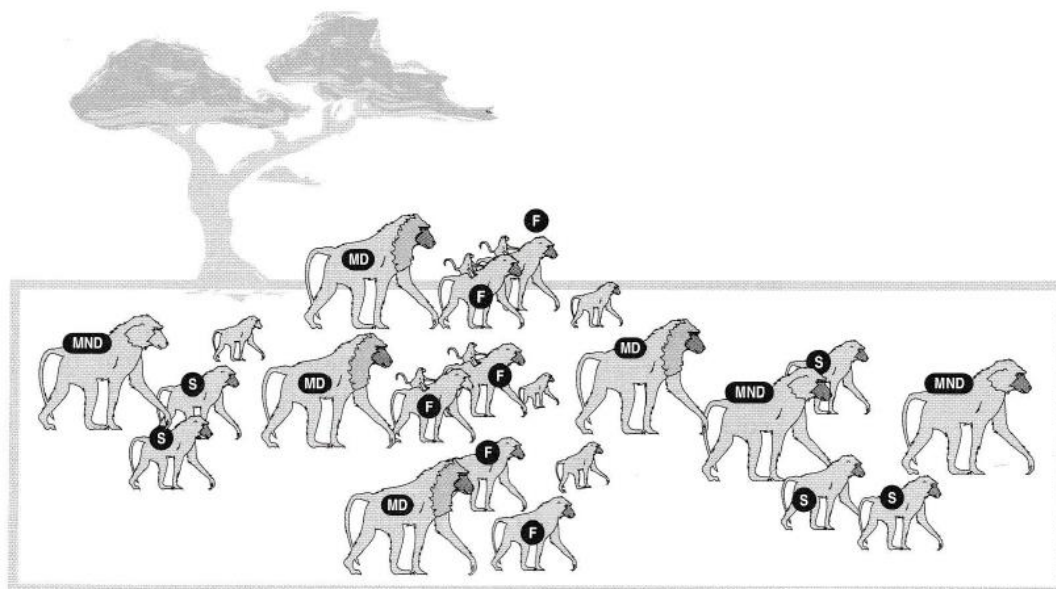
L'association de plusieurs clans entraîne la formation de bandes pouvant atteindre 70 individus. Les bandes sont stables dans le temps. Les dominants de chaque harem au sein d'une bande entretiennent des relations sociales très fortes. Ils coopèrent principalement pour se défendre contre les tentatives d'enlèvement des femelles par des mâles issus d'autres bandes. Les interactions agonistiques entre opposants appartenant à des bandes adverses sont spectaculaires, mais se traduisent rarement par des agressions directes; le plus souvent, elles consistent en des cris et des postures de menace, gueule ouverte et dents exhibées. Enfin, les bandes d'hamadryas se rassemblent en troupes de plusieurs centaines d'individus, en particulier afin de passer la nuit lorsque les abris sont rares. La coopération entre les mâles des différents clans n'exclut cependant pas l'existence de conflits au sein d'une même bande. La majorité de ces conflits éclatent lorsque des femelles sont disponibles ou quand des mâles entreprennent de subtiliser des femelles à d'autres unités sociales. De même, lorsque la distance les séparant de leur unité sociale devient très grande, les femelles sont rapidement accaparées par les mâles d'autres harems. Ceci explique pourquoi les mâles surveillent attentivement les femelles de leur harem et les brutalisent lorsqu'elles s'éloignent trop.

Les unités sociales sont donc regroupées au sein d'une troupe; cette cohésion permet de préserver chaque harem.

Les transferts d'individus d'un harem à un autre s'effectuent le plus souvent au sein d'une même bande. Lorsqu'ils atteignent l'âge adulte, les mâles tentent de constituer leur propre unité sociale. Ils ont alors deux possibilités pour y parvenir. Ils peuvent entretenir des relations privilégiées avec une femelle juvénile ou subadulte issue d'un des harems du clan, dans l'espoir de se reproduire avec celle-ci lorsqu'elle aura atteint la maturité sexuelle. Eventuellement, la transition est plus brutale et ils peuvent kidnapper une jeune femelle subadulte.

