

Biologie évolutive humaine

Avec la participation de :

P. Adriaens²
 A. Alvergne³
 J.-B. André⁴ *
 N. Baumard⁵ *
 D. Caillaud⁶
 C. Coupe⁷
 A. Courtiol¹
 B. Godelle¹
 E. Heyer⁸
 E. Huchard¹
 V. Lummaa¹⁰
 O. Mascaro¹¹ *
 H. Mercier¹²
 A.P. Møller¹³
 O. Morin¹¹ *
 C. Moyse-Faurie¹⁴
 P. Pasquet⁹
 S. Pavard⁸
 A. Tognetti¹
 C. Wyart¹⁵

Sous la direction de : Charlotte FAURIE¹ & Michel RAYMOND¹

¹ Biologie Évolutive Humaine, Institut des Sciences de l'Évolution (UMR 5554), CNRS — Université de Montpellier II, France

² Institut Supérieur de Philosophie, Université de Leuven, Belgique

³ Département d'Anthropologie, University College London, Royaume-Uni

⁴ Écologie et Évolution (UMR 7625), CNRS — Université Pierre-et-Marie Curie, Paris, France

⁵ Institut d'Anthropologie Cognitive & Évolutive, Université d'Oxford, Royaume-Uni

⁶ Département de Primatologie, Institut Max Planck d'Anthropologie Évolutive, Leipzig, Allemagne. Section de Biologie Intégrative, Université du Texas, Austin, USA

⁷ Laboratoire Dynamique du Langage (UMR 5596), CNRS — Université de Lyon, France

⁸ Génétique des populations humaines, Département Hommes, Natures, Sociétés (UMR 7206), CNRS — Muséum National d'Histoire Naturelle — Université Paris-Diderot, France

⁹ Anthropologie et écologie humaine, Département Hommes, Natures, Sociétés (UMR 7206), CNRS — Muséum National d'Histoire Naturelle — Université Paris-Diderot, France

¹⁰ Human Life History Project, Département de Biologie Animale et Végétale, Université de Sheffield, Royaume-Uni

¹¹ Institut Jean Nicod, École Normale Supérieure, Paris, France

¹² Programme de Philosophie, Politique et Économie, Université de Pennsylvanie, USA

¹³ Laboratoire Écologie, Systématique et Évolution, Université Paris-Sud XI, Orsay, France

¹⁴ Laboratoire de Langues et Civilisations à Tradition Orale (UMR 7107), CNRS, France

¹⁵ Département de Biologie Moléculaire et Cellulaire Université de Californie à Berkeley, Berkeley, USA

* Ces auteurs, afin de se démarquer scientifiquement du reste du chapitre, précisent quelle a été leur contribution : J.-B. André : Paragraphes 4.3, 4.5 et Encadré 3 ; N. Baumard : Paragraphes 4.3, 4.5 et 4.7 ; O. Mascaro : Paragraphe 4.2 ; O. Morin : Paragraphe 4.7 et Encadré 2.

1 DÉFINITION, HISTORIQUE

L'extension de la biologie évolutive à l'espèce humaine est relativement récente. En France, les sciences humaines et la biologie sont enseignées dans des universités distinctes, les institutions régissant ces champs scientifiques sont eux aussi distincts. L'étude intégrée des interactions entre les aspects biologiques et culturels de l'homme n'est donc pas chose aisée. Il en résulte un malaise, encore apparent aujourd'hui, entre biologie et sciences humaines.

Pour une raison que l'histoire des sciences éclairera sans doute un jour, les sciences humaines, jusqu'à la fin du XX^e siècle, ont soigneusement écarté toute notion d'évolution. Les raisons de ce refus de considérer les processus évolutifs sont en partie idéologiques : beaucoup ont du mal à accepter que leurs comportements et leurs choix puissent être influencés par leurs gènes. Ils attribuent à l'homme un statut à part, différent de celui des animaux : il se serait « extrait » de la sélection naturelle grâce à sa culture et à sa morale. On trouve les premières traces de ce phénomène dans l'article 1 des statuts de la société de linguistique de Paris (1876), qui précise qu'il est interdit d'étudier l'origine des langues. La tendance à considérer que l'on pouvait expliquer les comportements humains en ignorant les processus évolutifs a culminé avec le structuralisme durant le XX^e siècle, qui a touché pratiquement l'ensemble des sciences humaines, depuis l'anthropologie structurale de Levi-Strauss, jusqu'à la grammaire générative de Chomsky, en passant par la génétique épistémologique de Piaget, l'analyse synthétique des peintures paléolithiques de Leroi-Gourhan, l'approche comparative des religions d'Éliade, etc. On peut inclure à cette liste le freudisme, qui est antérieur aux mouvements se disant structuralistes, mais qui en montre tous les symptômes. Toutes ces sciences ont un point commun : elles cherchent à expliquer les phénomènes observés en se basant sur des structures supposées lier les différents objets étudiés. En aucun cas l'histoire évolutive réelle des objets étudiés n'est prise en compte, ce qui aboutit à des théories qui ont certes une cohérence interne, et parfois un raffinement intellectuel avancé, mais qui n'ont généralement aucune valeur réellement explicative ni prédictive. Actuellement, la plupart des approches structuralistes sont abandonnées et remplacées par des approches évolutives.

La séparation entre les aspects biologiques et culturels n'est pas scientifiquement fondée. L'homme est un animal et les aspects biologiques ne peuvent pas être ignorés. Il est aussi un animal social, avec une culture développée : les aspects culturels sont évidemment primordiaux. Mais les aspects biologiques et culturels sont en constante interaction : ce n'est qu'en considérant les deux simultanément que l'on peut avancer dans la compréhension des comportements humains.

La biologie évolutive humaine consiste à utiliser les outils et les concepts de la biologie évolutive pour comprendre les adaptations présentes dans l'espèce humaine, qu'elles soient d'ordre biologique ou culturel. Elle propose ainsi un cadre général pour expliquer les comportements humains.

2 DU GÈNE À L'INDIVIDU

2.1 Des adaptations physiologiques

2.1.1 La vie en montagne : adaptations à l'altitude

La majorité des populations humaines vivent à une altitude comprise entre 0 et 1 000 m. À des altitudes supérieures, par exemple au-dessus de 3 500 m, la pression partielle d'oxygène est insuffisante pour une saturation normale de l'hémoglobine : le voyageur d'altitude va s'essouffler, la quantité d'oxygène transportée devenant insuffisante. Diverses réponses physiologiques vont se mettre en place, comme une augmentation de la concentration de globules rouges, avec des risques concomitants (par exemple : thrombose, œdème pulmonaire).

Plusieurs régions d'altitude ont été colonisées indépendamment par l'homme, dont les Andes et le plateau tibétain. Dans ces deux cas, une adaptation spécifique s'est mise en place. Dans les Andes, c'est une augmentation de la concentration en hémoglobine qui compense la sous-saturation en oxygène des molécules d'hémoglobine (Beall 2006). Sur le plateau tibétain, c'est un flux sanguin plus élevé qui permet de réaliser un apport suffisant d'oxygène dans les cellules (Erzurum *et al.* 2007). Dans les deux cas, on n'observe pas les effets délétères de ces changements physiologiques : l'Andain n'a pas plus de thrombose, ni le Tibétain d'hypertension, que les individus vivant habituellement en basse altitude. De plus, dans les populations tibétaines, il a été montré que des facteurs génétiques permettant d'augmenter la saturation de l'hémoglobine en oxygène sont actuellement sous sélection (Beall *et al.* 2004, Strohl 2008). Il est possible qu'un troisième type d'adaptation à la vie en altitude existe, dans les hautes montagnes éthiopiennes (massif du Semien) : en effet, l'hémoglobine des populations vivant dans ces montagnes ne présente pas de sous-saturation. Le mécanisme responsable de cette augmentation de l'affinité pour l'oxygène n'est cependant pas encore identifié (Beall 2006, Beall *et al.* 2002).

Ces exemples montrent que dans des conditions similaires (ici l'altitude élevée), des adaptations différentes peuvent être sélectionnées. En effet, la sélection retient, dans une population, les mutants qui sont adaptés au changement d'environnement — à condition qu'ils existent — sachant que les mutations, elles, se font au hasard.

2.1.2 La tolérance au lactose et autres exemples d'adaptation bio-culturelle

La lactase, l'enzyme intestinale qui permet de digérer le lactose dans le lait, est en général inactivée chez les mammifères après le sevrage. Pourtant, dans certaines populations humaines, 80 % des adultes ont une lactase active. On parle de « tolérance au lactose ». Depuis les années 1970, il est connu que la fréquence élevée de la persistance de la lactase à l'âge adulte se retrouve dans les populations d'éleveurs qui consomment beaucoup de lait frais.

Le scénario admis est que, dans ces populations, le changement alimentaire induit par la domestication a créé un nouvel « environnement », conférant un avantage sélectif

aux individus qui pouvaient digérer le lait. La nature de cet avantage est encore débattue, les hypothèses courantes étant : une meilleure absorption de calcium, une résistance à la déshydratation, une meilleure alimentation durant les périodes de disette.

La fréquence du phénotype « tolérance au lactose » varie de 90 % au Nord de l'Europe à 50 % au Sud, elle est faible dans les populations non pastorales en Asie et en Afrique (1 % en Chine, 5-20 % chez les agriculteurs de l'Afrique de l'Ouest). Elle atteint des fréquences élevées en Afrique chez les pasteurs-éleveurs (90 % chez les Tutsi, 50 % chez les Peuls) (Holden et Mace 1997, Swallow 2003).

La persistance de la lactase est un trait mendélien dominant, l'expression du gène est contrôlée par un élément régulateur en *cis* (Hollox *et al.* 1999). Récemment, différents travaux ont démontré qu'une mutation située à ~14 kb en amont du gène, dans l'élément régulateur (C/T 13910) est responsable de la tolérance au lactose à l'âge adulte dans les populations européennes (Enattah *et al.* 2002).

Mais cette mutation n'est pas retrouvée dans les populations africaines qui ont pourtant une forte fréquence de tolérance au lactose. En 2006, une étude intensive des populations d'Afrique de l'Est a permis d'identifier trois nouvelles mutations : G/C-14010 fréquente au Kenya et en Tanzanie, T/G-13915 fréquente au Kenya et C/G-13907 dans une population du Nord Soudan (Ingram *et al.* 2007, Tishkoff *et al.* 2007). Il existe donc plusieurs mutations indépendantes qui ont créé le même phénotype. C'est un exemple d'évolution convergente.

De plus, les nouveaux outils de la génétique des populations ont permis de dater le moment où cette mutation a commencé à augmenter en fréquence : pour la mutation européenne, cet âge est estimé à 8000-9000 ans (intervalle de confiance à 95 % : 2200-19200 ans Bersaglieri *et al.* 2004) ; pour l'allèle le plus fréquent en Afrique (G/C-14010) l'âge estimé est de 2700-6800 ans (intervalle de confiance à 95 % : 1200-23000 ans Tishkoff *et al.* 2007). Ces dates sont cohérentes avec ce que l'on connaît en archéologie de la domestication des animaux d'élevage (Beja-Pereira *et al.* 2003, voir aussi Chapitre 18). Avec les mêmes outils, il est possible aussi d'estimer l'intensité de la sélection : les coefficients de sélection varient entre 3 et 20 % (Bersaglieri *et al.* 2004). Cette intensité est très forte, à tel point que dans les études sur l'ensemble du génome humain, les polymorphismes de ce gène sont parmi ceux qui sont soumis à la sélection naturelle la plus forte (Tishkoff *et al.* 2007). En parallèle, une étude génétique sur les bovins a démontré qu'en Europe, les zones de forte fréquence de la tolérance au lactose sont les mêmes que les zones de forte diversité génétique des protéines du lait et que cette diversité s'expliquerait par les pratiques d'élevage (Beja-Pereira *et al.* 2003). On a donc aussi une coévolution homme-animal.

La tolérance au lactose est un des exemples les mieux documentés d'évolution bio-culturelle : c'est un changement culturel, ici la pratique de l'élevage, qui induit un changement biologique en modifiant l'environnement sélectif de certains gènes. Il démontre bien l'importance dans notre évolution des pratiques culturelles et la grande vitesse à laquelle ces changements peuvent induire des modifications biologiques.

La consommation du manioc nous offre aussi un exemple d'évolution bio-culturelle. Ce tubercule intervient à la

fois directement et indirectement sur la structure génétique des populations qui le consomment par l'intermédiaire des glycosides cyanogéniques résiduels qu'il contient (Jackson 1991). La consommation des glycosides cyanogéniques augmente la viabilité aux porteurs à l'état hétérozygote de l'allèle HbS. Cet allèle code pour l'hémoglobine S, présente dans l'anémie falciforme et rapidement létale à l'état homozygote. La consommation de manioc, en inhibant la déformation des globules rouges, permet le maintien de l'allèle S dans la population. De plus, l'hémoglobine S inhibe la croissance du parasite *Plasmodium falciparum*, responsable du paludisme. L'allèle S est donc maintenu à la fois par la pression de sélection qu'exerce la malaria et par la pratique culturelle qui consiste à consommer du manioc.

Par ailleurs, l'archéologie nous enseigne que la fève est une source importante de nourriture depuis le Néolithique sur le pourtour du bassin méditerranéen. On sait que la consommation de fèves est particulièrement toxique (favisme) pour les sujets porteurs d'une mutation génétique particulière, qui se traduit par une déficience en une enzyme impliquée dans le métabolisme des glucides : la glucose-6-phosphate-déshydrogénase (G6PD). Ce gène est localisé sur le chromosome X ; tous les hommes porteurs de la mutation sont donc déficients pour cette enzyme, ainsi que les femmes homozygotes. Ces sujets réagissent fortement aux puissants effets hémolytiques des composés oxydants qui se trouvent dans la fève qui, lorsqu'elle est consommée, provoque un rapide épisode toxique anémique pouvant conduire au décès : le favisme. Or la fréquence du gène G6PD est très élevée autour de la méditerranée (5 à 30 %), zone pourtant consommatrice de fève. Pour expliquer ce paradoxe, on a alors émis l'hypothèse (Katz 1979) que la consommation des fèves par les femmes possédant le gène codant pour la déficience en G6PD à l'état hétérozygote, non affectées par leurs effets toxiques, les rend plus résistants au paludisme, grâce aux constituants oxydants de la légumineuse. Ceci a été démontré *in vitro* (Golenser *et al.* 1983). Cet avantage pour les femmes hétérozygotes expliquerait le maintien de cette mutation dans les zones à paludisme, comme c'est le cas autour de la méditerranée, où le paludisme a longtemps persisté de manière saisonnière.

Enfin, de récentes recherches montrent une sélection sur le nombre de copies du gène de l'amylase, en fonction de la quantité d'amidon dans le régime alimentaire (Perry *et al.* 2007). Ces quelques exemples montrent bien l'interaction entre des pratiques culturelles, ici des choix alimentaires, et notre génome.

2.2 Gènes et comportement

2.2.1 Traits comportementaux et déterminisme génétique

Dans quelle mesure les gènes expliquent-ils la variation des comportements humains ? Il était classique, tout au long du XX^e siècle, de considérer que les gènes n'expliquent pas la grande variation des comportements chez l'homme, celle-ci étant expliquée principalement par des facteurs sociaux ou familiaux. C'est une position extrême qui est devenue intenable, étant donné le développement des connaissances scientifiques.

Ainsi, certaines préférences alimentaires sont génétiques. Par exemple, suivant son génotype de la région régulatrice du gène de la lactase, l'adulte aura ou non une aversion au lait (voir Paragraphe 2.1.2). Certains individus, pour des raisons génétiques, seront plus ou moins sensibles à la capsaïcine, un composé secondaire du piment, mais dont on trouve des formes voisines dans d'autres plantes. Ainsi, les enfants les plus sensibles à la capsaïcine ne supportent pas le piment, ainsi que la moutarde, le curry, le poivre et le pamplemousse (Nabhan 2004).

Les femmes daltoniennes sont très rares, contrairement aux hommes, du fait de la localisation du gène de la vision des couleurs sur le chromosome X, dont l'homme n'a qu'un exemplaire. Évidemment, ces aptitudes génétiquement déterminées procurent des comportements différents : les hommes daltoniens sont avantagés dans la détection d'objets camouflés et ont une vision plus précise (Saito *et al.* 2006), ce qui pourrait expliquer leur forte représentation parmi les tireurs d'élite. La femme ayant deux copies, une sur chaque chromosome X, il sera très rare que deux copies défectueuses s'y rencontrent. Par contre, deux copies fonctionnelles différentes pourront parfois s'y rencontrer, et générer une femme possédant quatre récepteurs différents, la rendant ainsi fonctionnellement tétra-chromate (Jameson *et al.* 2001, Neitz et Neitz 1998). On ne connaît pas encore les conséquences comportementales de cette configuration génétique.

Évidemment, de nombreuses différences comportementales ne sont pas d'ordre génétique et relèvent plutôt d'influences culturelles et environnementales. Par exemple, notre personnalité est déterminée en partie par un facteur familial, notre rang de naissance (aîné, benjamin, cadet, etc.), comme cela a été démontré dans les sociétés occidentales (Sulloway 1996a).

À l'heure actuelle, il est montré que de nombreuses variations de comportements sont d'ordre génétique, et que pour d'autres ce sont des facteurs familiaux ou sociaux qui interviennent. Il n'existe pas de quantification globale de l'importance de l'un et de l'autre, principalement du fait que les variations des comportements ne sont actuellement pas clairement quantifiés (ou quantifiables), et que la possibilité d'une contribution génétique n'a souvent pas été considérée.

2.2.2 Hormones et comportements : l'exemple de la testostérone

Les hormones sont des molécules-messagers au sein de l'organisme : synthétisées par un organe, elles circulent dans le sang et véhiculent des informations vers un ou plusieurs autres organes dont elles régulent ainsi l'activité.

La testostérone, par exemple, est une hormone impliquée dans le développement et le maintien des caractères sexuels secondaires chez les mâles de nombreuses espèces, ainsi que dans la modulation de leur comportement (Mazur et Booth 1998). Dans l'espèce humaine, la testostérone est principalement produite par les cellules de Leydig des testicules chez les hommes et par les ovaires chez les femmes, mais aussi, pour les deux sexes, par les glandes surrénales (Apicella *et al.* 2008, Coates et Herbert 2008, Mazur et Booth 1998). La concentration moyenne en testostérone chez un homme adulte est d'environ 10 ng/ml de sang, ce qui est environ 7 fois supérieur aux concentrations observées chez une femme (Mazur et Booth 1998). On peut noter que

certaines régions du cerveau possèdent des récepteurs à cette hormone (Kawata 1995), ce qui rend possible son influence sur les comportements des individus (Matsudaa *et al.* 2008).

2.2.2.1 Testostérone et comportement des hommes

Les études portant sur la relation entre la testostérone et le comportement ont mis en évidence le rôle majeur de la testostérone dans la compétition intrasexuelle, dans les comportements de dominance et d'agressivité des mâles, que ce soit chez l'homme (Archer 2006, Archer *et al.* 1995, Gladue 1991, Gladue *et al.* 1989, pour une revue : Mazur et Booth 1998, Wagner *et al.* 2002), ou chez d'autres animaux (chez le Chimpanzé : Muller et Wrangham 2004 ; la souris : Oyegbile et Marler 2005 ; le macaque rhésus : Rose *et al.* 1971 ; le lézard tacheté : Sinervo *et al.* 2000 ; pour une revue voir Wingfield 2005). Chez l'homme, le fait d'entrer en compétition pour l'accès à un rang de dominance est associé à des variations du niveau de testostérone. Par exemple, dans les sports comme le tennis (Booth *et al.* 1989), mais également lors de compétitions non-athlétiques comme les échecs (Mazur *et al.* 1992) ou les jeux sur ordinateurs (Gladue *et al.* 1989), le taux de testostérone des joueurs mâles augmente avant de commencer le jeu. Cette augmentation en prévision du match induit chez les joueurs une augmentation de leur persévérance (Andrew et Rogers 1972), de leur prise de risque (Apicella *et al.* 2008, Booth *et al.* 1999, Coates et Herbert 2008) et de leur impulsivité (Daitzman et Zuckerman 1980), mais également une diminution de leur sentiment de peur (Hermans *et al.* 2006). Une étude menée chez des courtiers en bourse, de sexe masculin, avant la crise financière, a montré que le taux de testostérone basal des courtiers le matin est significativement et positivement corrélé avec les profits nets qu'ils réalisent au cours de la journée (Coates et Herbert 2008), ce qui semble confirmer l'influence de la testostérone, positive sur la prise de risque, et négative sur la sensation de peur. D'autre part, la résistance à la douleur, pour un homme, est augmentée si le test est réalisé en présence de femmes, par le biais d'une production de testostérone (Melton 2002).

Dans les sports, après la compétition, le taux de testostérone continue à augmenter chez les gagnants, mais diminue chez les perdants (Booth *et al.* 1989, Gladue *et al.* 1989, Mazur *et al.* 1992). Il augmente également chez les spectateurs regardant leur équipe favorite gagner, et diminue pour les spectateurs de l'équipe perdante (Bernhardt *et al.* 1998). Des exceptions ont toutefois été observées, par exemple au basket-ball et au judo (Filaire *et al.* 2001, Gonzalez-Bono *et al.* 1999, Salvatore *et al.* 1987). De plus, le taux de testostérone ne dépend pas uniquement de l'issue du match : en effet, sa variation au cours d'une compétition (en prévision de l'épreuve, à la fin de l'épreuve) est moins probable si les individus ne perçoivent pas l'événement et ses enjeux comme importants (Salvatore *et al.* 1987), si leur motivation est faible (Filaire *et al.* 2001), s'ils sont certains de l'issue de la compétition (Bateup *et al.* 2002, Mazur et Booth 1998, Mazur *et al.* 1992) ou s'ils considèrent que leur contribution personnelle (objective et/ou perçue) est faible (Gonzalez-Bono *et al.* 1999).

D'autre part, des études suggèrent fortement que la testostérone est impliquée dans la mise en route et l'expression de l'investissement paternel. Chez l'homme, des symptômes

de « couvade » (symptômes physiques et psychosomatiques observés chez les hommes lors de la naissance de leurs enfants, comme la sensation des douleurs de l'accouchement, des restrictions alimentaires, etc.), présents dans tous les types de sociétés, sont associés à des changements hormonaux (Elwood et Mason 1994). Par exemple, les pères exprimant les symptômes de couvade les plus importants sont aussi ceux qui ont la plus importante diminution du taux de testostérone à la naissance de l'enfant (Storey *et al.* 2000). De même, les hommes en couple et/ou impliqués dans des soins paternels produisent moins de testostérone que ceux qui sont célibataires. Ce faible taux de testostérone serait associé à une diminution de la probabilité pour un homme de s'engager dans un comportement de compétition et/ou de recherche de nouvelles partenaires, ce qui, en retour, lui permettrait de consacrer une quantité plus importante de ressources aux soins parentaux (Burnham *et al.* 2003, Gray 2002, Gray *et al.* 2007).

Enfin, le taux de testostérone semble refléter la variabilité interindividuelle du niveau du compromis entre l'investissement dans l'accès aux partenaires sexuels et l'investissement parental (voir Paragraphe 3.1.1) (Gray 2002, Archer 2006, Alvergne *et al.* 2009, Muller *et al.* 2009). Dans les sociétés occidentales, les hommes qui produisent une grande quantité de testostérone sont perçus comme physiquement plus attractifs (Johnston *et al.* 2001), ont plus de partenaires sexuels (Peters *et al.* 2008, Van Anders et Watson 2007) et s'engagent moins souvent dans des relations stables (Booth et Dabbs 1993). Parmi les hommes mariés, ceux qui produisent beaucoup de testostérone ont, en moyenne, plus de relations hors-couple et de conflits maritaux, ainsi qu'un risque plus important de divorcer (Booth et Dabbs 1993, Mazur et Booth 1998). À l'inverse, leur niveau de testostérone est négativement corrélé au degré de soutien moral et financier qu'ils apportent à leur partenaire (Gray 2002), et les hommes produisant peu de testostérone, expriment en moyenne plus de sympathie en réponse à des cris d'enfants, qu'ils soient pères ou non (Fleming *et al.* 2002). Il est important de noter que le taux de production de testostérone est plus similaire entre jumeaux homozygotes qu'entre jumeaux dizygotes, ce qui suggère que ce trait est en partie héritable (environ 60 % de la variance du taux de testostérone chez les hommes adolescents, mais non chez les adultes, est héritable—des facteurs génétiques différents pourraient s'exprimer pendant l'adolescence et pendant l'âge adulte—ainsi que 40 % de la variance chez les adolescentes et chez les femmes adultes) (Harris *et al.* 1998). L'ensemble de ces études montre que le niveau de testostérone chez les hommes est partiellement prédictif de leur stratégie de reproduction et donc que ces stratégies sont en partie héritable.

2.2.2.2 Testostérone et comportement des femmes

Bien que l'influence de la testostérone sur le comportement des hommes ait fait l'objet de nombreuses études, le rôle de cette hormone sur le comportement des femmes est peu documenté (Bateup *et al.* 2002, Mazur et Booth 1998). Bateup *et al.* (2002) ont étudié la variation du taux de testostérone chez 17 sportives d'une équipe de rugby. Comme chez les hommes, le taux de testostérone augmente en prévision de la compétition, et le taux de testostérone en fin de match est supérieur à celui mesuré au début. Cette augmentation est,

de plus, positivement associée à l'agressivité et à la concentration. On peut cependant noter que, contrairement aux hommes, la variation du niveau de testostérone chez les femmes ne semble être reliée ni au résultat du match ni à l'évaluation de la performance personnelle.

D'une manière plus générale, la testostérone semble être associée aux mêmes traits de personnalité chez les hommes et chez les femmes. Dabbs *et al.* (1988) ont montré que le taux de testostérone est plus important chez les femmes emprisonnées pour avoir été violentes de façon injustifiée, que chez les femmes enfermées à cause d'acte violent produit après avoir été agressées physiquement. D'après l'étude d'Harris *et al.* (1996) sur 300 étudiants des deux sexes, le taux de testostérone est positivement corrélé aux actes agressifs qu'ils relatent, et négativement corrélé aux caractéristiques pro-sociales de leurs personnalités, telles que l'empathie et le soutien affectif. Le taux de testostérone, chez les étudiantes, est positivement corrélé avec leur statut de dominance lorsque ce statut est évalué par elles-mêmes, mais négativement corrélé lors de son évaluation par des tiers (Cashdan 1995). D'autre part, les étudiantes qui produisent beaucoup de testostérone sont celles qui ont le plus de partenaires sexuels.

Il existe de nombreuses autres hormones agissant sur le comportement. Ainsi, par exemple une inhalation d'oxytocine favorise les comportements coopératifs, aussi bien chez les hommes que chez les femmes (Kosfeld *et al.* 2005).

2.2.3 Des phéromones chez l'homme ?

Les phéromones ont été décrites chez l'animal comme des signaux chimiques volatiles, libérés par des individus d'une espèce, et qui modifient d'une façon stéréotypée le comportement ou l'équilibre endocrinien d'autres individus de la même espèce (voir les revues de Brennan et Zufall 2006, Stowers et Marton 2005). Elles jouent ainsi un rôle dans divers aspects de la communication animale.

L'existence de phéromones chez l'homme a été l'objet d'un vif débat (Wysocki et Preti 2004). Deux problèmes se posent : (1) un problème expérimental, qui vient du fait qu'il est difficile de maintenir des sujets humains dans un environnement contrôlé, au niveau des odeurs comme de leur humeur et (2) un problème conceptuel, qui vient du fait que l'homme est capable d'opérer un contrôle conscient sur son comportement. Ainsi, il semble difficile que l'homme puisse montrer, suite à une exposition à des molécules corporelles d'autres individus de son espèce, des comportements aussi stéréotypés que ceux observés chez certains animaux.

Néanmoins, plusieurs indices, publiés dans les 10 dernières années, sous-tendent l'existence de chémo-signaux modulateurs de l'humeur ou de la physiologie chez l'homme. Une étude a montré que le cycle menstruel pouvait être accéléré/ralenti par l'exposition des sujets à la sueur d'autres femmes, à différents moments de leur cycle (Stern et McClintock 1998). Cependant, aucun composé de la sueur féminine n'a été pour l'instant identifié comme responsable de ce phénomène. Toutefois, on sait que l'exposition de femmes à des extraits de sueur module le pic de l'hormone lutéinisante, qui déclenche l'ovulation (Preti *et al.* 2003).

D'autres approches ont permis de montrer que certains composés dérivés d'androgènes ou d'œstrogènes, et présents dans toutes les sécrétions corporelles, sont capables de moduler l'humeur. En particulier, l'androstadienone

(4,16-androstadien-3-one), présente dans la sueur masculine, a une action sur l'humeur et la physiologie des femmes (Grosser *et al.* 2000), en régulant en particulier l'équilibre endocrinien (Wyart *et al.* 2007). Cette action est sexe-spécifique (Bensafi *et al.* 2004, Bensafi *et al.* 2003, Bensafi *et al.* 2004b) et dépendante de l'orientation sexuelle (Savic *et al.* 2001, Savic *et al.* 2005).

Les mécanismes d'action de ces modulateurs d'humeur n'ont pas été élucidés. Des études utilisant les techniques d'imagerie fonctionnelle nucléaire (tomographie à émission de positron) suggèrent que l'exposition des sujets à ces molécules entraîne une activation dans la zone de l'hypothalamus (Savic *et al.* 2001). Néanmoins, la résolution est telle (~ 1 cm) qu'elle ne permet pas de confirmer que le signal provient vraiment de l'hypothalamus. Récemment, un pas majeur vient d'être franchi : un gène codant pour un récepteur sensible à l'androstadienone a été isolé. Des mutations de ce gène modifient le seuil de détection et la qualité de perception de cette molécule (Keller *et al.* 2007). Les recherches continuent sur les mécanismes d'action des signaux chimiques volatiles sur le comportement.

2.3 Les polymorphismes : maintien de la diversité au sein des populations. Exemple de la latéralité manuelle

Le corps humain montre de légères asymétries morphologiques externes (par exemple pour les pieds, les testicules et les empreintes digitales) et d'importantes asymétries internes (disposition des organes). Les hémisphères du cerveau ne sont pas identiques. Chez la majorité des individus, l'hémisphère gauche est impliqué dans le langage, la syntaxe, la logique, le rythme et les mouvements complexes, tandis que l'hémisphère droit est impliqué dans la perception, le sens de la mélodie, la vision dans l'espace, la connaissance de l'environnement, l'attention, l'humour. Il existe également des asymétries du comportement. Ainsi, pour une activité manuelle donnée, certains individus préfèrent utiliser leur main gauche et d'autres leur main droite : c'est la latéralité manuelle. Bien que l'écriture soit l'activité qui a été le plus souvent utilisée pour caractériser un gaucher ou un droitier, de nombreuses personnes n'utilisent pas la même main pour toutes les activités manuelles. D'autres formes de latéralité existent chez l'homme : par exemple la dominance oculaire.

Des comportements asymétriques ont été observés chez de très nombreuses espèces animales. Les corbeaux calédoniens, par exemple, sont fortement latéralisés. Ils fabriquent des outils avec des feuilles de Pandanus et les utilisent pour attraper des larves d'insectes. Pour l'utilisation des outils, les deux côtés de dominance sont observés en proportions égales dans la population (Weir *et al.* 2004), mais pour la fabrication d'outils, la majorité des individus préfèrent le côté droit (Hunt 2000). Chez les poissons qui vivent en banc, la majorité des individus tournent dans la même direction lors d'une attaque par un prédateur, ce qui leur permet de rester en groupe et d'être ainsi protégé. Il existe cependant une minorité d'individus qui tournent dans l'autre direction lorsqu'ils sont attaqués. Ces individus, par leur comportement imprévisible, parviennent à surprendre les prédateurs qui ne sont pas habitués à ce comportement rare. La fréquence de ces deux comportements, dans la population, est le résultat de

l'équilibre entre leurs coûts et leurs bénéfices. Avec l'évolution vers la position debout chez les grands singes et chez l'homme, les mains se sont développées pour constituer un système hautement sophistiqué qui est utilisé pour des activités telles que la fabrication et l'utilisation d'outils, l'acquisition et la préparation de la nourriture, la communication gestuelle. Chez les chimpanzés, de fortes préférences manuelles ont été mises en évidence, en particulier pour de nombreuses activités impliquant des outils.

Le débat sur les causes de la coexistence des gauchers et des droitiers reste ouvert. Toutefois, le fait d'être latéralisé représente un avantage clair : cela permet de spécialiser un côté dans une activité donnée, ce qui améliore les performances (efficacité, puissance, rapidité). De plus, cela évite les répétitions inutiles de fonctions dans les deux hémisphères du cerveau. Des expériences chez les chats et les macaques (Warren 1980) ont montré que, dans un environnement où l'action d'une patte (ou main) est nécessaire pour obtenir de la nourriture, tous les individus, avec l'expérience, se spécialisent progressivement pour un côté, même si l'environnement est symétrique et que la nourriture peut être obtenue aussi bien avec les deux pattes (ou mains). D'autres expériences ont montré que les chats latéralisés sont plus rapides pour attraper une proie que les chats qui ne montrent pas de préférence pour l'utilisation d'une patte ou de l'autre (Fabre-Thorpe *et al.* 1991). De même, chez les chimpanzés, le succès à la pêche aux termites est supérieur chez les individus latéralisés, indépendamment de la direction (McGrew et Marchant 1999). Enfin, chez l'homme, des études ont montré que les indices d'intelligence générale sont plus faibles chez les individus qui ont des performances égales avec les deux mains, et sont d'autant plus élevées que les individus sont latéralisés, quelle que soit la direction (Crow *et al.* 1998, Leask et Crow 2001, Nettle 2003).

La latéralisation représente donc un atout, mais l'énigme vient du fait que certains individus préfèrent le côté droit et d'autres le gauche : il existe un polymorphisme de latéralité manuelle. En fait, ce polymorphisme est sans doute un phénomène très ancien, puisqu'il est observé chez de nombreuses espèces de primates. Des données datant de ~ 200 000 ans montrent que les gauchers étaient déjà minoritaires chez les *Homo neanderthalensis*, et des données datant de ~ 10 000 à ~ 30 000 ans montrent que les gauchers étaient également minoritaires chez les *Homo sapiens* (Faurie et Raymond 2004, Steele et Uomini 2005).

La latéralité manuelle est héritable, ce qui signifie que les parents gauchers produisent plus d'enfants gauchers que les parents droitiers. Les études sur les jumeaux monozygotiques *versus* dizygotiques, ainsi que les études sur les enfants adoptés, ont montré qu'il existe indubitablement une part génétique au déterminisme de latéralité (Sicotte *et al.* 1999). Plusieurs études de génétique moléculaire ont été réalisées récemment, visant à isoler une région chromosomique différant de façon systématique entre gauchers et droitiers. De telles régions chromosomiques ont été trouvées, tout d'abord sur le chromosome X (Laval *et al.* 1998), puis sur les chromosomes 2, 10, 12, et 17 (Francks *et al.* 2003, Francks *et al.* 2002, Van Agtmael *et al.* 2003, Warren *et al.* 2006). Ainsi, il est très probable que la latéralité ait un déterminisme complexe impliquant de nombreux gènes. D'autre part, la transmission s'explique aussi en partie par les phénomènes d'apprentissage et autres influences environnementales (Bryden *et al.* 1993,

Coren 1992). La proportion de gauchers peut varier selon le sexe, au cours du temps, et selon les cultures. Dans les sociétés occidentales, ils constituent environ 10 % de la population, avec une fréquence un peu plus élevée chez les hommes que chez les femmes. Leur proportion varie de 3 % à 27 % dans les cultures qui ont été étudiées (Faurie *et al.* 2005).

Vis-à-vis de la sélection naturelle, les gauchers sont désavantagés par certains aspects. Leur poids à la naissance est en moyenne plus faible, ce qui est corrélé à une santé plus fragile, ils sont plus fréquemment sujets à des maladies des systèmes immunitaire et nerveux, et leur longévité semble réduite, ceci étant en partie dû à un risque d'accidents qui semble plus élevé (Aggleton *et al.* 1993, Coren et Halpern 1991, Porac et Coren 1981). Ainsi, il existe des forces de sélection agissant négativement sur la proportion de gauchers, ce qui aurait dû aboutir à leur disparition au cours des générations. Le polymorphisme de latéralité a pourtant été maintenu, ce qui requiert une explication.

2.3.1 Avantage stratégique dans les combats (réels et ritualisés)

Tout d'abord, un avantage du rare dans les affrontements physiques a été invoqué pour expliquer le maintien du polymorphisme. Les gauchers étant moins fréquents que les droitiers, un individu quelconque a plus de chance d'être confronté à un droitier lors d'un combat. Les gauchers sont par conséquent plus habitués aux opposants droitiers que l'inverse : ils bénéficient donc d'un avantage stratégique lorsqu'ils sont rares. Les interactions agressives sont responsables de pressions de sélection qui ont certainement eu une grande importance au cours de l'évolution des primates et de l'homme. Une telle supériorité des gauchers dans les affrontements physiques leur conférerait des avantages de façon directe (en augmentant leurs chances de survie), mais également de façon indirecte. En effet, les combats ritualisés et les compétitions sur les aptitudes physiques existent dans la plupart des sociétés humaines, et la réussite dans ce domaine semble avoir un effet positif sur le statut social, l'attractivité et le succès reproducteur (Chagnon 1988, Faurie *et al.* 2004, Kaplan et Hill 1985, Llaurens *et al.* 2009).

L'idée d'un avantage des gauchers dans les combats est fortement soutenue par l'étude des sports interactifs (*e.g.* tennis, boxe), qui peuvent être considérés comme une forme particulière de combat. En effet, les gauchers sont significativement plus fréquents parmi les sportifs de haut niveau dans ces disciplines que dans la population générale ou dans les disciplines non-interactives (Raymond *et al.* 1996, Grouios *et al.* 2000). Un moyen direct d'évaluer l'influence de cet avantage est d'étudier la relation entre la fréquence des gauchers et le niveau de violence prévalant dans les différentes cultures. Comme les taux d'agression physique varient selon les cultures, et que l'avantage des gauchers dans les combats devrait être plus fort dans un contexte plus violent, une corrélation positive entre la fréquence de gauchers et le niveau de violence est attendue (Billiard *et al.* 2005). Le cas des sociétés occidentales ou occidentalisées est à considérer avec précaution, car le type de violence a considérablement changé : les guerres se manifestent par l'utilisation prédominante d'armes puissantes et de longue portée. Dans ce contexte, il n'existe probablement plus d'avantage pour les gauchers. C'est pourquoi le lien entre

polymorphisme de latéralité et violence doit être testé dans les sociétés traditionnelles ou peu industrialisées. Il existe bien une corrélation positive et significative entre le taux d'homicides et la fréquence des gauchers (Faurie et Raymond 2005). Ces résultats renforcent donc l'hypothèse d'un rôle important de l'avantage des gauchers dans les combats pour le maintien du polymorphisme de latéralité chez l'homme. De plus, les données de latéralité et de « taux d'homicides » obtenues chez les chimpanzés et chez les singes capucins s'y conforment relativement bien : il est ainsi possible que cette relation soit assez générale, au moins chez les primates.

Les compétitions sur des critères d'aptitudes physiques ont existé et existent dans toutes les cultures. En particulier, les combats ritualisés sont très répandus et servent à montrer une capacité à se battre réellement. Dans les sociétés modernes, les sports peuvent également servir d'indices de l'aptitude aux combats, car ils demandent de bonnes compétences visio-spatiales, de la vitesse, de l'endurance et de la force. Le niveau qu'un individu atteint dans les compétitions sportives est donc un signal honnête de sa condition physique, et d'autres aspects de sa qualité phénotypique en général. Les sports interactifs, en particulier, tels que la boxe, le judo, l'escrime, et même le tennis, peuvent être considérés comme des combats ritualisés et réglementés, et ils transmettent des informations sur les compétences dans les combats réels. Par conséquent, le fait de s'investir dans les sports pourrait permettre de faciliter l'accès aux partenaires pour la reproduction. Ainsi, les étudiants en filière sportive ont plus de partenaires sexuels du sexe opposé que les étudiants en filière non sportive, et d'autant plus que leur niveau sportif est élevé (Faurie *et al.* 2004). Étant donné l'avantage du rare des gauchers dans les sports interactifs, leur proportion est significativement plus élevée dans ces sports que dans la population générale. Les gauchers pourraient donc bénéficier ainsi d'un avantage indirect par la sélection sexuelle, *via* leur forte représentation parmi les sportifs.

2.3.2 Avantage socio-économique

Il existe entre droitiers et gauchers des différences d'organisation du cerveau. Par exemple, 95 % des droitiers ont l'hémisphère gauche dominant pour le langage, tandis que chez les gauchers, 70 % ont l'hémisphère gauche dominant pour le langage et 30 % ont l'hémisphère droite dominante ou une codominance (Annett 1985, Geschwind 1970). De plus, certaines études suggèrent un transfert inter-hémisphérique plus actif chez les gauchers, *via* le *corpus callosum* qui est plus développé (Witelson 1985).

De nombreux chercheurs se sont penchés sur les relations entre latéralité et capacités cognitives. Les gauchers sont plus fréquents dans des groupes particuliers d'individus ayant des scores soit extrêmement faibles, soit extrêmement élevés aux tests de QI (Annett et Turner 1974, Benbow 1986, Hicks et Dusek 1980, Netley et Rovet 1984, Nettle 2003, Porac et Coren 1980). Ils semblent donc constituer un groupe très hétérogène. De nombreuses mesures de l'intelligence ont été utilisées pour comparer gauchers et droitiers dans la population générale (tests verbaux, tests symboliques, tests de mémoire, exercices de manipulation visuelle, tests de lecture, de dessin, d'arithmétique, tests de langues étrangères). Il semblerait que les gauchers et les droitiers diffèrent non pas par leurs capacités cognitives globales, mais plutôt par leurs styles cognitifs :

ils auraient des formes différentes d'intelligence. Par exemple, les gauchers seraient en moyenne supérieurs pour la mémoire épisodique et inférieurs pour la mémoire implicite (Christman et Propper 2001). Certaines études suggèrent que les gauchers ont de plus grandes facultés d'innovation et de créativité (Coren 1995, Newland 1981). Des différences socio-économiques pourraient également résulter de choix professionnels différents : plusieurs études ont trouvé que les gauchers sont plus fréquents dans certains domaines professionnels, tels que les arts (Mebert et Michel 1980, Peterson 1979), la musique (Aggleton *et al.* 1994, Byrne 1974, Hassler et Gupta 1993), les mathématiques (Annett et Manning 1990, Casey *et al.* 1992, Peters 1991) et l'architecture (Peterson et Lansky 1974). Ces différences se retrouvent également au niveau des salaires : en France, les gauchers (hommes et femmes) ont en moyenne un salaire plus élevé que les droitiers (Faurie *et al.* 2008). On retrouve le même phénomène, restreint aux hommes, aux États-Unis (Ruebeck *et al.* 2007), ainsi qu'au Royaume Uni (Denny et O'Sullivan 2007).

