


L'énigme de l'altruisme



L'altruisme des abeilles.
Lorsque la ruche est attaquée
par un prédateur (ici, une guêpe) l'abeille qui
pique pour défendre sa
colonie en meurt.



PROTÉGER AU PÉRIL DE SA VIE *Comment la sélection naturelle a-t-elle pu favoriser l'évolution, entre individus non apparentés, de comportements altruistes qui réduisent à l'évidence le succès reproductif de leurs auteurs ?*

L'apparition de la coopération et de la socialité dans le règne animal est une étape majeure de l'évolution, au même titre que l'apparition du code génétique ou la substitution de la reproduction sexuée à la reproduction asexuée. A première vue, la coopération semble être un comportement assez paradoxal du point de vue évolutif. Le mécanisme de la sélection naturelle, à l'origine de l'évolution biologique, favorise en effet les organismes ayant le plus grand succès reproductif, c'est-à-dire les individus ayant le plus de descendants qui atteignent la maturité sexuelle et se reproduisent à leur tour. On s'attend alors à ce que les individus manifestent essentiellement des comportements égoïstes organisés de façon à optimiser leur propre reproduction. Pourtant, un nombre croissant d'observations montrent que les animaux coopèrent. La coopération est définie comme toute interaction entre deux ou plusieurs individus dont les conséquences se traduisent par un bénéfice sur le succès reproductif de chacun. Elle n'est pas synonyme de vie sociale. La socialité implique le regroupement d'individus appartenant à une même espèce et doués de coopération pendant une période de temps prolongée. La socialité ne s'observe donc que dans un contexte de coopération.

L'évolution de la coopération dans le cadre d'activités comme la défense vis-à-vis des prédateurs ou la capture de proies est aisée à comprendre, car elle accroît les chances de survie et l'accès aux ressources vitales de chaque membre du groupe. Mais les avantages de la coopération ne sont pas toujours aussi évidents. Dans son expression la plus extrême, la coopération peut en effet conduire à la manifestation de comportements sociaux altruistes. Un comportement altruiste augmente le succès reproductif de celui qui en bénéficie, tout en dimi-



SERGE ARON



DENIS FOURNIER

**SERGE ARON
ET DENIS
FOURNIER,**
Service
d'Eco-éthologie
évolutive,
Université libre
de Bruxelles
saron@ulb.ac.be

En biologie, l'altruisme n'a pas de connotation psychologique ou d'intention. Il s'agit des effets positifs d'un acteur sur la reproduction d'un bénéficiaire

nuant le succès reproductif de son auteur ! En biologie, la notion d'altruisme n'a aucune connotation psychologique ou d'intention. Il s'agit simplement des effets positifs que procure un acteur sur la reproduction d'un bénéficiaire. L'exemple le plus classique d'altruisme est celui de l'abeille qui se sacrifie en piquant tout agresseur de sa société. L'altruisme prend souvent une forme plus discrète, par exemple en contribuant à l'élevage des jeunes issus de congénères aux dépens de sa propre reproduction. Chez les fourmis, les abeilles ou les termites, l'altruisme est ultime : les ouvrières ne procréent plus et élèvent la progéniture d'une ou de quelques femelles fertiles appelées les reines. L'altruisme de reproduction a longtemps constitué une des plus importantes énigmes de l'évolution. Si la sélection naturelle favorise les organismes dont le succès reproductif est le plus avantageux, comment expliquer l'apparition de comportements qui tendent à augmenter les chances de survie et la reproduction d'autres individus, alors que ces actes diminuent le succès reproductif de leurs auteurs ?

Aujourd'hui, quatre concepts fondamentaux justifient l'évolution de la coopération et de la socialité dans le règne animal : le mutualisme, la sélection de la parentèle, la réciprocité et la sélection de groupe. Les trois derniers concepts expliquent l'évolution de comportements altruistes.