Les mâles subadultes peuvent aussi quitter leur unité sociale et s'intégrer progressivement comme suiveurs à une autre unité, où ils patienteront jusqu'à ce que le mâle dominant vieillisse afin de prendre sa place. Les dominants déçus vivent seuls, mais ils restent intégrés au clan et continuent à interagir avec leurs propres jeunes. Pour leur part, les femelles peuvent changer d'unité sociale, de clan, voire même de bande. La structure sociale polygame à mâle unique des hamadryas ne signifie pas que les femelles sont passives. Elles manifestent très clairement des choix à l'égard de certains mâles. Par exemple, moins une femelle accordera d'attention à un dominant, plus il est probable qu'un mâle voisin, plus attractif, la dérobera.

La cohérence des unités sociales chez les hamadryas repose donc en grande partie sur le comportement agressif des mâles à l'égard des femelles de leur harem. Au sein d'une même bande, les mâles ne subtilisent que très rarement les femelles d'autres mâles, même si ces derniers sont moins forts. Le rôle déterminant des mâles dans l'organisation sociale des hamadryas est illustré par le choix de la direction empruntée lors des déplacements de la troupe. Ces babouins parcourent chaque jour une dizaine de kilomètres afin de se nourrir. Aux heures les plus chaudes de la journée, vers midi, ils effectuent une halte à proximité immédiate d'une source d'eau. Le soir, ils retournent s'abriter sous de gros rochers pour passer la nuit. La direction suivie chaque matin par les babouins est déterminée par les mâles adultes et, dans une moindre mesure, par les mâles subadultes. Des études détaillées montrent que la direction du déplacement est influencée par la localisation de la source d'eau qui doit être atteinte à midi. Au moment du départ, la troupe peut alors se scinder en clans ou même en unités sociales qui suivent des routes indépendantes. Mais même lorsque les itinéraires sont très différents, toutes les unités convergent à la même source d'eau. Ceci indique que les hamadryas possèdent une carte mentale assez détaillée de leur environnement.



Ordre de marche lors des déplacements chez les babouins hamadryas. Les mâles adultes dominants (MD) accompagnent les femelles (F), dont certaines sont en œstrus au centre de la troupe. Quelques mâles non dominants (MND) et subadultes (S) précèdent la troupe, d'autres ferment la marche.

b) Gorilles

1°) Écologie et structure sociale

Les gorilles sont avec les chimpanzés et les bonobos les primates les plus proches de l'homme. Ce sont aussi les plus grands des primates actuels.

La taille d'un mâle adulte peut dépasser 180 cm et son poids atteindre 140 à 180 kg. Leur grande taille, leur force colossale et les coups impressionnants dont ils se martèlent occasionnellement la poitrine ont valu aux gorilles la réputation d'animaux féroces. Ils ne sont pourtant agressifs que s'ils se sentent menacés et lorsqu'ils défendent leur domaine vital et les groupes familiaux. La distribution des gorilles est limitée aux forêts d'Afrique équatoriale.

Les gorilles sont principalement terrestres et diurnes. Ils sont phyllophages mais se nourrissent aussi épisodiquement de fruits. Contrairement aux autres singes, ils ne digèrent pas les fruits verts. Leur domaine vital couvre 5 à 30 km² selon les régions et la taille des groupes. Toutefois, ils ne parcourent quotidiennement que de petites distances (0,5 à 1 km).

Les gorilles sont trop lourds et trop lents pour défendre de grands territoires et il existe un chevauchement entre les domaines vitaux appartenant à des groupes voisins.