3 L'ÉVOLUTION DE LA FAMILLE

3.1 L'investissement parental

3.1.1 Différentes stratégies de reproduction

La famille humaine est caractérisée par un investissement biparental à long terme. Pourtant, l'investissement parental initial est plus important pour les femmes (taille de gamète, gestation, lactation) que pour les hommes, et cet investissement différentiel se poursuit tout au long de la période juvénile, dans la plupart des sociétés. L'effort de reproduction d'un individu présente deux aspects : la recherche de partenaires sexuels et l'investissement parental (Waynforth 1998). Il existe un compromis entre ces deux composantes, et les différences entre hommes et femmes quand à l'allocation de l'investissement entre ces deux composantes conduit à l'évolution de stratégies de reproduction différentes : le sexe qui investit le plus sera le plus discriminatif dans son choix de partenaires, tandis que le sexe qui investit le moins sera le plus en situation de compétition pour l'accès au sexe opposé (voir Chapitre 11). Hommes et femmes doivent donc résoudre des problèmes adaptatifs différents, dépendants des contextes individuels (facteurs génétiques, sociaux et écologiques), ce qui conduit à une coexistence de plusieurs stratégies de reproduction dans la population. Des traits physiques et psychologiques ont donc probablement évolué pour permettre aux individus d'exprimer des préférences et des aptitudes compétitrices en réponse aux problèmes adaptatifs auxquels ils sont confrontés.

3.1.2 Importance pour la survie et la valeur reproductive

Dans de nombreuses espèces, la production d'enfants n'est que la première étape de la reproduction : le développement et la survie d'un enfant dépendent également d'un investissement parental post-natal (Clutton-Brock 1991). Par rapport aux autres primates, le nouveau-né humain est particulièrement dépendant de cet investissement parental (en termes

de temps et d'énergie, mais aussi de protection, d'éducation et d'affection ; Geary 2005, Mace 2000, Smith et Tompkins 1995). Il est dit très « altricial » à la naissance.

L'investissement parental dans l'espèce humaine a quelques particularités : i) les acteurs de l'investissement post-natal peuvent être nombreux (parents, grands-parents, frères et sœurs plus âgés, famille élargie et même communauté dans son ensemble), ii) cet investissement est non seulement nécessaire au développement physiologique de l'enfant, mais également à son développement psychologique et à son éducation, iii) ces « transmissions » affectives, culturelles, économiques et sociales entre les générations présentent deux composantes, leurs coûts pour les parents et le bénéfice qu'en retirent les enfants, iv) l'investissement parental peut aussi affecter la fécondité de l'enfant et sa survie une fois adulte et v) les acteurs et les caractéristiques de cet investissement sont très variables selon les sociétés.

De nombreuses études démographiques ont estimé l'importance de l'investissement maternel sur la survie de l'enfant dans le cas de populations pré-industrielles ou de populations contemporaines non industrialisées (p. ex. Voland 1987). Le décès de la mère est associé à une plus forte mortalité de l'enfant. Par exemple, parmi les enfants dont la mère décède dans l'année qui suit leur naissance, seulement 40 à 50 % survivent jusqu'à l'âge adulte (population pré-industrielle suédoise : Andersson *et al.* 1996 ; population contemporaine du Burkina Faso : Becher *et al.* 2004). Bien que cet effet diminue avec l'âge de l'enfant lorsque survient le décès de sa mère, il persiste longtemps après celui-ci et demeure significatif durant toute l'enfance, du sevrage jusqu'à la maturité (Pavard *et al.* 2005).

Alors que la mère est souvent celle qui prodigue en premier lieu les soins à l'enfant, l'investissement des autres apparentés (père, grands-parents paternels ou maternels, frères et sœurs plus âgés, voir Sear et Mace 2008) varie selon les sociétés (taille et structure spatiale des familles, systèmes de filiation, règles matrimoniales, etc.) et selon l'histoire de chaque famille (histoire reproductive de la mère, rang de naissance de l'enfant, statut matrimonial des parents, etc.) En outre, même lorsque l'investissement des autres apparentés est de moindre importance pour la survie de l'enfant lorsque la mère est vivante, il devient crucial si la mère décède (Pavard *et al.* 2007).

Jusqu'à récemment, l'évolution de l'investissement parental a essentiellement été étudiée par des approches d'optimisation. Ces approches cherchent la stratégie optimale (en termes de valeur reproductive) entre le bénéfice de l'investissement parental (une meilleure « qualité » des enfants) et son coût (une diminution du nombre d'enfants produits, Clutton-Brock 1991). Mais de nouvelles approches voient le jour. Lee (2003) puis Chu et Lee (2006) ont développé un modèle démographique intégrant une relation complexe entre production, partage et consommation de ressources d'une part et entre consommation de ressources et paramètres démographiques d'autre part. Les adultes, en produisant plus de ressources qu'ils n'en consomment, dégagent l'excédent de ressources nécessaire aux pré-adultes pour survivre. La taille optimale de la population ainsi que sa structuration par classe d'âge est alors déterminée par la relation entre la dynamique de la population (dont dépend la proportion d'adultes et de pré-adultes dans la population) et la stratégie

de transfert de ressources entre les générations. Plus récemment encore, Pavard *et al.* (2007) établissent un modèle démographique permettant de calculer la probabilité de survie d'un enfant selon la probabilité de survie de sa mère dans les années qui suivent sa naissance. Cette relation entre survie de la mère et survie de l'enfant modifie non seulement la dynamique de la population (croissance, temps de génération et structuration par classe d'âge), mais aussi la force de la sélection sur la survie des adultes. L'investissement parental affecte donc non seulement la valeur reproductive d'un individu (Volland 1990), mais modifie également la force de la sélection sur les traits d'histoire de vie et la dynamique des populations (et de ce fait l'environnement dans lequel opère la sélection, Coulson *et al.* 2006).

3.1.3 La compétition entre frères et sœurs pour l'investissement parental

Les stratégies d'allocation de l'investissement parental sont cruciales autant pour les parents que pour les descendants (Clutton-Brock 1991). D'une part, le coût que représente cette ressource peut avoir des conséquences négatives sur le succès reproducteur ultérieur des parents (voir Paragraphe 3.4.2). D'autre part, l'investissement parental a un impact important sur la survie des descendants, ainsi que sur leur développement physique, comportemental et social, et sur leur succès reproducteur (voir Paragraphes 3.1.2 et 3.2.2). Les parents doivent donc ajuster leur investissement dans chaque enfant en fonction du bilan des coûts et des bénéfices.

Ainsi, il existe des conflits d'intérêt entre les membres d'une famille, même s'ils ont des intérêts communs puisqu'ils partagent une proportion importante de leurs gènes (voir Chapitre 14). Il existe plusieurs types de conflits :

- entre les deux parents pour les populations où l'investissement est biparental (chacun tend à investir moins si cela conduit l'autre à investir plus) (Trivers 1972) ;
- entre les parents et leurs descendants (les parents ont intérêt à répartir leurs ressources entre leurs différents descendants présents et futurs, ce qui n'est pas dans l'intérêt d'un descendant donné) (Trivers 1974) ;
- entre les descendants (compétition intense pour l'investissement) (Sulloway 2001).

Les frères et sœurs d'une famille n'ont pas toujours accès à la même quantité de ressources. Ceci peut résulter de la compétition directe entre eux et/ou du fait que les parents investissent différemment, en fonction des besoins réels des enfants ou des demandes qu'ils expriment (Godfray 1991, Kilner et Johnstone 1997, Mock et Parker 1997, Slagsvold 1997). La valeur reproductive des parents dépend en effet non seulement de la quantité de ressources qu'ils allouent aux soins parentaux, mais aussi de la façon dont ces ressources sont réparties (Glazier 2002, Trivers 1974). Peu d'études permettent de distinguer la part liée aux différences de compétitivité entre enfants de la part liée aux stratégies d'allocation de ressources des parents (Clutton-Brock 1991), et il existe des interactions entre les deux (Barrett *et al.* 2002).

Chez l'homme, des différences importantes entre les individus en fonction de leur rang de naissance (aînés,

benjamins, cadets) ont été observées pour des traits psychologiques, cognitifs, sociaux et pour des traits d'histoire de vie (Hertwig *et al.* 2002, Sulloway 1996b). Elles sont interprétées comme les conséquences de la compétition au sein de la fratrie.

3.2 L'investissement du père et l'incertitude de paternité

3.2.1 L'investissement paternel chez les primates

Bien que l'investissement paternel dans le soin aux jeunes soit un comportement rare chez les mammifères (~4-6 % des espèces, Clutton-Brock 1991), on l'observe chez environ 40 % d'espèces de primates (Smuts et Gubernick 1992). Au sein de ces espèces, il existe une forte variation de la participation active des mâles au soin des jeunes (protection, épouillage). Chez certains singes du nouveau monde (Platyrrhiniens), comme les singes de nuit (genre *Aotus*), les singes titi (genre *Callicebus*), les marmosets ou les tamarins (genre *Callithrix*), les mâles investissent de manière conséquente dans le soin direct aux enfants. Chez les tamarins par exemple, le soin du mâle est effectif dès la naissance des jeunes et le mâle investit autant ou plus de ressources que la mère (Ziegler 1996). On dit alors que l'investissement du mâle est « obligatoire », c'est-à-dire qu'il est indispensable pour la survie de la progéniture, et la sélection peut éventuellement favoriser un niveau très élevé d'investissement paternel. Chez les singes de l'ancien monde (Catarrhiniens), on n'observe pas, ou rarement, d'investissement direct du mâle dans le soin aux jeunes, bien que des études récentes suggèrent que le niveau d'investissement du mâle est probablement plus important que ce qu'on pensait jusque-là chez le babouin (Buchan 2003, Charpentier *et al.* 2008), le langur (Borries *et al.* 1999), le chimpanzé (Lehman *et al.* 2007). Le niveau d'investissement paternel chez l'homme se situe entre ces deux extrêmes : il est généralement moins important que l'investissement de la mère dans toutes les sociétés, et il est exprimé de façon « facultative », c'est-à-dire qu'il n'est pas toujours essentiel à la survie des enfants. On s'attend à ce que la sélection ait favorisé un niveau d'investissement paternel optimal pour les conditions socio-écologiques locales. Une caractéristique notable de l'investissement paternel chez l'homme est sa grande variabilité entre les populations humaines (Draper et Harpending 1988, Geary 2000). Ceci offre des possibilités intéressantes pour comprendre quels sont les facteurs socio-écologiques, ou pressions de sélection, associés à l'expression de l'investissement paternel dans les populations humaines et, par extension, chez les autres animaux.

3.2.2 Importance de l'investissement paternel chez l'homme

L'investissement du père a un effet variable sur la valeur sélective de l'enfant, suivant les conditions écologiques locales. Chez les Ache du Venezuela, où le taux de mortalité est très important (40 à 65 %), la probabilité de mourir de maladies avant l'âge de 15 ans est 2,6 fois plus importante lorsque le père est mort au cours des 5 premières années de la vie de l'enfant (Hurtado et Hill 1992). L'importance du père pour la survie de l'enfant a aussi été mise en évidence à partir de

données historiques sur des sociétés industrielles, au Québec et au Japon (Sear et Mace 2008). L'effet de la présence du père pour la survie de l'enfant n'est pourtant pas systématique : sur 15 populations comparées, il n'est observé que dans 8 cas (Sear et Mace 2008).

Des études en sociétés occidentales ont montré que le niveau d'investissement du père est associé à une augmentation du bien-être physique et des compétences sociales de l'enfant (Geary 2000). Par exemple, le niveau d'interaction du père, notamment par le jeu, est associé chez l'enfant à une augmentation des capacités cognitives et à une diminution des risques de maladies psychiques (voir Flouri et Buchanan 2003, Geary 2005). Une autre étude a montré que l'investissement financier et la proportion du temps du père passé avec l'enfant sont corrélés à de meilleures performances scolaires chez l'enfant, et à un meilleur statut social à l'âge adulte (Kaplan *et al.* 1998, Kaplan *et al.* 1995). De même, une corrélation positive entre le niveau d'investissement paternel et le quotient intellectuel des enfants à l'âge de 11 ans a été observée pour une population du Royaume-Uni, ainsi qu'un lien entre le niveau d'implication du père dans le développement des enfants et la mobilité sociale à l'âge adulte (Nettle 2008). Or les compétences sociales, en facilitant l'accès à un statut social élevé, ne sont pas indépendantes des perspectives futures de reproduction (voir Paragraphe 4.6). Un lien entre la présence/absence du père, pris comme indicateur de l'investissement paternel, et le nombre de petits-enfants, indicateur de valeur reproductive, n'a pourtant pas été observé dans les sociétés occidentales étudiées (Alvergne *et al.* 2008, Nettle 2008). Il est toutefois probable que l'absence/présence du père soit un indicateur imparfait si certains pères, bien que présents, ne s'investissent pas.

3.2.3 L'incertitude de paternité et ses conséquences

Chez de nombreuses espèces où le mâle investit des ressources dans sa progéniture, les femelles s'accouplent avec plusieurs mâles au cours d'une même saison de reproduction et, lorsque le mâle ne surveille pas constamment sa partenaire, il ne peut pas s'attribuer la paternité de façon certaine (Clutton-Brock 1991). Ceci a d'importantes implications pour l'expression de l'investissement paternel. En effet, pour que l'investissement paternel (IP) soit favorisé par la sélection, les coûts doivent être moins importants que les bénéfices. Or l'investissement paternel n'est associé à des bénéfices que si l'individu envers qui il est dirigé est apparenté à celui qui l'exprime, c'est-à-dire si deux individus ont une probabilité non nulle d'avoir en commun la part héritable de ce comportement (voir Chapitre 14, règle de Hamilton pour l'évolution d'un comportement altruiste : bénéfice pondéré par la probabilité d'apparentement supérieur au coût, Hamilton 1964). Ainsi, les théories évolutionnistes prédisent que l'investissement paternel a été favorisé s'il était préférentiellement dirigé envers des jeunes apparentés (Hamilton 1964, Trivers 1972).

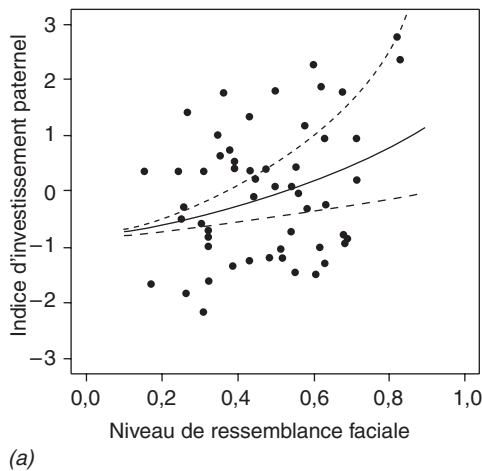
L'infidélité sexuelle est connue dans toutes les sociétés humaines (Baker et Bellis 1995, Davis et Daly 1997). Il a été montré que les femmes ont davantage tendance à s'engager dans des relations hors-couples lorsqu'elles sont dans la phase fertile de leur cycle menstruel (Thornhill et Gangestad 2003). La proportion d'enfants issus de relations hors-couples varie

largement entre les cultures (entre 0,8 % et 30 % Anderson 2006, Baker et Bellis 1995, Bellis *et al.* 2005, Sasse *et al.* 1994) et entre les niveaux socio-économiques, les taux étant plus importants pour les classes socio-économiques les plus basses (entre 1 et 20 %, Cerda-Flores *et al.* 1999). Au niveau de la famille, l'incertitude de paternité entraîne une probabilité d'apparentement plus faible pour les apparentés paternels que pour les apparentés maternels, et on s'attend à une variation d'investissement entre ces deux types de réseau. Ainsi, il a été montré à plusieurs reprises que les grands-parents maternels s'investissent plus que les grands-parents paternels (Euler et Weitzel 1996, Gibson et Mace 2005, Laham *et al.* 2005). La différence d'investissement suivant la branche paternelle ou maternelle varie aussi en fonction du degré d'incertitude de paternité au niveau de la population : une forte incertitude est associée au mode de transmission avunculaire, dans lequel un homme transmet ses biens aux enfants de sa sœur plutôt qu'à ses propres enfants (Hartung 1985, Holden *et al.* 2003). L'incertitude de paternité entraîne aussi de graves conséquences sur les interactions familiales. La découverte ou suspicion d'infidélité de la part de la femme est la première cause de divorce et de violence conjugale à travers les cultures (Betzig 1989) et les beaux-enfants sont plus susceptibles d'être victimes de maltraitance que les enfants biologiques (Daly 1994, Daly et Wilson 1998).

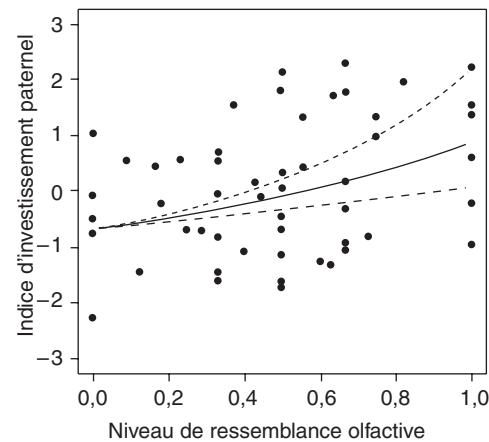
Des stratégies se sont mises en place chez l'homme pour réduire cette incertitude, comme la surveillance du partenaire, plus importante au moment de la période fertile du cycle menstruel (Buss 2002, Flinn 1988). Il semble aussi que les pères utilisent des indices pour évaluer leur paternité. Une étude comparative sur 186 sociétés traditionnelles a montré que le niveau d'investissement du père est corrélé avec le niveau d'incertitude de paternité dans la population (Gaulin et Schlegel 1980), et entre les individus d'une même population (Anderson *et al.* 2007). Le risque de ne pas être le père d'un enfant est également plus grand pour les pères qui demandent un test de paternité que pour ceux qui le subissent passivement (Anderson 2006), suggérant que les pères sauraient repérer des indices de non-paternité. L'homme dispose de deux types d'indices, la perception de fidélité de son partenaire (Apicella et Marlowe 2004, Flinn 1988) et le phénotype de l'enfant. Il est possible qu'il existe chez l'homme des processus cognitifs particulièrement sensibles à ces deux types d'information (Buss 2002, Daly et Wilson 1982).

3.2.4 La ressemblance au père

L'investissement paternel peut donc être favorisé au cours de l'évolution à condition qu'il soit dirigé vers des apparentés (Trivers 1985). Il est alors probable que les pères se servent d'indices pour évaluer l'apparentement et ajuster leur comportement. Un indice qu'ils peuvent utiliser est la ressemblance phénotypique, qu'ils peuvent évaluer en comparant le phénotype de l'enfant avec leur propre phénotype, ou avec un phénotype d'un individu qui leur est apparenté de façon certaine (Hauber et Sherman 2001, Lacy et Sherman 1983). La ressemblance peut être évaluée à partir du visage, variable entre les individus, et dont la reconnaissance implique des processus cognitifs spécialisés : il existe des zones du cerveau dont les lésions provoquent une maladie qui rend les individus incapables de reconnaître les visages (prosopagnosie, Malone *et al.* 1982). Pour évaluer la ressemblance faciale



(a)



(b)

Figure 1 Niveau d'investissement paternel en fonction du niveau de ressemblance « réelle » (détectée par les tests avec

les juges extérieurs à la famille) au père : (a) des visages, (b) des odeurs.

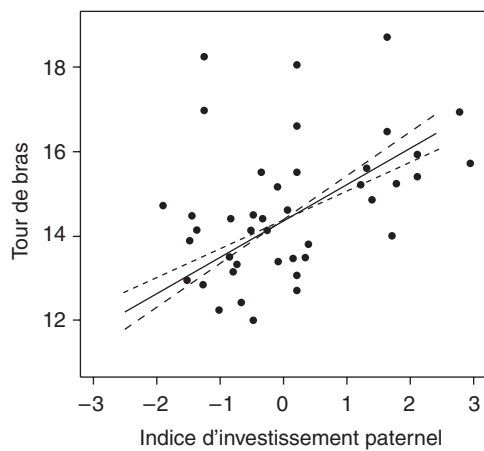
d'un enfant, le père peut utiliser la perception de son propre visage comme référent phénotypique. Le miroir est certes une invention récente, mais la réflexion de l'eau comme information sur son propre phénotype est relatée dans les légendes de nombreuses cultures (légende de Narcisse par exemple). Il est aussi possible, et plus probable, que les pères potentiels utilisaient un « miroir social », comme l'avis de personnes extérieures, pour s'assurer de leur paternité (Burch et Gallup Jr. 2000).

Le lien entre la perception de la ressemblance phénotypique et le niveau d'investissement a tout d'abord été étudié pour les visages et de manière expérimentale. Par exemple, dans une situation d'adoption hypothétique, les hommes sont particulièrement attentifs à la ressemblance faciale d'un enfant, tandis que les femmes sont plus concernées par son attractivité et son état de santé (Volk et Quinsey 2002, Volk 2007). Ensuite, plusieurs études ont manipulé le niveau de ressemblance faciale d'un enfant à un homme adulte en combinant informatiquement des photographies de visages. Dans une situation hypothétique d'investissement, les hommes favorisent les enfants (qu'ils ne connaissent pas) dont les visages ont été modifiés dans le but de leur ressembler, ce qui n'est pas le cas des femmes (Platek *et al.* 2002, Platek *et al.* 2004). Les visages créés sont cependant artificiels, ce qui introduit des biais non contrôlables, qui pourraient expliquer que ces résultats n'aient pas été répliqués (Bressan *et al.* 2008, DeBruine 2004). On peut alors se demander s'il existe une relation entre le niveau de ressemblance phénotypique et le niveau d'investissement du père en conditions naturelles (études basées sur de vraies familles ou couples parent-enfant). Une étude utilisant des mesures quantitatives de l'investissement et de la ressemblance phénotypique a montré que, pour une population rurale sénégalaise et concernant des enfants âgés de 2 à 7 ans, la ressemblance olfactive et la ressemblance des visages entre les pères et les enfants étaient, indépendamment l'une de l'autre, associées au niveau d'investissement paternel (Figure 1). L'investissement paternel pour chaque enfant représente dans cette étude une mesure composite de plusieurs variables de l'investissement du père, tel qu'il est perçu par la mère, notamment le temps passé par le père avec l'enfant (Alvergne *et al.* 2009). Ainsi,

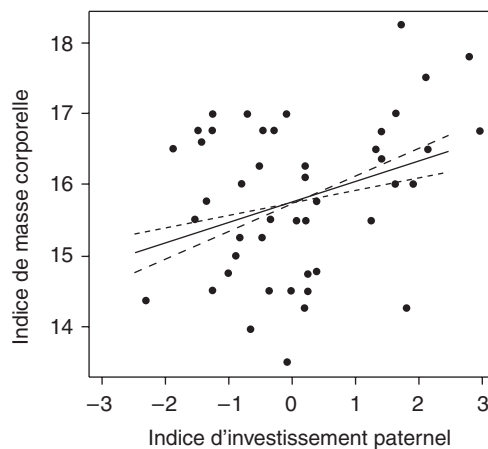
les enfants qui expriment une forte ressemblance phénotypique à leurs pères, quel que soit le phénotype testé (odeurs ou visages), sont aussi ceux qui reçoivent la plus grande quantité d'investissement paternel. Alors que les travaux précédents se sont focalisés sur la ressemblance des visages, cette étude suggère qu'au moins un autre trait phénotypique peut être utilisé pour évaluer la paternité, l'odeur, et il est vraisemblable que d'autres traits soient impliqués, ce qui n'a pour l'instant pas été exploré.

D'autre part, le niveau d'investissement du père est positivement corrélé à deux indices de condition physique chez l'enfant pour la population étudiée : l'indice de masse corporelle ($IMC = \text{poids} / \text{taille}^2$) et le tour de bras. Les enfants qui reçoivent une quantité importante d'investissement sont en moyenne en meilleure condition physique, indépendamment de l'âge et du sexe (Figure 2). Le résultat observé n'est pas dû à un accès aux ressources plus important chez certains pères, puisque la relation est toujours observée lorsqu'on prend en compte le statut socio-économique du père (Alvergne *et al.* 2009).

Si une plus grande quantité d'investissement paternel est associée à une meilleure condition physique, on s'attend ainsi à ce qu'il soit avantageux pour un enfant de ressembler à son père. Pourtant, si le père social (celui qui élève l'enfant) diffère du père biologique, une meilleure stratégie serait de ne pas révéler l'identité du père génétique à travers le phénotype : d'après une revue basée sur 60 sociétés traditionnelles, la perception d'une non ressemblance de l'enfant est une justification fréquente de l'infanticide (Daly et Wilson 1984), et est aussi corrélée avec l'incidence des abus sexuels et physiques lors de l'enfance, de même que la violence conjugale (Burch et Gallup Jr. 2000). Ressembler à son père présente donc des coûts pour les enfants illégitimes et des bénéfices pour les enfants légitimes, et par conséquent, le niveau de signalement de paternité optimal dans la population (e.g. révéler ou masquer) sera fortement influencé par la probabilité de rencontrer (pour le père) et ou d'être (pour l'enfant) un enfant illégitime (Johnstone 1997). Il a de plus été suggéré à partir d'études expérimentales que les enfants avaient un avantage à cacher leur paternité au moment où le risque d'infanticide est maximal (0-2 ans, Daly et Wilson 1998). En



(a)



(b)

Figure 2 Condition physique de l'enfant en fonction du niveau d'investissement paternel. (a) Tour de bras. (b) Indice de masse corporelle.

effet, au cours de cette période, les enfants ressemblent plus à leurs mères qu'à leurs pères (Alvergne *et al.* 2007, Brédart et French 1999, Bressan et Grassi 2004, McLain *et al.* 2000), ce qui est interprété comme étant de « l'anonymat adaptatif » (Bressan 2002, Pagel 1997). Cependant, de nombreux points restent à élucider, parmi lesquels le mécanisme associé à l'expression d'une stratégie de ressemblance paternelle, la quantification des avantages sélectifs associés à chaque type de stratégie de ressemblance, ainsi que des tests d'hypothèses alternatives comme les contraintes développementales.

Si les pères ont un avantage sélectif à détecter la probabilité de paternité de leurs enfants, car elle permet d'éviter d'investir sur des enfants non-apparentés, la perspective des mères est toute autre : quel que soit le statut des pères (géniteur ou non), elles ont intérêt à obtenir la quantité maximale d'investissement paternel pour chacun de leurs enfants. Elles peuvent donc éventuellement manipuler la certitude de paternité des pères. Ainsi, les mères et la famille maternelle attribuent la ressemblance des nouveaux-nés préférentiellement à leurs pères, tandis que ceux-ci sont indécis (Daly et Wilson 1982, McLain *et al.* 2000). Pourtant, les enfants ressemblent en réalité plus à leurs mères (Alvergne *et al.* 2007, McLain *et al.* 2000). L'attribution de la ressemblance au père par la mère a été interprété comme un moyen d'augmenter la certitude de paternité perçue des pères et ainsi obtenir plus d'investissement, et dans certains cas, d'éviter les coûts associés à la révélation d'une non-paternité (Daly et Wilson 1982, Regalski et Gaulin 1993). Le lien entre les déclarations de la mère sur la ressemblance de leurs enfants et le niveau d'investissement paternel reçu par l'enfant n'est cependant pas connu, et d'autres études sont nécessaires pour déterminer si l'attribution de la ressemblance au père par la mère présente ou non un avantage sélectif.

3.3 Le choix des partenaires pour la reproduction : sélection sexuelle

3.3.1 Les facteurs qui influencent l'attractivité

Au sein de la famille, la survie et la fécondité future des enfants dépendent largement des attributs génétiques, économiques

et culturels légués par les parents. Les futurs pères et mères peuvent accroître leur valeur sélective en recherchant le partenaire qui confèrera à leurs enfants les meilleurs attributs. La formation d'un couple est alors fonction des critères de choix de deux partenaires. Chaque individu évalue l'attractivité des partenaires potentiels suivant des critères variant selon son sexe, mais aussi selon d'autres caractéristiques qui lui sont propres. L'attractivité d'un individu donné, jugée par les individus du sexe opposé, a ainsi deux composantes : l'une est commune à l'ensemble des juges, tandis que l'autre dépend de caractéristiques individuelles du juge.

3.3.1.1 Facteurs influençant l'attractivité des femmes

Une étude portant sur 33 pays différents a montré que dans toutes ces cultures les hommes, en moyenne, préfèrent tous avoir une partenaire plus jeune qu'eux (Buss 1989). Ces données sont corroborées par la différence réelle d'âge observée entre époux lors des mariages (Buss 1989). L'explication de cette préférence pour les jeunes femmes réside principalement dans la corrélation négative entre âge et fertilité chez les femmes : la fertilité féminine atteint son maximum entre 20 et 30 ans, diminuant ensuite rapidement (Dunson *et al.* 2002). En choisissant des femmes plus jeunes, les hommes augmentent donc leur potentiel reproducteur. Il faut noter qu'on observe au contraire chez les chimpanzés une préférence pour les femelles plus âgées (Muller *et al.* 2006). D'ailleurs, la fertilité des femelles ne montre pas un pic lorsqu'elles sont jeunes comme celle des femmes, et reste élevée jusqu'à la fin de leur vie (Thompson *et al.* 2007).

De nombreux caractères morphologiques sont également des indicateurs directs de la fertilité. Certains de ces traits varient au cours du cycle menstruel. Ils atteignent leur valeur attractive maximale lors de la phase fertile du cycle. C'est notamment le cas de l'odeur corporelle (Havlicek *et al.* 2006), de la forme du visage (Roberts *et al.* 2004), ou du rapport du tour de la taille sur le tour des hanches (Kirchengast et Gartner 2002). Ce dernier est l'objet d'une littérature abondante. Il quantifie la courbure de la taille ; caractérise la distribution du tissu adipeux entre le haut de corps et la partie inférieure. Différentes études ont pu relier la valeur

de ce rapport à des indices de santé, au ratio du taux d'œstrogène sur le taux de testostérone ou à l'âge, et démontrer son influence sur le potentiel reproducteur des femmes (Singh 1993). De nombreuses études récentes semblent indiquer que l'indice de masse corporelle (IMC = poids/taille²) est le critère morphologique déterminant le plus l'attractivité des femmes (voir par exemple Tovee *et al.* 1998, Tracer 2002). Contrairement au rapport tour de taille sur tour de hanches, dont l'optimum semble relativement peu variable, les préférences concernant l'IMC semblent dépendre de la population étudiée. Par exemple, si les hommes anglais préfèrent en moyenne des femmes présentant un faible IMC (optimum = 20,85 kg.m⁻²), les Zulus d'Afrique du Sud préfèrent les femmes dont l'IMC est plus important (optimum = 26,52 kg.m⁻²) (Tovee *et al.* 2006). Les auteurs de cette étude suggèrent que cette différence serait liée au fait que la corrélation qui existe entre IMC et condition de santé est négative en Europe mais positive chez les Zulus.

3.3.1.2 Facteurs influençant l'attractivité des hommes

D'un point de vue évolutif, c'est-à-dire en termes de valeur sélective, le partenaire idéal pour une femme possède deux qualités principales : il transmet de bons gènes à ses enfants, et investit dans les soins parentaux (s'occupe d'eux, les protège, leur fournit des ressources) (Buss 1998). L'importance relative qu'une femme accorde à ces deux qualités varie au cours du cycle menstruel et en fonction du type de relation recherché (court ou long terme). La qualité génétique devient essentielle durant la deuxième semaine du cycle qui correspond au pic de fertilité de la femme, ou lors de la recherche de partenaires pour du court terme (Gangestad *et al.* 2005). On observe alors une forte corrélation de l'attractivité des partenaires potentiels avec la symétrie de leur visage et de leur corps, mesure indirecte de leur qualité génétique (voir Chapitre 11 et système de reproduction). Menton proéminent, pommettes saillantes et voix grave, sont également des traits influençant les préférences des femmes : ils témoignent de l'imprégnation du corps en hormones androgènes au moment de l'adolescence, elle-même négativement corrélée à la fréquence des épisodes infectieux que les hommes ont rencontrés durant cette période (Penton-Voak et Perrett 2000). La danse pourrait également constituer un moyen d'évaluer la qualité de partenaires potentiels. Dans une étude menée chez des jeunes jamaïcains, il a ainsi été démontré que les meilleurs danseurs présentent la plus faible asymétrie (Brown *et al.* 2005). Enfin l'odeur corporelle masculine est porteuse d'information concernant la qualité des gènes. En milieu de cycle, les femmes préfèrent ainsi l'odeur des hommes présentant une asymétrie moindre (Thornhill et Gangestad 1999). L'une des caractéristiques principales de l'espèce humaine est le fort investissement paternel. La capacité d'investir, dépendant notamment du statut économique, est donc une qualité essentielle du partenaire sexuel. Elle constitue un critère important du choix des femmes, dont l'importance est d'autant plus grande que l'environnement est défavorable et que la relation envisagée est une relation à long terme (Little *et al.* 2007).

3.3.1.3 La formation des couples

L'appariement des individus n'est pas aléatoire vis-à-vis de nombreux traits (morphologiques, économiques, sociaux et

culturels). Lorsque les traits des deux partenaires sont plus similaires qu'attendu, on parle d'homogamie. Les traits qui y sont assujettis sont nombreux et variés. Ils concernent des caractères morphologiques comme la couleur des yeux ou de la peau, mais aussi l'âge, le niveau social, le niveau d'éducation, ou la religion (par ex : Kalmijn 1998, Laeng *et al.* 2007). Inversement, lorsque les appariements aboutissent à une plus grande différence pour un trait au sein des couples qu'attendue par le hasard, on parle d'hétérogamie (voir le cas du complexe majeur d'histocompatibilité, Paragraphe 3.3.2). L'appariement non aléatoire vis-à-vis de certains traits peut avoir plusieurs origines, non exclusives. Les préférences peuvent être dépendantes de son propre phénotype. Par exemple, plus un homme est grand, plus il aura tendance à préférer une femme grande en taille absolue, et plus une femme est petite, plus elle a tendance à préférer un homme petit en taille absolue (Salska *et al.* 2008). D'autre part, l'écart de taille préféré par l'homme est d'autant plus grand que l'homme est grand, et l'écart de taille préféré par la femme est d'autant plus grand que la femme est petite (Salska *et al.* 2008), ce qui conduit à augmenter le pool de partenaires potentiels (Pawlowski 2003). L'homogamie peut être le simple résultat de la compétition pour l'accès aux partenaires, n'indiquant alors pas une préférence mutuelle. Si les individus des deux sexes préfèrent s'apparier avec des partenaires de haut statut, les individus de haut statut s'apparient entre eux en priorité (ici les préférences sont respectées). Les individus d'un statut intermédiaire s'apparient avec des individus d'un statut intermédiaire faute de mieux, et il ne reste aux individus de bas statut que des partenaires de même statut, même s'ils préféreraient s'apparier avec des individus d'un statut supérieur au leur. Enfin, l'appariement non aléatoire peut être induit par les conditions environnementales. Ainsi, les individus de même statut socio-économique ont plus de chance de s'apparier entre eux simplement parce qu'ils fréquentent le même environnement social (Kalmijn 1998).

3.3.2 Le complexe majeur d'histocompatibilité

Au-delà des préférences phénotypiques comportant une composante génétique, un effet plus direct des gènes du complexe majeur d'histocompatibilité (CMH) sur les choix d'accouplements a été constaté chez les vertébrés, y compris l'homme. Les molécules du CMH sont des glycoprotéines transmembranaires qui se lient à des antigènes spécifiques pour les présenter aux lymphocytes T, initiant ainsi la réaction immunitaire. Ces molécules influencent donc la résistance et la susceptibilité à un grand nombre de pathogènes et de maladies auto-immunes. Les gènes du CMH sont les locus les plus variables du génome des vertébrés (*e.g.* Janeway *et al.* 2001), avec un polymorphisme fortement sélectionné par les pressions parasitaires. Le rôle du CMH dans les choix d'accouplement a initialement été mis en évidence fortuitement sur des souris de laboratoires (Yamazaki *et al.* 1976). Plusieurs études ont ensuite confirmé que les souris des 2 sexes préfèrent des partenaires aux allèles CMH différents des leurs et que le génotype CMH est olfactivement perceptible (revue dans Penn *et al.* 2002, Penn et Potts 1999). Cependant, des travaux plus récents ont depuis constaté des préférences d'accouplements pour des partenaires présentant un CMH plus différent qu'un individu moyen de la population dans un nombre croissant d'espèces,

y compris en populations naturelles (oiseaux : Bonneaud *et al.* 2006, Freeman-Gallant *et al.* 2003 ; poissons : Landry *et al.* 2001, Milinski 2003 ; reptiles : Olsson *et al.* 2003, Richardson *et al.* 2005 ; primates : Schwensow *et al.* 2008a, 2008b). L'hétérogamie sur la base du génotype CMH permettrait d'augmenter la résistance des descendants contre un nombre accru de parasites en augmentant leur hétérozygotie au niveau des locus du CMH (Apanius *et al.* 1997, Potts et Wakelnd 1990), ou d'éviter les accouplements consanguins (Brown et Eklund 1994, Potts *et al.* 1994).

Les premières études portant sur le rôle du HLA (*Human Leukocyte Antigen*, CMH de l'homme) et les préférences d'accouplement chez l'homme étaient descriptives. Un déficit d'homozygotes (relatif au HLA) a été observé pour une population isolée d'Amérique du Nord, les Huttérites (Kostyu *et al.* 1993). Des préférences d'accouplements non aléatoires pour le HLA ont été suggérées pour expliquer cette observation. Une étude menée ultérieurement sur la même population (411 couples) suggère que les Huttérites évitent de se marier avec un partenaire au génotype HLA trop proche du leur (Ober *et al.* 1997). Ces conclusions ont été remises en question car des études similaires portant sur d'autres populations humaines ne confirment pas le rôle du HLA dans les choix d'accouplements (Giphart et Damaro 1983, Hedrick et Black 1997, Nordlander *et al.* 1983, Rosenberg *et al.* 1983, Sans *et al.* 1994). Toutefois, ces contradictions sont éventuellement interprétables si on les examine en regard de la diversité génétique moyenne du génome des populations considérées : le fait de rencontrer un partenaire au génotype HLA similaire au sien est plus probable en population isolée, lorsque la diversité HLA est limitée, cas des Huttérites. Dans des populations plus hétérogènes d'un point de vue social et culturel, présentant un brassage génétique important, on peut s'attendre à ce que des facteurs autres que le HLA exercent une influence plus déterminante sur les choix d'accouplements, tels que statut social, éducation, revenus ou origines ethniques. Ces différences entre populations ont été retrouvées dans une étude basée sur des données génomiques (Chaix *et al.* 2008).

Une approche plus expérimentale a été employée sur des étudiants suisses pour tester l'hypothèse des préférences d'accouplements liées au HLA (Wedekind *et al.* 1995). Quarante neuf femmes devaient classer des T-shirts portés par des hommes, en termes de préférences sur la base de leur odeur. En général, les T-shirts des hommes au génotype HLA éloigné étaient préférés, et les odeurs préférées par chaque femme étaient différentes. Une seconde étude a testé ces préférences pour les deux sexes, montrant que le degré de similarité du HLA entre partenaires expliquait bien ce résultat, par opposition à des combinaisons spécifiques d'allèles (Wedekind et Furi 1997). Ces résultats suggèrent l'existence de choix d'accouplement basés sur le HLA chez l'homme, mais le protocole utilisé a été critiqué dans sa structure (notamment la préparation des candidats, qui les plaçaient dans un contexte peu réaliste) et dans son analyse statistique (Hedrick et Loeschke 1996). Toutefois, une étude récente a testé l'influence du HLA sur les préférences de parfums, selon que l'on souhaiterait les porter ou les voir porter par son partenaire (Milinski et Wedekind 2001). Une corrélation a été observée sur les senseurs que l'on aimerait porter, montrant que deux personnes

partageant une partie de leur génotype HLA vont choisir les mêmes parfums. Cette expérience, qui montre que l'usage des parfums pourrait servir à amplifier l'odeur corporelle, pourrait éclairer cette pratique millénaire des hommes, utilisant une vaste gamme de parfums qui ont souvent traversé les civilisations.

3.3.3 Influence du statut socio-économique sur le succès reproducteur

Le statut social peut désigner, selon le contexte, le rang de dominance au sein d'un groupe hiérarchisé, le prestige lié à une activité socialement reconnue (science, etc.), ou les ressources économiques. Le statut social d'un individu doit évidemment être défini par rapport aux autres individus de sa population.

Chez les espèces animales à structure sociale hiérarchisée, le statut social des mâles influence le nombre et la qualité des partenaires auxquelles ils ont accès pour se reproduire, et détermine donc en partie le nombre de descendants. C'est le cas par exemple chez les Suricates (Clutton-Brock *et al.* 2001), les Primates (Altmann *et al.* 1996, Ellis 1995), les Hironnelles (Møller 1991). Dans l'espèce humaine, les femmes choisissent préférentiellement des hommes de statut élevé (le statut pouvant être mesuré selon les circonstances par le niveau de revenus, le succès à la chasse, etc.), comme le montrent de nombreuses études, dans des sociétés humaines très variées (Kung, Murngin, Tlingit, Yanomamo, Nuer, Tallensi, Nupe, Rajputs, Chine : Hill 1984).

De telles préférences peuvent être expliquées par la possibilité de fournir aux enfants davantage de ressources économiques, un meilleur accès aux soins de santé, une meilleure protection, etc. (Buss 1994b). Le statut social déterminait le nombre de femmes dans toutes les grandes civilisations anciennes (Betzig 1982, 1986). Il détermine également le nombre de femmes dans les sociétés polygynes actuelles (Chagnon 1988, Mealey 1985, Turke et Betzig 1985, Volland et Chasiotis 1998). Les hommes de statut social élevé ont accès à des femmes plus jeunes et plus fertiles (Borgerhoff Mulder 1989, Turke et Betzig 1985). Le statut social influence positivement le nombre d'enfants et/ou leur chances de survivre, ainsi que le nombre de petits-enfants, dans toutes les sociétés étudiées (Chagnon 1988, Hill 1984, Josephson 1993, Roskaft *et al.* 1992).

Les sociétés occidentales modernes ne constituent pas une exception. Les hommes de statut élevé ont accès à un plus grand nombre de partenaires (Faurie *et al.* 2004, Pérusse 1993), et à des partenaires de meilleure qualité phénotypique (Elder 1969, Taylor et Glenn 1976, Udry et Eckland 1984). Les résultats contradictoires obtenus précédemment sur la corrélation entre le statut socio-économique et le nombre d'enfants étaient liés au fait que ces études excluaient de leurs analyses les individus n'ayant aucun enfant. On sait aujourd'hui qu'il est crucial de les inclure, car la proportion d'hommes n'ayant pas d'enfants est plus élevée parmi les hommes de statut socio-économique faible (Fieder et Huber 2007, Nettle et Pollet 2008). Lorsqu'un échantillon représentatif d'une population est utilisé, on trouve pour les hommes une très forte association positive et significative entre les revenus (ou le niveau d'étude) et le nombre moyen d'enfants (Fieder et Huber 2007, Fieder *et al.* 2005, Hopcroft 2006, Nettle et Pollet 2008).