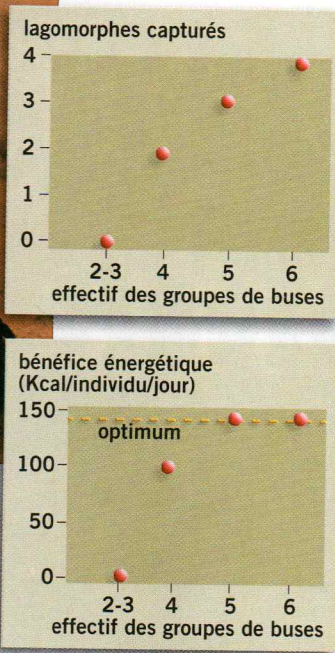
Les bénéfices du mutualisme

Le mutualisme est le mode de coopération le plus répandu dans le règne animal. Il s'agit d'une interaction à bénéfices mutuels et immédiats entre deux ou plusieurs individus, dans laquelle le bénéfice *b* engendré en termes de survie ou de succès reproductif est largement supérieur au coût *c* lié, par exemple, au partage des ressources (nourriture, gîte...). Le ●●●



JEAN-PAUL CHATAIGNIER

Capture collective chez les buses de Harris. Les buses de Harris chassent leurs proies (lapins, lièvres) en groupes de 2 à 6 individus. Le bénéfice de la chasse croît avec l'effectif du groupe : le nombre moyen de proies capturées et le gain énergétique par individu augmentent avec le nombre de coopérateurs. Le bénéfice se stabilise lorsque le groupe atteint une taille proche de 5 individus.



●●● mutualisme procure deux avantages majeurs en réponse aux pressions environnementales. Le premier est une protection accrue contre les prédateurs, grâce aux effets de la vigilance collective. Le second est une augmentation du succès dans la capture de proies volumineuses et énergétiques, inaccessibles pour des individus isolés. Cette coopération est fréquente chez les grands carnivores (lions, hyènes, chiens sauvages), mais s'observe aussi chez certains oiseaux comme les buses de Harris (voir illustration ci-dessus) et des poissons tels que les sérioles.

L'évolution du mutualisme par la sélection naturelle est donc aisée à comprendre car les individus jouissent d'un bénéfice net, immédiat, issu de leur coopération. Par comparaison, l'évolution d'actes altruistes est beaucoup plus complexe à appréhender : comment la sélection naturelle peut-elle avoir favorisé l'évolution de comportements qui réduisent le succès reproductif de leurs auteurs ?

Par-delà les individus, les gènes

Le concept de sélection de la parentèle a été développé par William D. Hamilton au début des années 1960. Hamilton ne réfléchit plus en termes d'individus, mais en termes de gènes. Il envisage l'existence d'un unique gène responsable

de comportements altruistes, et détermine dans quelles conditions un tel gène peut se répandre dans une population. Supposons un individu A manifestant un acte altruiste à l'égard d'un bénéficiaire B, par exemple en l'aidant à élever ses jeunes. Cet acte altruiste confère un bénéfice b à B (le temps et l'énergie consacrés aux jeunes par l'altruiste augmentent leur chance de survie et, par conséquent, le succès reproductif du bénéficiaire). Mais il représente simultanément un coût c pour l'altruiste A (car le temps et l'énergie consacrés aux jeunes de B

auraient pu être exploités par l'altruiste pour améliorer son propre succès reproductif). Concrètement, coûts et bénéfices correspondent à la réduction et à l'augmentation du nombre de descendants respectivement produits par l'altruiste A et le bénéficiaire B de l'acte. En termes génétiques, le coût infligé au gène responsable de l'altruisme se traduit par une réduction du nombre de ses copies dans la descendance. 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. L'altruisme ne peut donc se maintenir au cours de l'évolution. En revanche, si A et B possèdent un ascendant commun (parent, tante, grand-parent, grand-oncle...), il est probable que le bénéficiaire B a, lui aussi, hérité d'une copie du gène de l'altruisme. Cette probabilité est fonction de la corrélation génétique r entre A et B. La corrélation génétique est la probabilité qu'un gène présent chez un individu A se trouve aussi chez un individu B parce que A et B sont issus d'un parent commun (*lire, ci-dessous, « Corrélation génétique et sélection de parentèle »*). Plus le degré de parenté r entre l'acteur et le bénéficiaire de l'acte est élevé, plus grande est la probabilité que le bénéficiaire porte, lui aussi, le gène de l'altruisme. En d'autres termes, si A et B sont apparentés, B trans-

Sacrifier sa vie pour sauver des vies

Corrélation génétique et sélection de parentèle

Chez les espèces diploïdes, comme la nôtre, chaque individu hérite la moitié des gènes de sa mère et l'autre moitié de son père. La corrélation génétique r entre les parents et leurs descendants est de $1/2$ (celle entre les descendants et leurs parents est aussi de $1/2$). Frères et sœurs héritent, chacun, la moitié du génome de leurs parents. Mais pas forcément la même moitié : s'ils héritent de moitiés totale-

ment différentes de chacun des parents, leur corrélation génétique sera nulle ; s'ils héritent rigoureusement des mêmes moitiés, leur corrélation génétique sera proche de 1. En moyenne, la parenté entre membres d'une même fratrie est également de $1/2$. La corrélation génétique à l'égard d'un neveu ou d'une nièce est de $1/4$, et celle entre cousins est de $1/8$. Supposons un gène codant pour un comportement

altruiste, par exemple un acte de défense au péril de sa vie, comme c'est le cas chez les abeilles. 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 ($b > 8c$).