Les travaux sur le gorille de montagne ont révélé les caractéristiques majeures de leur organisation sociale. Celle-ci est fondée sur une structure en harems. L'effectif des harems peut varier de 2 à 35 individus, mais ils comptent généralement entre 5 et 10 membres : 3 femelles adultes, 4 ou 5 juvéniles et 1 seul mâle adulte dominant appelé "cheveux gris" du fait de la présence de poils argentés sur son dos. Près de 40% des groupes de gorilles présentent cependant une structure sociale multimâles, mais même dans cette situation l'unique mâle dominant assure l'essentiel de la reproduction. Les groupes de gorilles sont très stables; ils sont fermés, sans fusion ou fission, et les mêmes individus circulent ensemble pendant plusieurs années.

De même, la hiérarchie au sein des groupes est fixe; elle repose sur l'âge des individus, les plus âgés dominant les plus jeunes. Le mâle adulte, le plus vieux est l'unique reproducteur. Il détermine les périodes d'activité et les directions des déplacements du groupe. Il défend l'intégrité de son harem contre les mâles extérieurs et exerce sa dominance pendant plusieurs années (8 à 10 ans, en moyenne). La hiérarchie sociale entre les immatures s'appuie, elle aussi, sur l'âge plutôt que sur le sexe ou le rang maternel. Toutefois, à la puberté, les mâles dominent les femelles du groupe. La cohésion de chaque unité sociale (harem) est fondée sur les relations individuelles qu'entretient chaque femelle avec le mâle dominant, plutôt que sur les affinités entre femelles ou entre les femelles et les mâles subordonnés. Ces derniers séjournent plus de temps à proximité du dominant que de n'importe quel autre adulte du groupe. La distance séparant les femelles du mâle dominant est proportionnelle à l'âge de leur progéniture : elle est significativement plus réduite immédiatement après la parturition, alors que les femelles sans jeunes sont plus éloignées. Le dominant est également un point de repère pour les jeunes qui jouent dans son voisinage immédiat afin de bénéficier de sa protection éventuelle. Le toilettage social est beaucoup moins fréquent que chez nombre d'espèces de primates. Il se produit surtout entre la mère et son unique petit et entre descendants juvéniles d'une même mère. Il ne s'observe presque jamais entre adultes.

2°) Reproduction

Le cycle reproductif des gorilles est extrêmement lent. Les femelles sont sexuellement matures à 7 ou 8 ans, mais elles ne se reproduisent pas avant l'âge de 10 ans. La maturité sexuelle des mâles est légèrement retardée par rapport à celle des femelles; cependant, compte

tenu de la très forte compétition sexuelle inhérente à une structure sociale en harems, ils ne se reproduisent généralement pas avant l'âge de 15 ou 20 ans. Heureusement, la longévité des gorilles est en moyenne de 35 ans dans la nature (elle peut atteindre 50 ans en captivité). Il n'y a pas de saison particulière de reproduction. La gestation dure 250 à 270 jours et les portées sont d'un unique petit. L'investissement maternel est considérable. Les jeunes sont portés par leur mère jusqu'à l'âge de 7 à 8 mois, lorsqu'ils commencent à marcher, et ils ne sont totalement sevrés qu'à partir de 2,5 ou 3 ans. L'intervalle entre les naissances est de 4 ans.

Le taux de mortalité infantile est élevé : 40% des jeunes meurent avant d'avoir atteint l'âge de 3 ans. Au total, les chances qu'à chaque femelle d'élever sa progéniture avec succès sont réduites à un jeune tous les 7 ans.

Le gorille est une des seules espèces de primates où les femelles et les mâles émigrent de leur groupe natal à la puberté. Comme adultes, ils interagissent donc rarement avec leurs apparentés. Ce départ permet de réduire l'endogamie et ses conséquences délétères. Lorsque les femelles atteignent la maturité sexuelle, le seul mâle reproducteur du groupe est leur père. Ceci s'explique par la persistance des mâles dominants et par l'absence de mâles immigrants dans les groupes. L'émigration des femelles sub-adultes semble également motivée par des facteurs démographiques. Lorsque l'effectif du groupe devient trop grand, la compétition entre les femelles pour la nourriture et/ou pour s'assurer la protection du dominant est plus intense; il devient alors avantageux de quitter le harem et de rejoindre un groupe d'effectif plus réduit.