La sélection positive sur le statut socio-économique des hommes est très forte (en comparaison avec les forces de sélection mesurées chez d'autres espèces), et ubiquitaire : gradient de sélection mesuré pour 3 populations industrielles contemporaines, 3 populations historiques européennes avant l'industrialisation et 5 sociétés traditionnelles de mode de subsistance variés, *i.e.* agriculture, pastoralisme ou chasse-cueillette (Nettle et Pollet 2008).

3.4 Les coûts de la reproduction

3.4.1 Compromis entre traits d'histoire de vie dans l'espèce humaine

Selon la théorie des traits d'histoire de vie, il n'y a pas de pression de sélection positive pour la survie au-delà de la fin de la période de reproduction, ce qui conduit à l'évolution de la sénescence (voir Chapitre 10). Il existe cependant une exception notable : les femmes survivent communément longtemps après avoir perdu la capacité de se reproduire (Hamilton 1966, Williams 1957). Il semble que cette survie prolongée soit liée à une plus grande allocation des ressources dans la maintenance et la réparation des cellules que chez les autres animaux (Hawkes 2003). Ce phénomène n'est pas un *artefact* des sociétés industrialisées. Les données historiques et l'étude des sociétés traditionnelles de chasseurs-cueilleurs montrent qu'environ 30 % des individus adultes ont plus de 45 ans (Hawkes 2004). L'âge de l'arrêt de la reproduction dans l'espèce humaine est semblable à celui des autres primates, lorsque les différences de taille corporelle sont prises en compte (Schultz 1969). Par contre, la proportion élevée, dans les populations humaines, de femmes âgées et ne se reproduisant plus est une différence fondamentale avec les autres primates. Le fait qu'un arrêt physiologique de la capacité de reproduction se produise chez les femmes autour de 45 ans (Peccei 2001b), mais qu'elles puissent continuer de vivre 25 ans de plus, est une énigme. La ménopause et la vie post-reproductive n'existeraient, à part chez l'homme, que chez les Globicéphales tropicaux (*Globicephala macrorhynchus*) et quelques autres espèces de Cétacés (Marsh et Kasuya 1984, McAuliffe et Whitehead 2005).

Une découverte-clé a été de mettre en évidence des bénéfices pour la valeur sélective associés à la vie post-reproductive des femmes. Les femmes, après la ménopause, favorisent la survie et la reproduction de leurs enfants (Lahdenperä *et al.* 2004, Tymicki 2004), ainsi que la survie de leurs petits-enfants (Gibson et Mace 2005, Hawkes 2003, Hawkes *et al.* 1997, Hawkes *et al.* 1998, Jamison *et al.* 2002, Lahdenperä *et al.* 2004, Sear *et al.* 2000, Volland et Beise 2002, Volland *et al.* 2005). Quelle que soit l'origine évolutive de ce trait d'histoire de vie énigmatique, le fait que les femmes augmentent leur valeur sélective à la fois pendant leur phase reproductive et pendant leur phase post-reproductive indique que le succès reproducteur obtenu avant la ménopause ne représente qu'une proportion de la valeur sélective totale. Ceci a des conséquences très importantes sur l'évolution des stratégies de maximisation de la valeur sélective, des taux de sénescence et de la longévité dans l'espèce humaine.

Chez l'homme, une augmentation de l'effort reproductif à un moment donné réduit non seulement le succès reproducteur futur (Lummaa 2001, Mace et Sear 1997), mais aussi la survie post-reproductive (Helle *et al.* 2002, 2004). Par

conséquent, la valeur sélective, chez l'homme, est gouvernée par l'optimisation de compromis au cours de la phase reproductive, ainsi qu'entre la phase reproductive et la phase post-reproductive. Cependant, la façon dont la sélection naturelle influence ces traits d'histoire de vie ne dépend pas seulement des bénéfices et des coûts résultant de leurs variations, mais aussi des liens génétiques entre eux (Kruuk *et al.* 2000).

3.4.2 Compromis entre reproduction présente et future

L'investissement parental, qu'il soit métabolique, affectif, éducatif ou financier, est une ressource fondamentale. Un poids élevé à la naissance améliore les chances de survivre, la santé, et le succès reproducteur à l'âge adulte (Lummaa 2003, Lummaa et Clutton-Brock 2002). Les enfants de parents riches sont en général en meilleure santé, ont de meilleures chances de survivre et de se marier que ceux qui sont nés dans un environnement moins privilégié (Borgerhoff Mulder 2000). Des intervalles de naissance courts auront des conséquences négatives pour les enfants, car l'investissement des parents dans un enfant est réduit lors de la naissance du suivant (Blurton Jones 1986). Cependant, pour une mère, tout investissement dans les descendants déjà nés conduit à une réduction des ressources disponibles pour investir dans les reproductions futures et dans la maintenance de son corps. Il existe donc des compromis pour la maximisation du succès reproducteur total (Hill et Kaplan 1999, Kaplan 1996, Stearns 1992). L'investissement varie selon le nombre de descendants et, dans le cas où les coûts de production des mâles et des femelles diffèrent, selon le sex-ratio des descendants (Charnov 1982, Clutton-Brock 1991) (voir Chapitre 9).

Chez l'homme, il existe un léger dimorphisme sexuel de taille à la naissance. Les garçons ont des taux de croissance intra-utérine (Marsál *et al.* 1996) et des poids à la naissance (Hoffman *et al.* 1974, Loos *et al.* 2001) plus élevés que les filles. L'accouchement est significativement plus difficile lorsque le bébé est un garçon (Eogan *et al.* 2003). Les taux de mortalité et de morbidité après la naissance sont en général plus élevés chez les garçons, et dans des situations de stress, la croissance intra-utérine des fils est davantage retardée que celle des filles (Stinson 1985, Wells 2000). Il semblerait également que la consommation quotidienne d'énergie par la mère est plus élevée si le fœtus est de sexe masculin (Tamimi *et al.* 2003), et que les mères en bonne condition physique aient une plus grande probabilité de donner naissance à des fils qu'à des filles (Berezkei et Dunbar 1997, Cagnacci *et al.* 2003, 2004, Gibson et Mace 2003, mais voir également Stein *et al.* 2003a, 2003b). Ces données indiquent que, pour une mère, donner naissance à un garçon implique des besoins physiologiques plus importants. Les coûts énergétiques de production de descendants sont donc sexe-spécifiques chez l'homme, les mâles étant le sexe le plus coûteux à produire.

Les résultats des études sur les conséquences de l'histoire reproductive des femmes sur leur condition physiologique (taille, poids...) sont controversés (Tracer 2002). Néanmoins, des études dans diverses populations humaines ont clairement montré qu'augmenter l'effort reproductif pour une tentative de reproduction donnée entraîne une diminution du succès reproducteur ultérieur (Lummaa 2003, Lummaa et

Clutton-Brock 2002). Une étude sur une population finlandaise rurale pré-industrielle a montré qu'après la naissance de jumeaux, les mères ont un intervalle de naissance plus long jusqu'à la prochaine naissance, et ont de plus grandes chances de perdre l'enfant suivant ou de ne plus jamais se reproduire, particulièrement après des jumeaux mâles (Lummaa 2001). De plus, les femmes ayant eu des jumeaux qui ont survécu ont une probabilité plus élevée d'avoir ensuite une fille (le sexe le moins coûteux) que celles dont les jumeaux sont décédés après la naissance, et cet effet est de surcroît influencé par le sex-ratio des jumeaux. Ces résultats s'expliquent par le fait que les coûts énergétiques de la lactation sont près de deux fois supérieurs à ceux de la gestation (Dufour et Sauther 2002, Prentice et Whitehead 1987). Il est donc indispensable de prendre en compte la survie des enfants dans les calculs des coûts de la reproduction. Une autre étude, chez les bergers Gabbra en Éthiopie, a montré que l'intervalle après la naissance d'un fils était plus long qu'après la naissance d'une fille (Mace et Sear 1997). Enfin, une étude au Royaume-Uni a montré que le poids à la naissance du deuxième enfant d'une famille était plus faible lorsque l'aîné était un fils que lorsque c'était une fille (Rickard 2008). Les données sur la population finlandaise rurale pré-industrielle montrent que produire des fils diminue le succès reproducteur des enfants produits ultérieurement (Rickard *et al.* 2007). De tels effets ont également été observés chez d'autres mammifères (Clutton-Brock 1991). Une étude sur les femmes ayant vécu l'hiver de la faim aux Pays-Bas (1944-1945) pendant leur grossesse a montré que leurs filles, qui avaient été exposées à la famine *in utero*, avaient elles-mêmes des enfants de faible poids à la naissance,

de mortalité périnatale élevée, comparées aux femmes dont les mères n'avaient pas été exposées à la famine pendant leur grossesse (Lumey 1992).

3.4.3 Compromis entre reproduction et survie

L'effort reproductif est coûteux non seulement pour la reproduction future, mais aussi pour la survie de la mère. Les théories sur la sénescence, basées sur les compromis évolutifs, soulignent les effets négatifs sur la survie d'un investissement important et précoce dans l'effort reproductif (voir Chapitre 10).

Les compromis sur des traits d'histoire de vie sont généralement difficiles à étudier en utilisant les variations naturelles du succès reproducteur et de la survie des parents. En effet, les stratégies adaptatives peuvent conduire à des « corrélations phénotypiques » (Daan et Tinbergen 1997). Par exemple, les femmes pourraient s'adapter à des ressources insuffisantes en diminuant le nombre de leurs descendants ou en réduisant l'investissement dans chacun d'eux, afin de répondre à leurs besoins énergétiques et de réduire les coûts reproductifs (Sear *et al.* 2003). Il n'est donc pas surprenant qu'il soit difficile de mettre en évidence une diminution de la longévité liée aux coûts reproductifs. Parmi les études sur les populations humaines historiques, rares sont celles qui ont pu montrer l'existence des effets négatifs attendus d'un effort reproductif total important sur la longévité post-reproductive (Doblhammer et Oeppen 2003, Smith *et al.* 2003, Thomas *et al.* 2000, Westendorp et Kirkwood 1998). Bien qu'il y ait également quelques preuves que ce compromis

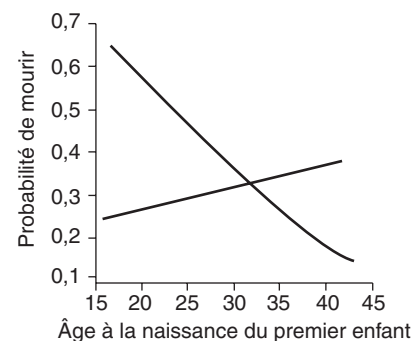
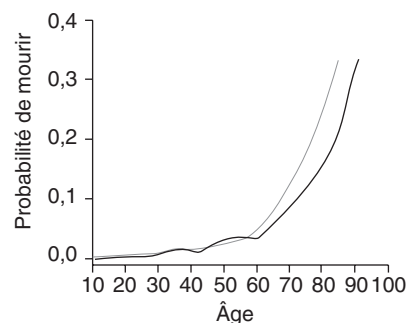


Figure 3 Probabilité de mourir en fonction de l'âge (A) et probabilité de mourir d'une maladie infectieuse en fonction de l'âge à la naissance du premier enfant (B) des mères de jumeaux (en gris) et de singletons (en noir), dans la population finlandaise pré-industrielle (où les taux de fertilité et de mortalité étaient élevés et où la médecine moderne n'existait pas). Il faut noter que dans cette population, plus de 90 % des femmes donnaient naissance à leur premier enfant avant l'âge de 32 ans. (A) Les femmes ayant donné naissance à des jumeaux avaient une vie post-reproductive plus courte. À l'âge de 65 ans, elles avaient un risque de mourir 39 % plus élevé, quelle que soit leur statut socio-économique, et en contrôlant l'effet d'autres traits reproductifs, tels que l'âge de première reproduction, le nombre total de descendants et leur sex-ratio. (B) Après l'arrêt de leur reproduction, elles avaient un risque sept fois plus élevé de

mourir d'une maladie infectieuse (principalement la tuberculose). Le risque de mourir d'une maladie infectieuse, pour les mères de jumeaux, semble d'autant plus élevé qu'elles avaient commencé à se reproduire tôt, ce qui suggère qu'un effort reproductif précoce peut aussi avoir des conséquences sur l'expression de l'immuno-sénescence. Comme les mères de jumeaux n'avaient pas des taux supérieurs de mortalité due aux infections pendant leur période reproductive, on peut exclure l'explication alternative qui serait que les jumeaux sont plus fréquents chez les femmes ayant une défense immunitaire faible. Une autre étude, en Gambie contemporaine rurale, a montré que la naissance de jumeaux est également associée à une multiplication par 3,5 des taux de mortalité maternelle après la ménopause (R. Sear, travaux non publiés). Figure reproduite avec permission à partir de Helle *et al.* (2004).

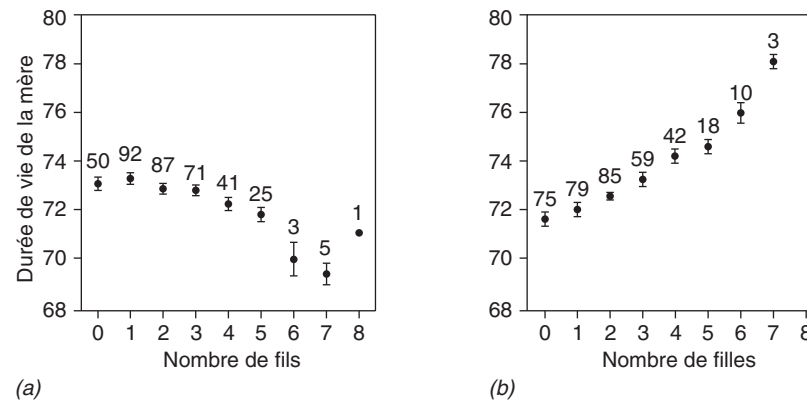


Figure 4 Survie post-reproductive (au-delà de l'âge de 50 ans) des femmes Sami en fonction du nombre de fils (A) et de filles (B) qu'elles ont eu, et qui ont survécu jusqu'à l'âge adulte. Chez les nomades Sami du nord de la Scandinavie, chaque naissance

se manifeste seulement parmi les individus les plus pauvres (Kumle et Lund 2000, Lycett *et al.* 2000), la plupart des études montrent qu'il n'y a pas de lien entre le nombre total d'enfants produits et la survie post-reproductive, et certaines montrent même une corrélation positive entre ces deux traits (Borgerhoff Mulder 1988, Korpelainen 2000, 2003, Le Bourg *et al.* 1993, Müller *et al.* 2002, Voland et Engel 1989, Wrigley *et al.* 1997).

3.4.3.1 Effets des naissances multiples sur la survie de la mère

Le fait de produire des jumeaux demande à la mère de doubler son effort reproductif lors d'un événement reproductif donné, aux dépens de l'investissement dans la maintenance du soma (voir théorie du soma jetable, Kirkwood et Rose 1991). On sait que les mères donnant naissance à des singletons, mais de façon trop rapprochée, peuvent souffrir du syndrome de déplétion maternelle, c'est-à-dire une incapacité à restaurer les réserves nutritionnelles après la grossesse et la lactation (Dewey 1997). Le risque de mourir en couches est plus élevé à la naissance de jumeaux (Gabler et Voland 1994, Haukioja *et al.* 1989, McDermott *et al.* 1995). De plus, les taux de mortalité après la ménopause sont plus élevés chez les femmes ayant donné naissance à des jumeaux (Figure 3).

Bien que l'explication théorique de tels compromis sur des traits d'histoire de vie soit bien établie, on dispose de particulièrement peu d'informations sur les mécanismes sous-jacents (Barnes et Partridge 2003, Zera et Harshman 2001). Il est possible que l'effort reproductif nuise à la fonction immunitaire en favorisant l'immuno-sénescence (Sheldon et Verhulst 1996). La meilleure preuve de cette hypothèse vient des études immunologiques chez les oiseaux montrant une diminution des réponses humorales et cellulaires aux antigènes à la suite d'un effort reproductif augmenté expérimentalement (Gustafsson *et al.* 1994, Lochmiller et Deerenberg 2000, Lozano et Lank 2003, Norris et Evans 2000, Sheldon et Verhulst 1996). De plus, une augmentation de l'effort reproductif peut nuire à la fonction immunitaire à long terme (Ardia *et al.* 2003), et le système immunitaire peut être coûteux à maintenir (Lochmiller et Deerenberg 2000, Sheldon et Verhulst 1996), ce qui peut contraindre les décisions reproductives des individus. De tels mécanismes peuvent aussi

d'un fils réduisait la longévité maternelle de 34 semaines en moyenne, alors qu'élever des filles avait un effet positif sur la longévité maternelle. Figure reproduite avec permission à partir de Helle *et al.* (2002).

exister chez l'homme, mais le lien entre effort reproductif et fonction immunitaire n'a pas encore été établi.

Des travaux sur une population finlandaise pré-industrielle suggèrent que la longévité réduite des mères de jumeaux pourrait être due à une immuno-sénescence accélérée (Figure 3). Aux XVIII^e et XIX^e siècles en Europe, la tuberculose était courante et beaucoup étaient infectés dès leur plus jeune âge, mais leur maladie était dormante pendant longtemps, jusqu'à ce que le système immunitaire soit affaibli (Flynn et Chan 2001, Rajagopalan 2001). Il est possible que la naissance de jumeaux entraîne un stress plus important chez la mère (Salami *et al.* 2003), ce qui pourrait avoir des conséquences négatives sur leur l'immunocompétence, et donc sur leur survie à long terme (Buchanan 2000).

3.4.3.2 Effets de la naissance d'un fils sur la survie de la mère

L'effort reproductif pour un événement de reproduction donné est également augmenté quand l'investissement est biaisé vers la production de descendants du sexe le plus coûteux. Chez l'homme, les fils sont physiologiquement plus coûteux à produire (voir Paragraphe 3.4.2). On s'attend donc à ce que la production de grandes familles avec une majorité de fils soit néfaste à la longévité de la mère dans les espèces à dimorphisme sexuel de taille où les mâles sont plus grands (Kirkwood et Rose 1991), bien que les coûts dépendent des ressources disponibles.

En accord avec cette prédiction, à la fois dans les populations historiques et contemporaines, les femmes qui produisent davantage de fils ont une longévité réduite (Beise et Voland 2002, Helle *et al.* 2002, Hurt *et al.* 2006, Van De Putte *et al.* 2004) (Figure 4). Ces résultats indiquent que donner naissance à des fils impose un coût de survie à long terme relativement plus élevé. Ceci peut être dû aux coûts physiologiques directs, en conjonction avec un système familial où les filles aident davantage les mères dans leurs tâches quotidiennes. Les effets sociaux de la structure de la famille peuvent donc aussi être des déterminants de la longévité des femmes. Le fait que les fils aient un effet négatif sur la survie maternelle, tandis que les filles ont un effet positif, montre clairement comment les études n'utilisant que la taille totale de la famille comme mesure de

l'investissement sont inadéquates pour mettre en évidence les coûts reproductifs.

Ces effets négatifs de la production de mâles sur la survie pourraient être expliqués par un mécanisme qui augmenterait la quantité de ressources nécessaires pour maintenir des défenses immunitaires efficaces (Lochmiller et Deerenberg 2000, Sheldon et Verhulst 1996), ce qui serait en accord avec l'idée d'une immunosuppression. Il est en effet possible que la fonction immunitaire maternelle et sa susceptibilité aux maladies infectieuses soient influencées par des interactions entre coûts reproductifs et hormones sexuelles. Chez les primates, une sur-représentation de mâles parmi les descendants conduit à des concentrations élevées de testostérone chez la mère, et une sur-représentation de femelles à des concentrations élevées d'œstrogènes (Altmann *et al.* 2004, Manning *et al.* 2002, Meulenberg et Hofman 1991, Perret 2005). Or ces hormones influencent la fonction immunitaire maternelle : la testostérone a des effets négatifs sur l'immuno-compétence, tandis que les œstrogènes ont des effets positifs (Klein 2000).

3.5 Le rôle des grand-mères et l'évolution de la survie post-reproductive (ménopause)

Une augmentation de l'effort reproductif peut conduire à une diminution des taux de survie post-reproductive (voir Paragraphe 3.4.3). Or, en théorie, une telle relation négative ne devrait pas avoir de conséquences évolutives, puisqu'il ne devrait pas y avoir de sélection pour favoriser la survie au-delà de la période de reproduction. De plus, comme les forces de sélection agissant sur l'effort reproductif diminuent avec l'âge (Hamilton 1966, Medawar 1952), on s'attend à ce qu'une éventuelle sélection sur la longévité post-reproductive soit faible. Malgré cela, chez l'homme, il existe clairement des pressions de sélection agissant sur la survie post-reproductive, et cette sélection s'avère suffisamment forte pour permettre aux femmes de survivre après la fin de leur période reproductrice pendant une durée correspondant à plus d'un tiers de leur vie.

Le phénomène de la ménopause, un arrêt complet et apparemment irréversible des capacités reproductrices, et le fait que les femmes survivent ensuite pendant très longtemps, ont été l'objet d'importants débats pendant les dernières décennies (Hawkes 2003, Lee 2003, Marlowe 2000, Pavelka et Fedigan 1991, Peccei 2001a, b). La plupart des animaux se reproduisent jusqu'à leur mort (Thompson *et al.* 2007). La ménopause apparaît comme un paradoxe d'un point de vue évolutif. Les bénéfices sélectifs de la ménopause ne peuvent pas être testés, puisque toutes les femmes possèdent ce trait ; nous ne saurons jamais si, dans notre passé évolutif, les femmes qui subissaient la ménopause avaient davantage de descendants, ou des descendants de meilleure qualité, que les femmes se reproduisant jusqu'à leur mort.

La ménopause elle-même pourrait être favorisée par la sélection (Peccei 2001a, 2001b). Ceci serait possible si les bénéfices d'une reproduction tardive sont faibles (Medawar 1952) et que les coûts sont importants (Peccei 2001a, Williams 1957). Les bénéfices d'une reproduction tardive pourraient être plus faibles, en raison des risques plus élevés, pour les mères âgées, de fausse-couche, de fœtus mort-né

(Wood 1994), de malformations (Gaulden 1992), ou de faible poids à la naissance (Jolly *et al.* 2000). De plus, se reproduire tardivement pourrait être coûteux à cause de mortalité maternelle pendant l'accouchement ou peu de temps après, ce qui mettrait en danger non seulement cet enfant, mais aussi tous ceux nés avant mais encore dépendants de leur mère pour leur subsistance et leur protection (Peccei 2001a, Williams 1957). Cet effet seul pourrait être suffisant pour expliquer l'émergence de la ménopause chez l'humain (Pavard *et al.* 2008). Ce problème est probablement encore plus critique chez l'homme que chez la plupart des animaux, puisque les enfants ont une période de dépendance très longue et que les intervalles entre les naissances sont relativement courts, ce qui fait que plusieurs enfants peuvent être dépendants en même temps. Néanmoins, il pourrait être rétorqué que les problèmes liés aux naissances tardives sont plutôt une conséquence qu'une cause de la ménopause. En outre, dans certains cas, il a été montré que les femmes continuant à se reproduire tard (45-50 ans) produisent plus d'enfants que celles qui arrêtent de se reproduire plus tôt (40-45 ans). Par exemple, aux XVIII^e et XIX^e siècles, chez les Sami, les femmes continuant à se reproduire au-delà de 45 ans avaient un nombre total d'enfants plus élevé (Helle *et al.* 2005). En effet, l'âge à la dernière reproduction expliquait 28 % de la variance du nombre d'enfants, ce qui suggère un effet positif important sur la valeur sélective.

Il est également envisageable que la durée de vie elle-même ait été sélectionnée au cours de l'évolution et que la ménopause soit simplement un sous-produit, lié au fait que les changements phénotypiques de la longévité sont plus rapides que ceux de la capacité à se reproduire. En outre, parce que les hommes continuent à se reproduire après 50 ans dans de nombreuses populations, avec des femmes plus jeunes, les gènes autosomaux impliqués dans la survie aux âges avancés demeurent sous l'action de la sélection naturelle (Tuljapurkar *et al.* 2007).

En théorie, une augmentation de la longévité après la ménopause serait sélectionnée si les femmes obtenaient une meilleure valeur reproductrice en améliorant celle de leurs enfants, plutôt qu'en se reproduisant elles-mêmes (Hawkes *et al.* 2000). Si les femmes ont la possibilité d'améliorer le succès reproducteur de leurs enfants en les aidant pour les soins parentaux, une femme qui posséderait les gènes lui permettant de vivre au-delà du déclin de la fertilité pourrait avoir davantage de petits-enfants (et donc transmettre plus de gènes aux générations futures), qu'une femme qui mourrait avant d'avoir la possibilité d'aider ses enfants à se reproduire. Il est intéressant de noter que la ménopause d'une femme coïncide à peu près avec le début de la période de reproduction de son premier enfant, et que donc même une petite augmentation de la longévité aurait le potentiel de conduire à des bénéfices évolutifs importants. Néanmoins, le fait que les variations de l'âge de la ménopause aient une composante génétique (Kirk *et al.* 2001, Murabito *et al.* 2005, Pettay *et al.* 2005, van Asselt *et al.* 2004) et qu'elle soit causée par la destruction des ovules et non par le manque d'ovules (Peccei 2001b), suggère que la ménopause n'est probablement pas purement un sous-produit de la sélection agissant sur la longévité. Il est par conséquent probable que la sélection agisse à la fois sur la ménopause et sur la longévité.

Nous disposons aujourd'hui de nombreuses preuves convaincantes de l'effet positif et significatif que les femmes

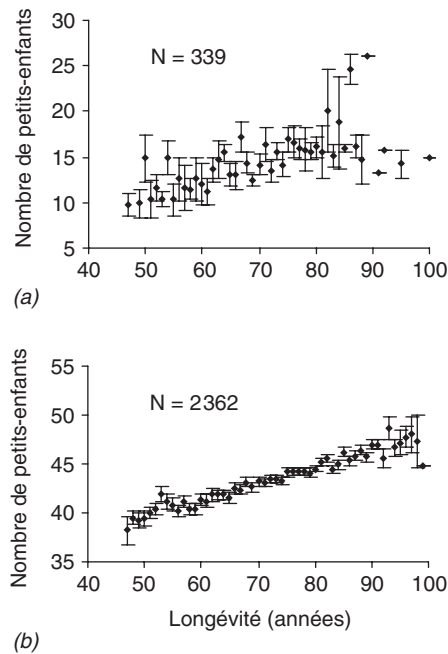


Figure 5 Durée de vie post-reproductive et nombre de petits-enfants des femmes (A) de la Finlande pré-industrielle et (B) du Canada pré-industriel. Les graphiques représentent les moyennes prédites (\pm erreur standard), ajustées pour les effets du statut socio-économique et de la zone géographique (en Finlande), et de l'année de naissance (en Finlande et au Canada). Figure reproduite avec permission à partir de Lahdenperä *et al.* (2004).

peuvent avoir, après leur période de reproduction, sur le succès reproducteur de leurs enfants. Une étude en Gambie rurale a montré que la présence d'une grand-mère améliore la condition nutritionnelle de ses petits-enfants, et augmente leurs chances de survie (Sear *et al.* 2000). Une autre étude sur les chasseurs-cueilleurs Hadza de Tanzanie montre que le poids de l'enfant est positivement corrélé avec le temps que la grand-mère passe à rechercher de la nourriture (Hawkes *et al.* 1997). Les données historiques d'Allemagne (Voland et Beise 2002) et du Japon (Jamison *et al.* 2002) montrent que les grand-mères maternelles favorisent la survie de leurs petits-enfants. Enfin, une étude des populations pré-industrielles aux XVIII^e et XIX^e siècles en Finlande et au Canada a montré que les femmes obtenaient des gains de valeur sélective significativement supérieurs en survivant au-delà de la ménopause (Lahdenperä *et al.* 2004) : pour chaque décennie de vie après la ménopause, jusqu'à l'âge de 75 ans, les femmes ont deux petits-enfants de plus en moyenne, ce qui montre qu'une pression de sélection positive agit sur la longévité au moins jusqu'à cet âge (Figure 5). Cet effet s'explique par le fait que les individus (hommes et femmes), en présence de leur mère, ont une période de reproduction plus longue, commençant plus tôt, avec une fréquence de naissances plus élevée, et de meilleures chances de survie des petits-enfants et ceci indépendamment du statut socio-économique ou de la qualité de l'environnement.

Les bénéfices sélectifs des grands-mères diminuent lorsque les capacités reproductives de leurs enfants déclinent. On s'attend donc à ce que, chez l'homme, la sélection pour un retard de la sénescence des femmes s'atténue au fur et

à mesure que leurs enfants atteignent l'âge post-reproducteur. Lahdenperä *et al.* (2004) trouvent effectivement que les taux de mortalité des femmes s'accroissent à ce moment de leur vie.

Bien qu'il n'y ait pas de situation identique chez les animaux, il existe dans quelques exemples des similarités. Tout d'abord, chez les insectes sociaux, la majorité des individus d'une colonie est stérile et ne sert qu'à augmenter le succès reproducteur de la reine. Donc le lien entre stérilité et aide des apparentés existe chez les animaux, bien que dans ce cas ce sont les enfants qui aident leur mère et non l'inverse (Foster et Ratnieks 2005). Chez les espèces d'oiseaux et de mammifères qui coopèrent pour la reproduction, bien que les parents ne soient pas stériles, il est courant qu'ils aident leurs enfants à se reproduire, soit lorsque les mères ont échoué pour une tentative de reproduction donnée, soit parce que les mères et leurs enfants se reproduisent simultanément (Dickinson et Hatchwell 2004, Russell 2004). Entre cette situation et celle où les mères, en fin de vie, cèdent complètement la reproduction à leurs filles (ou aux femmes de leurs fils), le pas évolutif n'est probablement pas grand, si la compétition pour les ressources est intense et si les gains reproductifs des enfants (aidés par la mère) sont substantiellement supérieurs aux siens. Le pas évolutif conduisant les mères à éteindre complètement leur système reproducteur n'est sans doute pas grand non plus, si elles peuvent ainsi réduire la compétition avec leurs enfants et prolonger leur propre durée de vie.

Le succès reproducteur atteint avant la ménopause n'est donc qu'une proportion de la valeur sélective totale. Ceci a des implications pour les stratégies optimales de maximisation de la valeur sélective, pour les taux de sénescence et la longévité chez l'homme. Dans la plupart des espèces animales, la valeur sélective d'un individu est maximisée par l'optimisation du compromis entre reproduction actuelle et future, et les pressions de sélection agissant sur la reproduction précoce *versus* tardive sont en partie responsables de la vitesse à laquelle les individus vieillissent et meurent. Chez l'homme cependant, l'effort reproductif influence négativement non seulement la reproduction future mais aussi la survie post-reproductive (voir Paragraphe 3.4.3), et donc la capacité à investir après la ménopause. Il est donc possible qu'il existe, chez l'homme, une sénescence reproductive et une sénescence post-reproductive. Cependant, on ne sait pas, à l'heure actuelle, comment un effort reproductif précoce influence les taux de sénescence reproductive, et comment l'effort reproductif global influence les taux de sénescence post-reproductive. On ne sait pas non plus comment les stratégies de reproduction interagissent avec l'écologie et la démographie.

3.6 Inceste et stratégies familiales

La question de l'inceste et des mariages consanguins a été abordée à de multiples reprises par des chercheurs de champs scientifiques très variés (par exemple Lévi-Strauss 1947, Bourdieu 1985). Ces comportements ont en général une forte charge émotionnelle, et suscitent une réprobation très profonde et violente chez certains individus. Ils sont aussi très variables d'une population ou d'une classe sociale à l'autre (Bittles *et al.* 1991, Zimmermann 1993). Pourquoi observe-t-on si souvent l'interdit de l'inceste, et comment expliquer ses variations ?

L'interdit varie beaucoup d'un groupe humain à l'autre (Bittles *et al.* 1991, Zimmermann 1993). Il concerne presque toujours une relation au moins entre parents proches (ascendants et descendants, ou frères et sœurs). Il inclut souvent les unions oncle-nièce ou tante-neveu, ou entre cousins germains (comme dans la loi des États-Unis, sauf pour les Juifs de Rhode Island), et fait quelquefois différence entre les cousins croisés (issus d'un frère et d'une sœur), une union fréquemment recommandée, et les cousins parallèles (issus de deux frères ou de deux sœurs), union souvent interdite, ou au contraire très recommandée. L'interdit peut s'étendre à des parents très éloignés (Hindous aryens, ou Europe chrétienne au XII^e siècle), et englobe fréquemment des unions non consanguines, mais impliquant une parenté « spirituelle » (par exemple religieuse : entre parrain et filleule ; assimilation des enfants adoptés). Certaines unions peuvent obtenir une autorisation dérogatoire (dispense) : union des cousins germains nécessitant une dispense de l'évêque dans l'Église catholique, union oncle-nièce ou tante-neveu que le président de la République française peut autoriser.

Les exceptions sont fort intéressantes : dans quelques rares cas, comme les Hoti du Venezuela (Storrie 2003), les prescriptions portent seulement sur la nécessité de s'unir dans le groupe, ce qui laisse la possibilité que des unions frères-sœurs se produisent assez souvent. Le plus souvent, les « incestes autorisés » s'appliquent uniquement dans la plus haute classe sociale (« inceste royal »), comme par exemple en Égypte ancienne (nombreuses dynasties royales, jusqu'aux pharaons hellénistiques ou ptoléméens), dans certains royaumes africains, chez les Incas (Van den Berghe et Mesher 1980). Ailleurs, comme par exemple en Égypte romaine ou dans l'Iran zoroastrien, des unions légitimes frères-sœurs étaient très courantes, mais sans doute pas dans toutes les classes de la société (Parker 1996, Scheidel 1996).

De nombreuses explications ont été proposées pour tenter de rendre compte du phénomène de l'interdit de l'inceste, de ses transgressions et des nombreuses variations qui l'affectent. Bien que la question soit encore très débattue, on semble s'orienter vers un faisceau de causes allant du plus biologique au plus social.

Les facteurs biologiques incluent tout d'abord le phénomène de dépression de consanguinité : quand deux individus apparentés s'unissent, l'homozygotie de leurs descendants est plus forte qu'en moyenne dans la population dont ils sont issus. La révélation des mutations délétères, silencieuses à l'état hétérozygote, produit une perte de valeur sélective (survie amoindrie, diminution de fertilité). La dépression de consanguinité a été mesurée dans diverses populations humaines (Bittles *et al.* 1991). Elle n'est sensible que pour des unions très consanguines : au moins cousins germains, mais surtout oncle-nièce ou frère-sœur, où elle peut avoir des effets majeurs. Elle est affectée par des facteurs sociaux ou comportementaux : par exemple, un déficit de survie des descendants consanguins peut être compensé par un surcroît de fertilité ou par des soins aux enfants de meilleure qualité dans les classes sociales supérieures. Elle peut varier d'une population à l'autre.

Dans beaucoup d'espèces vivantes, la dépression de consanguinité s'accompagne de mécanismes d'évitement des unions consanguines. L'un d'entre eux existe chez l'homme : il s'agit de l'élaboration par apprentissage chez les individus

de catégories de parenté, et de la modulation des comportements vis-à-vis d'autrui en fonction de l'appartenance à ces catégories. Les individus élevés avec un individu focal (appelons-le ego), ou bénéficiant de soins de la part de la mère d'ego, sont clairement identifiés comme une catégorie d'individus à part, préférés pour des interactions positives altruistes, et rejetés pour la formation d'unions reproductives (Lieberman *et al.* 2007). Il existe également des mécanismes de reconnaissance olfactive des apparentés (voir Paragraphe 3.3.2).

Le second facteur biologique est la différence fondamentale de coût d'une union consanguine entre sexes (Haig 1999). L'investissement bien plus fort des mères que des pères dans chaque descendant amène à attendre de la part des premières un rejet bien plus net des comportements incestueux. C'est bien ce que l'on observe : la plupart des comportements incestueux ont pour origine un individu de sexe masculin, et toutes les études psychologiques montrent un fort effet sexe sur l'intensité du rejet de l'inceste. Cette asymétrie est probablement fondamentale pour comprendre la dimension sociale de l'interdit. En effet, si les unions consanguines étaient systématiquement défavorables, elles seraient unanimement rejetées, ce qui rendrait sans objet un interdit social.

Les facteurs sociaux sont bien entendu cruciaux pour comprendre l'interdit de l'inceste (puisque'il s'agit d'un interdit social). Aux faits biologiques précédemment invoqués, vont s'ajouter deux catégories de causes : la première fait référence à la distribution du pouvoir (roi, Église, famille, individu..., Goody 1983) et la deuxième aux déterminants économiques (quelles sont les conséquences des comportements en termes de transmission des capitaux matériel, symbolique, social, culturel, Bourdieu 1994).

Pour conclure, l'intrication des déterminismes rend la compréhension des causes de l'inceste particulièrement difficile : la complexité des mécanismes en jeu appelle une approche par modélisation, qui en est pour l'instant à des débuts balbutiants (Aoki et Feldman 1997).

4

L'ÉVOLUTION
DES SOCIÉTÉS HUMAINES

4.1 Psychologie évolutionniste

Durant le XX^e siècle, la psychologie scientifique a été dominée par deux courants principaux : le behaviorisme et la psychologie cognitive. Le behaviorisme considère l'esprit comme un mécanisme générique formant des associations stimulus — réponse, associations entièrement déterminées par les interactions entre les organismes et leur environnement. La psychologie cognitive a montré que cette vision n'était pas plausible, et que pour que l'esprit puisse effectuer certaines tâches (vision, motricité, compréhension du langage, etc.), il devait contenir des mécanismes spécialisés dédiés à ces problèmes spécifiques (les modules — voir Encadré 1). La vision cognitiviste classique réserve néanmoins une place importante pour des mécanismes computationnels généraux : de la même manière qu'un ordinateur peut être utilisé avec

divers programmes, notre cerveau est suffisamment plastique pour pouvoir apprendre à mener à bien un grand nombre de computations différentes, nous permettant de jouer aux échecs aussi bien que d'apprendre la physique newtonienne. Dans les deux cas, celui du behaviorisme ou des mécanismes généraux de la psychologie cognitive, la question de l'évolution est souvent passée sous silence. Si elle est évoquée, c'est simplement pour justifier l'apparition de ces mécanismes qui rendraient possible l'extrême flexibilité comportementale humaine. Les psychologues évolutionnistes pensent qu'il est dommageable de se restreindre à cette utilisation de la théorie de l'évolution et proposent d'étendre les méthodes utilisées en biologie de l'évolution à l'étude de l'esprit en son entier.

La psychologie évolutionniste se situe au confluent de la psychologie cognitive et de la théorie de l'évolution (Barkow *et al.* 1992). De la première, elle tire une vision de l'esprit comme un ensemble de mécanismes computationnels traitant de l'information. La seconde lui fournit à la fois des heuristiques (quels sont les mécanismes psychologiques que l'évolution a dû favoriser) et des contraintes (tous les mécanismes psychologiques ne sont pas plausibles d'un point de vue évolutionniste).

La méthode utilisée par les psychologues évolutionnistes est parfois appelée « penser adaptatif », c'est-à-dire envisager les mécanismes psychologiques comme des adaptations. La première étape est d'identifier un problème posé par l'environnement dans lequel nous avons évolué. Il peut s'agir de l'environnement physique (prévoir les trajectoires des objets), de l'environnement biologique (échapper aux prédateurs, trouver de la nourriture) ou de l'environnement social (grimper dans la hiérarchie, trouver un partenaire pour la reproduction, établir des alliances). Une fois un problème identifié, la deuxième étape consiste à trouver une solution qui ne sorte pas des capacités limitées de la cognition humaine. Par exemple, si le problème à résoudre est d'attraper un objet au vol, on n'envisagera pas qu'elle passe par la résolution des équations

complexes (prenant en compte la gravité, le vent, les frottements, etc.) qui gouvernent ces phénomènes : même si cette solution offre la réponse la plus précise au problème, elle entraînerait des coûts de calculs exorbitants. On cherchera plutôt des heuristiques, des raccourcis qui permettent d'arriver à une solution satisfaisante pour un coût modéré : dans le cas des objets que nous voulons attraper, il suffira par exemple d'utiliser l'heuristique du regard qui consiste à conserver un angle constant entre nos yeux et l'objet pour que nous nous retrouvions au bon endroit pour le réceptionner (Gigerenzer 2007). Enfin, la troisième étape consiste à tester les prédictions de l'étape numéro deux : il s'agit de vérifier que nous sommes bien pourvus des mécanismes psychologiques qui ont été postulés. Par exemple, postuler que nous utilisons l'heuristique du regard conduit à faire certaines prédictions sur la manière dont nous nous déplaçons pour réceptionner un objet, prédictions qui ont été expérimentalement vérifiées (McLeod et Dienes 1996, Shaffer et McBeath 2002).

Une étude récente permet d'illustrer les méthodes de recherche des psychologues évolutionnistes (Lieberman *et al.* 2007). Les chercheurs ont commencé par identifier deux problèmes importants. Le premier problème est d'éviter la consanguinité (voir Paragraphe 3.6) : les enfants issus de relations entre des parents proches tendent à être porteurs d'un nombre plus important de mutations délétères. Le second problème est lié à la répartition des actes altruistes : si la sélection de parentèle peut favoriser les individus qui aident leur famille proche, elle jouera contre ceux qui sont incapables de discriminer apparentés et non apparentés. Pour ces deux raisons au moins, il est important d'être capable de reconnaître les individus qui sont nos proches apparentés.

La deuxième étape consiste à trouver une manière efficace de parvenir à ce résultat. Le degré de parenté n'est pas immédiatement visible, un individu devant l'estimer doit donc utiliser des indices. Un premier indice disponible est l'association entre la mère de cet individu et un nouveau-né : cela indique qu'il s'agit au moins d'un demi-frère ou d'une

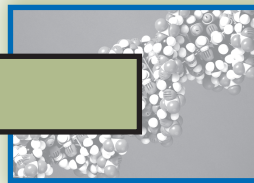
Encadré 1

Modularité : l'exemple du module de détection des tricheurs

Pour les psychologues évolutionnistes, l'esprit est modulaire : il est composé de nombreux éléments fonctionnant en relative indépendance, chacun ayant été produit par la sélection naturelle pour remplir une fonction particulière. Lorsque le concept de modularité a été introduit en psychologie, il ne s'appliquait qu'à certains processus (perception, motricité, langage), les mécanismes de plus haut niveau — portant sur les croyances — étant produits par un processeur central non modulaire, capable de prendre en compte tout ce qui se passe dans l'esprit (Fodor 1983). Les psychologues évolutionnistes ont remis en cause cette division en introduisant la modularité massive : dans

cette conception de l'esprit, tous les mécanismes psychologiques sont modulaires, y compris les mécanismes de « haut niveau » tel le raisonnement (Sperber 1994).