met également des copies du gène altruiste à travers sa descendance. La théorie de la sélection de la parentèle prédit que la fréquence du gène de l'altruisme augmentera dans une population lorsque le coût c infligé au succès reproductif de A et donc au gène de l'altruisme sera inférieur à l'accroissement de sa fréquence via la reproduction du bénéficiaire de l'acte. La sélection naturelle favorisera l'altruisme lorsque $c_A < b_B \square r_{A-B}$. c_A correspond au coût subi par le gène altruiste, c'est-à-dire la réduction de la diffusion du gène altruiste liée à la diminution du succès reproductif de son porteur A ; b_B correspond au bénéfice dont jouit le destinataire B de l'acte altruiste, ce gain se traduisant par une augmentation de son succès reproductif, donc par la diffusion de ses gènes – dont éventuellement le gène de l'altruisme – dans les générations futures ; et r_{A-B} est la corrélation génétique entre les individus et correspond à la probabilité que le bénéficiaire de l'acte altruiste porte, lui aussi, le gène responsable de l'altruisme.

La théorie de la sélection de la parentèle prédit que les comportements altruistes ne peuvent apparaître et se maintenir qu'entre apparentés ($r > 0$), et que la probabilité qu'ils se manifestent sera d'autant plus grande que la parentèle sera élevée entre l'altruiste et le bénéficiaire. Elle met donc en avant des causes génétiques pour justifier l'évolution de comportements altruistes. À ce titre, elle constitue un concept phare de la sociobiologie et est reconnue aujourd'hui comme une force évolutive majeure permettant d'expliquer l'évolution de la socialité chez les mammifères, les oiseaux – comme le geai de Floride (voir illustration page 48) et les reptiles, mais aussi chez plusieurs espèces d'insectes, de vers, de crustacés, et même certains unicellulaires comme les amibes acrasiales.

Ne pas faire défection

Dans la nature, cependant, l'altruisme est fréquent entre individus *non apparentés* ($r = 0$). L'interprétation de la coopération entre individus non apparentés repose sur le concept de réciprocité. Robert Trivers démontra ●●●

Le concept d'image sociale

Réciprocité indirecte



Poisson-nettoyeur commun nettoyant un vivaneau (Maldives, océan Indien).

Les mécanismes à l'origine de la réciprocité peuvent largement dépasser le contexte du donnant donnant. Il est en effet fréquent qu'un individu A aide un congénère B, alors que ce dernier ne sera jamais en mesure de rendre le bénéfice à A. L'explication évolutive de cet altruisme se trouve peut-être dans le concept d'*image sociale* : un observateur indiscret C notera l'attitude de A à l'égard de B, et pourrait être plus enclin à aider A dans le futur car il le reconnaît comme altruiste. En d'autres termes, A aide B – qui disparaîtra – mais C aidera A dans l'espoir que A le lui rende ultérieurement. Une telle réciprocité *indirecte* pourrait avoir été retenue si deux conditions sont remplies : d'une part il faut que l'observateur C tire un bénéfice de l'information perçue, par exemple en identifiant un partenaire susceptible de coopérer ; d'autre part il doit être avantageux pour les altruistes (A) d'être vus par

des observateurs (C). Ce dernier aspect réfère à la notion d'audience et de réputation sociale : plus l'image de A est bonne aux yeux des congénères, plus la probabilité de coopérer avec A est élevée. Plusieurs études ont révélé l'existence de réciprocité indirecte, par exemple chez les poissons.