Des analyses effectuées sur une population de gorilles de montagne indiquent en effet que le succès reproductif des femelles diminue à mesure que la taille des groupes s'accroît. Lorsqu'elles quittent le groupe natal, les femelles intègrent rapidement un nouveau groupe ou, plus fréquemment, elles se joignent à un mâle solitaire. Cette association aux mâles est essentielle pour le succès reproductif des gorilles : elle leur procure une protection contre la prédation (les gorilles ont deux prédateurs principaux : les léopards et les humains) et les agressions par d'autres gorilles. En outre, les infanticides perpétrés par des mâles non apparentés aux jeunes représentent 38% de la mortalité infantile. L'infanticide s'observe chez d'autres espèces de primates, mais il présente des conséquences particulièrement dramatiques sur le succès reproductif des femelles chez les gorilles qui sont caractérisés par une reproduction extrêmement lente. Il semble d'ailleurs que les associations permanentes mâles-femelles existent chez bon nombre de mammifères placentaires pour lesquels l'infanticide

représente un risque. Une vie solitaire, même très brève, pour les femelles semble donc dangereuse.

C'est sans doute pour cette raison que le transfert des guenons s'observe uniquement lorsqu'un groupe étranger ou un mâle solitaire se trouve à proximité immédiate de leur groupe d'origine. Etant donné l'influence cruciale qu'ont les mâles sur le succès reproductif des femelles, le choix d'un partenaire de qualité est important pour les guenons. Souvent, elles ne restent d'ailleurs pas avec le premier mâle qu'elles croisent. Le choix d'un mâle par les femelles est influencé par la qualité de son domaine vital et par son aptitude au combat.

À la maturité sexuelle, les mâles peuvent émigrer ou non de leur groupe natal. Le choix de l'une ou l'autre stratégie est influencé par deux facteurs principaux : le nombre de mâles dans le groupe et l'âge des individus. Un mâle pubère aux cheveux d'argent peut rester dans son groupe d'origine et attendre que le mâle dominant meure afin de prendre sa place. Dans ce cas, les relations sont plutôt amicales entre les mâles. Cette stratégie reproductrice n'est rentable que si le futur dominant est le plus âgé des mâles ou que leur nombre dans le groupe est réduit. Elle est cependant rare dans la nature car les femelles semblent rechercher la protection d'un vieux mâle expérimenté, de telle sorte qu'à la mort d'un dominant elles se dispersent pour rejoindre d'autres groupes. La stratégie alternative consiste à émigrer du groupe natal. Les mâles mènent alors une existence solitaire qui peut durer plusieurs années avant d'établir un harem. Quelquefois, plusieurs mâles solitaires forment un groupe. Lors de rencontres avec d'autres unités sociales, les mâles solitaires tentent, d'attirer les femelles. Parfois, ils peuvent même espérer chasser les dominants. Ces derniers sont particulièrement agressifs envers les mâles solitaires qui s'approchent d'un clan. Les conflits qui éclatent se traduisent par des parades de menaces impressionnantes visant à intimider le rival (martèlements de la poitrine, mugissements, arrachage de branches d'arbres, ...); ils peuvent toutefois devenir très violents et entraîner de profondes blessures.

Les structures sociales multi mâles sont le siège d'une intense compétition pour l'accès à la reproduction. Au sein de chaque groupe, un seul mâle dominant se reproduit significativement plus que les subordonnés. En outre s'accouple presque exclusivement avec les femelles réceptives. De telles opportunités sont plus rares pour les subordonnés, lesquels s'accouplent généralement avec des femelles sub-adultes. Le monopole de la reproduction par le dominant est négativement corrélé à l'effectif du groupe et plus particulièrement au nombre de subordonnés. Plus la taille du groupe est élevée, plus les opportunités d'accouplement sont grandes, mais moins le dominant est en mesure d'empêcher l'appariement des subordonnés

avec des femelles adultes. Le mâle dominant bénéficie néanmoins de la présence de mâles subordonnés grâce au renfort qu'ils procurent lors de rencontres agonistiques avec d'autres groupes et à la protection de ses jeunes s'il venait à disparaître. Ces bénéfices semblent suffisants pour compenser la perte du monopole de la reproduction dans les groupes multimâles d'effectif élevé.