La première étude visant à montrer que des explications en termes de mécanismes de haut niveau peuvent être réduites à des explications en termes modulaires a été conduite par Cosmides (1989). Pour comprendre cette étude, il faut introduire une des tâches traditionnelles de la psychologie du raisonnement, la tâche de sélection de Wason (d'après son créateur, Peter Wason). Dans la version classique de cette tâche, des participants sont confrontés au problème suivant :



Il y a ci-dessous un ensemble de 4 cartes. Pour chaque carte, figurent une lettre sur un côté et un chiffre de l'autre côté.



Voici maintenant une règle qui peut être vraie ou fausse :

S'il y a un A sur une face, alors il y a un 4 sur l'autre face.

Laquelle ou lesquelles de ces quatre cartes est-il nécessaire de retourner pour décider si la règle est vraie ou fausse ?

Face à ce problème, seule une très faible minorité (généralement moins de 10 %) des participants fournissent la bonne réponse — il faut retourner les cartes A et 7 — la majorité des participants pensant que retourner la carte 4 est nécessaire — alors qu'elle ne permet pas de falsifier la règle — ou que retourner la carte 7 ne l'est pas — alors qu'elle permet de falsifier la règle.

Cet échec a d'autant plus intrigué les psychologues que les performances sont très bonnes pour des problèmes qui ont une forme logique très similaire, tels que le problème suivant :

Imaginez que vous êtes agent de police. Votre mission consiste à vous assurer que vos concitoyens respectent certaines règles. Les quatre cartes ci-dessous vous donnent des informations sur des personnes consommant une boisson dans un bar. Sur une des deux faces, figure l'âge de la personne et sur l'autre la boisson qu'elle consomme.



Considérez la règle suivante :

Si une personne boit de l'alcool, alors elle doit avoir plus de 18 ans.

Laquelle ou lesquelles de ces quatre cartes est-il nécessaire de retourner pour décider si la règle est ou non violée ?

Dans ce cas, plus de 80 % des participants fournissent la bonne réponse (retourner les cartes « Bière » et « 16 ans »). Cosmides (1989) fait partie des nombreux psychologues ayant proposé une explication pour cet énorme écart de performance, son originalité ayant été de proposer une explication en termes modulaires et évolutionnistes.

L'argument de Cosmides part des travaux classiques sur l'altruisme réciproque. Selon cette théorie, l'altruisme peut évoluer car les individus réciproquent les actes d'altruisme : si l'individu A endure un coût au bénéfice de l'individu B,

l'individu B devra à son tour endurer un coût au bénéfice de l'individu A (Trivers 1971). Pour que l'altruisme puisse évoluer de cette manière, il faut que les individus soient capables de repérer les tricheurs : les individus qui prennent le bénéfice mais qui ensuite ne payent pas le coût lié à la réciprocité (Axelrod 1984). Sans cela, les tricheurs envahissent la population et plus personne ne produit d'actes altruistes. Si les humains pratiquent en effet l'altruisme réciproque, ils doivent donc avoir été dotés par la sélection naturelle de mécanismes psychologiques leur permettant de repérer ces tricheurs, d'un module de détection des tricheurs. Ce module devrait être capable de repérer les situations de « contrat social » (échange d'un coût contre un bénéfice), et de détecter les individus qui violent ce contrat en prenant le bénéfice sans avoir payé le coût.

Pour Cosmides, la situation décrite dans le second problème représente un tel contrat social : les individus doivent payer un coût — ou remplir une exigence, ici avoir l'âge requis — pour pouvoir profiter du bénéfice. Dans une telle situation, le module de détection des tricheurs oriente notre attention vers les deux tricheurs potentiels, à savoir la personne qui a pris le bénéfice (a-t-elle payé le coût ?) et celle qui n'a pas payé le coût (a-t-elle pris le bénéfice ?). À l'inverse, la situation décrite dans le premier problème n'active pas le module des tricheurs — il ne s'agit pas d'un contrat social — et les participants ne choisissent donc pas les cartes permettant de détecter une violation de la règle.

Cosmides et ses collaborateurs ne se sont pas contentés d'expliquer ce résultat classique de psychologie du raisonnement, ils ont également créé leurs propres problèmes visant à activer le module de détection des tricheurs — et ils obtiennent en effet de bonnes performances pour ces problèmes (Cosmides 1989). Ils ont fait passer ces tâches aux membres illettrés de tribus amazoniennes pour s'assurer qu'il ne s'agissait pas d'un phénomène propre à notre culture (Sugiyama *et al.* 2002). Ils ont également montré que certaines lésions cérébrales provoquaient des baisses de performances sélectives aux problèmes impliquant le module de détection des tricheurs (Stone *et al.* 2002). Malgré ces recherches, l'interprétation de Cosmides reste très disputée : d'autres chercheurs ont contesté sa méthodologie (Noveck *et al.* 2007) et ses interprétations (voir par exemple Cheng et Holyoak 1989, Sperber *et al.* 1995).

Même si les résultats de Cosmides ne perdurent pas (Sperber et Girotto 2002), ses recherches auront joué un rôle historique. Les performances à la tâche de sélection de Wason étaient auparavant expliquées en termes de mécanismes généraux permettant de faire des inférences logiques, ou de manipuler des modèles mentaux. L'interprétation de Cosmides est de nature très différente : elle a proposé qu'un module spécialisé, très différent du raisonnement au sens général, explique ces performances. Elle a également montré la valeur heuristique de la théorie de l'évolution en s'en inspirant pour proposer une hypothèse originale sur la nature et le fonctionnement de certains mécanismes psychologiques.

demi-sœur. Les cadets ne peuvent cependant pas utiliser cet indice pour reconnaître leurs aînés. Ils peuvent par contre utiliser le temps qu'ils ont passé ensemble alors qu'ils recevaient encore les soins de leur mère. Dans les sociétés de chasseurs-cueilleurs, ces deux éléments sont en effet de bons indicateurs de parenté. On peut alors faire des prédictions : les humains devraient être dotés de mécanismes psychologiques capables de prendre en compte ces deux indices afin

d'orienter à la fois leur recherche de partenaire (pour éviter la consanguinité) et leurs actes altruistes guidés par la sélection de parentèle.

Durant la troisième étape, les prédictions sont testées en utilisant des techniques classiques de psychologie. Les résultats attendus ont bien été observés (Lieberman *et al.* 2007). Lorsque les individus peuvent utiliser l'association entre la mère et un nouveau-né, ils utilisent cet indice qui corrèle alors avec des mesures d'aversion sexuelle et d'altruisme.

Lorsque cet indice n'est pas disponible, c'est le temps de vie commune qui corrèle le mieux avec ces mesures. Ceci montre que les humains disposent de mécanismes permettant de repérer les indices pertinents et de les utiliser pour se comporter de manière appropriée — du point de vue de la sélection naturelle — avec leurs proches apparentés.

Cet exemple illustre non seulement les méthodes des psychologues évolutionnistes, mais également l'orientation générale qu'ils donnent aux recherches en psychologie. Ils mettent en effet souvent l'accent sur des capacités importantes du point de vue de l'évolution mais qui avaient été négligées par la psychologie cognitive classique, telles que la recherche de partenaires, ou les comportements liés à la hiérarchie sociale. En plus d'explorer ces nouvelles voies de recherche, la psychologie évolutionniste offre également une perspective nouvelle sur des problèmes anciens : elle propose par exemple des explications inédites concernant des mécanismes de haut niveau, tels que le raisonnement (voir Encadré 1).

Pour des raisons principalement politiques, la théorie de l'évolution, dont l'utilisation paraît aller de soi en biologie, a longtemps été négligée en psychologie. Depuis le début des années 1980, ce biais tend à disparaître et les psychologues s'en inspirent de plus en plus. Cela ne pourra que contribuer à une meilleure intégration de la psychologie avec le reste de la biologie.

4.2 Théorie de l'esprit

4.2.1 Définition

Premack et Woodruff (1978) sont les premiers à parler de « théorie de l'esprit » (« *theory of mind* » en anglais, ou TOM). Posséder une TOM c'est être capable d'attribuer des états mentaux à autrui ou à soi (croyances, désirs, attitudes, etc.). Au plan cognitif, cela nécessite notamment le recours à des « méta-représentations », c'est-à-dire des représentations de représentations.

La TOM joue un rôle fondamental dans la cognition humaine, en particulier pour les interactions sociales et la

communication. Il y a d'ailleurs un consensus large pour dire que la TOM est incroyablement plus développée chez l'humain que dans toutes les autres espèces. La TOM pose donc deux questions associées : celle de son mode de fonctionnement cognitif et celle de son origine évolutive.

4.2.2 Stratégie générale des recherches

Pour étudier la TOM, il faut s'appuyer sur des situations qui mettent en évidence de façon *certaine* le recours à des attributions d'états mentaux. C'est par exemple le cas lorsqu'un individu prédit le comportement d'autrui sur la base de ses croyances fausses, plutôt qu'en se fondant sur le réel. Ce scénario constitue la base des paradigmes de « fausse croyance » comme la tâche de « Sally et Ann » (Dennett 1978, Wimmer et Perner 1983). Dans cette expérience on met en scène deux poupées. La première, Sally, range une bille dans une corbeille, puis s'en va. Son amie Ann déplace alors la bille dans un tiroir à l'insu de Sally. On demande alors au sujet testé : « Où Sally va-t-elle chercher la bille ? ». Le sujet doit faire un choix entre l'emplacement réel de la bille (le tiroir), et celui qui correspond à la croyance de Sally (la corbeille).

4.2.3 Développement

À trois ans, les enfants disent que Sally ira chercher la bille dans son emplacement réel ; au cours de leur quatrième année, ils parviennent à répondre en s'appuyant sur les croyances fausses de Sally. Autour de cette découverte centrale s'articule un déroulement développemental complexe (Tableau 1).

Ce schéma de développement reste discuté. Il y a notamment débat pour savoir si les tests de fausse croyance révèlent la performance réelle des plus jeunes. Des modifications subtiles du paradigme (par exemple demander où Sally ira chercher la bille « en premier ») permettent d'améliorer les performances des jeunes enfants (Yazdi *et al.* 2006). Par ailleurs, des bébés de 15 mois réussissent les tests de fausse croyance dans des situations expérimentales ne requérant pas de compétences linguistiques (Onishi et Baillargeon 2005).

Tableau 1

Âge	Capacité manifestée
<i>Éléments de TOM précoces</i>	
6 mois	Représentation de buts d'actions.
15 mois	Prise de perspective visuelle (comprendre ce que l'autre voit ou ne voit pas).
<i>Communiquer et « faire semblant »</i>	
18 mois	Démarrage des jeux de « faire semblant » (par exemple faire comme si une banane était un téléphone). Début d'utilisation intensive des intentions de communication.
<i>Manipuler les croyances</i>	
3 ans	Les enfants échouent aux tests de fausse croyance mais ils regardent plus longtemps et en premier l'emplacement correspondant à la bonne réponse.
4 ans	Succès aux tests de fausse croyance standard. Maîtrise de la production de mensonges ; capacité à se méfier des messages trompeurs.
5/6 ans	Passage des tâches de fausse croyance de second ordre (Marie croit que Pierre croit que X).

Le développement de la TOM connaît des variations importantes chez les autistes. Dans ce cas, les tâches de Sally et Ann sont réussies à un âge de 10 ans environ (Baron-Cohen *et al.* 1985). Ce résultat est souvent interprété comme une explication des troubles sociaux des autistes. Il suggère également l'existence de structures cérébrales dédiées dont le bon développement est nécessaire pour la TOM.

4.2.4 Bases neurales

Des études d'imagerie ont permis d'identifier trois régions cérébrales qui semblent jouer un rôle dans la représentation des croyances d'autrui : le cortex paracingulaire, la jonction temporo-pariétale et les lobes temporaux (Gallagher et Frith 2003, Saxe et Kanwisher 2003).

Au niveau cellulaire, il a été suggéré que les « neurones miroirs » jouent un rôle fonctionnel dans la TOM (Gallese et Goldman 1998). Ces neurones, enregistrés dans le cortex pré-moteur de macaques rhésus, sont actifs à la fois pendant la réalisation et l'observation d'une action. Les aires correspondantes chez l'homme ont manifesté un patron d'activation similaire. Néanmoins le débat n'est pas clos, car les zones activées chez l'homme lors des tâches de TOM ne correspondent pas aux localisations cérébrales connues des neurones miroirs.

4.2.5 Origines évolutives et limites de la spécificité humaine

Le caractère unique de la TOM humaine suggère qu'elle répond à un problème évolutif spécifique. Pour les défenseurs de l'hypothèse de l'« intelligence machiavélique »¹, c'est la complexité des interactions sociales des grands primates, et en particulier de l'homme, qui est au fondement de l'adaptabilité de la TOM (Byrne et Whiten 1988, Dunbar 1998). Cette dernière se serait stabilisée grâce à son rôle fondamental dans la cognition sociale, en permettant notamment d'instrumentaliser les asymétries de savoir : exploiter l'expertise d'autrui, tromper et se prémunir contre la tromperie.

Ces théories éclairent un certain nombre de données recueillies chez des animaux mis en situation de compétition sociale. Des éléments rudimentaires de TOM ont été mis en évidence dans d'autres classes que celle des mammifères. Des corbeaux manifestent par exemple la capacité de prendre le point de vue de potentiels voleurs lorsqu'ils cachent leur nourriture (Dally *et al.* 2006, Emery et Clayton 2004). Mais c'est surtout chez les grands primates que des éléments de théorie de l'esprit ont été observés (pour une revue, voir Call et Tomasello 2008). Un chimpanzé dominé saisit l'opportunité de s'emparer d'une friandise plus souvent si un compétiteur dominant ignore l'existence de celle-ci (il n'a pas vu la nourriture être cachée), que dans le cas contraire (Hare *et al.* 2001). Par ailleurs, les chimpanzés sont capables de choisir un chemin indirect mais dissimulé à un compétiteur humain pour obtenir de la nourriture (Hare *et al.* 2006). Enfin, les chimpanzés manifestent une forme de compréhension

des intentions en exprimant un mécontentement plus fort lorsqu'un humain refuse intentionnellement de leur donner une friandise que lorsqu'il échoue à le faire par accident (Call *et al.* 2004). Certains segments de la TOM semblent néanmoins propres aux humains : l'attribution de croyances fausses à autrui (voir par exemple Kaminski *et al.* 2008) ou la capacité à deviner des intentions de communiquer.

4.3 Évolution de la coopération

La très grande majorité des humains exprime régulièrement des comportements altruistes envers d'autres individus : services rendus entre voisins, soutien aux amis, coopération dans une activité professionnelle, chasse collective dans de nombreuses sociétés, ou simplement absence d'agression lorsque celle-ci serait profitable.

L'existence de comportements altruistes au sein de la famille est expliquée chez les humains, comme chez les autres animaux, par la théorie de la sélection de parentèle (voir Chapitre 14). Qu'en est-il des comportements qui ne peuvent pas directement être expliqués par cette théorie parce qu'ils concernent des individus non (ou très faiblement) apparentés ?

Nous qualifierons d'*altruiste* tout comportement par lequel un individu perd définitivement des ressources (plus précisément, des unités de valeur sélective) au profit d'un ou plusieurs autres individus. Nous qualifierons de *coopératif* tout comportement par lequel un individu perd temporairement des ressources au profit d'un ou plusieurs autres individus mais récupère celles-ci ultérieurement sous la forme d'une rétribution sociale (réciprocité, réputation...). Un enjeu scientifique majeur est de déterminer si nos comportements sociaux sont dans la plupart des cas réellement altruistes ou s'ils sont motivés, au moins d'un point de vue évolutif, par une rétribution future.

4.3.1 Les théories de l'altruisme : est-il possible que nous soyons authentiquement désintéressés ?

Selon le sens commun, la véritable générosité est gratuite : elle n'attend aucune rétribution. Autrement dit, certains de nos comportements, les plus valorisés socialement, seraient altruistes *stricto sensu* : ils représenteraient une perte nette de ressources sans récompense ultérieure. Mais est-ce seulement possible ? Autrement dit, peut-on raisonnablement justifier l'existence de tels comportements d'un point de vue évolutionniste ? Oui répondent certains scientifiques. Ils ont proposé pour cela deux mécanismes.

L'hypothèse de la mal-adaptation : les comportements sociaux actuels sont une expression mal-adaptative de comportements ancestraux

Durant la très large majorité du temps évolutif, les espèces de la lignée humaine vivaient en petits groupes de chasseurs-cueilleurs plus ou moins familiaux. Les humains auraient alors acquis, sous l'effet de la sélection de parentèle, des comportements altruistes indifférenciés envers tous les individus de leur groupe (voir Chapitre 14). Ces comportements continueraient de s'exprimer aujourd'hui, malgré la faiblesse de l'appareil au sein des groupes, et la sélection naturelle n'aurait pas encore eu le temps de les éliminer (Tooby

¹. Le terme fait référence au traité politique « Le Prince » de Machiavel. Il désigne un ensemble de capacités cognitives de haut niveau qui visent à tirer un profit maximal des interactions sociales (formation et maintien d'alliances, tromperie, acquisition d'informations par le biais d'autrui, etc.).

et Cosmides 1999). Cette hypothèse a le mérite de souligner la relative nouveauté de la vie en larges cités anonymes, mais elle souffre de sérieuses faiblesses qui la rendent peu crédible aux yeux de la plupart des scientifiques. Premièrement, la complexité de l'environnement socio-génétique des humains n'est pas nouvelle. Dans les sociétés actuelles de chasseurs-cueilleurs qui représentent probablement bien les sociétés du paléolithique, les humains interagissent avec une grande variété de partenaires (proches parents, parents éloignés, non parents...) et réalisent des échanges économiques avec des représentants d'ethnies différentes. L'image d'une vie sociale « ancestrale » purement familiale est donc très probablement fautive. Deuxièmement, les humains, tout comme de nombreux animaux, sont capables de reconnaître leurs congénères individuellement (Farah *et al.* 1998, Malone *et al.* 1982, Sinha *et al.* 2006), de comprendre leurs relations familiales (Alvergne *et al.* 2007, Lieberman *et al.* 2007) et d'interagir envers ceux-ci en fonction de leurs interactions passées (Fehr 2004, King-Casas *et al.* 2005, Nowak et Sigmund 1998, Ostrom 2003). Notre cerveau est par exemple adapté pour la reconnaissance et la mémorisation des visages (Nelson 2001). L'existence d'un instinct altruiste indiscriminé est donc peu probable. Au contraire, nos capacités cognitives suggèrent de fortes pressions de sélection en faveur d'une capacité à discriminer. L'explication adaptative de nos actes apparemment altruistes avec des non-apparentés est donc à rechercher ailleurs.

La sélection culturelle de groupes : la théorie de la sélection de parentèle peut expliquer l'altruisme lorsqu'elle est appliquée sur des traits culturels

Jusque dans les années 1950, les biologistes pensaient que l'altruisme pouvait avoir évolué parce qu'il profitait à l'espèce. Cette idée a été abandonnée à la suite des critiques de Williams (1966) : les individus qui se sacrifient pour leur espèce sont exploités par leurs congénères et disparaissent. L'idée de sélection en faveur du groupe est aujourd'hui reprise, en particulier par les biologistes qui travaillent sur la sélection non pas au niveau biologique mais culturel. Selon Boyd et Richerson (1985), les comportements altruistes sont maintenus parce que leur transmission n'est pas génétique mais culturelle et soumise au principe du conformisme. Malgré les mouvements migratoires, les phénotypes sociaux des individus d'un même groupe restent corrélés sous l'effet du conformisme (c'est-à-dire que l'apparement culturel reste élevé même si l'apparement génétique est faible). La sélection en faveur du groupe est donc une forme de sélection de parentèle, appliquée sur les traits culturels, entraînant donc l'évolution de l'altruisme. En dépit d'un accueil très favorable, les postulats de cette théorie (homogénéité des individus, compétition entre les groupes) sont fragiles. Nous verrons dans le Paragraphe 4.3.3 que ses prédictions ne sont pas non plus nécessairement validées.

4.3.2 Les théories du mutualisme : que gagne-t-on à aider les autres ?

Si nous ne sommes pas altruistes, c'est que nos comportements sociaux nous apportent toujours un bénéfice à long terme. Autrement dit, ils sont rétribués sous la forme d'une réponse positive (ou négative le cas échéant) de la part de nos partenaires sociaux. Quelles sont ces rétributions ?

Réciprocité directe et indirecte

Si un partenaire se comporte de façon coopérative avec moi à condition que j'ai fait de même au préalable, alors cela constitue une incitation à me comporter moi-même de façon coopérative. On parle alors de *réciprocité directe*. C'est le biologiste Trivers (1971) qui a développé le premier cette idée pour expliquer les comportements sociaux des animaux (l'homme compris). Il a été ensuite suivi par de nombreux théoriciens, en économie et en biologie évolutive, qui ont montré qu'un comportement réciproque très simple consistant à répéter le dernier comportement de son partenaire (on l'appelle le « *tit-for-tat* ») pouvait émerger et se stabiliser relativement bien dans des simulations informatiques (Axelrod 1981, Axelrod et Hamilton 1981). Pour autant, il faut garder à l'esprit que ces modèles théoriques ne dépassent pas le statut de métaphores. Ils restent jusqu'à présent extrêmement éloignés de la réalité des comportements sociaux.

Le principe de la *réciprocité indirecte* est une extension de la *réciprocité directe* au groupe social. Si un individu B, appartenant à mon groupe social, se comporte de façon coopérative avec moi à condition que je me sois comporté de façon coopérative, au préalable, avec un autre individu A du même groupe, alors cela constitue une incitation à me comporter de façon coopérative avec les membres de mon groupe (Leimar et Hammerstein 2001, Nowak et Sigmund 2005). Ce mécanisme indirect correspond à l'idée courante de *réputation*, à un « détail » près. Dans la vie sociale, mon comportement coopératif avec A inspire confiance à B, ce qui me permet d'engager une interaction réciproque durable avec lui. Autrement dit, la *réciprocité indirecte* et la *réciprocité directe* sont mêlées.

Actions collectives et punition

Les théories de la *réciprocité* restent limitées à deux individus. Comment expliquer la coopération dans les groupes plus importants ? Les sociologues et les économistes s'intéressent depuis longtemps à ce type de situations de conflit entre intérêt individuel et intérêt collectif (Olson 1965). La « tragédie des communs » est l'exemple le plus connu. Des éleveurs possèdent un pâturage en commun ; chaque éleveur a intérêt à y faire paître le plus grand nombre possible de bêtes, mais s'ils le font tous le pâturage sera bientôt épuisé (Hardin 1968). En théorie des jeux, cette situation correspond à un dilemme du prisonnier à *n*-joueurs. Chaque joueur a intérêt à faire défection (ici, en sur-pâturant), mais chacun gagne plus si l'ensemble du groupe coopère (ici, en restreignant leur pâture).

La coopération au sein de larges groupes ne peut pas être maintenue par les mécanismes de *réciprocité directe* ou *indirecte* évoqués au-dessus. Ces mécanismes ne permettent de stabiliser la coopération qu'au sein de paires, ou de très petits groupes, d'individus. Pour expliquer l'existence des actions collectives, les théoriciens font appel à la *réciprocité négative*, autrement dit la *punition*. Si les tricheurs sont systématiquement punis par les autres membres du groupe, alors cela constitue une incitation à coopérer (Boyd et Richerson 1992). Mais cette explication est insuffisante. Comment expliquer en effet l'existence des comportements de punition eux-mêmes ? Plusieurs explications théoriques ont été avancées (par exemple Panchanathan et Boyd 2004).

Certaines d'entre elles supposent que les comportements de punition sont eux-mêmes des comportements altruistes ; on les appelle les théories de la « réciprocité forte » (Fehr et Fischbacher 2003, Gintis 2000, Henrich et Boyd 2001).

Le marché de la coopération

La théorie du marché de la coopération constitue une alternative à la théorie de la punition. Cette théorie est basée sur le fait qu'il est avantageux pour les individus de collaborer avec les autres (pour chasser, se protéger, s'assister mutuellement pendant les périodes difficiles, etc.). Dans ce contexte, chaque individu cherche les meilleurs partenaires avec lesquels collaborer. On peut se représenter une telle situation sous la forme d'un marché de l'emploi ou d'un « marché de l'entraide » où chacun est à la fois offreur et demandeur d'entraide (sur la notion de marché en théorie de l'évolution, voir Noë et Hammerstein 1995).

Sur ce marché, les individus recherchent les partenaires les plus forts, les plus intelligents, les plus compétents, mais également ceux qui partagent les coûts et les bénéfices de la manière la plus juste. Le marché de la coopération donne donc un avantage aux individus « moraux », ceux qui par exemple partagent les produits de la chasse collective de manière équitable. Ces individus sont non seulement meilleurs que les individus égoïstes (avec qui il n'est pas intéressant de coopérer parce qu'ils cherchent à vous exploiter), mais aussi que les individus altruistes (qui, au contraire, se feront exploiter par leurs partenaires). Une disposition psychologique à se comporter spontanément de manière équitable serait ainsi avantageuse lorsque les actions collectives jouent un rôle écologique important.

Cette disposition morale ne semble avoir émergé fortement que chez les humains. D'un point de vue proximal, ceci est peut-être lié au fait que les humains sont particulièrement capables de comprendre les états mentaux d'autrui (voir Paragraphe 4.2). Cette capacité leur permet de communiquer et de mettre en place des actions collectives souples et diverses (Tomasello *et al.* 2005), qui occupent une place importante dans l'écologie humaine.

4.3.3 Conclusion

L'existence de comportements bénéficiant aux autres ne permet donc pas de déterminer si des actes sont altruistes ou mutualistes. Une façon de procéder consiste à observer la structure des jugements moraux. C'est la méthode mise en œuvre par les psychologues évolutionnistes. L'étude d'un organe permet de mieux comprendre sa fonction et donc la raison pour laquelle il a été sélectionné.

Les théories de l'altruisme prédisent une morale altruiste selon laquelle il est bon de se sacrifier pour la communauté. Les théories du mutualisme prédisent au contraire une morale selon laquelle les interactions doivent être mutuellement avantageuses. L'étude des jugements moraux plaide plutôt en faveur des dernières. Les psychologues et les sociologues ont montré que les intuitions morales visent une répartition équitable des richesses de la société (Dubet 2006, Mitchell *et al.* 1993). De la même manière, la punition n'est pas seulement considérée du point de vue de son utilité pour la communauté. Elle vise aussi à compenser le tort fait à la victime en infligeant un tort équivalent au criminel (Carlsmith *et al.* 2002). Enfin, dans une société, les devoirs que nous avons

envers les autres sont limités. La société ne nous impose pas le devoir de sacrifier notre bien-être pour faire disparaître la souffrance dans la société (Baron et Miller 2000). Ainsi, la morale nous impose de venir en aide à un blessé sur le bord de la route, mais pas de nous dépouiller de notre argent en faveur des pauvres. Notre morale semble donc plus proche de celle prédite par le mutualisme que par un véritable altruisme.

En dépit de nombreux progrès théoriques et expérimentaux ainsi que d'une intégration plus grande de nombreuses disciplines (psychologie, économie, anthropologie) autour de la théorie de l'évolution, il n'existe pas aujourd'hui de consensus sur l'explication de la coopération entre individus non apparentés.

4.4 Évolution du langage

4.4.1 Une fonction, un support et de multiples réalisations

Comment s'est mis en place le langage au cours de l'histoire évolutive qui conduit à notre espèce ? Depuis quand l'homme parle-t-il ? Qu'entend-on d'ailleurs par « parler » aux origines de notre espèce ? Historiquement, l'idée d'une évolution du langage a connu des fortunes diverses selon les époques. En vogue dans la seconde partie du XIX^e siècle, elle a connu un certain recul avec l'avènement du positivisme, puis le développement du courant linguistique dit générativiste à partir des années 1960, marqué par un refus de considérer la phylogénie de notre système de communication. Depuis une quinzaine d'années, un fort regain d'intérêt se manifeste toutefois, avec en particulier la défense d'une vision darwinienne (Pinker et Bloom 1990), et la mise en commun dans ce cadre des acquis de différents domaines scientifiques — archéologique, linguistique, informatique, génétique, psychologique (Hombert 2005).

Pour présenter une brève synthèse de ces questions délicates, aux contours encore indécis, la mise en avant d'une *fonction* de langage permet de s'interroger à la fois sur son support biologique et sur les formes diverses que prend sa réalisation au sein des populations humaines. En abordant successivement ces deux aspects, il ressortira que la complexité du sujet est plurielle, et se manifeste tout autant dans la recherche des déterminants ayant présidé à la mise en place des structures physiologiques du langage, que dans l'interaction délicate qui se tisse entre biologie et culture.

4.4.2 La mise en place du support biologique du langage

Afin de retracer l'histoire des structures physiologiques qui rendent possible le langage chez l'homme moderne, les scientifiques peuvent mettre à profit les études comparées entre notre espèce et nos cousins plus ou moins proches — grands singes, primates, mammifères etc. — ainsi que les efforts de la paléoanthropologie pour reconstruire notre passé. Le langage implique des organes périphériques, les appareils de production et de perception, et des régions plus centrales, les structures cérébrales impliquées dans les activités linguistiques.

Si quelques tentatives de reconstruction de l'oreille interne de nos prédécesseurs ont par exemple été menées, force est de constater que les études sur le développement de la production du langage surpassent largement en nombre celles sur la perception. Nous pouvons mentionner les études sur

l'évolution du contrôle moteur de la langue ou de la respiration (Kay *et al.* 1998, McLarnon et Hewitt 1999) ; elles ont l'intérêt de souligner la difficulté de retracer l'évolution du système de communication de nos prédécesseurs. Un tel schéma de raisonnement naît avant tout d'un manque de données pour la préhistoire — on dit souvent que le langage ne « fossilise » pas — et de points de référence modernes ; chacune de ses étapes ouvre bien sûr la porte à de possibles erreurs. Deux types de relations sont étudiées sur les fossiles pour tenter de déterminer si le langage existait : (1) le lien entre le diamètre de la colonne vertébrale par lequel passe la moelle épinière et le diamètre du canal osseux hypoglosse par lequel passe le nerf crânien qui innerve la langue et (2) le lien entre la précision du contrôle moteur caractérisée par le diamètre du canal hypoglosse et la sophistication du système de communication. La faiblesse d'une telle méthode est clairement démontrée en ce qui concerne le contrôle de la langue (DeGusta *et al.* 1999, Jungers *et al.* 2003) : la corrélation entre diamètre du canal osseux et diamètre du nerf mesurée chez des espèces modernes est remise en cause, ainsi que l'existence de réelles différences entre notre espèce et nos prédécesseurs — la variabilité intra-espèce observée étant importante.

Nous pouvons rapporter un autre exemple, qui est sûrement le cas le plus célèbre d'évolution des structures de production : la descente du larynx chez l'homme, proposée dans les années 1970 comme la transformation physiologique clé à l'origine de la complexité et de la richesse sonores du langage oral, tel qu'observé aujourd'hui. Selon la théorie proposée par Lieberman et Crelin (1971), le larynx, situé en position haute chez les singes, les bébés humains et les Néandertaliens, ne leur permet pas la production de voyelles aux caractéristiques acoustiques fort distinctes et que l'on retrouve dans la très grande majorité des langues actuelles. Dès lors, le langage oral ne se serait développé que très récemment chez *Homo sapiens*, et non chez ses cousins hominidés les plus proches comme Neandertal. Là encore, cette théorie relie la complexité de la forme orale du système de communication à une caractéristique physiologique, un pont très fragile comme l'ont mis en lumière de nombreuses études. Parmi les contre-arguments, on peut citer : les mauvaises reconstructions de la position du larynx chez l'homme de Neandertal, la possibilité de produire les voyelles précédentes même avec un larynx en position haute (Boë *et al.* 2002), ou encore celle de disposer d'un système de communication performant même avec un inventaire réduit de sons voisins en termes acoustiques. De façon encore plus gênante, il a été montré récemment que certaines espèces animales, comme le cerf rouge, peuvent abaisser de façon dynamique un larynx en position haute au repos — cette position est la seule mesurable à partir de squelettes — de façon à abaisser la fréquence de leurs vocalisations et ainsi exagérer l'impression sonore de leur taille (Fitch 2002). Dès lors, certains de nos ancêtres dont les restes indiquent un larynx en position haute pouvaient peut-être néanmoins abaisser celui-ci ; en outre, ceci n'était pas nécessairement motivé par l'échange de messages complexes : le larynx s'est peut-être abaissé d'abord pour donner l'impression d'un volume corporel plus important, avant d'être mis à profit pour la production de sons plus variés.

Situées au plus près de l'activité langagière et de ses « contenus » cognitifs et linguistiques, les structures cérébrales ont, elles aussi, évolué au cours du temps en regard des structures périphériques précédentes. La physiologie comparée

permet d'inscrire ces évolutions dans des tendances générales, qui se manifestent pour les mammifères (développement du néocortex et des aires associatives par exemple), les primates (développement du lobe frontal) ou les hominidés (développement en particulier du lobe préfrontal). La découverte chez le singe de groupes de neurones aux caractéristiques très spécifiques, comme les neurones miroirs, permet aussi de poser des bases neurobiologiques plausibles pour le langage (Rizzolatti et Arbib 1998), permettant en particulier d'établir des liens entre soi et autrui, degré zéro de tout acte de communication intentionnel (voir aussi Paragraphe 4.2.4).

Les parties « molles » du corps se décomposant très vite après la mort, il semble *a priori* impossible de dire quoi que ce soit des aires cérébrales des pré- ou premiers hominidés, à mi-chemin entre les nôtres et celles des grands singes. Toutefois, certaines approches permettent de contourner en partie l'obstacle, comme l'étude du réseau d'irrigation sanguine à la surface du cerveau, dont les empreintes demeurent lisibles sur la paroi interne des boîtes crâniennes. La densification du réseau pour une région précise laisse en effet présumer d'un développement de son rôle à un moment donné de la préhistoire.

Là encore, les difficultés sont nombreuses, comme l'illustre la question du développement et des fonctions de l'aire de Broca. Si l'évolution du réseau sanguin surfacique semblait ainsi indiquer un développement asymétrique de cette aire avec l'apparition d'*Homo habilis*, premier représentant du genre *Homo* et premier producteur d'outils lithiques, des recherches plus récentes ont mis en évidence l'existence d'asymétries hémisphériques de cette région du cerveau chez le chimpanzé (Cantalupo et Hopkins 2001). En outre, comme manifesté par la plasticité neuronale et mis en avant par les théories de différents auteurs, les fonctions cognitives peuvent se déplacer d'une aire à une autre, que ce soit au cours d'une vie ou de l'évolution phylogénétique (MacNeilage 1998). Le rôle de l'aire de Broca chez l'homme n'est ainsi pas le même que celui de l'aire analogue chez les grands singes, et il est difficile d'être confiant sur les modifications qui ont pris place au cours du passé, tout comme sur leur agencement temporel.

Alors que notre connaissance des fonctions opérées par les aires cérébrales demeure souvent floue dès qu'il s'agit de fonctions centrales et complexes, une incertitude profonde demeure d'une façon générale quant aux caractéristiques du langage encodées de façon spécifique dans notre patrimoine génétique. La fonction de langage est-elle prise en charge par certaines régions cérébrales ou processus dédiés, ou repose-t-elle sur des processus généraux qui interviennent de façon étendue dans notre vie cognitive ? S'il ne fait plus de doute aujourd'hui que le langage met à profit une large palette d'opérations cognitives également utilisées à d'autres fins (planification, mémoire, etc.), la question demeure d'une capacité syntaxique indépendante, centrée pour certains autour de la maîtrise de la récursivité des structures linguistiques (Hauser *et al.* 2002). Pour résumer, l'évolution des structures biologiques du langage échappe encore en bonne partie aux investigations.

4.4.3 Évolution des langues

Si l'évolution des structures biologiques ayant permis l'émergence du langage chez l'homme est encore largement méconnue, et si, d'autre part, il s'avère difficile de situer

chronologiquement l'apparition de la langue des origines, ou de statuer sur l'une des deux hypothèses — monogénétique *vs* polygénétique — du langage humain, les mécanismes par lesquels une langue évolue, se transforme, se fragmente pour donner naissance à d'autres langues qui, à leur tour, se différencient, sont bien connus.

Une langue est un organisme vivant, jamais figé. Elle ne meurt que par la disparition brutale de ses locuteurs, ou par l'intrusion de facteurs politiques ou culturels qui contraignent les locuteurs à ne plus la parler. En dehors de ces facteurs externes, une langue ne meurt pas, elle se transforme. Cette dynamique explique qu'il existe actuellement entre 5 000 à 6 000 langues parlées sur terre. L'imprécision du chiffre est due à la difficulté de statuer entre langues et dialectes² dans des régions du monde encore trop peu documentées linguistiquement.

Ces langues ont en commun un certain nombre de caractéristiques qui les distinguent de tous les autres types de communication, les principales étant, outre l'élaboration de concepts abstraits, la restitution d'expériences non vécues et la projection temporelle :

- l'existence d'une double articulation (cf. Martinet 1991) : la 1^{re} articulation est celle des unités de langage qui ont à la fois une forme et un (ou plusieurs) sens, c'est-à-dire les composants d'un lexique ; la 2^e articulation est celle des plus petites unités de la chaîne parlée ayant une valeur pertinente d'opposition : en français par exemple, la différence entre les sons p, b, t, d ou m est dite pertinente car leur commutation, à l'oral, permet de différencier, du point de vue du sens, des mots comme « part », « barre », « tare », « dard » ou « mare ». Ainsi, la combinaison de quelques sons, relevant de l'arbitraire car n'ayant pas de sens en eux-mêmes, peut donner lieu à quantité de mots signifiants, qui peuvent à leur tour être réagencés dans des phrases ;
- la récursivité : « je sais que tu sais que je sais compter jusqu'à dix », ou bien « le couvercle de la casserole de la cuisine du restaurant du frère de mon ami est transparent » sont des exemples de la faculté récursive du langage humain.

Ces langues ont aussi une histoire qui reflète l'histoire des peuples qui les parlent, leurs spécificités culturelles, leurs migrations, leurs contacts, leurs conflits. Une représentation généalogique des langues du monde est possible lorsque leurs divergences ne datent que de quelques millénaires. Au-delà, les tentatives de reconstruction d'une langue originelle (cf. Ruhlen 1994), basées sur de simples ressemblances formelles, restent jusqu'à présent fallacieuses.

En-deçà, la classification des langues en différentes familles puis en sous-groupes à l'intérieur de chaque famille est envisageable : la « méthode comparative », mise au point dès la fin du XVIII^e siècle (cf. Meillet 1970), permet d'établir la parenté des langues essentiellement sur la base de correspondances phoniques régulières existant entre des mots de différentes langues ayant le même sens ou des sens proches. Cette méthode permet d'écarter les ressemblances dues au hasard³

² La différence entre langue et dialecte étant arbitrairement fixée à $\pm 80\%$ de vocabulaire commun.

³ Par exemple, le mot *mati* en grec moderne ressemble par la forme et par le sens au mot malais *mata*, tous deux signifiant « œil ».

ou celles dues aux contacts de langues, donnant lieu à des emprunts⁴.

Les changements de prononciation dans une langue donnée ne se font pas au hasard ; ils sont réguliers, c'est-à-dire qu'ils n'affectent pas seulement un mot mais des classes de mots définies par des contextes phoniques identiques. Par conséquent, lorsqu'on a défini les conditions, parfois très complexes, d'un changement phonique, on s'attend à ce que ce changement soit récurrent dans tous les mots où les mêmes conditions apparaissent.

Du fait de la régularité des changements dans une langue donnée, il s'ensuit que les correspondances entre les langues parentes seront régulières dans le stock de mots qui sont génétiquement apparentés. Ces correspondances régulières ont les conséquences suivantes :

- elles permettent de démontrer que des langues sont génétiquement apparentées et descendent donc d'un ancêtre commun ;
- elles permettent de reconstruire un stock de mots appartenant à la langue mère, ou « proto-langue », forme reconstruite qui reste cependant toujours hypothétique.

Entre la proto-langue et les langues actuelles, une ou plusieurs langues communes intermédiaires peuvent s'intercaler. Pour définir ces paliers à l'intérieur d'une famille linguistique, il faut établir qu'à un moment donné de leur histoire, certaines langues aujourd'hui distinctes ont opéré ensemble un certain nombre de changements par rapport aux autres langues de la famille : ce sont ces « innovations communes » qui définissent les sous-groupes de langues à l'intérieur d'une famille.

De par sa rigueur, la méthode comparative présente beaucoup d'avantages, et aboutit à donner l'origine d'un groupe de langues ainsi que les séquences de sa diversification en plusieurs sous-groupes. Elle présente néanmoins des lacunes : elle ne donne pas la chronologie de la diffusion ou la date d'apparition d'un sous-groupement particulier. De plus, les sous-groupes linguistiques sont définis selon un mode de peuplement progressif sans tenir compte d'éventuels phénomènes de remplacement linguistique ou de contacts de langues importants. Des facteurs psychologiques peuvent aussi influencer sur l'évolution des langues et provoquer des changements phoniques, sémantiques ou grammaticaux importants : l'analogie, les étymologies populaires, les phénomènes de réanalyse ou d'élargissement du sens d'un mot viennent ainsi contrarier les évolutions supposées régulières.

Cependant, la critique la plus importante à l'encontre d'une évolution des langues en forme d'arbres généalogiques est le constat que les langues n'ont rien d'un objet parfaitement défini, mais qu'elles sont au contraire sujettes à des transformations et à d'innombrables variations liées à leur situation géographique (langues isolées ou en contact avec d'autres) ou à leur contexte social (langue prestigieuse ou langue minorée).

La « théorie des ondes », proposée dès la fin du XIX^e siècle par le linguiste allemand Johannes Schmidt, envisage

⁴ Ainsi, la ressemblance entre des mots anglais et français comme *beef* « bœuf », *pork* « porc », *mutton* « mouton » pour désigner la forme comestible de ces animaux, s'explique par des emprunts de l'anglais (langue germanique) au français (langue romane) à l'époque de la conquête normande, au XI^e siècle, et ces mots viennent en doublet des mots anglais d'origine germanique *cow* « vache/bœuf », *pig* « porc », *sheep* « mouton ».

plutôt un domaine continu où des innovations apparaissent en un point du domaine et s'étendent de proche en proche comme de petites vagues concentriques à la surface de l'eau où l'on a jeté un caillou. Si plusieurs innovations partent du même endroit et si les ondes qui en résultent s'arrêtent sensiblement aux mêmes points, du fait de la somme des innovations, il se créera là une frontière linguistique qui pourra aboutir à l'apparition de deux langues différentes.

Il est vraisemblable que les deux types d'évolution — sous forme d'arbres ou sous forme d'ondes — interagissent ou se succèdent au cours de l'histoire des langues, expliquant leur grande diversité et instabilité.

4.5 Évolution et culture

Qu'est-ce que « la Culture » ? Les membres d'une communauté humaine sont reliés entre eux par un flux continu d'informations dont la très grande majorité n'a d'utilité que localement et temporairement. Le terme de culture se réfère à un sous-ensemble de ces informations qui, pertinentes à une échelle plus large, sont transmises de façon récurrente et sont ainsi partagées par une grande partie de la communauté (Sperber 1996).