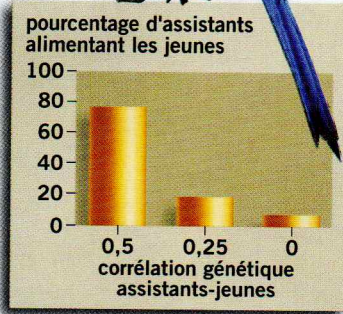
Plus l'image d'un individu est bonne aux yeux de ses congénères, plus la probabilité de coopérer avec lui est élevée

Le labre nettoyeur nettoie la brème de ses parasites. Mais il peut également tricher en se nourrissant du mucus, beaucoup plus attractif, naturellement produit par la brème, qui joue un rôle primordial comme protection physique vis-à-vis de l'environnement et, souvent, comme répulsif à l'égard des prédateurs. La destruction du mucus par le labre

représente donc un coût pour la brème. L'observation montre que les labres ne trichent presque jamais. Des expériences réalisées en aquarium révèlent que les brèmes choisissent leurs nettoyeurs. Après les avoir observés discrètement, les brèmes interagissent préférentiellement avec les labres les plus enclins à se nourrir des parasites, plutôt qu'avec des individus inconnus dont elles ignorent les tendances coopératives et qui pourraient éventuellement tenter de prélever un rapide repas de mucus sur leur dos. Étonnamment, les labres nettoyeurs tendent, eux, à coopérer plus lorsqu'ils sont observés par d'autres brèmes ! Ces données sont remarquables, car elles déterminent les conditions d'une coopération réciproque reposant sur un système de réseau social impliquant un effet d'audience et de réputation des individus, plutôt que sur des interactions directes associées aux résultats du donnant donnant.

●●● que l'altruisme entre non apparentés peut apparaître chaque fois qu'un individu qui coopère reçoit en échange de son acte une aide réciproque, cette réciprocité étant différée dans le temps. Si le bénéficiaire d'un tel échange est supérieur à son coût pour les acteurs ($b > c$), alors les deux individus y gagnent. Par exemple, si A aide B aujourd'hui et, par réciprocité, B aide A ultérieurement, les deux individus peuvent accroître leur succès reproductif. Au total, la fréquence des gènes responsables de comportements altruistes augmentera dans la population.

L'altruisme réciproque peut toutefois être mis en péril par la présence d'individus égoïstes et tricheurs. Compte tenu du délai séparant les échanges, un égoïste peut refuser de rendre l'aide reçue. Tout gène codant pour la coopération subira alors un coût qui ne sera pas compensé. La réciprocité n'est donc pas une stratégie stable sur le plan évolutif : si un égoïste (qui fait toujours défection) apparaît dans une population de coopérateurs, sa stratégie constitue un avantage et ses gènes se répandront plus rapidement pour conduire à terme à une population d'individus ne coopérant pas. De même, un individu qui coopère toujours dans une population d'égoïstes n'a aucune chance de survivre. Pourtant, des cas de réciprocité



Assistance chez le geai de Floride. Dans l'élevage des jeunes, le couple parental est aidé par des assistants, des mâles matures restés au nid parental à cause de contraintes écologiques. L'investissement des assistants dans l'élevage des jeunes est lié à leur corrélation génétique avec ces derniers : il s'accroît avec le degré de parenté.

existent dans la nature. Des modèles mathématiques, confirmés par l'expérience, montrent que deux conditions indissociables doivent être remplies pour que la coopération se maintienne par réciprocité. La première condition est que le nombre de rencontres entre A et B soit *indéfini*. Si les deux individus ne se rencontrent qu'une seule fois, la seule stratégie stable est de faire défection (car il est coûteux de coopérer si le partenaire ne coopère pas ensuite). Cette stratégie est également la plus rentable si les individus ont connaissance du nombre de leurs interactions : faire défection est optimal lors de la dernière rencontre car cela permet de

duper le partenaire. Mais si le partenaire prévoit cet acte de défection, il pourra l'anticiper en se dérobant lors de l'avant-dernière interaction. Ce même raisonnement peut être tenu pour l'antépénultième interaction et ainsi de suite, jusqu'à la première rencontre. La seconde condition est que les acteurs adoptent la stratégie comportementale du donnant donnant. Cette stratégie consiste à toujours coopérer lors de la première interaction ; ensuite, lors de la rencontre suivante, reproduire le comportement manifesté par le partenaire à l'interaction précédente. Le donnant donnant est typiquement une stratégie de coopération fondée sur la réciprocité : elle est favorable à la coopération, car elle implique de coopérer à la première rencontre ; c'est une stratégie de représailles, car elle consiste à faire défection tant que le partenaire ne coopère pas ; c'est une stratégie qui pardonne, car elle permet de restaurer la coopération si l'autre revient à la coopération.

Des exemples d'altruisme reposant sur le principe de la réciprocité *directe*, telle qu'elle est définie ci-dessus, ont été observés chez des poissons, des chauves-souris, des antilopes comme les impalas (voir l'illustration page ci-contre) ou encore des chimpanzés. Notons que des cas de réciprocité *indirecte* qui échappent au principe du donnant donnant ont également été rapportés (lire, page 47, « Réciprocité indirecte »).