L'organisation sociale des gorilles de montagne, qu'elle soit de type multimâles ou à mâle unique, est donc à l'origine d'une intense compétition entre les mâles. La sélection sexuelle est responsable du fort dimorphisme sexuel quant au poids, à la taille des canines et à la musculature. Chez les gorilles, mâles sont, en effet, presque deux fois plus gros que les femelles, et leurs dents et la musculature de la mâchoire sont beaucoup plus développées.

3°) Coopération entre les femelles

Bien que les jeunes atteignant la maturité sexuelle se dispersent, il arrive que des femelles présentant des liens de parenté étroits se retrouvent dans un même groupe. Compte tenu de l'effectif réduit des populations de gorille et des mécanismes de migration entre harems, on peut raisonnablement considérer tous les individus d'une même population comme apparentés ($r > 0$). Lorsque des femelles adultes fortement apparentées ($r = 0,5$, c'est-à-dire des mères et leurs filles ou des sœurs) et faiblement apparentées ($r < 0,5$) coexistent au sein d'un harem, l'observation montre que les interactions entre proches parentes sont plus fréquentes. Ainsi, le temps passé ensemble pour dormir et manger, le toilettage social et la formation de coalitions dans le cadre d'interactions agonistiques sont beaucoup plus fréquents entre femelles fortement apparentées; de plus, les interactions agressives sont trois fois plus courantes entre femelles présentant une faible corrélation génétique. En d'autres termes, les femelles adultes étroitement apparentées sont plus tolérantes entre elles qu'à l'égard des autres femelles et, elles coopèrent dans les interactions agonistiques contre des moins apparentées.

Malgré de tels avantages, les femelles de gorilles se dispersent à la recherche d'un mâle. Les avantages que procure la présence d'un mâle sont donc plus marquants pour le succès reproductif des femelles que ceux offerts par la présence de femelles apparentées. La stratégie optimale pour les femelles serait alors d'émigrer avec leurs plus proches parents.

Cela s'observe épisodiquement; des sœurs et des mères accompagnées de leurs filles peuvent changer ensemble de mâle à plusieurs reprises. Quelques auteurs ont suggéré que les associations entre femelles apparentées pourraient être plus fréquentes qu'on ne le suppose

actuellement. Il existe cependant un certain nombre de contraintes qui rendent cette hypothèse peu probable. D'une part, la loyauté des femelles adultes à l'égard du dominant peut limiter leur inclination à émigrer. D'autre part, la différence d'âge entre deux sœurs est au minimum de 4 ans, de telle sorte qu'elles n'émigrent pas simultanément. En outre, leur rencontre fortuite au sein d'un même groupe est probablement rare à cause des multiples transferts successifs pratiqués par les femelles. L'écologie comportementale des gorilles est par conséquent responsable d'une organisation sociale fondée sur les relations entre les mâles et les femelles plutôt que sur les associations entre femelles.

Comme le sont un grand nombre de primates, les gorilles sont menacés par une activité humaine dévastatrice. On assiste encore aujourd'hui à l'abattage inconsidéré des forêts à des fins agricoles et industrielles. La chasse des gorilles eux-mêmes, dans une perspective alimentaire ou strictement commerciale (exportation vers les zoos, commerce de crânes et de peaux), participe à ce processus destructeur. Une réglementation contrôlant la chasse et la capture des gorilles existe pourtant dans plusieurs pays africains dont les forêts sont fréquentées par des populations échappant à tout contrôle, mais elle reste lettre morte. Les gorilles sont aujourd'hui au seuil de l'extinction.