4.5.1 Les bases biologiques de la culture : communication et théorie de l'esprit

La transmission efficace d'une information, culturelle ou non, entre deux individus implique une compréhension réciproque des états mentaux de chacun. Par exemple, imaginez que je suis invité chez vous et que vous m'offrez du gâteau. Je le trouve très bon et je cherche à vous le faire savoir en me frottant le ventre après avoir avalé la dernière bouchée. Vous interprétez correctement mon comportement uniquement si vous comprenez que, par ce geste, je souhaite vous informer de quelque chose (Sperber et Wilson 1986). Sinon vous croirez que j'ai mal au ventre. De légers détails dans mon attitude et dans le contexte pourront même vous faire interpréter mon geste soit comme un simple remerciement poli, soit au contraire comme la demande pressante d'une autre part de gâteau.

Cet exemple n'est pas une exception. Tous les événements de communication humaine, y compris la transmission des traits culturels, impliquent l'interprétation fine du comportement d'autrui en termes d'états mentaux (voir Encadré 2). La théorie de l'esprit est donc la capacité cognitive majeure qui en est le fondement (voir Paragraphe 4.2). En l'état actuel des connaissances, ni les primates non humains ni les autres animaux ne semblent avoir une capacité aussi fine à comprendre les états mentaux de leurs congénères (Tomasello *et al.* 2003, 2005). Les flux d'informations qui circulent entre les individus de ces espèces sont donc bien plus faibles que chez l'homme.

4.5.2 Comment la culture évolue-t-elle ?

4.5.2.1 Principe de l'autonomie culturelle

S'il est relativement aisé de décrire l'évolution des traits culturels (voir Encadré 3), il est plus difficile d'en comprendre les mécanismes. La biologie des populations pourrait constituer un guide conceptuel dans cette entreprise. En effet, les traits

culturels constituent, au même titre que les gènes, des déterminants transmissibles du phénotype et les outils classiques de la biologie des populations peuvent donc leur être appliqués. L'évolutionniste Dawkins a choisi d'appeler « mèmes » les éléments culturels transmissibles (Dawkins 1976), donnant ainsi lieu à une nouvelle discipline appelée « mémétique ». D'un point de vue évolutionniste, l'originalité de la culture est de pouvoir se transmettre de façon horizontale, c'est-à-dire d'un individu à un autre non apparenté. Ceci a conduit Dawkins à voir les traits culturels comme des parasites qui peuvent connaître le succès même s'ils sont néfastes à la survie et/ou à la reproduction de leur hôte. Ainsi, d'après lui, le célibat pourrait être un comportement génétiquement néfaste mais transmis efficacement, par les prêtres, aux jeunes garçons qui les observent. Pour caricaturer l'idée de Dawkins, on peut dire que si l'idée de sauter du haut des falaises était séduisante, elle se répandrait comme une traînée de poudre, malgré son caractère mal-adaptatif pour les gènes.

4.5.2.2 Les contraintes psychologiques sont fortes : la culture n'est pas autonome

Mais précisément, et c'est là que la mémétique atteint ses limites, l'idée de sauter du haut des falaises n'est généralement pas séduisante aux esprits humains. Notre esprit n'est pas une table rase sur laquelle n'importe quelle idée peut proliférer. Les traits culturels sont fortement contraints par nos capacités cognitives. Qui veut comprendre pourquoi tel ou tel trait culturel connaît le succès tandis que tel autre est oublié, c'est-à-dire comprendre la culture, doit donc s'intéresser aux détails de la cognition humaine (Sperber 2006, Sperber et Hirschfeld 2004).

4.5.2.3 Apport de la psychologie évolutionniste : la modularité

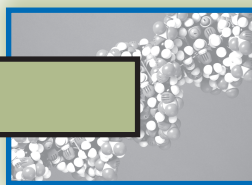
L'étude de la cognition humaine est précisément un domaine dans lequel l'approche évolutionniste a été particulièrement féconde ces quinze dernières années (voir Paragraphe 4.1). Elle a notamment produit un concept essentiel pour comprendre la culture, celui de modularité (voir Encadré 1). Le cerveau est un organe au même titre que le foie ou le cœur. Il remplit plusieurs fonctions spécifiques (prédire des phénomènes physiques, évaluer des grandeurs, choisir des aliments, gérer des relations sociales, etc.) grâce à des modules spécialisés et non pas grâce à un unique calculateur généraliste (Barkow *et al.* 1992, Hirschfeld et Gelman 1994, Pinker 1999).

Traités par des modules cognitifs variés, les divers traits culturels ne relèvent donc pas d'une seule et unique fonction biologique. Tous les domaines cognitifs peuvent être affectés par des échanges d'informations entre congénères. La culture peut influencer aussi bien les préférences alimentaires, que le choix du conjoint, la vie sociale ou l'évitement des prédateurs. Mais ce sont les propriétés du cerveau humain dans chacun de ces domaines qui déterminent la façon dont la culture y évolue.

S'il n'y a donc pas de loi générale de l'évolution culturelle, on peut cependant dégager un grand principe. D'un point de vue évolutionniste, il est raisonnable de supposer que le cerveau s'intéresse plus particulièrement aux informations qui lui permettent de générer un grand nombre de

Encadré 2

L'imitation



Les biologistes, éthologues et psychologues qui étudient l'imitation ne sont pas tous parvenus à se mettre d'accord sur une définition. La plus répandue a été proposée par Tomasello (1999) ; elle s'écarte du sens habituel du mot sur deux points. D'abord, on ne peut parler d'imitation que lorsqu'un animal apprend, en observant un congénère, un comportement qui ne figurait pas auparavant dans son répertoire. Ensuite, l'information acquise en observant l'autre animal doit concerner ce nouveau comportement et lui seul, à l'exclusion d'autres informations concernant l'environnement. Par exemple, si un singe apprend qu'il y a des bananes dans un tiroir, et va donc chercher une banane à cet endroit, après avoir vu un congénère prendre une banane dans le tiroir, il est convenu que l'on ne doit pas parler d'imitation (on parle alors d'*émulation*, ou encore d'*augmentation de la saillance du stimulus* : le congénère a rendu plus faciles à voir les bananes et leur emplacement). Si par contre le singe reproduit exactement le tour de main de son congénère lorsque ce dernier a ouvert le tiroir, on peut alors parler d'imitation.

L'imitation ainsi définie semble reposer sur une capacité psychologique spécifique. La nature de cette capacité est une question controversée. Les neurosciences ont popularisé l'idée selon laquelle une population de neurones dits « miroirs » trouvés chez le macaque, pourrait avoir un lien avec l'imitation (Williams *et al.* 2001). Les neurones dits « miroirs » sont des neurones que l'on trouve dans le cortex prémoteur du macaque et qui sont actifs lorsque l'animal voit des gestes dirigés vers un objet.

Certains neurones miroirs réagissent également lorsque l'animal produit un geste (ce qui est normal dans une zone motrice comme la zone F5 du cortex prémoteur). Parmi ceux-ci, certains sont très sélectifs : les gestes perçus et les gestes exécutés qui font réagir ces neurones sont très similaires. Par exemple, un neurone donné réagira à la fois lorsque

le macaque saisit une cacahuète, et lorsqu'il voit quelqu'un d'autre faire la même chose. Les découvreurs en ont conclu que la fonction de tous les neurones visuo-moteurs de F5 était de produire une sorte d'imitation mentale des gestes que le macaque perçoit (Williams *et al.* 2001) : c'est pourquoi on les a appelé « miroirs », nom très chargé théoriquement, qu'il faut considérer comme une hypothèse.

Aucun lien entre les neurones-miroirs du macaque et les capacités d'imitation de cet animal n'a été mis en évidence. Les neurones dits « miroirs » sont souvent supposés réaliser automatiquement une copie motrice des actions que nous percevons. Cependant, une série d'expériences récentes chez le chimpanzé, le chien et des bébés humains de 14 mois (Buttelman *et al.* 2007, Gergely *et al.* 2002, Range *et al.* 2007) a montré que ces animaux n'imitent pas automatiquement, mais plutôt lorsqu'un raisonnement très fin les convainc que leur modèle a délibérément produit un geste sans y être contraint.

L'intérêt adaptatif de l'imitation ne saute pas aux yeux. Ethologues et psychologues voient souvent l'imitation comme le levier de l'évolution culturelle : en permettant à de petites variations dans les comportements de s'accumuler, l'imitation permettrait à des comportements complexes, et donc possiblement utiles, d'apparaître et de se transmettre. Contre cette théorie, on peut noter que beaucoup de cultures animales, en particulier la nôtre, reposent sur la transmission d'informations concernant l'environnement (Danchin *et al.* 2004), au moins autant que sur la reproduction des comportements des congénères. Par exemple, un groupe d'individus peut apprendre à éviter durablement un point d'eau insalubre, soit en communiquant à ce sujet, soit par observation directe des effets de la consommation d'eau. La transmission culturelle, dans ce cas, ne prend pas la forme de l'imitation.

conclusions, pour un faible coût. Cette préférence pour la « pertinence » nous conduit à porter notre attention, à retenir et à transmettre certaines informations plus que d'autres. Par exemple, les informations qui tombent précisément dans le domaine d'un module cognitif sont particulièrement attractives parce que le cerveau « sait bien » les manipuler. De la même façon, les connaissances dont l'utilité est fréquemment rappelée (par exemple les techniques de chasse) sont plus pertinentes et donc plus attractives que celles dont l'utilité est rarement visible.

4.5.3 Exemple : cognition numérique et notation des nombres (voir Dehaene 1997)

Notre cerveau, comme celui de nombreux animaux, est capable d'évaluer et d'effectuer des opérations sur les quantités. Cette capacité mathématique, produite par l'évolution, n'est pas numérique mais analogique. Elle nous permet d'évaluer

les quantités de façon grossière, avec une erreur relative d'autant plus importante que les quantités en jeu sont élevées. Par exemple, décider rapidement si un tas de 40 billes est plus gros qu'un tas de 39 billes est plus difficile que de comparer des tas de 4 et 3 billes. Et les propriétés fines de cette capacité ont un effet déterminant sur l'évolution du domaine culturel que constituent les mathématiques et notamment sur la manière dont nous notons symboliquement les nombres. Notre système analogique d'évaluation des quantités peut mesurer immédiatement et sans erreur le cardinal d'une collection de 1, 2 ou 3 objets. Au-delà, l'évaluation n'est plus fiable à 100 %. Et il est fort possible que cette particularité explique le fait que, dans de très nombreux systèmes de notation numériques, les nombres jusqu'à 3 soient indiqués par de simples barres, alors que des symboles plus complexes soient utilisés pour les chiffres supérieurs (c'est le cas par exemple pour les chiffres romains, chinois, indiens,

Encadré 3

Approches phylogénétiques de l'évolution culturelle : exemple des systèmes de parenté

Des approches basées sur la phylogénie permettent aujourd'hui de retracer l'histoire des changements culturels dans les sociétés humaines (Mace et Holden 2005). Elles permettent de mieux comprendre comment la culture évolue.

Par exemple, Holden et Mace (2003) ont montré que, chez les peuples Bantous, les transitions culturelles de l'horticulture (un système agricole simple) vers l'élevage se sont fréquemment accompagnées d'une transition d'un système de parenté matrilineaire vers un système patrilineaire. Autrement dit et pour simplifier, les horticulteurs ont tendance à transmettre leurs terres cultivables à leurs filles et aux enfants de leurs filles, tandis que les éleveurs ont tendance

à transmettre leurs troupeaux à leurs fils et aux enfants de leurs fils.

Les mêmes auteurs suggèrent une interprétation de cette observation. Ils ont pu mesurer, dans deux sociétés africaines, que la possession d'un large troupeau de bétail a un impact plus important sur la fertilité d'un homme que sur celle d'une femme, ce qui n'est pas le cas des terres cultivables (Holden *et al.* 2003). D'un point de vue évolutif, en termes de gestion des ressources au sein de la famille (voir Paragraphe 3.1), il est donc adaptatif pour les éleveurs, mais pas pour les horticulteurs, de transmettre systématiquement leurs biens à leurs fils.

cunéiformes, et même aussi dans une certaine mesure pour les chiffres arabes dont les trois premiers sont des déformations manuscrites de barres verticales ou horizontales). Dans le domaine mathématique comme dans les autres (représentations des êtres animés, physique intuitive, évitement des maladies, etc.), ce sont nos capacités cognitives évoluées qui influencent l'évolution de la culture.

4.6 L'origine des guerres

Les individus sont en compétition pour la reproduction. Tout trait permettant de se reproduire plus que son voisin est favorisé et se répand dans la population par sélection naturelle. Dans le monde animal, cette compétition génère donc de multiples conflits, par exemple des conflits mâles-mâles pour l'accès aux femelles, mais aussi mâles-femelles lorsque l'intérêt reproductif de chaque sexe ne coïncide pas. L'homme, lui, a évidemment des spécificités culturelles qu'il faut nécessairement prendre en compte. La guerre est un type d'affrontement violent entre les hommes. Peut-elle se comprendre dans le cadre des conflits pour la reproduction ?

La recherche de sociétés pacifiques a toujours tourné à l'échec, et les progrès de l'ethnographie et de l'anthropologie ont bien établi que les guerres sont présentes, à des degrés divers, dans toutes les sociétés traditionnelles connues (Haas 1990, Knauff 1987, Wrangham et Peterson 1996). L'exemple des guerres chez les Yanomami (ethnie du sud du Venezuela) est illustratif. Des conflits fréquents existent entre les différents villages et des raids sont régulièrement menés pour venger, par exemple, un meurtre précédent. Le niveau de violence est ici un des plus forts que l'on connaisse : 40 % des hommes adultes ont participé à un meurtre, et 75 % des personnes ayant au moins 40 ans ont perdu un proche (père, mère, frère, sœur ou enfant) par mort violente (Chagnon 1988). Deux motivations fortes expliquent ces violences : le statut social et les femmes. Peu de raids ont pour but direct l'enlèvement de

femmes. Par contre, les participants aux meurtres accèdent à un statut particulier (*unokai*), qui se traduit socialement par un plus grand nombre de femmes. Ainsi les hommes *unokais* ont plus de femmes, et donc plus d'enfants, que les hommes n'ayant jamais tué, pour toutes les catégories d'âge (Chagnon 1988, Lizot 1976). Le lien entre l'enlèvement des femmes et la guerre semble avoir une origine lointaine : on en trouve des indications historiques dès le 4^e millénaire avant notre ère, en Mésopotamie (Bottéro 1995). La Bible est pleine d'allusions à ce genre de situation (Deutéronome, 20:12-14, 21:11-14, Chroniques 2, 29:9) ; les anthropologues du XIX^e siècle signalent ce lien chez les indiens Caraïbes par exemple, mais aussi chez les aborigènes d'Australie, à Bali (Lubbock 2005).

La guerre chez les chimpanzés a aussi le même but ultime, car les femelles d'un groupe affaibli et décimé par le groupe voisin partent rejoindre le groupe dominant. Évidemment, la comparaison a des limites, du moins par le fait que nous sommes les seuls à avoir inventé les armes, mais étant donné la proximité évolutive de ces deux espèces, il pourrait bien s'agir d'une homologie : la guerre chez chacune de ces deux espèces aurait évolué à partir d'un même état, présent chez l'ancêtre commun d'il y a quelques millions d'années (Manson *et al.* 1991). Dans les deux cas c'est une affaire de mâles, dans un but reproductif.

Les guerres modernes sont des états très dérivés de ces guerres primitives, et ne peuvent pas s'expliquer aussi directement, du fait par exemple de structures internes de contraintes (conscription, etc.) et de l'importance des enjeux matériels, qui n'ont aucun équivalent dans les sociétés non-hiérarchisées et dans aucune espèce animale.

4.7 Évolution de la religion

Dans beaucoup de groupes humains, on observe que des pratiques sans efficacité réelle sont adoptées sur la base de certaines croyances, que l'autorité de la tradition, plus que le

raisonnement ou l'expérience individuels, a installées et qui peuvent être jugées absurdes ou fausses dans les autres groupes, mais très rarement dans le groupe concerné. On parle souvent, assez maladroitement, de « religion » pour désigner, dans un groupe donné, l'ensemble de ces croyances et ces pratiques. On ne doit cependant pas confondre les croyances et les pratiques religieuses avec les institutions, comme les Églises, qui ont la charge exclusive de certaines pratiques et de certaines croyances.

Parmi les évolutionnistes, il y a deux écoles pour expliquer les comportements et les croyances de ce genre. Dans la première, on trouve tous ceux qui pensent que la sélection naturelle a directement contribué à l'apparition des religions, parce que quelque chose dans ces dernières augmente la valeur sélective des individus qui les pratiquent, ou des groupes qui les promeuvent. Dans la deuxième, on trouve les auteurs qui pensent que les religions doivent leur succès à certaines propriétés du cerveau humain, qui sont des adaptations produites par la sélection naturelle et qui accroissent la valeur sélective des humains qui possèdent ces traits et ces cerveaux, mais que la religion n'a rien à voir avec cet accroissement : les religions sont simplement bien conçues pour exploiter notre vie mentale.

4.7.1 La religion comme adaptation

À première vue, un comportement religieux n'a aucune valeur adaptative : les pratiques n'ont pas l'efficacité que le croyant leur prête et les croyances sont, au mieux, difficiles à spécifier ou bien vraies par coïncidence. Il n'est cependant pas si rare, même pour des croyants, d'expliquer une croyance ou une pratique religieuse par les bénéfices qu'elle présente du point de vue biologique. On entend ainsi souvent dire que le tabou du porc dans l'Islam, le Judaïsme et l'ancienne Égypte s'est répandu parce qu'il préservait les pratiquants de maladies véhiculées par la viande de porc mal cuite (par exemple, la contamination par le vers solitaire *Taenia solium* ou la trichine *Trichinella spiralis*). La plupart des animaux domestiques étant vecteurs de parasitoses, il n'apparaît pas évident que l'interdiction de l'un d'entre eux représente un avantage. Plus généralement, les interdits alimentaires ne sont actuellement pas considérés comme procurant des avantages directs à ceux qui les suivent, bien qu'une réfutation quantifiée reste à faire (Grivetti 2000).

Selon certains (Bulbulia 2004), le coût de l'observance religieuse est précisément ce qui en fait un signal très fiable (parce que très coûteux, et donc difficile à feindre — Zahavi 1977) du fait que l'individu est disposé à se plier à des règles strictes et à mettre ses efforts et ses biens au service de la communauté. D'après Irons (2001), la pratique religieuse constitue un signal, difficile à contrefaire, de la propension du pratiquant à se conformer à des règles strictes même sans bénéfice direct. Ainsi, parmi les hommes des kibboutz, la fréquentation de la synagogue est corrélée avec les comportements coopératifs (Sosis et Alcorta 2003). La marque de solidarité intragroupe que constitue la pratique publique des pratiques religieuses contribue ainsi à l'union et la consolidation du groupe, et est importante dans un contexte de compétition entre groupes (Sosis et Bressler 2003).

Une deuxième théorie adaptationniste (Wilson 2002) tient que les religions doivent leur existence à un processus de sélection de groupe (Sober et Wilson 1999). Les religions

promouvraient la coopération et l'entraide, mais seulement à l'intérieur d'un groupe donné, et les meilleures d'entre elles y parviendraient si bien qu'elles créeraient d'importantes différences de valeur sélective entre leur groupe et les autres. Pascal Boyer (2004) note que pour être crédibles, les théories qui font dériver les religions d'un processus de sélection de groupe supposent deux hypothèses non triviales : la première, que les populations sélectionnées soient suffisamment isolées génétiquement et la seconde, que les croyances et pratiques religieuses assurent une forte cohésion sociale. Le débat actuel, entre les partisans de la sélection de groupe et les autres, porte essentiellement sur le second point, le premier étant difficile à trancher en l'état actuel de nos connaissances.

4.7.2 La religion comme parasite mental

Les anthropologues cognitifs ont montré que les gens envisageaient les dieux et les esprits d'une manière bien plus naturelle que ne le laisse penser la théologie officielle (Barrett et Keil 1996). Ainsi, alors que le Dieu chrétien est omniscient, les chrétiens pensent tout de même qu'il est utile de prier pour parler à Dieu. Les croyances en des esprits surnaturels, telles que relatées par les ethnologues, nous semblent très exotiques. Elles le sont beaucoup moins pour les membres des sociétés étudiées : les esprits pensent comme les humains, ils ont des émotions, on peut négocier avec eux, etc. Où vivent-ils ? Comment nous voient-ils ? À la différence des ethnologues ou des théologiens professionnels, ce ne sont pas des questions que se posent les gens.

Dans le noir, nous avons tendance à interpréter n'importe quel bruit non identifié comme étant produit par un agent intentionnel. Les psychologues pensent que les humains sont équipés d'un système de détection des agents intentionnels qui se déclenche très facilement : dans l'environnement dangereux de nos ancêtres, mieux vaut voir un prédateur ou un ennemi là où il n'y a personne que s'endormir paisiblement et ne jamais se réveiller. C'est l'existence de ce système qui explique que nous trouvions naturelles des idées comme celle de fantômes ou d'êtres invisibles qui nous observent (Guthrie 1993). Elles nous semblent d'autant plus crédibles que notre cerveau nous indique qu'il y a un agent là où il n'y a en réalité personne. De la même façon que notre système de détection des visages fait que nous voyons des visages dans les nuages, notre système de détection des intentions fait que nous interprétons nombre de phénomènes naturels, par exemple le tonnerre, comme le résultat d'une action intentionnelle d'un agent invisible. D'autres types de croyances, comme les rituels, se transmettent aisément parce qu'elles mobilisent les mêmes modules cognitifs (par exemple la théorie de l'esprit) que les croyances non religieuses (Boyer 2001).

La vision humaine du malheur explique le succès culturel de la sorcellerie, c'est-à-dire l'idée selon laquelle nos malheurs sont causés de manière surnaturelle par quelqu'un qui cherche à nous nuire pour son profit (perspective qui n'a rien d'absurde dans une espèce aussi sociale que la nôtre). Lorsqu'une maison s'effondrait chez les Zandés (peuple d'Afrique Centrale), ceux-ci reconnaissaient l'action des termites, mais ils ne pouvaient s'empêcher de se demander pourquoi celles-ci s'étaient attaquées à cette maison-là, à ce moment-là (Evans-Pritchard 1937). Cette question appelait

une réponse en termes d'agent humain. S'il existe dans une société, comme chez les Zandés, des croyances à propos de personnes ayant des pouvoirs de sorcellerie, celles-ci seront mobilisées dans des cas similaires. Là encore, les gens ne cherchent pas à savoir comment fonctionnent les pouvoirs occultes du sorcier, seule compte l'identité de celui-ci afin de réajuster ses relations sociales en conséquence.

Beaucoup de chercheurs s'accordent à reconnaître que les théories adaptationnistes de la religion expliquent mieux les pratiques religieuses que les croyances, tandis que les théories non adaptationnistes conviennent mieux pour expliquer leurs aspects les plus cognitifs — par exemple la façon dont l'esprit peut concevoir des êtres surnaturels. Pour le moment, aucune théorie ne parvient à expliquer tous les aspects des comportements religieux à la satisfaction générale.

4.8 Comment la culture influence la diversité génétique de l'homme

La culture a sur la diversité génétique de notre espèce plusieurs implications. D'une part, chaque groupe ethnique humain tend à se définir comme différent des groupes voisins à l'aide de traits culturels qui définissent des frontières plus ou moins perméables aux flux de gènes selon le niveau d'endogamie du groupe. D'autre part, la transmission verticale de traits culturels peut avoir des conséquences sur la variabilité génétique.

4.8.1 Les barrières culturelles

4.8.1.1 La langue

Les travaux de Cavalli-Sforza (Cavalli-Sforza *et al.* 1989) ont été pionniers pour démontrer l'importance de ce trait culturel dans les différences entre groupes humains. En général, les distances génétiques entre groupes humains suivent les différences linguistiques : deux groupes qui parlent des langues de familles linguistiques différentes sont en général plus différents génétiquement entre eux que deux groupes qui parlent des langues de la même famille. Ces différences génétiques reflètent la limitation des échanges des conjoints. Moins deux groupes échangent de conjoints, moins ils se ressemblent génétiquement. Bien sûr, une partie de ces résultats s'explique simplement par la géographie : plus deux groupes humains sont proches géographiquement, plus ils échangent des conjoints et plus ils communiquent et parlent donc des langues similaires. Le mariage entre un Inuit et un aborigène d'Australie est moins probable qu'entre un Espagnol et un Français. Ainsi les distances génétiques sont proportionnelles aux distances géographiques (selon une relation logarithmique décrite dans le modèle d'isolement par la distance de Malécot, Malécot 1975). Mais il existe des différences génétiques entre groupes de langues différentes qui sont plus fortes que celles attendues d'après la géographie : on parle alors de barrière linguistique.

4.8.1.2 La religion

La religion peut aussi créer des barrières génétiques. Plusieurs exemples sont bien documentés comme la barrière qui sépare le Sud (Catholique) du Nord (Protestant) des Pays-Bas. Cette barrière, que l'on peut considérer comme culturelle,

s'est traduite en une barrière reproductive, les mariages mixtes étant socialement découragés. Reflet de cette situation, la fréquence des différents patronymes néerlandais est, de nos jours, différente des deux côtés de cette barrière (Manni *et al.* 2005). Il est intéressant de constater que d'autres aspects de la culture néerlandaise n'ont pas été affectés : d'un point de vue linguistique, on retrouve une parfaite continuité entre les dialectes de deux zones.

4.8.1.3 Les pratiques matrimoniales

Les échanges entre groupes sont souvent différents pour les femmes et pour les hommes. Or les études récentes de génétique démontrent que ce choix culturel a un fort impact sur les différences génétiques entre groupes, dépendant des régimes matrimoniaux. Les distances génétiques entre populations humaines ont été comparées avec deux marqueurs génétiques : l'ADN mitochondrial qui est transmis par les mères et qui raconte l'histoire maternelle de notre espèce et le chromosome Y qui est transmis de père en fils (Seielstad *et al.* 1998). Or les résultats démontrent que les distances génétiques entre les populations humaines sont beaucoup plus élevées avec les données du chromosome Y qu'avec l'ADN mitochondrial. Ce résultat peut s'expliquer simplement : dans le système patrilocal, qui est le plus courant, les femmes, après leur mariage, vont s'installer dans le village de leur époux, où elles auront des descendants. Au fil des générations, ces petites migrations de proche en proche s'accumulent et font que les populations humaines se ressemblent plus pour l'ADN mitochondrial que pour le chromosome Y. Pour démontrer l'importance des pratiques culturelles dans ces différences entre chromosome Y et ADN mitochondrial, les auteurs ont comparé des sociétés matrilocales et patrilocales (Oota *et al.* 2001). Dans les sociétés matrilocales, où ce sont les hommes qui migrent entre populations, on trouve moins de différences génétiques avec le chromosome Y qu'avec l'ADN mitochondrial, ce qui indique que les gènes des hommes se déplacent plus que ceux des femmes. Ces différences de comportement « sexe-spécifiques » se retrouvent dans le système des castes en Inde : il n'y a pas de différences génétiques entre les castes à partir de l'ADN mitochondrial, alors que l'on retrouve quelques différences avec le chromosome Y (essentiellement entre castes élevées et les autres). Ainsi, les femmes ont plus migré socialement que les hommes (Bamshad *et al.* 1998).

4.8.1.4 L'organisation sociale

En Asie Centrale, les groupes ethniques traditionnellement éleveurs nomades ont une organisation sociale bien particulière, appelée patrilineaire. Chaque individu appartient au lignage de son père. Les lignages sont regroupés en clans et les clans en tribus. Tous les membres d'un de ces groupes de filiation déclarent avoir un ancêtre commun par voie paternelle : un ancêtre récent pour le lignage, un plus éloigné pour le clan et encore plus lointain, celui de la tribu. À partir du polymorphisme du chromosome Y, l'apparentement paternel des individus d'un même groupe a été calculé, et il a été établi que les ancêtres des lignages et des clans ont aussi une réalité biologique, mais pas ceux des tribus. Ainsi les tribus seraient un agglomérat de clans non apparentés biologiquement (Chaix *et al.* 2004).

Dans un second temps, la diversité génétique de ces populations a été estimée : pour le chromosome Y, il existe une forte réduction de la diversité à l'intérieur des populations et une forte différenciation entre populations (Chaix *et al.* 2007). En cela, elle mime des effets fondateurs, mais ne touche que le chromosome Y. En utilisant conjointement des marqueurs autosomaux et du chromosome X, il a été montré que la réduction de diversité intrapopulation et l'augmentation des différences entre populations pour les hommes est due à l'action conjointe de la patrilocalité et de l'organisation sociale patrilinéaire (Ségurel *et al.* 2008). Non seulement les hommes ne migrent pas d'une population à une autre, mais en plus les hommes d'un même lignage et clan tendent à vivre dans la même population. La connaissance généalogique se juxtapose donc à une localisation géographique.

Pour ce qui est des femmes, ces sociétés sont décrites comme pratiquant l'exogamie au niveau du clan, mais l'endogamie au niveau de la tribu : la règle des échanges matrimoniaux est de se marier avec une femme à l'extérieur de son clan, mais dans la même tribu. On s'attendrait donc à trouver des différences génétiques entre tribus. Ce n'est pas le cas, les distances génétiques mesurées par l'ADN mitochondrial entre tribus, et même entre groupes ethniques éleveurs nomades, sont quasi nulles (Chaix *et al.* 2007). Ainsi, les femmes migrent entre groupes ethniques.

Cette organisation sociale très asymétrique entre hommes et femmes est à opposer à celle des agriculteurs voisins, où l'on a tendance à se marier au sein de même population (endogamie) et où les individus se définissent à la fois par leurs lignées paternelle et maternelle. Cette organisation bilinéaire endogame permet alors l'accumulation de différences génétiques entre populations, tant pour l'ADN mitochondrial que pour le chromosome Y. Cependant, comme ces populations sont également patrilocales (les femmes migrent entre populations), les distances génétiques mesurées avec le chromosome Y sont plus fortes que celles mesurées avec l'ADN mitochondrial.

D'autres facteurs peuvent être impliqués dans ces différences de diversité sexe-spécifique en réduisant l'effectif efficace des hommes : la mortalité plus forte des hommes due aux guerres (Heider 1997), et plus généralement la forte variance du succès reproducteur des hommes.

4.8.2 La transmission culturelle verticale

4.8.2.1 Transmission des comportements démographiques

Ainsi des traits culturels accentuent des différences génétiques entre populations. Pour que ces différences culturelles laissent une trace dans la diversité génétique, il faut que celles-ci soient transmises d'une génération à la suivante. Si pour certains traits cette transmission est assez évidente — on parle la langue de ses parents, on appartient au groupe de filiation de son père, on pratique la religion de ses parents — nous avons pu mettre en évidence la transmission culturelle de comportements plus inattendus. Une étude démographique sur la population de l'est du Québec montre que certains comportements démographiques sont transmis d'une génération à la suivante. Ce phénomène a été évalué en mesurant le nombre d'enfants « utile » de la population, que l'on définit par le nombre d'enfants qui vont se reproduire dans cette population. Ce nombre est corrélé d'une génération à la suivante.

Autrement dit, il y a des familles qui ont un grand nombre d'enfants utiles qui eux-mêmes auront un grand nombre d'enfants utiles et cela sur plusieurs générations, alors que d'autres familles ont un faible nombre d'enfants utiles qui eux-mêmes en auront un faible nombre. Cette ressemblance entre générations, des comportements démographiques, entraîne un changement rapide des fréquences géniques à l'intérieur des populations (l'effectif efficace est divisé dans certains cas par 20) et augmente la différenciation entre populations (Heyer *et al.* 2005). Au Québec, le nombre total d'enfants d'une famille n'est pas corrélé d'une génération à la suivante, ce n'est que le nombre utile qui l'est (enfants qui se reproduisent dans la population). La différence entre les deux est due à la migration : dans certaines familles, tous les enfants s'établissent dans la population alors que dans d'autres, un grand nombre d'entre eux émigrent, réduisant ainsi le nombre d'enfants utiles de la famille (Austerlitz et Heyer 1998). Dans une population du Jura, on retrouve cette corrélation du nombre d'enfants utiles du fait de l'accès aux terres : les familles qui ont une propriété peuvent établir dans la population un nombre d'enfants utiles plus élevé que les familles sans terre. Cette dualité entraîne la formation d'un noyau stable entouré d'une frange mobile (Heyer 1993).

Des travaux théoriques poussés ont permis de mettre au point un test statistique basé sur la coalescence pour mesurer ce phénomène dans les populations, à partir des données génétiques lorsque les données démographiques sont insuffisantes. Une première étude montre que cette transmission des comportements reproducteurs est fréquente et qu'elle est plus forte dans les populations de chasseurs-cueilleurs que dans les populations d'agriculteurs (Blum *et al.* 2006).

4.8.2.2 Transmission du mode de vie

Les pratiques culturelles peuvent modifier les caractéristiques de l'environnement et de ce fait induire des pressions de sélection nouvelles. On s'attend à trouver, entre des populations qui ont des pratiques différentes, des différences pour les gènes impliqués dans l'adaptation à ces environnements. Ces différentes pratiques culturelles ne laisseront des traces génétiques que si ces pratiques sont transmises pendant un nombre assez grand de générations. Les exemples les mieux documentés sont ceux liés à l'alimentation (Paragraphe 2.1.2 et 5.3) ou ceux liés à la résistance aux pathogènes.

5

LES APPLICATIONS NOUVELLES DE LA BIOLOGIE ÉVOLUTIVE HUMAINE À D'AUTRES DISCIPLINES

5.1 Médecine évolutive

Il est étonnant de constater que notre corps n'est pas parfait : par exemple il se laisse attaquer de temps en temps par des pathogènes, il vieillit, etc. Cela provient du fait que ce qui a été optimisé n'est pas la perfection du corps, mais la valeur sélective. Ainsi, la valeur des autres traits est le résultat de différents compromis résultant de l'optimisation de la valeur sélective (voir Chapitre 10).

Le but de la médecine est essentiellement d'augmenter la survie et le confort des individus en toutes circonstances. En ce sens, la médecine change les conditions de sélection. Ce sera toujours la valeur sélective qui sera optimisée, mais dans un contexte que la médecine altère. La compréhension des phénomènes évolutifs, et particulièrement des adaptations, est donc primordiale pour permettre à la médecine d'avancer dans ses objectifs (Nesse et Williams 1994, Williams et Nesse 1991). Voici deux exemples.

5.1.1 Les symptômes d'une attaque par un pathogène

Devant un symptôme d'attaque par un agent pathogène, la première question est de savoir s'il s'agit d'un effet de l'agent pathogène pour son propre avantage, ou d'une réponse adaptative de l'organisme (Ewald 1980). Un chien ayant contracté le virus de la rage salivaire, sa capacité à déglutir diminue et il développe une forte agressivité : ces comportements sont des « manipulations » organisées par le virus pour favoriser sa propre transmission, car le virus, très concentré dans la salive, sera inévitablement injecté dans le système circulatoire d'un autre hôte par une morsure. C'est ainsi que le virus se transmet et survit et, à chaque génération, les virus les plus doués dans la manipulation du comportement de leur hôte sont avantagés par la sélection naturelle.

La fièvre est un symptôme d'attaque par un pathogène : est-elle une manipulation de l'organisme ou une adaptation contre le pathogène ? Le virus du rhume a été inoculé par pulvérisation nasale à des volontaires ; la moitié d'entre eux ont pris de l'aspirine, l'autre un placebo. La guérison a été plus tardive pour les personnes ayant pris de l'aspirine (Graham *et al.* 1990). Grâce à ce genre d'expériences, et à bien d'autres, on sait que la fièvre est une réponse adaptative de l'organisme, parmi d'autres réponses possibles pour lutter contre un pathogène. Faire baisser artificiellement la température, par exemple en prenant de l'aspirine, revient à diminuer les défenses naturelles de l'organisme. La fièvre est une réponse adaptative assez finement orchestrée : un rat infecté par une certaine bactérie va naturellement voir sa température augmenter de 2 °C, et cette augmentation précise de 2 °C sera maintenue quelles que soient les fluctuations extérieures de température, tant que le parasite reste présent. Une montée de température, une fièvre, en réponse à une infection, est une réponse commune chez les vertébrés, y compris les reptiles, amphibiens et poissons, de même que chez les arthropodes (Kluger 1979) ; elle est sans doute présente chez tous les organismes capables de réguler leur température corporelle (Boorstein et Ewald 1987, Kluger *et al.* 1996).

Faut-il donc arrêter de traiter la fièvre ? Il y a des situations où le traitement de la fièvre est envisageable. Si l'agent pathogène est maîtrisé et éliminé par un autre moyen (un antibiotique, par exemple, dans le cas d'une attaque bactérienne), la fièvre est alors superflue. Bien sûr, elle peut se déclarer à la suite d'un faux signal. Le système a été réglé, par sélection naturelle, de façon à être sûr qu'il se déclenche dans le cas d'une véritable attaque par un pathogène. Il est alors logique que ce système de sécurité soit réglé à un niveau assez sensible, d'où nécessairement l'apparition de fausses alarmes. Toutes les fièvres n'indiquent donc pas toujours une attaque par un pathogène. En outre, la fièvre est une forme de défense coûteuse, qui mobilise et augmente le métabolisme

pour maintenir une thermorégulation à un niveau supérieur. D'une façon générale, on peut s'attendre à ce que les pathogènes évoluent, par exemple en s'adaptant à une hausse de température, ou en trouvant un moyen de ne pas la déclencher. Un jour sans doute, le savoir médical sera assez fin pour prescrire le maintien de la fièvre, sa suppression ou son déclenchement, selon le type de pathogène (Ewald 1980).

La fièvre n'est évidemment pas la seule solution adaptative en réponse à une infection (le système immunitaire, par exemple, peut aussi intervenir), et les réponses varient selon le pathogène et son mode d'action. L'analyse globale des symptômes et des traitements à préconiser est du ressort du médecin. Dans ce cadre, il est primordial d'avoir une connaissance précise des symptômes relevant de la manipulation du pathogène et de ceux indiquant une réponse adaptative ; s'il n'y a généralement rien à perdre à s'attaquer aux premiers, il y a tout à gagner à ne pas entraver les autres (Nesse et Williams 1994).

5.1.2 Les nausées de la femme enceinte

Sensation de dégoût insurmontable, la nausée est une manifestation de détection de substances toxiques, le vomissement permettant de les expulser rapidement, et le phénomène de mémorisation associé à la nausée évite de renouveler leur ingestion. La complexité et la coordination de ces manifestations, leur déclenchement dans des conditions spécifiques et les avantages évidents qu'ils procurent, tout suggère que les vomissements et les nausées sont des traits adaptatifs, ayant donc évolué par sélection naturelle. Dans le cas de la femme enceinte, les nausées et les vomissements se déclenchent dans le cas d'aliments n'ayant pas d'effet particulier lorsqu'ils sont consommés par d'autres individus (Flaxman et Sherman 2000). En fait, nausées et vomissement se déclenchent généralement avant la prise alimentaire. On a donc affaire à des manifestations spécifiques, concernant plus de 60 % des femmes enceintes, ce qui demande une explication particulière. Mais s'agit-il d'un effet secondaire provoqué par un changement physiologique lié à la grossesse ? Ou bien s'agit-il de l'expression d'une adaptation ?

Des changements hormonaux considérables marquent le début de la gestation, certaines hormones atteignant des concentrations très élevées, comme pour la gonadotrophine chorionique. Cela pourrait expliquer les nausées, mais ce ne serait alors qu'une cause proximale ; il resterait à comprendre pourquoi il en est ainsi, et pourquoi d'autres productions d'hormones, chez l'homme ou la femme, ne provoquent pas de nausées. D'ailleurs, il se pourrait que les nausées n'existent pas chez les femelles de primates en gestation, qui ont aussi des taux d'hormones élevés : ce n'est donc pas là une bonne piste pour une explication des nausées dans l'espèce humaine.

Les nausées se manifestent essentiellement au moment de la formation des organes dans l'embryon, au cours des trois premiers mois de la grossesse (Profet 1992). Si les nausées correspondent à une adaptation, les aversions alimentaires qui lui sont associées devraient être, d'une façon ou d'une autre, avantageuses. Les aversions de la femme enceinte font partie d'un syndrome alimentaire large, caractérisé par un odorat plus aigu et une multiplication des papilles gustatives. D'après des études de plusieurs équipes, les aversions les plus fortes et les plus constantes, dans

l'ensemble des populations étudiées, sont celles liées à la viande (Fessler 2002, Flaxman et Sherman 2000, 2008). Le coût métabolique lié à l'évitement de la viande n'est certainement pas très fort, la demande énergétique de l'embryon étant assez modeste durant les trois premiers mois. Mais quel pourrait être l'avantage à un tel évitement ? La réponse est simple : éviter les parasites. On sait que la femme enceinte est immunodéprimée, plus sensible donc aux attaques d'agents pathogènes. Sur le plan du comportement alimentaire, il s'agit ainsi d'éviter les aliments contenant trop de parasites. Toutes les études comparatives et interculturelles sont formelles : la viande est l'aliment le plus susceptible de contenir des agents pathogènes (Flaxman et Sherman 2008).

Les changements prophylactiques récents, du moins dans les sociétés occidentales, ont entraîné une forte diminution des pathogènes dans les viandes commerciales : on pourrait donc considérer que les nausées ne représentent plus une adaptation ; leur suppression aurait pour but d'augmenter le confort de la femme gestante. Dans les sociétés occidentales cependant, récemment encore, une corrélation positive a été établie entre la présence de nausées et la diminution de fausses-couches (Ronald *et al.* 1989), de même qu'il existe une corrélation négative entre l'intensité des nausées et le poids de l'enfant à la naissance (Zhou *et al.* 1999). Lorsque les nausées sont sévères, les risques de naissance d'enfants présentant des anomalies sont réduits (Czeizel *et al.* 2006). D'où il ressort que les nausées comme protection contre les agents pathogènes sont encore une chose effective, ou bien qu'entrent en jeu d'autres phénomènes adaptatifs, non encore identifiés.

5.2 Psychiatrie évolutive

Les maladies mentales sont fréquentes⁵, héréditaires⁶ et coûteuses pour le succès reproducteur⁷. On s'attendrait donc à ce que la sélection naturelle élimine rapidement les gènes qui en sont la cause. Toutefois, les scientifiques prétendent que certains de ces troubles existaient déjà dans le monde gréco-romain ; il est possible qu'ils aient même déjà frappé nos ancêtres les plus éloignés (Jeste *et al.* 1985). Pour expliquer cette persistance énigmatique, les psychiatres darwiniens ont proposé quelques explications évolutives.