La reine altruiste

La sélection de groupe chez les fourmis

Les sociétés de fourmis sont en compétition pour l'accès aux ressources alimentaires. Les plus productives, qui élèvent le plus de nouveaux individus mâles et femelles (sexués), sont souvent les sociétés ayant le plus grand apport énergétique. Les individus protègent les ressources, défendent des territoires et agressent les congénères étrangers. Mais, lors de la reproduction, les sexués produits par toutes les sociétés de la population procèdent à

un vol nuptial dont résulte un brassage génétique important. Chez *Acromyrmex versicolor*, les reines fraîchement fécondées s'associent temporairement pour fonder de nouvelles sociétés. Elles ne sont pas apparentées. L'une d'elles sort régulièrement du nid pour récolter la nourriture. Cette tâche est dangereuse, mais la nourriture rapportée permet à la fondation d'obtenir plus vite ses premières ouvrières, ce qui la rend mieux armée pour lutter contre les fonda-

tions rivales et augmente ses chances de succès. La reine altruiste subit un coût lié à ses sorties et au risque de prédation associé, mais son comportement favorise son propre succès reproductif, car la fondation à laquelle elle appartient a toutes les chances de perdurer. Chez presque toutes les espèces sociales, les groupes sont en général composés au moins en partie d'individus apparentés. Sélection de groupe et sélection de la parentèle sont alors indissociables.

Compétition entre groupes

Les concepts de mutualisme, de sélection de la parentèle et de réciprocité évoqués ci-dessus postulent que la sélection naturelle retiendra au cours de l'évolution tout comportement permettant d'accroître le succès reproductif d'un *individu*. Selon la théorie de la sélection de groupe, un comportement sera sélectionné à condition qu'il soit favorable à la reproduction du *groupe* auquel appartient l'individu. Par exemple, certains individus peuvent se sacrifier si ce comportement est bénéfique à la survie ou à la reproduction des autres membres du groupe. Imaginons une population structurée en plu-

seurs groupes d'individus, les uns composés d'altruistes et les autres d'égoïstes. Grâce aux avantages associés à la coopération, les groupes d'individus altruistes produiront sans doute en moyenne plus de descendants que les groupes composés d'égoïstes. Si la sélection naturelle agit sur la reproduction des groupes, la plus grande productivité des groupes altruistes se traduira par la diffusion accrue des gènes responsables de comportements altruistes. Et rapidement, ce comportement se répandra dans la population. Ce raisonnement simple et a priori logique est pourtant resté longtemps controversé : en effet, la sélection naturelle ne peut pas retenir des traits comportementaux qui permettent d'augmenter la reproduction d'un groupe d'individus au détriment du succès reproductif des membres qui le composent ! Ceci est incompatible avec le fondement même du mécanisme de l'évolution. Supposons un individu altruiste immigrant dans un groupe d'égoïstes. Il produira moins de descendants que la moyenne des individus et le gène responsable de l'al-

Le revers de la médaille sociale est qu'il n'existe aucun système coopératif exempt de conflits