Leur survie, ainsi que celle des singes en général, nécessite l'application immédiate d'une législation internationale pour la protection des primates, la protection de leur environnement et le maintien des réserves naturelles et des parcs nationaux existants.

7. CONFLITS SOCIAUX

7.1. Conflits chez les vertébrés

7.1.1. Conflits entre parents et descendants

Conjointement aux avantages que la coopération procure aux animaux vivant en société, la vie communautaire engendre aussi de nombreux conflits.

Par exemple, ces conflits opposent parents et descendants quant à la durée de l'élevage, dont la fin est marquée par le sevrage. Qui n'a pas assisté au changement de comportement d'une chatte ou d'une chienne qui, après des semaines d'un dévouement attendrissant, devient progressivement agressive et bientôt chasse ses petits, lesquels s'accrochent désespérément à leur mère,

Ce total revirement de situation lors du sevrage a été pour la première fois expliqué en termes de conflits d'intérêts opposant les parents à leur progéniture.

7.1.2. Conflits entre Partenaires

La souris domestique *Mus musculus* constitue des unités sociales composées habituellement d'un mâle, d'une ou deux femelles et de leurs descendants. Le mâle féconde les femelles mais ne prend pas part à l'élevage des jeunes. Cette vie sociale génère à la fois des comportements coopératifs mais aussi des rivalités entre les femelles. Le nombre de descendants par femelle est plus élevé dans les unités polygynes que dans les unités monogynes. Ceci est sans doute dû au fait que les jeunes des unités polygynes grandissent dans un nid commun et bénéficient des soins de toutes les femelles, chacune allaitant non seulement ses petits mais aussi ceux des autres femelles. Dans de tels nids, les parturitions ne sont pas synchronisées et les portées sont espacées d'environ 8 jours. Curieusement avant de mettre bas la deuxième femelle tue un ou deux petits issus de la première femelle à avoir procréé. Cet infanticide est d'autant plus marqué que la seconde femelle attend un plus grand nombre de petits. Après l'infanticide, la seconde femelle met bas et allaite à la fois les jeunes survivants de la première femelle et ses propres souriceaux. Ces derniers bénéficient alors d'un supplément de lait fourni par la première femelle dont plusieurs petits ont été tués. **Pourquoi la seconde femelle ne supprime-t-elle pas tous les jeunes de la portée précédente?** Une telle situation entraînerait l'arrêt de la lactation chez la première femelle, privant alors les petits de la seconde d'un apport de lait. En règle générale, la femelle victime de l'infanticide a toutes les chances d'être la seconde parturiente lors du cycle reproductif suivant. C'est elle alors qui manifesterait le comportement infanticide et ses petits bénéficieraient de leur lait supplémentaire. Au total, le succès reproductif des deux femelles est équilibré et toujours supérieur à celui obtenu si chaque femelle avait vécu en condition monogyne. En tuant quelques rejetons de sa partenaire, mais aussi en allaitant les survivants, chaque femelle présente un assortiment d'actes coopératifs et conflictuels dont la somme est favorable à chacune d'elles.

7.1.3. Conflits chez les hyménoptères sociaux

Le déterminisme du sexe haplodiploïde caractéristique des hyménoptères induit des asymétries génétiques entre les membres d'une même société qui (comme nous l'avons vu précédemment), pourraient avoir puissamment favorisé l'évolution de l'altruisme de reproduction par la sélection de la parentèle. Mais paradoxalement, de telles asymétries de parenté sont également à l'origine de conflits d'intérêt génétique entre les individus d'un même nid.