Une des explications les plus populaires de la psychiatrie évolutive est que certains troubles mentaux sont le résultat d'une disparité entre notre environnement actuel et l'environnement dans lequel nous avons évolué le plus longtemps (appelé « environnement de l'adaptation évolutive ») (voir par exemple Stevens et Price 1996). Les excès nutritionnels, par exemple, étaient probablement très fonctionnels dans le monde de nos ancêtres, marqué par les famines. À présent, l'accès illimité aux aliments riches en calories, ainsi que les excès des idéaux esthétiques, ont conduit à des

troubles nutritionnels dangereux (comme la boulimie et l'anorexie).

D'autres troubles mentaux ont sans doute toujours été adaptatifs, et le sont probablement encore dans notre environnement actuel (Nesse 2005). Par exemple, les femmes qui souffrent de dépression post-partum peuvent ainsi signaler un manque de soutien paternel ou social, et par là solliciter un plus grand investissement de leur entourage durant la période critique qui suit la naissance (Hagen 1999). Des troubles de ce type nous rappellent simplement que nous n'avons pas évolué dans le but d'être heureux, sains ou honnêtes, mais que l'évolution tend à maximiser la valeur sélective des individus, par exemple en augmentant le nombre de descendants ou leurs chances de survie.

Troisièmement, certaines maladies mentales sont considérées comme le résultat d'un compromis. Ainsi, la schizophrénie serait le prix que nous payons pour les avantages liés à notre créativité (Horrobin 2001, Nettle et Clegg 2006), à la complexité de notre cognition sociale (Burns 2004) ou à la structure asymétrique de notre cerveau (Crow 1997).

Enfin, une dernière théorie avance que les troubles mentaux (graves) sont de vraies dysfonctions qui reflètent le très grand nombre de cibles mutationnelles possibles du cerveau humain (Keller et Miller 2006). Puisque chacune des mutations qui contribuent au développement des troubles mentaux a en général très peu d'effet sur le succès reproducteur, elles sont difficilement éliminées.

En plus de la volonté d'expliquer l'évolution des différents troubles mentaux, la psychiatrie évolutive vise à fournir un cadre théorique qui intègre la gamme actuelle des disciplines psychiatriques telles que la psychanalyse, la psychiatrie moléculaire et la psychothérapie cognitive comportementale (McGuire et Troisi 1998). Dans ce but, les psychiatres évolutifs ont proposé une conception des troubles mentaux basée sur la théorie évolutive (un échec des mécanismes internes à remplir leurs fonctions définies par la sélection naturelle, Wakefield 1999), et également des taxonomies des maladies inspirées par la théorie de l'évolution. Il est clair, par exemple, que les émotions telles que l'anxiété et l'affliction ont été construites par la sélection naturelle pour faire face à certaines situations de l'environnement social. Dans ce cadre, il n'est pas possible de juger de l'anormalité d'une émotion indépendamment du contexte et des événements sociaux qui l'ont précédée. Cependant, les classifications psychiatriques actuelles, comme le *Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders* (APA 1994), ne les prennent pas en compte. Ainsi, il y a un risque de confusion entre une réaction émotionnelle adaptative (donc « normale ») et un trouble émotionnel pathologique (voir Nesse et Williams 1994, Nesse et Jackson 2006).

Enfin, en coopérant avec les psychopharmacologues, les psychiatres évolutifs espèrent pouvoir offrir des thérapies plus appropriées aux patients souffrant de troubles mentaux (Stein 2006).

5.3 Alimentation et diététique évolutive

Le régime alimentaire d'une espèce peut être vu comme une adaptation, et s'en écarter fortement va être délétère. Par exemple l'ajout de caséine (une protéine du lait) comme seule

⁵. Les chiffres de prévalence de la majorité des troubles mentaux dépassent ceux des troubles mendéliens typiques basés sur la mutation, tels que la mucoviscidose ou l'anémie falciforme.

⁶. Par exemple, approximativement 80 % de la variance de la susceptibilité à la schizophrénie est due à des différences génétiques entre individus (Vogel et Motulsky 1997).

⁷. Il est montré que des patients qui souffrent de maladies mentales majeures ont des désavantages reproducteurs considérables (Keller et Miller 2006).

source de protéine dans la nourriture d'un lapin va créer un fort taux de cholestérol, et des lésions artérielles vont apparaître (Huff *et al.* 1982). De même, l'ajout de graines dans le régime alimentaire d'un non-granivore, par exemple un cochon, provoque l'apparition d'athérosclérose, ce qui ne s'observe pas chez les granivores comme la souris (Fiennes 1965).

Il y a eu deux changements alimentaires majeurs dans l'histoire humaine récente. Tout d'abord, au Néolithique, avec l'invention de l'agriculture et de l'élevage qui ont amené en grandes quantités les céréales, les féculents, les laitages. Ensuite aux XIX-XX^{es} siècles, la mécanisation et l'industrie ont introduit dans l'alimentation des produits raffinés comme les graisses et les sucres, des compléments alimentaires et de nouvelles graisses, saturées ou hydrogénées. Le changement alimentaire Néolithique étant déjà ancien, il est possible que les coûts adaptatifs associés aient déjà été partiellement compensés. La tolérance au lactose en est un exemple (voir Paragraphe 2.1.2). Le changement alimentaire industriel est plus récent : il a débuté il y a moins de 10 générations et sa généralisation en France date de moins de 2 générations (Drouard 2005). Quelles en sont les conséquences sanitaires ?

5.3.1 Santé et dernière révolution alimentaire

La consommation moyenne de saccharose est actuellement équivalente à un peu plus de 20 morceaux de sucre par jour, contre 1 seul au milieu du XIX^e siècle, encore moins auparavant (voir Drouard 2005, Ziegler 1967). La recherche médicale a bien décrit la chaîne des effets produits par l'ingestion régulière de grandes quantités de saccharose. Le saccharose est d'abord dégradé, ce qui entraîne une augmentation très rapide du glucose dans le sang, produisant généralement une hyperglycémie, qui entraîne une hyperinsulinémie. Les hyper-insulinémies répétées entraînent des réponses physiologiques qui diminuent l'effet de l'insuline, et on peut même aboutir à une résistance. C'est le diabète de type II, accompagnant souvent une obésité (Kahn *et al.* 2006). Rappelons que pour un enfant, toute cannette de soda supplémentaire dans sa consommation journalière fait augmenter de 60 % sa probabilité de devenir obèse (Ludwig *et al.* 2001). De plus, l'insuline interagit indirectement avec l'hormone de croissance, et l'hormone de croissance interagit avec les tissus en croissance : les hyperinsulinémies répétées vont provoquer des effets multiples, principalement lors de la période de croissance. La liste des effets ne cesse de s'allonger, c'est pourquoi on lui donne le nom de « Syndrome X » (Cordain 2002, Cordain *et al.* 2003, Reaven 1994). Citons, en plus de l'obésité, les caries dentaires, l'acné, des cancers de cellules épithéliales (sein, prostate, colon), le syndrome d'ovaire polykystique, l'hypertension, la calvitie masculine, l'accroissement de la stature (Ziegler 1967), etc. La myopie fait également partie de la liste. Dans les sociétés ayant une alimentation traditionnelle, on n'y rencontre que 0-2 % de myopes, même si la lecture ou la télévision sont fortement présentes ; ces myopes sont par ailleurs des myopes légers, d'environ 1 dioptrie en moins. L'introduction de l'alimentation occidentale fait passé le pourcentage de myopes, en une seule génération, à plus de 50 %, par exemple chez les Inuits ; et on rencontre alors des myopies fortes, de 3-9 dioptries en moins (Cordain *et al.* 2000). Les données médicales suggèrent un

lien entre les hyper-insulinémies et le dérèglement de la croissance des axes optiques oculaires, cause de la myopie. L'apport massif et récent de sucre dans notre alimentation constitue un changement alimentaire important et assez soudain, qu'il est donc normal de trouver associé à des effets assez forts sur la santé.

Quant aux graisses raffinées, elles diffèrent par la « saturation » et la présence « d'acides gras *trans* » qui n'ont sans doute jamais existé dans l'alimentation humaine (c'est le résultat de l'hydrogénation, réalisée industriellement dans le but de les rendre solides ou onctueuses). Ces deux facteurs contribuent à accroître le cholestérol dans le sang et à augmenter ainsi la probabilité de développer des accidents cardio-vasculaires (Ascherio *et al.* 1994).

5.3.2 Adaptations alimentaires locales

La sélection naturelle favorise les animaux qui contournent les défenses des plantes, et à leur tour les plantes affinent leurs défenses : il y a une véritable course aux armements, qui mène à des adaptations spécifiques, certains animaux se spécialisant dans la consommation de certaines plantes du fait d'adaptations particulières à la détoxification de composés secondaires spécifiques (Jermy 1984). Il est donc tout à fait envisageable qu'il puisse exister des adaptations locales alimentaires dans les populations humaines. Ces adaptations locales peuvent être d'ordre culinaire. Par exemple, les techniques de préparation et de cuisson peuvent suffire à éliminer des composés toxiques. La pomme de terre en est un bon exemple : l'épluchage élimine les concentrations de solanine dans la peau, et la cuisson détruit les lectines. Lors de l'invention de l'agriculture, une nouvelle technique est apparue en Amérique : le traitement du maïs par des alcalis (chaulage). Cette technique — adoptée par les populations amérindiennes consommatrices de maïs — renforce spectaculairement les qualités nutritives de la céréale par l'augmentation de la biodisponibilité en niacine (vitamine B₃ ou PP) et en acides aminés (lysine notamment). Ainsi, cette technique semble avoir eu un rôle déterminant dans l'avènement de la culture intensive du maïs il y a 6 000 ans en Mésoamérique, faisant passer rapidement les populations Amérindiennes du stade de chasseurs-cueilleurs nomades à celui d'agriculteurs sédentarisés (Katz *et al.* 1974).

Dans ce cas, l'adaptation locale est alors d'ordre culturel et donc potentiellement transposable en d'autres lieux. Mais elle peut être d'ordre génétique et constituer alors un véritable problème de santé lorsqu'il y a un transfert géographique de denrées alimentaires. Il existe de nombreux exemples de telles adaptations locales. Ainsi la consommation du tubercule d'une plante australienne (*Ipomea costata*), par des Aborigènes et des Caucasiens, provoque des taux d'insuline sanguins plus faibles chez les Aborigènes qui consomment traditionnellement ce tubercule depuis environ 40 000 ans (Nabhan 2004). Les Européens ou les personnes d'origine européenne sont moins susceptibles de développer une résistance à l'insuline et un diabète de type II que des personnes d'autres origines géographiques (Dickinson *et al.* 2002, Kalhan *et al.* 2001). Cela pourrait provenir d'une sélection historique pour un début de résistance aux hyperinsulinémies (Diamond 2003), ou bien être favorisé par la forte consommation de lait en Europe (Allen et Cheer 1996, Hugi *et al.* 1998). Quoi qu'il en soit, cela explique les taux

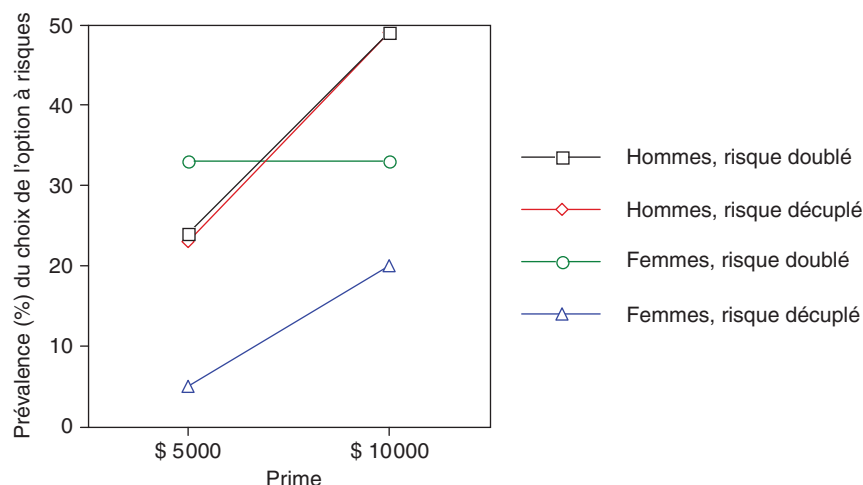


Figure 6 Pourcentage d'hommes et de femmes qui choisissent l'offre d'emploi dans l'environnement le plus pollué, avec une prime de 5 000 ou 10 000, mais un risque 2 fois ou 10 fois plus

élevé de contracter des problèmes respiratoires, par rapport à l'emploi proche de leur domicile. Adapté à partir de Wilson *et al.* (1998).

particulièrement forts de manifestations du syndrome X dans des populations d'origine non-européenne ayant un régime alimentaire occidentalisé (Lindeberg *et al.* 2003) : on trouve ainsi 82 % de myopes dans la population chinoise de Singapour, 52 % des femmes indiennes d'Angleterre ont le syndrome d'ovaire polykystique, les jeunes filles indiennes élevées en Suède ont en moyenne leurs règles plus tôt que les Suédoises, ou que les Indiennes élevées en Inde, etc. D'autres exemples d'adaptations locales alimentaires ont été décrites par Nabhan (2004), Agarwal et Goedde (1986), Katz *et al.* (1974), Perry *et al.* (2007).

5.4 Perspectives pour la protection de l'environnement : exploitation des ressources par l'homme

Au cours des 5 derniers siècles, les extinctions ont atteint un niveau sans précédent dans l'histoire géologique du globe. Le taux d'extinction est à présent 100 à 1 000 fois supérieur à ce qu'il a été au cours de l'histoire de la planète (Lawton et May 1995, Stattersfield *et al.* 1998). Beaucoup plus d'espèces sont menacées d'extinction du fait de la disparition de leur habitat résultant des changements climatiques et des activités humaines, et les estimations actuelles du nombre d'espèces qui disparaîtront au cours de ce siècle atteignent plus de 50 % de toutes les espèces présentes (voir Chapitre 18). Cette crise de la conservation a conduit à placer la biodiversité sur les listes prioritaires nationales et internationales. La conservation de la biodiversité représente aujourd'hui la priorité absolue des politiques environnementales (Lawton et May 1995, Myers 1989, Wilson 1992). De nombreuses disciplines scientifiques contribuent à l'étude de la biodiversité et de la conservation, telles que la systématique, l'écologie, la génétique, la biologie moléculaire et l'économie, mais c'est seulement récemment que les biologistes du comportement ont commencé à se pencher sur ces problèmes (Caro 1998, Gosling et Sutherland 2000).

5.4.1 Différences hommes-femmes pour l'utilisation des ressources

Les stratégies de choix de partenaires chez l'homme ont été l'objet de recherches depuis plus d'un siècle (voir Paragraphe 3.3). Une grande étude interculturelle a montré que les femmes, dans tous les pays du monde, ont une préférence pour un partenaire ayant des ressources, tandis que les hommes recherchent des partenaires nombreuses et belles (Buss 1994a). Ces résultats impliquent que les hommes ont été sélectionnés pour la compétition pour les ressources, qui sont nécessaires pour attirer des partenaires.

La compétition intra-sexe pour les ressources est plus intense entre les hommes qu'entre les femmes, car la variance

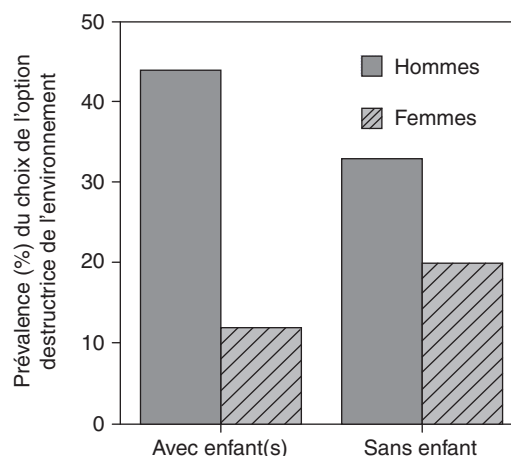


Figure 7 Pourcentage d'hommes et de femmes qui choisissent l'option destructrice des sols lorsqu'ils sont confrontés au choix entre planter une céréale à faible rendement mais ne dégradant pas l'environnement, ou un maïs hybride à rendement très élevé, mais associé à une dégradation intense. Adapté à partir de Wilson *et al.* (1998).

de leur succès reproducteur est plus élevée, et les ressources sont pour eux cruciales. C'est pourquoi la théorie prédit que les hommes auront plus tendance à prendre des risques que les femmes pour obtenir des ressources.

De nombreuses études ont récemment permis de tester cette prédiction. Wilson *et al.* (1998, 1996) ont étudié expérimentalement les risques de santé que des étudiants seraient prêts à prendre pour recevoir une somme d'argent donnée ou une promotion de carrière (exposition à un air pollué induisant des problèmes respiratoires). Les hommes étaient prêts à courir plus de risques de santé que les femmes (Figure 6). Une telle différence homme-femme dans la perception des risques environnementaux de santé a été mise en évidence dans de nombreuses études (Flynn *et al.* 1994, Sachs 1996, 1997).

D'autres études concernent les attitudes face aux dégradations de l'environnement (Mohai 1992, Sachs 1997). Dans une expérience réalisée par Wilson *et al.* (1998), les étudiants étaient informés qu'ils héritaient d'une ferme et 2 options leur étaient proposées : 1) convertir la ferme à la production d'un maïs hybride extrêmement rentable, mais qui nécessite l'utilisation intensive d'engrais chimiques qui, en pénétrant dans la nappe phréatique, rendraient la terre inutilisable au bout de 60 ans ; 2) produire du foin qui, les bonnes années, permet de bons bénéfices et la plupart du temps des bénéfices moyens, mais qui permet de maintenir la qualité du sol. Les hommes choisissent l'option polluante davantage que les femmes (Figure 7).

L'étude des adaptations psychologiques à la compétition pour les ressources est fondamentale pour déterminer comment faire face aux problèmes de dégradation de l'environnement et de conservation de la biodiversité.

5.4.2 Recyclage

Le recyclage est un moyen de diminuer la quantité de ressources utilisées et d'augmenter la durabilité des activités humaines. Dans les sociétés occidentales, le recyclage est mis en place et/ou imposé par les gouvernements.

Récemment, de nombreuses études de la propension à recycler ont été conduites dans les sociétés occidentales, afin de comprendre l'évolution des comportements de gaspillage chez l'homme. Pourquoi certains individus se comportent comme si les ressources étaient illimitées ? Pourquoi des individus continuent à négliger le futur, alors qu'il est de plus en plus inquiétant ? La réponse à ces questions dérive du fait que le comportement des individus est égoïste, et que les explications invoquant des bénéfices pour le groupe sont rarement valables (voir Paragraphe 4.3). Une étude a été réalisée en Norvège sur la propension à recycler en relation avec le sexe et la présence d'apparentés. En effet, la présence d'apparentés induit des comportements apparemment altruistes, selon la règle de Hamilton (1964). Dans le cas du recyclage, les coûts impliqués incluent la séparation des différents types de déchets en catégories, le dépôt des déchets recyclables (journaux, bouteilles) dans des containers qui peuvent se situer à une certaine distance, et le transport des déchets dangereux (peinture, batteries) dans des centres de stockage collectifs qui peuvent être encore plus éloignés. Dans cette expérience en Norvège, les adultes ayant des enfants étaient beaucoup plus enclins à effectuer de grandes

distances pour recycler. Cela montre que les humains sont sensibles aux coûts et aux bénéfices du recyclage en termes de valeur sélective inclusive. Les prédictions sur les différences en fonction du sexe ont également été vérifiées.

Les comportements d'exploitation de l'environnement, mais aussi de restauration des ressources ont donc des racines profondes qui doivent être étudiées pour pouvoir construire un développement durable.

5.4.3 Écotourisme, tourisme et exploitation des reliquats de nature

Le tourisme implique le déplacement d'un nombre très élevé d'individus autour du globe (plusieurs centaines de millions), la construction massive d'installations et d'aménagements spécialisés jusqu'aux endroits les plus reculés de la planète. L'échelle de cette activité est à elle seule ahurissante. La plupart des activités touristiques sont des activités de groupe, dirigées vers des sites particuliers. De très nombreuses études montrent constamment que les touristes dégradent les habitats naturels, ce qui conduit à la perte d'espèces animales et végétales sensibles aux perturbations humaines. Certains de ces effets négatifs peuvent être évités en dirigeant les touristes vers des zones qui peuvent supporter des visites répétées. Cependant, le tourisme soulève de nombreuses questions sur l'origine et la fonction de ces comportements. D'où vient ce comportement de voyager ? Pourquoi les humains veulent-ils aller ailleurs dès qu'ils ont les moyens de le faire ? Existe-t-il des différences en fonction du sexe, de l'âge et de la profession ? Qu'est-ce qui détermine les patrons de mouvement des touristes et leur exploitation des habitats naturels ? Quel niveau de tourisme peut être maintenu sans perturber les écosystèmes naturels ?

L'écotourisme est souvent présenté comme une activité qui apportera des millions de dollars à n'importe quel parc national. Les touristes paieront généreusement pour pouvoir observer des animaux et des plantes dans leur habitat naturel, ce qui permettra de faire vivre les populations locales et de payer l'entretien des parcs. Avec ce scénario, les touristes deviennent un moyen de protection des réserves naturelles et des parcs nationaux. Même s'il peut y avoir une part de vérité dans cette vision du futur, il existe aussi certainement des coûts. Les touristes dégraderont toujours les habitats, et plus de touristes signifie plus de dégradation. Le nombre optimal de touristes n'est jamais précisé ou très rarement. Le plus est toujours considéré comme le mieux : cela semble indiquer plutôt une volonté de maximisation des bénéfices par ceux qui investissent dans l'industrie du tourisme, que vers l'utilisation durable des ressources naturelles. De plus, il est généralement supposé que les populations locales bénéficieront de la présence des touristes. Là encore, ce n'est pas si évident, puisque les touristes apporteront de nouvelles habitudes, une augmentation du coût de la vie et une lutte pour le profit parmi les compagnies locales, nationales et internationales impliquées dans l'industrie du tourisme. Le rôle de l'écotourisme et le niveau de tourisme permettant de maintenir durablement les ressources naturelles restent à déterminer. Des études d'écologie comportementale sur le tourisme pourraient éclairer ces questions et ainsi aider à la protection des dernières ressources naturelles restantes dans le monde.

La biologie évolutive humaine est une science jeune, qui a fortement progressé dans les pays anglo-saxons, mais qui se heurte à la défiance courante envers la biologie évolutive. La France, traditionnellement en retard sur ces questions, en

est à ses balbutiements. Le premier manuel français de biologie évolutive, et ce chapitre, contribueront peut-être à son développement.

RÉFÉRENCES

- AGARWAL, D.P. et GOEDDE, H.W. 1986. Ethanol oxidation: ethnic variations in metabolism and response. In: (Dir.), Alan R. Liss, New York, pp. 99-111. Pp. 99-111 in W. Kalow, H. W. Goedde et D. P. Agarwal, eds. *Ethnic differences in reactions to drugs and xenobiotics*. Alan R. Liss, New York.
- AGGLETON, J.P., KENTRIDGE, R.W. et GOOD, J.M.M. 1994. Handedness and musical ability: a study of professional orchestral player, composers, and choir members. *Psychology of Music* 22:148-156.
- AGGLETON, J.P., KENTRIDGE, R.W. et NEAVE, N.J. 1993. Evidence for longevity differences between left handed and right handed men: an archival study of cricketers. *Journal of Epidemiology and Community Health* 47:206-209.
- ALLEN, J.S. et CHEER, S.M. 1996. The non-thrifty genotype. *Curr. Anthr.* 37:831-842.
- ALTMANN, J., LYNCH, J.W., NGUYEN, N., ALBERTS, S.C. et GESQUIERE, L.R. 2004. Life-history correlates of steroid concentrations in wild peripartum baboons. *Am. J. Primatol.* 64:95-106.
- ALTMANN, J., ALBERTS, S.C., HAINES, S.A., DUBACH, J. et MURUTHI, P. et al. 1996. Behavior predicts genetic structure in a wild primate group. *PNAS* 93:5797-5801.
- ALVERGNE, A., FAURIE, C. et RAYMOND, M. 2007. Differential facial resemblance of young children to their parents: who do children look like more? *Evol. Hum. Behav.* 28:135-144.
- ALVERGNE, A., FAURIE, C. et RAYMOND, M. 2008. Developmental plasticity of human reproductive development: Effects of early family environment in modern-day France. *Physiology and Behavior*:in press.
- ALVERGNE, A., FAURIE, C. et RAYMOND, M. 2009. Variation in testosterone levels and male reproductive effort: Insight from a polygynous human population. *Hormones and Behaviour* 56:491-497.
- ALVERGNE, A., FAURIE, C. et RAYMOND, M. 2009. Father-offspring resemblance predicts paternal investment in humans. *Anim. Behav.* 78:61-69.
- APA, AMERICAN PSYCHIATRIC ASSOCIATION. 1994. *Diagnostic and statistical manual of mental disorders* (4th edition). Washington : American Psychiatric Press.
- ANDERSON, K.G. 2006. How well does paternity confidence match actual paternity? Evidence from worldwide nonpaternity rates. *Curr. Anthr.* 47:513-520.
- ANDERSON, K.G., KAPLAN, H. et LANCASTER, J. 2007. Confidence of paternity, divorce, and investment in children by Albuquerque men. *Evol. Hum. Behav.* 28:1-10.
- ANDERSSON, T., HOGBERG, U. et AKERMAN, S. 1996. Survival of orphans in 19th century Sweden — The importance of remarriages. *Acta Paediatr.* 85:981-985.
- ANDREW, R.J. et ROGERS, L.J. 1972. Testosterone, search behavior and persistence. *Nature* 237:343-346.
- ANNETT, M. 1985. *Left, right, hand and brain: the Right Shift Theory*. LEA Publishers, London.
- ANNETT, M. et TURNER, A. 1974. Laterality and the growth of intellectual abilities. *British Journal of Educational Psychology* 44:37-46.
- ANNETT, M. et MANNING, M. 1990. Arithmetic and laterality. *Neuropsychologia* 28:61-69.
- AOKI, K. et FELDMAN, M.W. 1997. A gene-culture coevolutionary model for brother-sister mating. *PNAS* 94:13046-13050.
- APANUS, V., PENN, D., SLEV, P., RUFF, L.R. et POTTS, W.K. 1997. The nature of selection on the major histocompatibility complex. *Critical Review of Immunology* 17:179-224.
- APICELLA, C.L., DREBER, A., CAMPBELL, B., GRAY, P.B., HOFFMAN, M. et LITTLE, A.C. 2008. Testosterone and financial risk preferences. *Evol. Hum. Behav.* 29:384-390.
- APICELLA, C.L. et MARLOWE, F.W. 2004. Perceived mate fidelity and paternal resemblance predict men's investment in children. *Evol. Hum. Behav.* 25:371-378.
- ARCHER, J. 2006. Testosterone and human aggression: an evaluation of the challenge hypothesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 30:319-345.
- ARCHER, J., HOLLOWAY, R. et MCLOUGHLIN, K. 1995. Self-reported physical aggression among young men. *Aggressive behavior* 21:325-342.
- ARDIA, D.R., SCHAT, K.A. et WINKLER, D.W. 2003. Reproductive effort reduces long-term immune function in breeding tree swallows. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270:1679-1683.
- ASCHERIO, A., HENNEKENS, C.H., BURING, J.E., MASTER, C., STAMPFER, M.J. et WILLETT, W.C. 1994. Trans-fatty acids intake and risk of myocardial infarction. *Circulation* 89:94-101.
- AUSTERLITZ, F. et HEYER, E. 1998. Social transmission of reproductive behavior increases frequency of inherited disorders in a young-expanding population. *PNAS* 95:15140-4.
- AXELROD, R. 1981. The emergence of cooperation among egoists. *American Political Science Review* 75:306-318.
- AXELROD, R. 1984. *The evolution of cooperation*. Basic Books, New York.
- AXELROD, R. et HAMILTON, W.D. 1981. The evolution of cooperation. *Science* 211:1390-1396.
- BAKER, R.R. et BELLIS, M.A. 1995. *Human sperm competition. Copulation, masturbation and infidelity*. Chapman & Hall, London.
- BAMSHAD, M.J., WATKINS, W.S., DIXON, M.E., JORDE, L.B., RAO, B.B., NAIDU, J.M., PRASAD, B.V., RASANAYAGAM, A. et HAMMER, M.F. 1998. Female gene flow stratifies Hindu castes. *Nature* 395:651-2.
- BARKOW, J.H., COSMIDES, L. et TOOBY, J. 1992. *The Adapted Mind*. Oxford University Press, Oxford.
- BARNES, A.I. et PARTRIDGE, L. 2003. Costing reproduction. *Anim. Behav.* 66:199-204.
- BARON, J. et MILLER, J. 2000. Limiting the scope of moral obligations to help: a cross-cultural investigation. *Journal of Cross-Cultural Psychology* 31:703.
- BARON-COHEN, S., LESLIE, A.M. et FRITH, U. 1985. Does the autistic child have a 'theory of mind'? *Cognition* 21:37-46.
- BARRETT, J.L. et KEIL, F.C. 1996. Conceptualizing a nonnatural entity: anthropomorphism in God concepts. *Cognit. Psychol.* 31.
- BARRETT, L., DUNBAR, R. et LYCETT, J. 2002. *Human evolutionary psychology*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- BATEUP, H.S., BOOTH, A., SHIRTCLIFF, E.A. et GRANGER, D.A. 2002. Testosterone, cortisol, and women's competition. *Evol. Hum. Behav.* 23:181-192.
- BEALL, C.M. 2006. Andean, Tibetan, and Ethiopian patterns of adaptation to high-altitude hypoxia. *Integrative and Comparative Biology* 46:18-24.
- BEALL, C.M., SONG, K., ELSTON, R.C. et GOLDSTEIN, M.C. 2004. Higher offspring survival among Tibetan women with high

- oxygen saturation genotypes residing at 4,000 m. *PNAS* 101:14300-14304.
- BEALL, C.M., DECKER, M.J., BRITTENHAM, G.M., KUSHNER, I., GEBREMEDHIN, A. et STROHL, K.P. 2002. An ethiopian pattern of human adaptation to high-altitude hypoxia. *PNAS* 99:17215-17218.
- BECHER, H., MULLER, O., JAHN, A., GBANGOU, A., KYNAST-WOLF, G. et KOUYATE, B. 2004. Risk factors of infant and child mortality in rural Burkina Faso. *Bulletin of the World Health Organization* 82:265-273.
- BEISE, J. et VOLAND, E. 2002. Effect of producing sons in maternal longevity in premodern populations. *Science* 298:5592.
- BEJA-PEREIRA, A., LUIKART, G., ENGLAND, P.R., BRADLEY, D.G., JANN, O.C., BERTORELLE, G., CHAMBERLAIN, A.T., NUNES, T.P., METODIEV, S., FERRAND, N. et ERHARDT, G. 2003. Gene-culture coevolution between cattle milk protein genes and human lactase genes. *Nat. Genet.* 35:311-3.
- BELLIS, M.A., HUGHES, K., HUGHES, S. et ASHTON, J.R. 2005. Measuring paternal discrepancy and its public health consequences. *Journal of Epidemiology Community Health* 59:749-754.
- BENBOW, C.P. 1986. Physiological correlates of extreme intellectual precocity. *Neuropsychologia* 24:719-725.
- BENSAFI, M., TSUTSUI, T., KHAN, R., LEVENSON, R.W. et SOBEL, N. 2004b. Sniffing a human sex-steroid derived compound affects mood and autonomic arousal in a dose-dependent manner. *Psychoneuroendocrinology* 29:1290-1299.
- BENSAFI, M., BROWN, W.M., KHAN, R., LEVENSON, B. et SOBEL, N. 2004. Sniffing human sex-steroid derived compounds modulates mood, memory and autonomic nervous system function in specific behavioral contexts. *Behav. Brain. Res.* 152:11-22.
- BENSAFI, M., BROWN, W.M., TSUTSUI, T., MAINLAND, J.D., JOHNSON, B.N., BREMNER, E.A., YOUNG, N., MAUSS, I., RAY, B., GROSS, J., RICHARDS, J., STAPPEN, I., LEVENSON, R.W. et SOBEL, N. 2003. Sex-steroid derived compounds induce sex-specific effects on autonomic nervous system function in humans. *Behavioral Neurosciences* 117:1125-1134.
- BERECZKEI, T. et DUNBAR, R.I.M. 1997. Female-biased reproductive strategies in a Hungarian gypsy population. *Proc. R. Soc. Lond. B* 364:17-22.
- BERNHARDT, P., DABBS, J., FIELDEN, J. et LUTTER, C. 1998. Testosterone changes during vicarious experiences of winning and losing among fans at sporting events. *Physiology and Behavior* 65:59-62.
- BERSAGLIERI, T., SABETI, P.C., PATTERSON, N., VANDERFLOEG, T., SCHAFFNER, S.F., DRAKE, J.A., RHODES, M., REICH, D.E. et HIRSCHHORN, J.N. 2004. Genetic signatures of strong recent positive selection at the lactase gene. *Am. J. Hum. Genet.* 74:1111-20.
- BETZIG, L. 1989. Causes of conjugal dissolution: a cross-cultural study. *Curr. Anthr.* 30:654-676.
- BETZIG, L.L. 1982. Despotism and differential reproduction: a cross-cultural correlation of conflict asymmetry, hierarchy, and degree of polygyny. *Ethology and Sociobiology* 3:209-221.
- BETZIG, L.L. 1986. *Despotism and differential reproduction. A Darwinian view of history.* Aldine, New York.
- BILLIARD, S., FAURIE, C., RAYMOND, M. 2005. Maintenance of handedness polymorphism in humans: A frequency-dependent selection model. *J. Theor. Biol.* 235:85-93.
- BITTLES, A.H., MASON, W.M., GREENE, J. et RAO, N.A. 1991. Reproductive-behavior and health in consanguineous marriages. *Science* 252:789-794.
- BLUM, M.G., HEYER, E., FRANCOIS, O. et AUSTERLITZ, F. 2006. Matrilineal fertility inheritance detected in hunter-gatherer populations using the imbalance of gene genealogies. *PLoS Genet.* 2:e122.
- BLURTON JONES, N. 1986. Bushman birth spacing: A test for optimal interbirth intervals. *Ethology and Sociobiology* 7:91-105.
- BOË, L.-J., HEIM, J.-L., HONDA, K. et MAEDA, S. 2002. The potential Neandertal vowel space was as large as that of modern humans. *Journal of Phonetics* 30:465-484.
- BONNEAUD, C., CHASTEL, O., FEDERICI, P., WESTERDAHL, H. et SORCI, G. 2006. Complex Mhc-based mate choice in a wild passerine. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 273:1111-1116.
- BOORSTEIN, S.M. et EWALD, P.W. 1987. Costs and benefits of behavioral fever in *Melanoplus sanguinipes* infected with *Nosema acridophagus*. *Physiological Zoology* 60:586-595.
- BOOTH, A., JOHNSON, D.R. et GRANGER, D.A. 1999. Testosterone and men's health. *Journal of Behavioral Medicine* 22:1-19.
- BOOTH, A. et DABBS, J.M. 1993. Testosterone and men's marriages. *Social Forces* 72:463-477.
- BOOTH, A., SHELLEY, G., MAZUR, A., THARP, G. et KITTOCK, R. 1989. Testosterone, and winning and losing in human competition. *Hormones and Behavior* 23:556-571.
- BORGERHOFF MULDER, M. 1988. Reproductive success in three Kipsigis cohorts. Pp. 419-435 in T. Clutton-Brock, ed. *Reproductive success.* Cambridge University Press, Cambridge.
- BORGERHOFF MULDER, M. 1989. Early maturing Kipsigis women have higher reproductive success than late maturing women and cost more to marry. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24:145-153.
- BORGERHOFF MULDER, M. 2000. Optimizing offspring: the quantity-quality tradeoff in agropastoral Kipsigis. *Evol. Hum. Biol.* 21:391-410.
- BORRIES, C., LAUNHARDT, K., EPPLER, C., EPPLER, J. et WINKLER, O. 1999. Males as infant protectors in Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) living in multimale groups—defence pattern, paternity and sexual behavior. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46:350-356.
- BOTTÉRO, J. 1995. Système et décryptement de l'écriture cunéiforme. Pp. 7-36 in S.-C. Yau, ed. *Écritures archaïques, systèmes et déchiffrement.* Langages Croisés, Paris.
- BOURDIEU, P. 1985. De la règle aux stratégies. *Terrain* 4:93-100.
- BOURDIEU, P. 1994. Stratégies de reproduction et modes de domination. *Actes de la recherche en sciences sociales* 105:3.
- BOYD, R. et RICHEYSON, P.J. 1985. *Culture and the evolutionary process.* University of Chicago Press, Chicago.
- BOYD, R. et RICHEYSON, P.J. 1992. Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups. *Ethology and Sociobiology* 13:171-195.
- BOYER, P. 2001. *And man creates God: religion explained.* Basic Books, New York.
- BOYER, P. 2004. Religion, evolution and cognition. *Curr. Anthr.* 45:430.
- BRÉDART, S. et FRENCH, R.M. 1999. Do babies resemble their fathers more than their mothers? a failure to replicate Christenfeld and Hill (1995). *Evol. Hum. Behav.* 20:129-135.
- BRENNAN, P.A. et ZUFALL, F. 2006. Pheromonal communication in vertebrates. *Nature* 444:308-315.
- BRESSAN, P. 2002. Why babies look like their daddies: paternity uncertainty and the evolution of self-deception in evaluating family resemblance. *Acta Ethologica* 4:113-118.
- BRESSAN, P. et GRASSI, M. 2004. Parental resemblance in 1-year-olds and the Gaussian curve. *Evol. Hum. Behav.* 25.
- BRESSAN, P., BERTAMINI, M., NALLI, A. et ZANUTTO, A. 2008. Men do not have a stronger preference than women for self-resembling child faces. *Archive of Sexual Behavior* Mar 28.
- BROWN, J.L. et EKLUND, A. 1994. Kin recognition and the major histocompatibility complex – an integrative review. *Am. Nat.* 143:435-461.
- BROWN, W.M., CRONK, L., GROCHOW, K., JACOBSON, A., LIU, C.K., POPOVIC, Z. et TRIVERS, R. 2005. Dance reveals symmetry especially in young men. *Nature* 438:1148-1150.
- BRYDEN, M.P., ARDILA, A. et ARDILA, O. 1993. Handedness in native Amazonians. *Neuropsychologia* 31:301-308.

- BUCHAN, K.L. 2003. True paternal care in a multi-male primate society. *Nature* **425**:179-181.
- BUCHANAN, K.L. 2000. Stress and the evolution of condition-dependent signals. *Trends Ecol. Evol.* **15**:156-160.
- BULBULIA, J. 2004. The cognitive and evolutionary psychology of religion. *Biology and Philosophy* **19**:655-686.
- BURCH, R.L. et GALLUP JR., G.G. 2000. Perceptions of paternal resemblance predict family violence. *Evol. Hum. Behav.* **21**.
- BURNHAM, T.C., CHAPMAN, J.F., GRAY, P.B., MCINTYRE, M.H., LIPSON, S.F. et ELLISON, P.T. 2003. Men in committed, romantic relationships have lower testosterone. *Hormones and Behavior* **44**:119-122.
- BURNS, J. 2004. An evolutionary theory of schizophrenia: cortical connectivity, metarepresentation, and the social brain. *Behav. Brain Sci.* **27**:831-885.
- BUSS, D.M. 1989. Sex differences in human mate preferences: evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behav. Brain Sci.* **12**:1-49.
- BUSS, D.M. 1994a. *The evolution of desire*. Basic Book, New York.
- BUSS, D.M. 1994b. The strategies of human mating. *Am. Sci.* **82**:238-249.
- BUSS, D.M. 1998. *Evolutionary psychology: the new science of the mind*. Allyn & Bacon, Boston.
- BUSS, D.M. 2002. Human mate guarding. *Neuroendocrinology Letter* **23**:23-29.
- BUTTELMAN, D., CARPENTER, M., CALL, J. et TOMASELLO, M. 2007. Enculturated chimpanzees imitate rationally. *Developmental Science* **10** F31-F38.
- BYRNE, B. 1974. Handedness and musical ability. *British Journal of Psychology* **65**:279-281.
- BYRNE, R.W. et WHITEN, A. 1988. *Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes and humans*. Clarendon Press, Oxford.
- CAGNACCI, A., RENZI, A., ARANGINO, S., ALESSANDRINI, C. et VOLPE, A. 2003. The male disadvantage and the seasonal rhythm of sex ratio at the conception. *Hum. Reprod.* **18**:885-887.
- CAGNACCI, A., RENZI, A., ARANGINO, S., ALESSANDRINI, C. et VOLPE, A. 2004. Influences of maternal weight on the secondary sex ratio of human offspring. *Hum. Reprod.* **19**:442-444.
- CALL, J., HARE, B., CARPENTER, M. et TOMASELLO, M. 2004. 'Unwilling' versus 'unable': chimpanzees' understanding of human intentional action. *Developmental Science* **7**:488-498.
- CALL, J. et TOMASELLO, M. 2008. Does the chimpanzee have a theory of mind? 30 years later. *Trends in Cognitive Sciences* **12**:187-192.
- CANTALUPO, C. et HOPKINS, W.D. 2001. Asymmetric Broca's area in great apes. *Nature* **414**:505.
- CARLSMITH, K., DARLEY, J. et ROBINSON, P. 2002. Why do we punish? deterrence and just deserts as motives for punishment. *Journal of Personality and Social Psychology* **83**:284-299.
- CARO, T. 1998. *Behavioral ecology and conservation biology*. Oxford University Press, Oxford.
- CASEY, M.B., PEZARIS, E. et NUTTALL, R.L. 1992. Spatial ability as a predictor of math achievement: the importance of sex and handedness patterns. *Neuropsychologia* **30**:35-45.
- CASHDAN, E. 1995. Hormones, sex, and status in women. *Hormones and Behavior* **29**:354-366.
- CAVALLI-SFORZA, L., PIAZZA, A., MENOZZI, P. et MOUNTAIN, J. 1989. Genetic and linguistic evolution. *Science* **244**:1128-9.
- CERDA-FLORES, R.M., BARTON, S.A., MARTY-GONZALEZ, L.F., RIVAS, F. et CHAKRABORTY, R. 1999. Estimation of nonpaternity in the Mexican population of Nuevo Leon: A validation study with blood group markers. *Am. J. Phys. Anthr.* **109**:281-293.
- CHAGNON, N.A. 1988. Life histories, blood revenge, and warfare in a tribal population. *Science* **239**:985-992.
- CHAIX, R., CAO, C. et DONNELLY, P. 2008. Is mate choice in humans MHC-dependent? *PLoS Genetics* **4**:e1000184.
- CHAIX, R., AUSTERLITZ, F., KHEGAY, T., JACQUESSON, S., HAMMER, M.F., HEYER, E. et QUINTANA-MURCI, L. 2004. The genetic or mythological ancestry of descent groups: lessons from the Y chromosome. *Am. J. Hum. Genet.* **75**:1113-6.
- CHAIX, R., QUINTANA-MURCI, L., HEGAY, T., HAMMER, M.F., MOBASHER, Z., AUSTERLITZ, F. et HEYER, E. 2007. From social to genetic structures in central Asia. *Curr. Biol.* **17**:43-8.
- CHARNOV, E.L. 1982. *The theory of sex allocation*. Princeton University Press, Princeton.
- CHARPENTIER, M., VAN, HORN, R.C., ALTMANN, J. et ALBERTS, S.C. 2008. Paternal effects on offspring fitness in a multimale primate society. *PNAS* **105**:1988-1992.
- CHENG, P.W. et HOLYOAK, K.J. 1989. On the natural selection of reasoning theories. *Cognition* **33**:285-313.
- CHRISTMAN, S.D. et PROPPER, R.E. 2001. Superior episodic memory is associated with interhemispheric processing. *Neuropsychology* **15**:607-616.
- CHU, C.Y. et LEE, R.D. 2006. The co-evolution of intergenerational transfers and longevity: An optimal life history approach. *Theor. Popul. Biol.* **69**:193-201.
- CLUTTON-BROCK, T.H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton, New Jersey.
- CLUTTON-BROCK, T.H., BROTHERTON, P.N.M., RUSSEL, A.F., M.J. O'RIAIN, GAYNOR, D., KANSKY, R., GRIFFIN, A.S., MANSER, M., SHARPE, L., MCILRATH, G.M., SMALL, T., MOSS, A. et MONFORT, S. 2001. Cooperation, control and concession in Meerkat groups. *Science* **291**:478-481.
- COATES, J.M. et HERBERT, J. 2008. Endogenous steroids and financial risk taking on a London trading floor. *PNAS* **105**:6167-6172.
- CORDAIN, L. 2002. *The paleo diet*. Wiley & Sons, New York.
- CORDAIN, L., TOOHEY, L., SMITH, M.J. et HICKEY, M.S. 2000. Modulation of immune function by dietary lectins in rheumatoid arthritis. *British Journal of Nutrition* **83**:207-217.
- CORDAIN, L., EADES, M.R. et EADES, M.D. 2003. Hyperinsulinemic diseases of civilization: more than just Syndrome X. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* **136**:95-112.
- COREN, S. 1992. *Left handed. Everything you need to know about left-handedness*. John Murray, London.
- COREN, S. 1995. Differences in divergent thinking as a function of handedness and sex. *American Journal of Psychology* **108**:311-325.
- COREN, S. et HALPERN, D.F. 1991. Left-handedness: a marker for decreased survival fitness. *Psychological Bulletin* **109**:90-106.
- COSMIDES, L. 1989. The logic of social exchange: has natural selection shaped how humans reason? Studies with the Wason selection task. *Cognition* **31**:187-276.
- COULSON, T., BENTON, T.G., LUNDBERG, P., DALL, S.R.X., KENDALL, B.E. et GAILLARD, J.M. 2006. Estimating individual contributions to population growth: evolutionary fitness in ecological time. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* **273**:547-555.
- CROW, T. 1997. Schizophrenia as failure of hemispheric dominance for language. *Trends in Neurosciences* **20**:339-343.
- CROW, T.J., CROW, L.R., DONE, D.J. et LEASK, S. 1998. Relative hand skill predicts academic ability: global deficits at the point of hemispheric indecision. *Neuropsychologia* **36**:1275-1282.
- CZEIZEL, A.E., PUHÓ, E., ÁCS, N. et BÁNHIDY, F. 2006. Inverse association between severe nausea and vomiting in pregnancy and some congenital abnormalities. *American Journal of Medical Genetics Part A* **140A**:453-462.
- DAAN, S. et TINBERGEN, J.M. 1997. Adaptations of life histories. Pp. 311-333 in J. R. Krebs et N. B. Davies, eds. *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. Blackwell, Oxford.
- DABBS, J.M., RUBACK, R.B., FRADY, R.L., HOPPER, C.H. et SGOUTAS, D.S. 1988. Saliva testosterone and criminal violence among women. *Personality and Individual Differences* **9**:269-275.
- DAITZMAN, R. et ZUCKERMAN, M. 1980. Dishibitory sensation seeking, personality, and gonadal hormones. *Personality and Individual Differences* **1**:103-110.