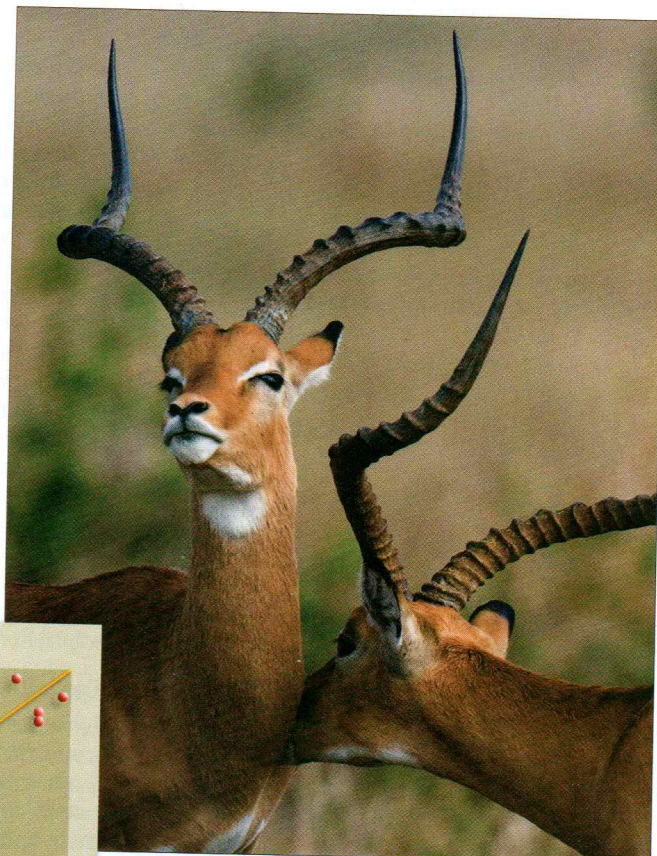
truisme sera rapidement évincé du groupe. Inversement, des égoïstes au sein d'un groupe d'altruistes jouiront gratuitement des avantages procurés par l'aide des altruistes, et leur fréquence s'accroîtra au détriment de celle des altruistes. Ce n'est donc jamais l'intérêt du groupe qui prédomine s'il est contraire à celui des individus qui le composent. La sélection de groupe n'est donc envisageable que lorsque l'intérêt du groupe converge avec celui des individus qui le constituent. Comment expliquer l'évolution de l'altruisme dans un tel contexte ? Le concept de sélection de groupe permet de justifier l'évolution d'actes altruistes au sein d'une population dans des conditions très précises. Primo, les groupes doivent appartenir à la même population. Secundo, les groupes doivent être composés d'individus altruistes et égoïstes en proportion variable. Tertio, au moment de la reproduction, des échanges doivent s'opérer entre les individus issus des différents groupes ; certains groupes s'enrichissent aléatoirement en individus altruistes et d'autres en

égoïstes. Dans ces conditions, on peut démontrer mathématiquement que l'altruisme évolue lorsque la productivité des groupes riches en individus porteurs du gène altruiste est supérieure à la productivité des groupes composés en majorité d'égoïstes. Individuellement, par définition, un égoïste a plus de descendants qu'un altruiste. Il faut donc que le nombre d'altruistes dans un groupe dépasse de beaucoup celui des égoïstes pour que la productivité de ce groupe l'emporte sur celle des autres et permette au gène de l'altruisme de se répandre. Certains comportements des sociétés d'insectes illustrent bien le mécanisme de la sélection de groupe (*lire, page 48, « La sélection de groupe chez les fourmis »*).

Les quatre hypothèses explicatives de la coopération et de la socialité évoquées ci-dessus ne sont pas mutuellement exclusives. Souvent, la coopération résulte de leurs effets conjugués. En particulier, les bénéfices conjoints du mutualisme et de la sélection de la parentèle sont très vraisemblablement à l'origine de la vie sociale chez plusieurs espèces, comme les suricates, les mangoustes naines ou les lions. Si, comme nous l'avons vu, la coopération procure des avantages, directs ou indirects, le revers de la médaille sociale est qu'il n'existe aucun système coopératif qui soit exempt de conflits. L'organisation des sociétés, c'est-à-dire l'effectif des groupes, la proportion d'individus de chaque sexe, le nombre de reproducteurs, qu'il s'agisse de vertébrés ou d'invertébrés, est le résultat de l'action combinée des avantages de la coopération et des coûts engendrés par les conflits latents qui surgissent au sein des groupes. ■

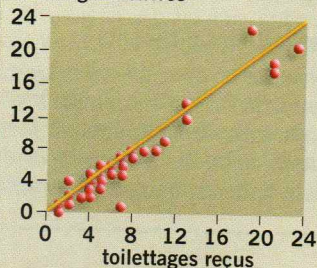
Toilettage mutuel chez les impalas.

Les antilopes se lèchent mutuellement le cou : cela permet d'une part d'ôter les ectoparasites (tiques...), d'autre part de cimenter les relations sociales. La réciprocité observée dans le toilettage est remarquable : quand le bénéficiaire d'une phase ne manifeste pas ou plus de réciprocité, l'acteur s'interrompt immédiatement. En conséquence, les individus reçoivent presque toujours autant de phases de toilettage qu'ils n'en délivrent.



FRITZ POLKING/USCAPE/EBOS

toilettages délivrés



POUR EN SAVOIR PLUS

« Les Sociétés animales - Evolution de la Coopération et Organisation sociale », de Serge Aron et Luc Passera (De Boeck Université, 2000).

« Breeding Together : Kin Selection and Mutualism in Cooperative Vertebrates » de Tim Clutton-Brock, in « Science », n° 296, pp. 69-72, avril 2002.