7.1.4. Conflits entre reines et ouvrières

Un premier type de conflits opposant les reines aux ouvrières concernent la part d'investissement que chaque caste est amenée à consacrer à l'élevage des sexués; ces conflits intéressent donc le sex-ratio énergétique produit par les sociétés. Une femelle pondreuse est apparentée de façon équivalente à ses filles et ses fils ($r= 0,5$); elle peut donc maximiser son succès reproductif en favorisant un sex-ratio équilibré. Le point de vue des ouvrières est différent dans la mesure où elles sont trois fois plus apparentées à leurs sœurs qu'à leurs frères, elles peuvent optimiser leur succès reproductif biaisant le sex-ratio en faveur du sexe femelle dans la proportion de 3 reine pour 1 mâle. Or, si les reines ont la maîtrise du sexe des œufs qu'elles pondent, les ouvrières élèvent les larves et peuvent privilégier un sexe par rapport à l'autre en nourrissant mieux certaines d'entre elles et/ou en supprimant d'autres. Une seconde source de conflits entre reines et ouvrières concerne l'origine des mâles produits par la société. Les ouvrières de nombreuses espèces d'hyménoptères sociaux possèdent des ovaires fonctionnels et sont donc en mesure de pondre des œufs haploïdes.

Ainsi, quoique souvent citées comme modèles de coopération harmonieuse, la ruche et la fourmilière sont le siège de sévères luttes intestines quant au sex-ratio à produire.

7.1.5. Conflits entre les mâles et les reines

Une caractéristique de l'haplo-diploïdie est que les descendants mâles n'ont jamais de père puisqu'ils sont issus d'œufs haploïdes se développant par parthénogenèse. Par contre, le mâle transmet la totalité de son génome à la femelle fruit de l'accouplement et la corrélation génétique entre un père et ses filles est toujours de $r= 1$. Pour maximaliser son succès reproductif, un mâle d'hyménoptère a donc intérêt à ce que sa partenaire pondre un maximum d'œufs féconds. Il y a là une première source de conflit avec la reine, laquelle peut optimiser son succès reproductif en favorisant un investissement équivalent dans les deux sexes de sa descendance. En règle générale, les ouvrières gagnent le conflit qui les oppose à la reine quant au sex-ratio secondaire, de telle sorte que la société produit plus de femelles que de mâles, ce qui convient parfaitement aux intérêts du conjoint de la reine. Ceci n'est toutefois vrai que lorsque la reine est monandre. En cas d'accouplements multiples, l'intérêt des ouvrières pour l'élevage de femelles est diminué et le sex-ratio se déplace vers le sexe mâle.

7.1.6. Conflits entre les reines pour la reproduction

Le contrôle de la ponte, qui bien sûr est directement lié à une augmentation du succès reproductif global du vainqueur, conduit souvent à des affrontements entre les femelles. Chez les fourmis, ces affrontements peuvent concerner les reines des espèces polygynes dont on sait qu'elles ne sont presque jamais apparentées, ce qui rend le conflit pour s'assurer le monopole de la ponte encore plus cruciale. Pourtant, il est plutôt rare que les reines des espèces polygynes entreprennent des combats pour monopoliser la reproduction. Habituellement, ces reines sont tolérantes les unes envers les autres et la rivalité se produit sous une forme très feutrée.

Chez des espèces comme *Plagiolepis pygmaeae* comme ou la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, la polygynie entraîne une diminution de la fécondité individuelle. De même, chez la fourmi de feu, la présence de cadavres de reines fécondées diminue la ponte de reines vivantes, alors que des cadavres des reines vierges n'ont aucun effet sur leur fécondité. Ceci est dû à l'émission par chaque reine fécondée d'une phéromone inhibitrice qui agit sur la physiologie ovarienne des autres reines, en diminuant leur production d'hormone juvénile et par conséquent leur productivité.

Le contrôle chimique de la fécondité des femelles n'est pas la seule expression des conflits entre reines. Il existe des espèces des espèces chez lesquelles de véritables affrontements physiques opposent les reines d'une même société.

8. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aron, S. Passera, L., 2009. Les sociétés animales. Evolution de la coopération et organisation sociale. Editions de Boeck Université, Bruxelles, 336 p.
- Dugatkin, L. A., 1997. Cooperation among animals. An Evolutionary Perspective. Oxford, Oxford University press.
- Franks, N. R., Scovell, E., 1983. Dominance and reproductive success among slave making worker ants. Nature, 304, 724- 725.