- DALLY, J.M., EMERY, N.J. et CLAYTON, N.S. 2006. Food-caching western scrub-jays keep track of who was watching when. *Science* **312**:1662-1665.
- DALY, M. et WILSON, M. 1982. Whom are newborn babies said to resemble? *Ethology and Sociobiology* **3**:69-78.
- DALY, M. et WILSON, M. 1984. A sociobiological analysis of human infanticide. Pp. 487-502 in G. H. a. S. B.Hrdy, ed. *Infanticide: Comparative and evolutionary perspectives*. Aldine Publishing Company, New York.
- DALY, M. et WILSON, M. 1998. *The truth about Cinderella: a Darwinian view of parental love*. London.
- DALY, M. 1994. Some differential attributes of lethal assaults on small children by stepfathers versus genetic fathers. *Ethology and Sociobiology* **15**:207-217.
- DANCHIN, E., GIRALDEAU, L.-A., VALONE, T.J. et WAGNER, R.H. 2004. public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science* **305**:487 - 491.
- DAVIS, J.N. et DALY, M. 1997. Evolutionary theory and the human family. *Q. Rev. Biol.* **72**:407-435.
- DAWKINS, R. 1976. *The selfish gene*. Oxford University Press. Trad. Fr. Le gène égoïste. Odile Jacob, Oxford.
- DEBRUINE, L.M. 2004. Facial resemblance increases the attractiveness of same-sex faces more than other-sex faces. *Proc. R. Soc. Lond. B* **7**:2085-2090.
- DEGUSTA, D., GILBERT, W.H. et TURNER, S.P. 1999. Hypoglossal canal size and hominid speech. *PNAS* **96**:1800-1804.
- DEHAENE, S. 1997. *La Bosse des maths*. Odile Jacob, Paris.
- DENNETT, D. 1978. Beliefs about Beliefs (commentary on Premack & Woodruff). *Behav. Brain Sci.* **1**:568-570.
- DENNY, K. et O'SULLIVAN, V. 2007. The economic consequences of being left-handed: some sinister results. *Journal of Human Resources* **42**:353-374.
- DEWEY, K.G. 1997. Energy and protein requirements during lactation. *Annu. Rev. Nutr.* **17**:19-36.
- DIAMOND, J. 2003. The double puzzle of diabetes. *Nature* **423**:599-602.
- DICKINSON, J.D. et HATCHWELL, B.J. 2004. Fitness consequences of helping. In *Ecology and evolution of cooperative breeding birds*. Pp. 48-66 in W. D. Koenig et J. L. Dickinson, eds. Cambridge University Press, Cambridge.
- DICKINSON, S., COLAGIURI, S., FARAMUS, E., PETOCZ, P. et BRAND-MILLER, J.C. 2002. Postprandial hyperglycemia and insulin sensitivity differ among lean young adults of different ethnicities. *The Journal of Nutrition* **132**:2574-2579.
- DOBLHAMMER, G. et OEPPEN, J. 2003. Reproduction and longevity among the British peerage: the effect of frailty and health selection. *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**:1541-1547.
- DRAPER, P. et HARPENDING, H. 1988. A sociobiological perspective on the development of human reproductive strategies. Pp. 340-372 in K. B. MacDonald, ed. *Sociobiological perspectives on human development*. Springer-Verlag, New-York.
- DROUARD, A. 2005. *Les français et la table. Alimentation, gastronomie du Moyen-Âge à nos jours*. Ellipses, Paris.
- DUBET, F. 2006. *Injustices : l'expérience des inégalités au travail*. Seuil, Paris.
- DUFOUR, D.L. et SAUTHER, M.L. 2002. Comparative and evolutionary dimensions of the energetics of human pregnancy and lactation. *Am. J. Hum. Biol.* **14**:584-602.
- DUNBAR, R.I. M. 1998. The social brain hypothesis. *Evol. Anthr.* **6**:178-190.
- DUNSON, D.B., COLOMBO, B. et BAIRD, D.D. 2002. Changes with age in the level and duration of fertility in the menstrual cycle. *Human Reproduction* **17**:1399-1403.
- ELDER JR., G.H. 1969. Appearance and education in marriage mobility. *American Sociological Review* **34**:519-533.
- ELLIS, L. 1995. Dominance and reproductive success among non-human animals: a cross-species comparison. *Ethology and Sociobiology* **16**:257-333.
- ELWOOD, R.W. et MASON, C. 1994. The couvade and the onset of paternal care: A biological perspective. *Ethology and Sociobiology* **15**:145-156.
- EMERY, N.J. et CLAYTON, N.S. 2004. The mentality of crows: Convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science* **306**:1903-1907.
- ENATTAH, N.S., SAHI, T., SAVILAHTI, E., TERWILLIGER, J.D., PELTONEN, L. et JARVELA, I. 2002. Identification of a variant associated with adult-type hypolactasia. *Nat. Genet.* **30**:233-7.
- EOGAN, M.A., GEARY, M.P., O'CONNELL, M.P. et KEANE, D.P. 2003. Effect of fetal sex on labour and delivery: retrospective review. *BMJ* **326**:137.
- ERZURUM, S.C., GHOSH, S., JANOSHA, A.J., XU, W., BAUER, S., BRYAN, N.S., TEJERO, J., HEMANN, C., HILLE, R., STUEHR, D.J., FEELISCH, M. et BEALL, C.M. 2007. Higher blood flow and circulating NO products offset high-altitude hypoxia among Tibetans. *PNAS* **104**:17593-17598.
- EULER, H. et WEITZEL, B. 1996. Discriminative grandparental solicitude as reproductive strategy. *Hum. Nat.* **7**:39-59.
- EVANS-PRITCHARD, E.E. 1937. *Witchcraft, oracles and magic among the Azande*. The Clarendon Press, Oxford.
- EWALD, P.W. 1980. Evolutionary biology and the treatment of signs and symptoms of infectious disease. *J. Theor. Biol.* **86**:169-176.
- FABRE-THORPE, M., FAGOT, J. et VAUCLAIR, J. 1991. Latéralisation chez le chat dans une tâche de pointage du membre antérieur en direction d'une cible mobile. *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences de Paris, Série III* **313**:427-433.
- FARAH, M.J., WILSON, K.D., DRAIN, M. et TANAKA, J.N. 1998. What is "special" about face perception? *Psychological Review* **105**:482-498.
- FAURIE, C., PONTIER, D. et RAYMOND, M. 2004. Student athletes claim to have more sexual partners than other students. *Evol. Hum. Behav.* **25**:1-8.
- FAURIE, C. et RAYMOND, M. 2004. Handedness frequency over more than 10,000 years. *Proc. R. Soc. Lond. B* **271**:S43-S45.
- FAURIE, C. et RAYMOND, M. 2005. Handedness, homicide and negative frequency-dependent selection. *Proc. R. Soc. Lond. B* **272**:25-28.
- FAURIE, C., BONENFANT, S., GOLDBERG, M., HERCBERG, S., ZINS, M. et RAYMOND, M. 2008. Socio-economic status and handedness in two large cohorts of French adults. *British Journal of Psychology* **99**:533-554.
- FAURIE, C., SCHIEFENHÖVEL, W., LE BOMIN, S., BILLIARD, S. et RAYMOND, M. 2005. Variation in the frequency of left-handedness in traditional societies. *Curr. Anthr.* **46**:142-147.
- FEHR, E. 2004. Don't lose your reputation. *Nature* **432**:44 -450.
- FEHR, E. et FISCHBACHER, U. 2003. The nature of human altruism. *Nature* **425**:785-791.
- FESSLER, D.M. T. 2002. Reproductive immunosuppression and diet. An evolutionary perspective on pregnancy sickness and meat consumption. *Curr. Anthr.* **43**:19-61.
- FIEDER, M. et HUBER, S. 2007. The effects of sex and childlessness on the association between status and reproductive output in modern society. *Evol. Hum. Behav.* **28**:392-398.
- FIEDER, M., HUBER, S., BOOKSTEIN, F.L., IBER, K., SCHAFER, K., WINCKLER, G. et WALLNER, B. 2005. Status and reproduction in humans: New evidence for the validity of evolutionary explanations on basis of a university sample. *Ethology* **111**:940-950.
- FIENNES, R. 1965. Atherosclerosis in wild animals. In *Comparative atherosclerosis* (Roberts, J.C. and Strauss R., ed.), Harper and Row, New York, pp: 113-126.
- FILAIRE, E., MASSO, F., SAGNOL, M., LAC, G. et FERRAND, S. 2001. Anxiety, hormonal responses and coping during judo competition. *Aggressive Behavior* **27**:55-63.

- FITCH, W.T. 2002. Comparative vocal production and the evolution of speech: Reinterpreting the descent of the larynx in A. Wray, ed. *The transition to language*. Oxford University Press.
- FLAXMAN, S.M. et SHERMAN, P.W. 2000. Morning sickness: a mechanism for protecting mother and embryo. *Q. Rev. Biol.* **75**:113-148.
- FLAXMAN, S.M. et SHERMAN, P.W. 2008. Morning sickness: adaptive cause or nonadaptive. Consequence of embryo viability? *Am. Nat.* **172**:54-62.
- FLEMING, A.S., CORTER, C., STALLINGS, J. et STEINER, M. 2002. Testosterone and prolactin are associated with emotional responses to infant cries in new fathers. *Hormones and Behavior* **42**:399-413.
- FLINN, M.V. 1988. Mate guarding in a Caribbean village. *Ethology and Sociobiology* **9**:1-28.
- FLOURI, E. et BUCHANAN, A. 2003. The role of father involvement in children's later mental health. *Journal of Adolescence* **26**:63-78.
- FLYNN, J.L. et CHAN, J. 2001. Tuberculosis: Latency and reactivation. *Infect. Immun.* **69**:4195-4201.
- FLYNN, J., SLOVIC, P. et METZ, C.K. 1994. Gender, race, and perception of environmental health risks. *Risk Analysis* **14**:1101-1108.
- FODOR, J. 1983. *The modularity of mind*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- FOSTER, K.R. et RATNIEKS, F.L.W. 2005. A new eusocial vertebrate? *Trends Ecol. Evol.* **20**:363-364.
- FRANCKS, C., DELISI, L.E., FISHER, S.E., LAVAL, S.H., RUE, J.E., STEIN, J.F. et MONACO, A.P. 2003. Confirmatory evidence for linkage of relative hand skill to 2p12-q11. **72**:499-502.
- FRANCKS, C., FISHER, S.E., MACPHIE, I.L., RICHARDSON, A.J., MARLOW, A.J., STEIN, J.F. et MONACO, A.P. 2002. A genomewide linkage screen for relative hand skill in sibling pairs. *Am. J. Hum. Genet.* **70**:800-805.
- FREEMAN-GALLANT, C.R., MEGUERDICHIAN, M., WHEELWRIGHT, N.T. et SOLLECITO, S.V. 2003. Social pairing and female mating fidelity predicted by restriction fragment length polymorphism similarity at the major histocompatibility complex in a songbird. *Mol. Ecol.* **12**:3077-3083.
- GABLER, S. et VOLAND, E. 1994. Fitness of twinning. *Hum. Biol.* **66**:699-713.
- GALLAGHER, H.L. et FRITH, C.D. 2003. Functional imaging of 'theory of mind'. *Trends in Cognitive Sciences* **7**:77-83.
- GALLESE, V. et GOLDMAN, A. 1998. Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends in Cognitive Sciences* **2**:493-501.
- GANGESTAD, S.W., THORNHILL, R. et GARVER-APGAR, C.E. 2005. Women's sexual interests across the ovulatory cycle depend on primary partner developmental instability. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* **272**:2023-2027.
- GAULDEN, M.E. 1992. Maternal age effect: the enigma of Down syndrome and other trisomic conditions. *Mutat. Res.* **296**:69-88.
- GAULIN, S.J. C. et SCHLEGEL, A. 1980. Paternal confidence and paternal investment: a cross cultural test of a sociobiological hypothesis. *Ethology and Sociobiology* **1**:301-309.
- GEARY, D.C. 2000. Evolution and proximate expression of human paternal investment. *Psychological Bulletin* **126**:55-77.
- GEARY, D.C. 2005. Evolution of paternal investment. Pp. 483-505 in D. M. Buss, ed. *The evolutionary psychology handbook*. John Wiley & Sons, Hoboken.
- GERGELY, G., BEKKERING, H. et KIRÁLY, I. 2002. Rational imitation in preverbal infants. *Nature* **415**.
- GESCHWIND, N. 1970. The organization of language and the brain. *Science* **170**:940-944.
- GIBSON, M.A. et MACE, R. 2003. Strong mothers bear more sons in rural Ethiopia. *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**:S108-S109.
- GIBSON, M. et MACE, R. 2005. Helpful grandmothers in rural Ethiopia: a study of the effect of kin on child survival and growth. *Evol. Hum. Behav.* **26**:469-482.
- GIGERENZER, G. 2007. Fast and frugal heuristics: The tools of bounded rationality in D. Koehler et N. Harvey, eds. *Handbook of judgment and decision making*. Blackwell, Oxford.
- GINTIS, H. 2000. Strong reciprocity and human sociality. *J. Theor. Biol.* **206**:169-179.
- GIPHART, M.J. et DAMARO, J. 1983. Hla and reproduction. *Journal of Immunogenetics* **10**:25-29.
- GLADUE, B.A. 1991. Aggressive behavioral characteristics, hormones, and sexual orientation in men and women. *Aggressive Behavior* **17**:313-326.
- GLADUE, B.A., BOECHLER, M. et MCCAUL, D. 1989. Hormonal response to competition in human males. *Aggressive Behavior* **15**:409-422.
- GLAZIER, D. 2002. Parental Care. Pp. 860-865 in M. Pagel, ed. *Encyclopedia of evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- GODFRAY, H.C. J. 1991. The signaling of need by offspring to their parents. *Nature* **353**:328-330.
- GOLSENSER, J., MILLER, J., SPIRA, D.T., NAVOK, T. et CHEVION, M. 1983. Inhibitory effect of a fava bean component on the in vitro development of *Plasmodium falciparum* in normal and glucose-6-phosphate dehydrogenase deficient erythrocytes. *Blood* **61**:507-10.
- GONZALEZ-BONO, E., SALVADOR, A., SERRANO, M. et RICART, J. 1999. Testosterone, cortisol and mood in a sports team competition. *Hormones and Behavior* **35**:55-62.
- GOODY, J. 1983. *The development of the family and marriage in Europe*. Cambridge University Press.
- GOSLING, M. et SUTHERLAND, W.J. 2000. *Behaviour and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GRAHAM, N.M. H., BURRELL, C.J., DOUGLAS, R.M., DEBELLE, P. et DAVIES, L. 1990. Adverse effects of aspirin, acetaminophen, and ibuprofen on immune function, viral shedding, and clinical status in rhinovirus-infected volunteers. *The Journal of Infectious Diseases* **162**:1277-1282.
- GRAY, P.B., ELLISON, P.T. et CAMPBELL, B.C. 2007. Testosterone and marriage among Ariaal men of northern Kenya. *Curr. Anthr.* **48**:750-755.
- GRAY, P.B. 2002. Marriage and fatherhood are associated with lower testosterone in males. *Evol. Hum. Behav.* **23**:193-201.
- GRIVETTI, L. 2000. Food prejudices and taboos in K. F. Kiple et K. Ornelas, eds. *Cambridge History of Food*. UP, Cambridge.
- GROSSER, B.I., MONTI-BLOCH, L., JENNINGS-WHITE, C. et BERLINER, D.L. 2000. Behavioral and electrophysiological effects of androstadienone, a human pheromone. *Psychoneuroendocrinology* **25**:289-299.
- GROUIOS, G., TSORBATZOU, H., ALEXANDRIS, K. et BARKOUKIS, V. 2000. Do left-handed competitors have an innate superiority in sports? *Perceptual and motor skills* **90**:1273-1282.
- GUSTAFSSON, L., NORDLING, D., ANDERSSON, M.S., SHELDON, B.C. et QVARNSTRÖM, A. 1994. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **346**:323-331.
- GUTHRIE, S. 1993. *Faces in the clouds: a new theory of religion*. Oxford University Press, New York.
- HAAS, J. 1990. Warfare and the evolution of tribal polities in the prehistoric southwest. Pp. 171-189 in J. Haas, ed. *The anthropology of war*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HAGEN, E. 1999. The functions of postpartum depression. *Evol. Hum. Behav.* **20**:325-359.
- HAIG, D. 1999. Asymmetric relations: internal conflicts and the horror of incest. *Evol. Hum. Behav.* **20**:83-98.
- HAMILTON, W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *J. Theor. Biol.* **7**:1-52.
- HAMILTON, W.D. 1966. The moulding of senescence by natural selection. *J. Theor. Biol.* **12**:12-45.
- HARDIN, G. 1968. The tragedy of the commons. *Science* **162**:1243-1248.

- HARE, B., CALL, J. et TOMASELLO, M. 2001. Do chimpanzees know what conspecifics know? *Anim. Behav.* **61**:139-151.
- HARE, B., CALL, J. et TOMASELLO, M. 2006. Chimpanzees deceive a human competitor by hiding. *Cognition* **101**:495-514.
- HARRIS, J.A., RUSHTON, J.P., HAMPSON, E. et JACKSON, D.N. 1996. Salivary testosterone and self-report aggressive and pro-social personality characteristics in men and women. *Aggressive Behavior* **22**:321-331.
- HARRIS, J.A., VERNON, P.A. et BOOMSMA, D.I. 1998. The heritability of testosterone: a study of dutch adolescent twins and their parents. *Behavior Genetics* **28**.
- HARTUNG, J. 1985. Matrilineal inheritance: new theory and analysis. *Behav. Brain Sci.* **8**:661-688.
- HASSLER, M. et GUPTA, D. 1993. Functional brain organization, handedness, and immune vulnerability in musicians and non-musicians. *Neuropsychologia* **31**:655-660.
- HAUBER, M.E. et SHERMAN, P.W. 2001. Self-referent phenotype matching: theoretical considerations and empirical evidence. *Trends in Neurosciences* **24**:609-616.
- HAUKIOJA, E., LEMMETYNEN, R. et PIKKOLA, M. 1989. Why are twins so rare in Homo sapiens? *Am. Nat.* **133**:572-577.
- HAUSER, M.D., CHOMSKY, N. et FITCH, T. 2002. The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve? *Science* **298**:1569-1579.
- HAVLICEK, J., DVORAKOVA, R., BARTOS, L. et FLEGR, J. 2006. Non-advertized does not mean concealed: Body odour changes across the human menstrual cycle. *Ethology* **112**:81-90.
- HAWKES, K. 2003. Grandmothers and the evolution of human longevity. *Am. J. Hum. Biol.* **15**:380-400.
- HAWKES, K. 2004. Human longevity — The grandmother effect. *Nature* **428**:128-129.
- HAWKES, K., O'CONNELL, J.F. et BLURTON JONES, N.G. 1997. Hadza Women's time allocation, offspring provisioning, and the evolution of long postmenopausal life spans. *Curr. Anthr.* **38**:551-577.
- HAWKES, K., O'CONNELL, J.F., JONES, N.G., ALVAREZ, H. et CHARNOV, E.L. 1998. Grandmothering, menopause, and the evolution of human life histories. *PNAS* **95**:1336-1339.
- HAWKES, K., O'CONNELL, J.F., BLURTON JONES, N.G., ALVAREZ, H. et CHARNOV, E.L. 2000. The grandmother hypothesis and human evolution. Pp. 237-258 in L. Cronk, N. Chagnon et W. Irons, eds. *Adaptation and human behavior. An anthropological perspective*. Aldine de Gruyter, New York.
- HEDRICK, P.W. et BLACK, F.L. 1997. HLA and mate selection: no evidence in south amerindians. *Am. J. Hum. Genet.* **61**:505-511.
- HEDRICK, P. et LOESCHCKE, V. 1996. MHC and mate selection in humans? *Trends Ecol. Evol.* **11**:24-24.
- HEIDER, K.G. 1997. Grand valley Dani: peaceful warriors in G. Spindler et L. Spindler, eds. *Case studies in cultural anthropology*. Harcourt Brace College Publishers, Forth Worth, Texas.
- HELLE, S., LUMMAA, V. et JOKELA, J. 2002. Sons reduced maternal lifespans in pre-modern humans. *Science* **296**:1085.
- HELLE, S., LUMMAA, V. et JOKELA, J. 2004. Accelerated immunosenescence in preindustrial twin mothers. *PNAS* **101**:12391-12396.
- HELLE, S., LUMMAA, V. et JOKELA, J. 2005. Are reproductive and somatic senescence coupled in humans? Late, but not early, reproduction correlated with longevity in historical Sami women. *Proc. R. Soc. Lond. B* **272**:29-37.
- HENRICH, J. et BOYD, R. 2001. Why people punish defectors. Weak conformist transmission can stabilize costly enforcement of norms in cooperative dilemmas. *J. Theor. Biol.* **208**:79-89.
- HERMANS, E.J., PUTMAN, P., BAAS, J.M., KOPPESCHAAR, H.P. et HONK, V.J. 2006. A single administration of testosterone reduces fear-potentiated startle in humans. *Biological Psychiatry* **59**:872-874.
- HERTWIG, R., DAVIS, J.N. et SULLOWAY, F.J. 2002. Parental investment: How an equity motive can produce inequality. *Psychological Bulletin* **128**:728-745.
- HEYER, E. 1993. Population structure and immigration; a study of the Valserine valley (French Jura) from the 17th century until the present. *Ann. Hum. Biol.* **20**:565-73.
- HEYER, E., SIBERT, A. et AUSTERLITZ, F. 2005. Cultural transmission of fitness: genes take the fast lane. *Trends Genet.* **21**:234-9.
- HICKS, R.A. et DUSEK, C.M. 1980. The handedness distributions of gifted and non-gifted children. *Cortex* **16**:479-481.
- HILL, J. 1984. Prestige and reproductive success in man. *Ethology and Sociobiology* **5**:77-95.
- HILL, K. et KAPLAN, H. 1999. Life history traits in humans: Theory and empirical studies. *Annu. Rev. Anthr.* **28**:397-430.
- HIRSCHFELD, L. et GELMAN, S. 1994. *Mapping the mind: domain specificity in cognition and culture*. Cambridge University Press.
- HOFFMAN, H.J., STARK, C.R., LUNDIN, F.E. et ASHBROOK, I.D. 1974. Analysis of birth weight, gestational age, and fetal viability, U.S. births, 1968. *Obstet Gynecol Survey* **29**:651-681.
- HOLDEN, C.J. et MACE, R. 2003. Spread of cattle led to the loss of matrilineal descent in Africa: a coevolutionary analysis. *Proc. R. Soc. Lond. B-Biol. Sci.* **270**:2425-2433.
- HOLDEN, C.J., SEAR, R. et MACE, R. 2003. Matriliney as daughter-biased investment. *Evol. Hum. Behav.* **24**:99-112.
- HOLDEN, C. et MACE, R. 1997. Phylogenetic analysis of the evolution of lactose digestion in adults. *Hum. Biol.* **69**:605-28.
- HOLLOX, E.J., POULTER, M., WANG, Y., KRAUSE, A. et SWALLOW, D.M. 1999. Common polymorphism in a highly variable region upstream of the human lactase gene affects DNA-protein interactions. *Eur. J. Hum. Genet.* **7**:791-800.
- HOMBERT, J.-M. 2005. *Aux origines des langues et du langage*. Fayard, Paris.
- HOPCROFT, R.L. 2006. Sex, status, and reproductive success in the contemporary United States. *Evol. Hum. Behav.* **27**:104-120.
- HORROBIN, D. 2001. *The madness of Adam and Eve. How schizophrenia shaped humanity*. Bantam Press, London.
- HUFF, M.W., ROBERTS, D.C. et CARROLL, K.K. 1982. Long-term effects of semipurified diets containing casein or soy protein isolate on atherosclerosis and plasma lipoproteins in rabbits. *Atherosclerosis* **41**:327-336.
- HUGI, D., TAPPY, L., SAUERWEIN, H., BRUCKMAIER, R.M. et BLUM, J.W. 1998. Insulin-dependent glucose utilization in intensively milk-fed veal calves is modulated by supplemental lactose in an age-dependent manner. *The Journal of Nutrition* **128**:1023-1030.
- HUNT, G.R. 2000. Human-like, population-level specialization in the manufacture of pandanus tools by New Caledonian crows *Corvus moneduloides*. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**:403-413.
- HURT, L.S., RONSMANS, C. et QUIGLEY, M. 2006. Does the number of sons born affect long-term mortality of parents? A cohort study in rural Bangladesh. *Proc. R. Soc. Lond. B* **273** 149-155.
- HURTADO, A.M. et HILL, K. 1992. Paternal effect on offspring survivorship among Ache and Hiwi hunter-gatherers: implications for modeling pair-bond stability. in H. B, ed. *Father-child relations: cultural and biosocial contexts*. Aldine, Chicago.
- INGRAM, C.J., ELAMIN, M.F., MULCARE, C.A., WEALE, M.E., TAREKEGN, A., RAGA, T.O., BEKELE, E., ELAMIN, F.M., THOMAS, M.G., BRADMAN, N. et SWALLOW, D.M. 2007. A novel polymorphism associated with lactose tolerance in Africa: multiple causes for lactase persistence? *Hum. Genet.* **120**:779-88.
- IRONS, W. 2001. Religion as a hard-to-fake sign of commitment in R. Nesse, ed. *Evolution and the capacity for commitment*. Routledge, London.
- JACKSON, F.L. C. 1991. *Secondary compounds in plants (allelochemicals) as promoters of human biological variability*. *Annu. Rev. Anthr.* **20**:505-546.
- JAMESON, K.A., HIGHNOTE, S. et WASSERMAN, L. 2001. Richer color experience for observers with multiple photopigment opsin genes. **8**:244-261.

- JAMISON, C.S., CORNELL, L.L., JAMISON, P.L. et NAKAZATO, H. 2002. Are all grandmothers equal? A review and a preliminary test of the «grandmother hypothesis» in Tokugawa Japan. *Am. J. Phys. Anthr.* **119**:67-76.
- JANEWAY, C., TRAVERS, P., WALPORT, M. et SHLOMBICK, M. 2001. *Immunobiology: The immune system in health and disease*. Garland, New York.
- JERMY, T. 1984. Evolution of insect / host plant relationships. *Am. Nat.* **124**:609-630.
- JESTE, D.V., R. DEL CARMEN, LOHR, J.B. et WYATT, R.J. 1985. Did schizophrenia exist before the eighteenth century? *Compar. Psychiatry* **26**:493-503.
- JOHNSTON, V.S., HAGEL, R., FRANKLIN, M., FINK, B. et GRAMMER, K. 2001. Male facial attractiveness, evidence for hormone-mediated adaptive design. *Evol. Hum. Behav.* **22**:251-267.
- JOHNSTONE, R.A. 1997. Recognition and the evolution of distinctive signatures: when does it pay to reveal identity? *Proc. R. Soc. Lond. B* **264**:1547-1553.
- JOLLY, M., SEBIRE, N., HARRIS, J., ROBINSON, S. et REGAN, L. 2000. The risks associated with pregnancy in women aged 35 years or older. *Hum. Reprod.* **15**:2433-2437.
- JOSEPHSON, S.C. 1993. Status, reproductive success, and marrying polygynously. *Ethology and Sociobiology* **14**:391-396.
- JUNGERS, W.L., POKEMPNER, A.A., KAY, R., R.F. et CARTMILL, M. 2003. Hypoglossal canal size in living hominoids and the evolution of human speech. *Hum. Biol.* **75**:473-484.
- KAHN, S.E., HULL, R.L. et UTZSCHNEIDER, K.M. 2006. Mechanisms linking obesity to insulin resistance and type 2 diabetes. *Nature* **444**:840-846.
- KALHAN, R., PUTHAWALA, K., AGARWAL, S., AMINI, S.B. et KALHAN, S.C. 2001. Altered lipid profile, leptin, insulin, and anthropometry in offspring of south Asian immigrants in the United States. *Metabolism* **50**:1197-1202.
- KALMIJN, M. 1998. Inter marriage and homogamy: Causes, patterns, trends. *Annual Review of Sociology* **24**:395-421.
- KAMINSKI, J., CALL, J. et TOMASELLO, M. 2008. Chimpanzees know what others know, but not what they believe. *Cognition* **109**:224-234.
- KAPLAN, H. 1996. A theory of fertility and parental investment in traditional and modern human societies. *Yearbook of Physical Anthropology* **39**:91-135.
- KAPLAN, H. et HILL, K. 1985. Hunting ability and reproductive success among male Ache foragers. *Curr. Anthr.* **26**:131-133.
- KAPLAN, H., LANCASTER, J.B. et ANDERSON, K.G. 1998. Human parental investment and fertility: the life histories of men in Albuquerque, NM in A. B. a. N. Crouter, ed. *Men in families: when do they get involved? what difference does it make?* Lawrence Erlbaum.
- KAPLAN, H., LANCASTER, J.B., BOCK, J.A. et JOHNSON, S.E. 1995. Does observed fertility maximize fitness among New Mexican men? A test of an optimality model and a new theory of parental investment in the embodied capital of offspring. *Hum. Nat.* **6**:325-360.
- KATZ, S.H. 1979. Un exemple d'évolution bioculturelle : la fève. *Communications* **31**:53-69.
- KATZ, S.H., HEDIGER, M.L. et VALLEROY, L.A. 1974. Traditional maize processing techniques in the New World. *Science* **184**:765-773.
- KAWATA, M. 1995. Roles of steroid hormones and their receptors in structural organization in the nervous system. *Neuroscience Research* **24**:1-46.
- KAY, R., CARTMILL, M. et BALOW, M. 1998. The hypoglossal canal and the origin of human vocal behavior. *PNAS* **95**:5417-5419.
- KELLER, A., ZHUANG, H., CHI, Q., VOSSHALL, L.B. et MATSUNAMI, H. 2007. Genetic variation in a human odorant receptor alters odour perception. *Nature* **449**:468-472.
- KELLER, M. et MILLER, G. 2006. Resolving the paradox of common, harmful, heritable mental disorders: Which evolutionary genetic models work best? *Behav. Brain Sci.* **29**:385-452.
- KILNER, R. et JOHNSTONE, R.A. 1997. Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Trends Ecol. Evol.* **12**:11-15.
- KING-CASAS, B., TOMLIN, D., ANEN, C., CAMERER, C.F., QUARTZ, S.R. et MONTAGUE, P.R. 2005. Getting to know you: reputation and trust in a two-person economic exchange. *Science* **308**:78-83.
- KIRCHENGAST, S. et GARTNER, M. 2002. Changes in fat distribution (WHR) and body weight across the menstrual cycle. *Collegium Antropologicum* **26**:47-57.
- KIRK, K.M., BLOMBERG, S.P., DUFFY, D.L., HEATH, A.C., OWENS, I.P.F. et MARTIN, N.G. 2001. Natural selection and quantitative genetics of life-history traits in western women: A twin study. *Evolution* **55**:423-435.
- KIRKWOOD, T.B. L. et ROSE, M.R. 1991. Evolution of senescence: late survival sacrificed for reproduction. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **332**:15-24.
- KLEIN, J.L. 2000. The effects of hormones on sex differences in infection: from genes to behaviour. *Neurosc. Biobehav. R.* **24**:627-638.
- KLUGER, M.J. 1979. Phylogeny of fever. *Federation proceedings* **38**:30-34.
- KLUGER, M.J., KOZAK, W., CONN, C.A. et LEON, L.R.S., D. 1996. The adaptive value of fever. *Infectious Disease Clinics of North America* **10**:1-20.
- KNAUFT, B.M. 1987. Reconsidering violence in simple human societies—Homicide among the Gebusi of New Guinea. *Curr. Anthr.* **28**:457-500.
- KORPELAINE, H. 2000. Fitness, reproduction and longevity among European aristocratic and rural Finnish families in the 1700s and 1800s. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**:1765-1770.
- KORPELAINE, H. 2003. Human life histories and the demographic transition: a case study from Finland, 1870-1949. *Am. J. Phys. Anthr.* **120**:384-390.
- KOSFELD, M., HEINRICHS, M., ZAK, P.J., FISCHBACHER, U. et FEHR, F. 2005. Oxytocin increases trust in humans. *Nature*:673-676.
- KOSTYU, D.D., DAWSON, D.V., ELIAS, S. et OBER, C. 1993. Deficit of Hla homozygotes in a Caucasian isolate. *Human Immunology* **37**:135-142.
- KRUUK, L.E. B., CLUTTON-BROCK, T.H., SLATE, J., PEMBERTON, J.M., BROTHERSTONE, S. et GUINNESS, F.E. 2000. Heritability of fitness in a wild mammal population. *PNAS* **97**:698-703.
- KUMLE, M. et LUND, E. 2000. Patterns of childbearing and mortality in Norwegian women. A 20-year follow-up of women aged 40-96 in the 1970 Norwegian census. Pp. 117-128 in J.-M. Robine, T. B. L. Kirkwood et M. Allard, eds. *Sex and longevity: sexuality, gender, reproduction, parenthood*. Springer-Verlag, Berlin.
- LACY, R.C. et SHERMAN, P.W. 1983. Kin recognition by phenotype matching. *Am. Nat.* **121**:489-512.
- LAENG, B., MATHISEN, R. et JOHNSEN, J.A. 2007. Why do blue-eyed men prefer women with the same eye color? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**:371-384.
- LAHAM, S.M., GONSALKORALE, K. et VON HIPPEL, W. 2005. Darwinian grandparenting: Preferential investment in more certain kin. *Personality and Social Psychology Bulletin* **31**:63-72.
- LAHDENPERÄ, M., LUMMAA, V., HELLE, S., TREMBLAY, M. et RUSSELL, A.F. 2004. Fitness benefits of prolonged post-reproductive lifespan in women. *Nature* **428**:178-181.
- LANDRY, C., GARANT, D., DUCHESNE, P. et BERNATCHEZ, L. 2001. 'Good genes as heterozygosity': the major histocompatibility complex and mate choice in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Proc. R. Soc. Lond. B-Biol. Sci.* **268**:1279-1285.
- LAVAL, S.H., DANN, J.C., BUTLER, R.J., LOFTUS, J., RUE, J., LEASK, S.J., BASS, N., COMAZZI, M., VITA, A., NANKO, S., SHAW, S.,

- PETERSON, P., SHIELDS, G., SMITH, A.B., STEWART, J., DELISI, L.E. et CROW, T.J. 1998. Evidence for linkage to psychosis and cerebral asymmetry (relative hand skill) on the X chromosome. *American Journal of Medical Genetics* **81**:420-427.
- LAWTON, J.H. et MAY, R.M. 1995. *Extinction rates*. Oxford University Press, Oxford.
- LE BOURG, E., THON, B., LÉGARÉ, J., DESJARDINS, B. et CHARBONNEAU, H. 1993. Reproductive life of French-Canadians in the 17-18th centuries: A search for a trade-off between early fecundity and longevity. *Exp. Geront.* **28**:217-232.
- LEASK, S.J. et CROW, T.J. 2001. Word acquisition reflects lateralization of hand skill. *Trends in Cognitive Sciences* **5**:513-516.
- LEE, R.D. 2003. Rethinking the evolutionary theory of aging: Transfers, not births, shape senescence in social species. *PNAS* **100**:9637-9642.
- LEHMAN, J., FICKENSCHER, G. et BOESCH, C. 2007. Kin biased investment in wild chimpanzees. *Behaviour* **143**:931-955.
- LEIMAR, O. et HAMMERSTEIN, P. 2001. Evolution of cooperation through indirect reciprocity. *Proc. R. Soc. Lond. B-Biol. Sci.* **268**:745-753.
- LÉVI-STRAUSS, C. 1947. *Les structures élémentaires de la parenté*. Mouton de Gruyter.
- LIEBERMAN, D., TOOBY, J. et COSMIDES, L. 2007. The architecture of human kin detection. *Nature* **445**:727-731.
- LIEBERMAN, P. et CRELIN, E. 1971. On the speech of the Neanderthal man. *Linguistic Inquiry* **2**:203-222.
- LINDBERG, S., CORDAIN, L. et EATON, S.B. 2003. Biological and clinical potential of a palaeolithic diet. *Journal of Nutritional and Environmental Medicine* **13**:1-12.
- LITTLE, A.C., COHEN, D.L., JONES, B.C. et BELSKY, J. 2007. Human preferences for facial masculinity change with relationship type and environmental harshness. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**:967-973.
- LIZOT, J. 1976. *Le cercle de feux. Faits et dits des indiens Yanomami*. Seuil, Paris.
- LILAURENS, V., FAURIE, C. et RAYMOND, M. 2009. Wrestling and male reproductive success in a human population. in prep.
- LOCHMILLER, R.L. et DEERENBERG, C. 2000. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos* **88**:87-98.
- LOOS, R.J. F., DEROM, C., ECKELS, R., DEROM, R. et VLIETINCK, R. 2001. Length of gestation and birthweight in dizygotic twins. *Lancet* **358**:560-561.
- LOZANO, G.A. et LANK, D.B. 2003. Seasonal trade-offs in cell-mediated immunosenescence in ruffs (*Philomachus pugnax*). *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**:1203-1208.
- LUBBOCK, J. 2005. *The origin of civilisation and the primitive condition on man*. Kessinger Publishing, Whitefish, MT, USA.
- LUDWIG, D.S., PETERSON, K.E. et GORTMAKER, S.L. 2001. Relation between consumption of sugar-sweetened drinks and childhood obesity: a prospective, observational analysis. *Lancet* **357**:505-508.
- LUMEX, L.H. 1992. Decreased birthweights in infants after maternal in utero exposure to the Dutch famine of 1944-1945. *Paediatr. Perinat. Epidemiol.* **6**:240-253.
- LUMMAA, V. 2001. Reproductive investment in pre-industrial humans: the consequences of offspring number, gender and survival. *Proc. R. Soc. Lond. B* **268**:1977-1983.
- LUMMAA, V. 2003. Reproductive success and early developmental conditions in humans: downstream effects of prenatal famine, birth weight and timing of birth. *Am. J. Hum. Biol.* **15**:170-179.
- LUMMAA, V. et CLUTTON-BROCK, T. 2002. Early development, survival and reproduction in humans. *Trends Ecol. Evol.* **17**:141-147.
- LYCETT, J.E., DUNBAR, R.I.M. et VOLAND, E. 2000. Longevity and the costs of reproduction in a historical human population. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**:31-35.
- MACE, R. 2000. Evolutionary ecology of human life history. *Anim. Behav.* **59**:1-10.
- MACE, R. et HOLDEN, C.J. 2005. A Phylogenetic Approach to Cultural Evolution. *Trends Ecol. Evol.* **20**:116-121.
- MACE, R. et SEAR, R. 1997. The birth interval and the sex of children: evidence from a traditional African population. *J. Biosoc. Sci.* **29**:499-507.
- MACNEILAGE, P.F. 1998. The frame / content theory of evolution of speech production. *Behav. Brain Sci.* **21**:499-511.
- MALÉCOT, G. 1975. Heterozygosity and relationship in regularly subdivided populations. *Theor. Popul. Biol.* **8**:212-41.
- MALONE, D.R., MORRIS, H.H., KAY, M.C. et LEVIN, H.S. 1982. Prosopagnosia: a double dissociation between the recognition of familiar and unfamiliar faces. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry* **45**:820-822.
- MANNI, F., TOUPANCE, B., SABBAGH, A. et HEYER, E. 2005. New method for surname studies of ancient patrilineal population structures, and possible application to improvement of Y-chromosome sampling. *Am. J. Phys. Anthr.* **126**:214-28.
- MANNING, J.T., MARTIN, S., TRIVERS, R.L. et SOLER, M. 2002. 2nd to 4th digit ratio and offspring sex ratio. *J. Theor. Biol.* **217**:93-95.
- MANSON, J.H., WRANGHAM, R.W., BOONE, J.L., CHAPAIS, B., DUNBAR, R.I.M., EMBER, C.R., IRONS, W., MARCHANT, L.F., MCGREW, W.C., NISHIDA, T., PATERSON, J.D., SMITH, E.A., STANFORD, C.B. et WORTHMAN, C.M. 1991. Intergroup aggression in chimpanzees and humans. *Curr. Anthr.* **32**:369-390.
- MARLOWE, F. 2000. The patriarch hypothesis - An alternative explanation of menopause. *Hum. Nat.* **11**:27-42.
- MARSÁL, K., PERSSON, P.H., LARSEN, T., LILJA, H., SELBING, A. et SULTAN, B. 1996. Intrauterine growth curves based on ultrasonically estimated foetal weights. *Acta Paediatr.* **85**:843-848.
- MARSH, H. et KASUZYA, T. 1984. Changes in the ovaries of the short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, with age and reproductive activity. Pp. 311-335 in B. R. D. D. Perrin WF, ed. *Reproduction in whales, dolphins and porpoises. Report of the International Whaling Commission*, Cambridge.
- MARTINET, A. 1991. (1^{re} éd. 1960). *Éléments de linguistique générale*. Paris, Armand Collin, coll. U, Prisme «Langages» 28.
- MATSUDAA, K., SAKAMOTOA, H. et KAWATAA, M. 2008. Androgen action in the brain and spinal cord for the regulation of male sexual behaviors. *Current Opinion in Pharmacology* **8**:747-751.
- MAZUR, A., BOOTH, A. et DABBS, J.M. 1992. Testosterone and chess competition. *Social Psychology Quarterly* **55**:70-77.
- MAZUR, A. et BOOTH, A. 1998. Testosterone and dominance in men. *Behav. Brain Sci.* **21**:353-397.
- MCAULIFFE, K. et WHITEHEAD, H. 2005. Eusociality, menopause and information in matrilineal whales. *Trends Ecol. Evol.* **20**:650-650.
- MCDERMOTT, J.M., STEKETEE, R. et WIRIMA, J. 1995. Mortality associated with multiple gestations in Malawi. *Int. J. Epidemiol.* **24**:413-419.
- MCGREW, W.C. et MARCHANT, L.F. 1999. Laterality of hand use pays off in foraging success for wild chimpanzees. *Primates* **40**:509-513.
- MCGUIRE, M. et TROISI, A. 1998. *Darwinian psychiatry*. Oxford University Press, Oxford.
- MCLAIN, D.K., SETTERS, D., MOULTON, M.P. et PRATT, A.E. 2000. Ascription of resemblance of newborns by parents and nonrelatives. *Evol. Hum. Behav.* **21**:11-23.
- MCLARNON, A. et HEWITT, G.P. 1999. The evolution of human speech: The role of enhanced breathing control. *Am. J. Phys. Anthr.* **109**:341-363.
- MCLEOD, P. et DIENES, Z. 1996. Do fielders know where to go to catch the ball or only how to get there? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* **22**:531-543.

- MEALEY, L. 1985. The relationship between social status and biological success. *Ethology and Sociobiology* 6:249-258.
- MEBERT, C.J. et MICHEL, G.F. 1980. *Handedness in artists. Neuropsychology of left-handedness*. Academic Press, New York.
- MEDAWAR, P.B. 1952. *The unsolved problem of biology*. HK Lewis, London.
- MEILLET, A. 1970. (1^{re} éd. 1928). *La méthode comparative en linguistique*. Paris, Champion.
- MELTON, L. 2002. His pain, her pain. *New Scientist* 2326:32-35.
- MEULENBERG, P.M. M. et HOFMAN, J.A. 1991. Maternal testosterone and fetal sex. *J. Steroid. Biochem. Molec. Biol.* 39:51-54.
- MILINSKI, M. 2003. The function of mate choice in sticklebacks: optimizing MHC genetics. *J. Fish Biol.* 63:1-16.
- MILINSKI, M. et WEDEKIND, C. 2001. Evidence for MHC-correlated perfume preferences in humans. *Behav. Ecol.* 12:140-49.
- MITCHELL, G., TETLOCK, P.E., MELLERS, B.A. et ORDÓÑEZ, L.D. 1993. Judgments of social justice: Compromises between equality and efficiency. *Journal of Personality and Social Psychology* 65:629-639.
- MOCK, D. et PARKER, G. 1997. *The evolution of sibling rivalry*. Oxford University Press, Oxford.
- MOHAI, P. 1992. Men, women, and the environment: an examination of the gender gap in environmental concern and activism. *Society Nat. Res.* 5:1-19.
- MØLLER, A.P. 1991. Preferred males acquire mates of higher phenotypic quality. *Proc. R. Soc. Lond. B* 245:179-182.
- MÜLLER, H., CHIOU, J., CAREY, J.R. et WANG, J. 2002. Fertility and lifespan: Late children enhance female longevity. *J. Gerontol. Biol. Sci. Med. Sci.* 57:B202-B206.
- MULLER, M.N. et WRANGHAM, R.W. 2004. Dominance, aggression and testosterone in wild chimpanzees : a test of the 'challenge hypothesis'. *Anim. Behav.* 67:113-123.
- MULLER, M.N., THOMPSON, M.E. et WRANGHAM, R.W. 2006. Male chimpanzees prefer mating with old females. *Curr. Biol.* 16:2234-2238.
- MULLER, M.N., MARLOWE, F.W., BUGUMBA, R. et ELLISON, P.T. 2009. Testosterone and paternal care in East African foragers and pastoralists. *Proc. R. Soc. Lond. B* 276:347-354.
- MURABITO, J.M., YANG, Q., FOX, C., WILSON, P.W.F. et CUPPLES, L.A. 2005. Heritability of age at natural menopause in the Framingham Heart Study. *J. Clin. Endocrinol. Metabol.* 90:3427-3430.
- MYERS, N. 1989. A major extinction spasm: predictable and inevitable? Pp. 42-49 in D. Western et M. Pearl, eds. *Conservation for the twenty-first century*. Oxford University Press, Oxford.
- NABHAN, G.P. 2004. *Why some like it hot. Food, genes, and cultural diversity*. Island Press, Washington DC.
- NEITZ, M. et NEITZ, J. 1998. Molecular genetics and the biological basis of color vision. Pp. 101-119 in W. Backhaus, R. Kliegl et J. S. Werner, eds. *Color vision, perspectives from different disciplines*. Walter de Gruyter, Berlin.
- NESSE, R. 2005. Evolutionary psychology and mental health. Pp. 903-937 in D. Buss, ed. *The handbook of evolutionary psychology*. John Wiley & Sons, New Jersey.
- NESSE, R. et JACKSON, E. 2006. Evolution : Psychiatric nosology's missing biological foundation. *Clinical Neuropsychiatry* 3:121-131.
- NESSE, R. et WILLIAMS, G. 1994. *Why we get sick. the new science of darwinian medicine*. Vintage Books, New York.
- NETLEY, C. et ROVET, J. 1984. Hemispheric lateralization in 47 XXY Klinefelter's syndrome boys. *Brain and Cognition* 3:10-18.
- NETTLE, D. 2003. Hand laterality and cognitive ability: a multiple regression approach. *Brain and Cognition* 52:390-398.
- NETTLE, D. 2008. Why do some dads get more involved than others? Evidence from a large British cohort. *Evol. Hum. Behav.* 29:416-423.
- NETTLE, D. et CLEGG, H. 2006. Schizotypy, creativity and mating success in humans. *Proc. R. Soc. B* 273:611-615.
- NETTLE, D. et POLLET, T.V. 2008. Natural selection on male wealth in humans. *Am. Nat.* 172.
- NEWLAND, G.A. 1981. Differences between left- and right-handers on a measure of creativity. *Perceptual and Motor Skills* 53:787-792.
- NOË, R. et HAMMERSTEIN, P. 1995. Biological markets. *Trends Ecol. Evol.* 10:336-339.
- NORDLANDER, C., HAMMARSTROM, L., LINDBLOM, B. et SMITH, C. 1983. No role of Hla in mate selection. *Immunogenetics* 18:429-431.
- NORRIS, K. et EVANS, M.R. 2000. Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds. *Behav. Ecol.* 11:19-26.
- NOVECK, I., MERCIER, H. et VAN DER HENST, J.B. 2007. Some interpretational difficulties regarding the Social Contract account of the content effect in M. J. Roberts, ed. *Integrating the mind*. Psychology Press, Hove.
- NOWAK, M.A. et SIGMUND, K. 1998. Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature* 393:573-577.
- NOWAK, M. et SIGMUND, K. 2005. Evolution of indirect reciprocity. *Nature* 437:1291-1298.
- OBER, C., WEITKAMP, L.R., COX, N., DYTCH, H., KOSTYU, D. et ELIAS, S. 1997. HLA and mate choice in humans. *Am. J. Hum. Genet.* 61:497-504.
- OLSON, M. 1965. *The logic of collective action, public goods and the theory of groups*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- OLSSON, M., MADSEN, T., NORDBY, J., WAPSTRA, E., UJVARI, B. et WITTESELL, H. 2003. Major histocompatibility complex and mate choice in sand lizards. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270:S254-S256.
- ONISHI, K.H. et BAILLARGEON, R. 2005. Do 15-month-old infants understand false beliefs? *Science* 308:255-258.
- OTA, H., SETTHEETHAM-ISHIDA, W., TIWAWECH, D., ISHIDA, T. et STONEKING, M. 2001. Human mtDNA and Y-chromosome variation is correlated with matrilineal versus patrilineal residence. *Nat. Genet.* 29:20-1.
- OSTROM, E. 2003. Toward a behavioral theory linking trust, reciprocity, and reputation. Pp. 19-79 in E. Ostrom et J. Walker, eds. *Trust and reciprocity: Interdisciplinary lessons from experimental research*. Russell Sage Foundation, New York.
- OYEBILE, T.O. et MARLER, C.A. 2005. Winning fights elevates testosterone levels in California mice and enhances future ability to win fights. *Hormones and Behaviour* 48:259-267.
- PAGEL, M. 1997. Desperately concealing father: a theory of parent-infant resemblance. *Anim. Behav.* 53:973-981.
- PANCHANATHAN, K. et BOYD, R. 2004. Indirect reciprocity can stabilize cooperation without the second-order free rider problem. *Nature* 432:499-502.
- PARKER, S. 1996. Full brother-sister marriage in Roman Egypt: another look. *Cultural Anthropology* 11:362-376.
- PAVARD, S., GAGNON, A., DESJARDINS, B. et HEYER, E. 2005. Mother's death and child survival: The case of early Quebec. *J. Biosoc. Sci.* 37:209-227.
- PAVARD, S., SIBERT, A. et HEYER, E. 2007. The effect of maternal care on child survival: A demographic, genetic, and evolutionary perspective. *Evolution* 61:1153-1161.
- PAVARD, S., METCALF, C.J.E. et HEYER, E. 2008. Senescence of reproduction may explain adaptive menopause in humans: A test of the "mother" hypothesis. *Am. J. Phys. Anthr.* 136:194-203.
- PAVELKA, M.S. M. et FEDIGAN, L.M. 1991. Menopause: a comparative life history perspective. *Yearb. Phys. Anthr.* 34:13-38.
- PAWLOWSKI, B. 2003. Variable preferences for sexual dimorphism in height as a strategy for increasing the pool of potential partners in humans. *Proc. R. Soc. Lond. B-Biol. Sci.* 270:709-712.
- PECCEI, J.S. 2001a. A critique of the grandmother hypotheses: old and new. *Am. J. Hum. Biol.* 13:434-452.
- PECCEI, J.S. 2001b. Menopause: adaptation or epiphenomenon? *Evol. Anthr.* 10:43-57.

- PENN, D.J. et POTTS, W.K. 1999. The evolution of mating preferences and major histocompatibility genes. *Am. Nat.* **153**:145-164.
- PENN, D.J., DAMJANOVICH, K. et POTTS, W.K. 2002. MHC heterozygosity confers a selective advantage against multiple strain infections. *PNAS* **20**:11260-11264.
- PENTON-VOAK, I.S. et PERRETT, D.I. 2000. Female preference for male faces changes cyclically: Further evidence. *Evol. Hum. Behav.* **21**:39-48.
- PERRET, M. 2005. Relationship between urinary estrogen levels before conception and sex ratio at birth in a primate, the gray mouse lemur. *Hum. Reprod.* **20**:1504-1510.
- PERRY, G.H., DOMINY, N.J., CLAW, K.G., LEE, A.S., FIEGLER, H., REDON, R., WERNER, J., VILLANEVA, F.A., MOUNTAIN, J.L., MISRA, R., CARTER, N.P., LEE, C. et STONE, A.C. 2007. Diet and the evolution of human amylase gene copy number variation. *Nature Genetics*:1256-1260.
- PÉRUSSE, D. 1993. Cultural and reproductive success in industrial societies: testing the relationship at the proximate and ultimate levels. *Behav. Brain Sci.* **16**:267-322.
- PETERS, M. 1991. Sex, handedness, mathematical ability, and biological causation. *Canadian Journal of Psychology* **45**:415-419.
- PETERS, M., SIMMONS, L.W. et RHODES, G. 2008. Testosterone is associated with mating success but not attractiveness or masculinity in human males. *Anim. Behav.* **76**:297-303.
- PETERSON, J.M. 1979. Left-handedness: differences between student artists and scientists. *Perceptual and Motor Skills* **48**:961-962.
- PETERSON, J.M. et LANSKY, L.M. 1974. Left-handedness among architects: some facts and some speculations. *Perceptual and Motor Skills* **38**:547-550.
- PETTAY, J.E., KRUUK, L.E.B., JOKELA, J. et LUMMAA, V. 2005. Heritability and genetic constraints of life-history trait evolution in pre-industrial humans. *PNAS* **102**:2838-2843.
- PINKER, S. 1999. *How the mind works*. Penguin Books. Trad. Fr. Comment fonctionne l'esprit. Odile Jacob.
- PINKER, S. et BLOOM, P. 1990. Natural language and natural selection. *Behav. Brain Sci.* **13**:707-784.
- PLATEK, S.M., RAINES, D.M., GALLUP JR, G.G., MOHAMED, F.B., THOMSON, J.W., MYERS, T.E., PANYAVIN, I.S., LEVIN, S.L., DAVIS, J.A., FONTEYN, L.C.M. et ARIGO, D.R. 2004. Reactions to children's faces: Males are more affected by resemblance than females are, and so are their brains. *Evol. Hum. Behav.* **25**:394-405.
- PLATEK, S.M., BURCH, R.L., PANYAVIN, I.S., WASSERMAN, B.H. et GALLUP JR., G.G. 2002. Reactions to children's faces: Resemblance affects males more than females. *Evol. Hum. Behav.* **23**:159-166.
- PORAC, C. et COREN, S. 1980. Lateral preference in retardates: relationships between hand, eye, foot, and ear preference. *Journal of Clinical Neuropsychology* **2**:173-188.
- PORAC, C. et COREN, S. 1981. *Lateral preferences and human behavior*. Springer Verlag, New York.
- POTTS, W.K., MANNING, C.J. et WAKELAND, E.K. 1994. The role of infectious disease, inbreeding and mating preferences in maintaining MHC genetic diversity: an experimental test. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **346**:369-378.
- POTTS, W.K. et WAKELAND, E.K. 1990. The maintenance of MHC polymorphism. *Immunology Today* **11**:39-40.
- PREMACK, D. et WOODRUFF, G. 1978. Does the chimpanzee have a 'theory of mind'? *Behav. Brain Sci.* **4**:515-526.
- PRENTICE, A.M. et WHITEHEAD, R.G. 1987. The energetics of human reproduction. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **57**:275-304.
- PRETI, G., WYSOCKI, C.J., BARNHART, K.T., SONDEHEIMER, S.J. et LEYDEN, J.J. 2003. Male axillary extracts contain pheromones that affect pulsatile secretion of luteinizing hormone and mood in women recipients. *Biol. Reprod.* **68**:2107-2113.
- PROFET, M. 1992. Pregnancy sickness as adaptation: a deterrent to maternal ingestion of teratogens. Pp. 327-365 in J. Barkow, L. Cosmides et J. Tooby, eds. *The adapted mind. Evolutionary psychology and the generation of culture*. Oxford University Press, New York.
- RAJAGOPALAN, S. 2001. Tuberculosis and aging: A global health problem. *Clin. Infect. Dis.* **33**:1034-1039.
- RANGE, F., VIRANYI, Z. et HUBER, L. 2007. Selective imitation in domestic dogs. *Curr. Biol.* **17**:868-872.
- RAYMOND, M., PONTIER, D., DUFOUR, A.-B. et MØLLER, A.P. 1996. Frequency-dependent maintenance of left handedness in humans. *Proc. R. Soc. Lond. B* **263**:1627-1633.
- REAVEN, G.M. 1994. Syndrome X: 6 years later. *Journal of Internal Medicine* **236**:13-22.
- REGALSKI, J.M. et GAULIN, S.J.C. 1993. Whom are Mexican infants said to resemble? Monitoring and fostering paternal confidence in the Yucatan. *Ethology and Sociobiology* **14**:97-113.
- RICHARDSON, D.S., KOMDEUR, J., BURKE, T. et VON SCHANTZ, T. 2005. MHC-based patterns of social and extra-pair mate choice in the Seychelles warbler. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* **272**:759-767.
- RICKARD, I.J. 2008. Offspring are lighter at birth and smaller in adulthood when born after a brother versus a sister in humans. *Evol. Hum. Behav.* **29**:196-200.
- RICKARD, I.J., RUSSELL, A.F. et LUMMAA, V. 2007. Producing sons reduces lifetime reproductive success of subsequent offspring in pre-industrial Finns. *Proc. R. Soc. Lond. B* **274**:2981-2988.
- RIZZOLATTI, G. et ARBIB, M.A. 1998. Language within our grasp. *Trends in Neurosciences* **21**:188-194.
- ROBERTS, S.C., HAVLICEK, J., FLEGR, J., HRUSKOVA, M., LITTLE, A.C., JONES, B.C., PERRETT, D.I. et PETRIE, M. 2004. Female facial attractiveness increases during the fertile phase of the menstrual cycle. *Proc. R. Soc. Lond. B-Biol. Sci.* **271**:S270-S272.
- RONALD, M., WEIGEL, M. et WEIGEL, M. 1989. Nausea and vomiting of early pregnancy and pregnancy outcome. A meta-analytical review. *British Journal of Obstetrics and Gynaecology* **96**:1312-1318.
- ROSE, R., HOLLADAY, J.W. et BERNSTEIN, I.S. 1971. Plasma testosterone, dominance rank and aggressive behavior in male rhesus monkeys. *Nature* **231**:366-368.
- ROSENBERG, L.T., COOPERMAN, D. et PAYNE, R. 1983. Hla and mate selection. *Immunogenetics* **17**:89-93.
- ROSKAFT, E., WARA, A. et VIKEN, Å. 1992. Reproductive success in relation to resource-access and parental age in a small norwegian farming parish during the period 1700-1900. *Ethology and Sociobiology* **13**:443-461.
- RUEBECK, C.S., HARRINGTON, J.J.E. et MOFFITT, R. 2007. Handedness and earnings. *Laterality* **12**:101-120.
- RUHLEN, M. 1994. *The origin of language*. New York: John Wiley. (traduction française 1997, L'origine des langues, Paris, Belin).
- RUSSELL, A.F. 2004. Mammalian contrasts and comparisons in W. D. Koenig et J. D. Dickinson, eds. *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SACHS, C. 1996. *Gendered fields: rural women, agriculture and environment*. Westview Press, Boulder.
- SACHS, C. 1997. *Resourceful natures, women, and environment*. Francis & Taylor, Washington.
- SAITO, A., MIKAMI, A., HOSOKAWA, T. et HASEGAWA, T. 2006. Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli in humans. *Perceptual and Motor Skills* **102**:3-12.
- SALAMI, K.K., BRIEGER, W.R. et OLUTAYO, L. 2003. Stress and coping among mothers of twins in rural Southwestern Nigeria. *Twin Research* **6**:55-61.
- SALSKA, I., FREDERICK, D.A., PAWLOWSKI, B., REILLY, A.H., LAIRD, K.T. et RUDD, N.A. 2008. Conditional mate preferences: Factors influencing preferences for height. *Personality and Individual Differences* **44**:203-215.
- SALVADORE, A., SIMON, V., SUAY, F. et LLORENS, L. 1987. Testosterone and cortisol responses to competitive fighting in human males. *Aggressive Behavior* **13**:9-13.

- SANS, M., ALVAREZ, I., CALLEGARIJACQUES, S.M. et SALZANO, F.M. 1994. Genetic similarity and mate selection in Uruguay. *J. Biosoc. Sci.* **26**:285-289.
- SASSE, G., MULLER, H., CHAKRABORTY, R. et OTT, J. 1994. Estimating the frequency of nonpaternity in Switzerland. *Human Heredity* **44**:337-343.
- SAVIC, I., BERGLUND, H., GULYAS, B. et ROLAND, P. 2001. Smelling of odorous sex hormone-like compounds causes sex-differentiated hypothalamic activations in humans. *Neuron* **31**:661-668.
- SAVIC, I., BERGLUND, H. et LINDSTROM, P. 2005. Brain responses to putative pheromones in homosexual men. *PNAS* **102**:7356-7361.
- SAXE, R. et KANWISHER, N. 2003. People thinking about thinking people: The role of the temporo-parietal junction in 'theory of mind'. *NeuroImage* **19**:1835-1842.
- SCHIEDEL, W. 1996. Brother-sister and parent-child marriage outside royal families in ancient Egypt and Iran: a challenge to the sociobiological view of incest avoidance? *Ethnology and Sociobiology* **17**:319-340.
- SCHULTZ, A.H. 1969. *The life of primates*. Universe Books, New York.
- SCHWENSOW, N., FIETZ, J., DAUSMANN, K. et SOMMER, S. 2008b. MHC-associated mating strategies and the importance of overall genetic diversity in an obligate pair-living primate. *Evol. Ecol.* **22**:617-636.
- SCHWENSOW, N., EBERLE, M. et SOMMER, S. 2008a. Compatibility counts: MHC-associated mate choice in a wild promiscuous primate. *Proc. R. Soc. Lond. B* **275**:555-564.
- SEAR, R. et MACE, R. 2008. Who keeps children alive? A review of the effects of kin on child survival. *Evol. Hum. Behav.* **29**:1-18.
- SEAR, R., MACE, R. et MCGREGOR, I.A. 2000. Maternal grandmothers improve nutritional status and survival of children in rural Gambia. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**:1641-1647.
- SEAR, R., MACE, R. et MCGREGOR, I.A. 2003. A life history approach to fertility rates in rural Gambia: Evidence for trade-offs or phenotypic correlations? Pp. 135-159 in J. Lee et H.-P. Kohler, eds. *The biodemography of human reproduction and fertility*. Rodgers. Kluwer, Boston.
- SÉGUREL, L., MARTINEZ-CRUZ, B., QUINTANA-MURCI, L., BALARESQUE, P., GEORGES, M., HEGAY, T., ALDASHEV, A., NASYROVA, F., JOBLING, M.A., HEYER, E. et VITALIS, R. 2008. Sex-specific genetic structure and social organization in Central Asia: insights from a multi-locus study. *PLoS Genetics* **4**:e1000200.
- SEIELSTAD, M.T., MINCH, E. et CAVALLI-SFORZA, L.L. 1998. Genetic evidence for a higher female migration rate in humans. *Nat. Genet.* **20**:278-80.
- SHAFFER, D.M. et McBEATH, M.K. 2002. Baseball outfielders maintain a linear optical trajectory when tracking uncatchable fly balls. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* **28**:335-348.
- SHELDON, B.C. et VERHULST, S. 1996. Ecological immunology: Costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.* **11**:317-321.
- SICOTTE, N.L., WOODS, R.P. et MAZZIOTTA, J.P. 1999. Handedness in twins: a meta-analysis. *Laterality* **4**:265-286.
- SINERVO, B., MILES, D.B., FRANKINO, W.A., KLUKOWSKI, M. et DENARDO, D.F. 2000. Testosterone, endurance, and darwinian fitness: Natural and sexual selection on the physiological bases of alternative male behaviors in side-blotched lizards. *Hormones and Behavior* **38**:222-233.
- SINGH, D. 1993. Adaptive significance of female physical attractiveness – role of waist-to-hip ratio. *Journal of Personality and Social Psychology* **65**:293-307.
- SINHA, P., BALAS, B., OSTROVSKY, Y. et RUSSELL, R. 2006. Face recognition by humans: Nineteen results all computer vision researchers should know about. *Proc. IEEE* **94**:1948-1962.
- SLAGSVOLD, T. 1997. Brood division in birds in relation to offspring size: sibling rivalry and parental control. *Anim. Behav.* **54**:1357-1368.
- SMITH, B.H. et TOMPKINS, R.L. 1995. Toward a Life History of the Hominidae. *Annu. Rev. Anthr.* **24**:257-279.
- SMITH, K.R., MINEAU, G.P. et BEAN, L.L. 2003. Fertility and post-reproductive longevity. *Soc. Biol.* **49**:55-75.
- SMUTS, B.B. et GUBERNICK, D.J. 1992. Male-infant relationships in nonhuman primates: paternal investment or mating effort? Pp. 1-30 in B. S. Hewlett, ed. *Father-child relations: cultural and biosocial contexts*. Aldine de Gruyter, New York.
- SOBER, E. et WILSON, E. 1999. *Unto others: the evolution and psychology of unselfish behavior*. Harvard University Press, Boston.
- SOSIS, R. et ALCORTA, C. 2003. Signaling, solidarity, and the sacred: the evolution of religious behavior. *Evol. Anthr.* **12**:264-274.
- SOSIS, R. et BRESSLER, E.R. 2003. Cooperation and commune longevity: A test of the costly signaling theory of religion. *Cross-Cultural Research* **37**:211-239.
- SPEERBER, D. 1994. The modularity of thought and the epidemiology of representations. Pp. 39-67 in L. A. Hirschfeld et S. A. Gelman, eds. *Mapping the mind: domain specificity in cognition and culture*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SPEERBER, D. 1996. *La contagion des idées*. Odile Jacob, Paris.
- SPEERBER, D. 2006. Why a deep understanding of cultural evolution is incompatible with shallow psychology. Pp. 431-449 in N. Enfield et S. Levinson, eds. *Roots of human sociality: culture, cognition and interaction*, Berg Publishers.
- SPEERBER, D. et WILSON, D. 1986. *Relevance, communication and cognition*. Harvard University Press. Trad. Fr. La pertinence, Editions de Minuit, Cambridge.
- SPEERBER, D. et HIRSCHFELD, L.A. 2004. The cognitive foundations of cultural stability and diversity. *Trends in Cognitive Sciences* **8**:40-46.
- SPEERBER, D. et GIROTTO, V. 2002. Use or misuse of the selection task? Rejoinder to Fiddick, Cosmides and Tooby. *Cognition* **85**:277-90.
- SPEERBER, D., CARA, F. et GIROTTO, V. 1995. Relevance theory explains the selection task. *Cognition* **57**:31-95.
- STATTERSFIELD, A.J., CROSBY, M.J., LONG, A.J. et WEGE, D.C. 1998. Endemic bird areas of the world. *BirdLife International*, Cambridge.
- STEARNS, S.C. 1992. *Evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- STEELE, J. et UOMINI, N. 2005. Humans, tools and handedness. Pp. 217-239 in V. Roux et B. Bril, eds. *Stone knapping: the necessary conditions for a unique hominin behaviour*. McDonald Institute for Archaeological Research, Cambridge.
- STEIN, A.D., ZYBERT, P.A. et LUMEY, L.H. 2003b. Acute undernutrition is not associated with excess of females at birth: the Dutch Hunger Winter. *Proc. R. Soc. Lond. B* **271**:S138-S141.
- STEIN, A.D., BARNETT, P.G. et SELLEN, D.W. 2003a. Maternal undernutrition and the sex ratio at birth in Ethiopia: evidence from national sample. *Proc. R. Soc. Lond. B* **271**:S37-S39.
- STEIN, D. 2006. Evolutionary theory, psychiatry, and psychopharmacology. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry* **30**:766-773.
- STERN, K. et MCCLINTOCK, M.K. 1998. Regulation of ovulation by human pheromones. *Nature* **392**:177-179.
- STEVENS, A. et PRICE, J. 1996. *Evolutionary psychiatry. A new beginning*. Routledge, London.
- STINSON, S. 1985. Sex differences in environmental sensitivity during growth and development. *Yearb. Phys. Anthr.* **28**:123-147.
- STONE, V.E., COSMIDES, L., TOOBY, J., KROLL, N. et KNIGHT, R.T. 2002. Selective impairment of reasoning about social exchange in a patient with bilateral limbic system damage. *PNAS* **99**:11531-6.
- STOREY, A.E., WALSH, C.J., QUINTON, R.L. et WYNNE-EDWARDS, K.E. 2000. Hormonal correlates of paternal responsiveness in new and expectant fathers. *Evol. Hum. Behav.* **21**:79-95.

- STORRIE, R. 2003. Equivalence, personhood and relationality: processes of relatedness among the Hoti of Venezuelan Guiana. *Journal of the Royal Anthropological Institute* 9:407-428.
- STOWERS, L. et MARTON, T.F. 2005. What is a pheromone? Mammalian pheromones reconsidered. *Neuron* 46:699-702.
- STROHL, K.P. 2008. Lessons in hypoxic adaptation from high-altitude populations. *Sleep Breath* 12:115-121.
- SUGIYAMA, L.S., TOOBY, J. et COSMIDES, L. 2002. Cross-cultural evidence of cognitive adaptations for social exchange among the Shiwiar of Ecuadorian Amazonia. *PNAS* 99:11537-42.
- SULLOWAY, F.J. 1996a. *Born to rebel : birth order, family dynamics, and creative lives*. Little, Brown and Company, London.
- SULLOWAY, F.J. 1996b. *Born to rebel: birth order, family dynamics, and creative lives*. Pantheon, New York.
- SULLOWAY, F.J. 2001. Birth order, sibling competition, and human behavior. Pp. 39-83 in S. D. Paul et R. H. Harmon, eds. *Conceptual challenges in evolutionary psychology: innovative research strategies*. Kluwer academic publishers, Dordrecht et Boston.
- SWALLOW, D.M. 2003. Genetics of lactase persistence and lactose intolerance. *Annu. Rev. Genet.* 37:197-219.
- TAMIMI, R.M., LAGIOU, P., MUCCI, L.A., HSIEH, C.C., ADAMI, H.O. et TRICHOPOULOS, D. 2003. Average energy intake among pregnant women carrying a boy compared with a girl. *BMJ* 326:1245-1246.
- TAYLOR, P.A. et GLENN, N.D. 1976. The utility of education and attractiveness for females status attainment through marriage. *American Sociological Review* 41:484-498.
- THOMAS, F., TERIOKHIN, A.T., RENAUD, F., DE MEEÛS, T. et GUÉGAN, J.F. 2000. Human longevity at the cost of reproductive success: evidence from global data. *J. Evol. Biol.* 13:409-414.
- THOMPSON, M.E., JONES, J.H., PUSEY, A.E., BREWER-MARSDEN, S., GOODALL, J., MARSDEN, D., MATSUZAWA, T., NISHIDA, T., REYNOLDS, V., SUGIYAMA, Y. et WRANGHAM, R.W. 2007. Aging and fertility patterns in wild chimpanzees provide insights into the evolution of menopause. *Curr. Biol.* 17:2150-2156.
- THORNHILL, R. et GANGESTAD, S.W. 1999. The scent of symmetry: A human sex pheromone that signals fitness? *Evol. Hum. Behav.* 20:175-201.
- THORNHILL, R. et GANGESTAD, S.W. 2003. Do women have evolved adaptation for extra-pair copulation? Pp. 341-368 in K. G. a. E. Voland, ed. *Evolutionary aesthetics*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- TISHKOFF, S.A., REED, F.A., RANCIARO, A., VOIGHT, B.F., BABBITT, C.C., SILVERMAN, J.S., POWELL, K., MORTENSEN, H.M., HIRBO, J.B., OSMAN, M., IBRAHIM, M., OMAR, S.A., LEMA, G., NYAMBO, T.B., GHORI, J., BUMPSTEAD, S., PRITCHARD, J.K., WRAY, G.A. et DELOUKAS, P. 2007. Convergent adaptation of human lactase persistence in Africa and Europe. *Nat. Genet.* 39:31-40.
- TOMASELLO, M. 1999. *The cultural origins of human cognition*. Oxford University Press, Oxford.
- TOMASELLO, M., CALL, J. et HARE, B. 2003. Chimpanzees understand psychological states – the question is which ones and to what extent. *Trends in Cognitive Sciences* 7:153-156.
- TOMASELLO, M., CARPENTER, M., CALL, J., BEHNE, T. et MOLL, H. 2005. Understanding and sharing intentions: The origins of cultural cognition. *Behav. Brain Sci.* 28:675-691.
- TOOBY, J. et COSMIDES, L. 1999. Toward an evolutionary taxonomy of treatable conditions. *Journal of Abnormal Psychology* 108:453-464.
- TOVEE, M.J., REINHARDT, S., EMERY, J.L. et CORNELISSEN, P.L. 1998. Optimum body-mass index and maximum sexual attractiveness. *Lancet* 352:548-548.
- TOVEE, M.J., SWAMI, V., FURNHAM, A. et MANGALPARSAD, R. 2006. Changing perceptions of attractiveness as observers are exposed to a different culture. *Evol. Hum. Behav.* 27:443-456.
- TRACER, D.P. 2002. Somatic versus reproductive energy allocation in Papua New Guinea: life history theory and public health policy. *Am. J. Hum. Biol.* 14:621-626.
- TRIVERS, R. 1985. *Social evolution*. Benjamin / Cummings, Menlo Park, CA.
- TRIVERS, R.L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.* 46:35-57.
- TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 136-179 in B. Campbell, ed. *Sexual selection and the descent of man*. Aldine publishing company, Chicago.
- TRIVERS, R.L. 1974. Parent-offspring conflict. *Am. Zool.* 14:249-264.
- TULJAPURKAR, S.D., PULESTON, C.O. et GURVEN, M.D. 2007. Why men matter: mating patterns drive evolution of human lifespan. *PLoS ONE* 2:e785.
- TURKE, P.W. et BETZIG, L.L. 1985. Those who can do: wealth, status, and reproductive success on Ifaluk. *Ethology and Sociobiology* 6:79-87.
- TYMICKI, K. 2004. Kin influence on female reproductive behavior: The evidence from reconstitution of the Bejsce parish registers, 18th to 20th centuries, Poland. *Am. J. Hum. Biol.* 16:508-522.
- UDRY, J.R. et ECKLAND, B.K. 1984. Benefits of being attractive: differential payoffs for men and women. *Psychological Reports* 54:47-56.
- VAN AGTMAEL, T., FORREST, S.M., DEL-FAVERO, J., VAN BROECKHOVEN, C. et WILLIAMSON, R. 2003. Parametric and nonparametric genome scan analyses for human handedness. *European Journal of Human Genetics* 11:779-783.
- VAN ANDERS, S.M. et WATSON, N.V. 2007. Testosterone levels in women and men who are single, in long-distance relationships, or same-city relationships. *Hormones and Behavior* 51:286-291.
- VAN ASSELT, K.M., KOK, H.S., PEARSON, P.L., DUBAS, J.S., PEETERS, P.H.M., VELDE, E.R.T. et VAN NOORD, P.A.H. 2004. Heritability of menopausal age in mothers and daughters. *Fert. Steril.* 82:1348-1351.
- VAN DE PUTTE, B., MATTHIJS, K. et VLIETINCK, R. 2004. A social component in the negative effect of sons on maternal longevity in pre-industrial humans. *J. Biosoc. Sci.* 36:289-297.
- VAN DEN BERGHE, P.L. et MESHER, G.M. 1980. Royal incest and inclusive fitness. *American ethnologist* 7:300-317.
- VOGEL, F. et MOTULSKY, A. 1997. *Human genetics*. Springer, New York.
- VOLAND, E. 1987. Differential infant and child mortality in evolutionary perspective: data from late 17th to 19th century Ostfriesland (Germany). Pp. 253-261 in L. L. Betzig, M. Borgerhoff Mulder et P. W. Turke, eds. *Human reproductive: A darwinian perspective*. Cambridge University Press, Cambridge.
- VOLAND, E. 1990. Differential reproductive success within the Krummhörn population (Germany, 18th and 19th centuries). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26:65-72.
- VOLAND, E., CHASIOTIS, A. et SCHIEFENHÖVEL, W. 2005. *Grandmotherhood — the evolutionary significance of the second half of female life*. Rutgers University Press, New Brunswick & London.
- VOLAND, E. et CHASIOTIS, A. 1998. How female reproductive decisions cause social inequality in male reproductive fitness: evidence from eighteenth- and nineteenth- century Germany. Pp. 220-238 in S. S. Strickland et P. S. Shetty, eds. *Human biology and social inequality*. Cambridge University Press, Cambridge.
- VOLAND, E. et ENGEL, C. 1989. Women's reproduction and longevity in a premodern population (Ostfriesland, Germany, 18th century). Pp. 194-205 in A. E. Rasa, C. Vogel et E. Voland, eds. *The sociobiology of sexual and reproductive strategies*. Chapman & Hall, London.
- VOLAND, E. et BEISE, J. 2002. Opposite effects of maternal and paternal grandmothers on infant survival in historical Krummhörn. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52:435-443.

- VOLK, A.A. 2007. Parental investment and resemblance: replications, refinements, and revisions. *Evolutionary Psychology* 5:1-14.
- VOLK, A. et QUINSEY, V.L. 2002. The influence of infant facial cues on adoption preferences. *Hum. Nat.* 13:437-455.
- Vorship among Ache and Hiwi hunter-gatherers: implications.
- WAGNER, J.D., FLINN, M.V. et ENGLAND, B.G. 2002. Hormonal response to competition among male coalitions. *Evol. Hum. Behav.* 23:437-442.
- WAKEFIELD, J. 1999. Evolutionary versus prototype analyses of the concept of disorder. *Journal of Abnormal Psychology* 108:374-399.
- WARREN, D.M., STERN, M., DUGGIRALA, R., DYER, T.D. et ALMASY, L. 2006. Heritability and linkage analysis of hand, foot, and eye preference in Mexican Americans. *Laterality* 11:508-524.
- WARREN, J.M. 1980. Handedness and laterality in humans and other animals. *Physiological Psychology* 8:351-359.
- WAYNFORTH, D. 1998. Differences in time use for mating and nepotistic effort as a function of male attractiveness in rural Belize. *Evol. Hum. Behav.* 20:19-28.
- WEDEKIND, C. et FURI, S. 1997. Body odour preferences in men and women: do they aim for specific MHC combinations or simply heterozygosity? *Proc. R. Soc. Lond. B* 264:1471-1479.
- WEDEKIND, C., SEEBECK, T., BETTENS, F. et PAEPKE, A.J. 1995. MHC-dependent mate preferences in humans. *Proc. R. Soc. Lond. B* 260:245-249.
- WEIR, A.A.S., KENWARD, B., CHAPPELL, J. et KACELNIK, A. 2004. Lateralization of tool use in New Caledonian crows (*Corvus moneduloides*). *Proc. R. Soc. Lond. B* (Suppl.), Biology Letters: Published online 25 March 2004, DOI 10.1098/rsbl.2004.0183.
- WELLS, J.C. K. 2000. Natural selection and sex differences in morbidity and mortality in early life. *J. Theor. Biol.* 202:65-76.
- WESTENDORP, R.G. J. et KIRKWOOD, T.B.L. 1998. Human longevity at the cost of reproductive success. *Nature* 396:743-746.
- WILLIAMS, G.C. 1957. Pleiotropy, natural selection and the evolution of senescence. *Evolution* 11:398-411.
- WILLIAMS, G.C. 1966. *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- WILLIAMS, G.C. et NESSE, R.M. 1991. The dawn of Darwinian medicine. *Q. Rev. Biol.* 66:1-22.
- WILLIAMS, J.H.G., WHITEN, A., SUDDENDORF, T. et PERRETT, D.I. 2001. Imitation, mirror neurons and autism. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 25:287-295.
- WILSON, D.S. 2002. *Darwin's Cathedral*. The University of Chicago Press, Chicago.
- WILSON, E.O. 1992. *The diversity of life*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- WILSON, M., DALY, M. et GORDON, S. 1998. The evolved psychological apparatus of human decision-making is one source of environmental problems. Pp. 501-523 in T. Caro, ed. *Behav. Ecol. and conservation biology*. Oxford University Press, Oxford.
- WILSON, M., DALY, M., GORDON, S. et PRATT, A. 1996. Sex differences in valuations of the environment? *Popul. Environ.* 18:143-160.
- WIMMER, H. et PERNER, J. 1983. Beliefs about beliefs: Representing and constraining function of wrong beliefs in young children's understanding of deception. *Cognition* 13:103-128.
- WINGFIELD, J.C. 2005. A continuing saga: The role of testosterone in aggression. *Hormones and Behaviour* 48:253-255.
- WITELSON, S.F. 1985. The brain connection: the corpus callosum is larger in left-handers. *Science* 229:665-668.
- WOOD, J.W. 1994. *Dynamics of human reproduction: biology, biometry, demography*. Aldine De Gruyter, New York.
- WRANGHAM, R. et PETERSON, D. 1996. *Demonic males. Apes and the origins of human violence*. Houghton Mifflin Company, Boston.
- WRIGLEY, E.A., DAVIES, R.S., OEPPEN, J.E. et SCHOFIELD, R.S. 1997. *English population history from family reconstitution 1580-1837*. Cambridge University Press, Cambridge.
- WYART, C., WEBSTER, W.W., CHEN, J.H., WILSON, S.R., MCCLARY, A., KHAN, R.M. et SOBEL, N. 2007. Smelling a single component of male sweat alters levels of cortisol in women. *Journal of Neuroscience* 27:1261-1265.
- WYSOCKI, C.J. et PRETI, G. 2004. Facts, fallacies, fears, and frustrations with human pheromones. *Anat. Rec. A. Discov. Mol. Cell. Evol. Biol.* 281:1201-1211.
- YAMAZAKI, K., BOYSE, E.A., MIKÉ, V., THALER, H.T., MATHIESON, B.J., ABBOTT, J., BOYSE, J., ZAYAS, Z.A. et THOMAS, L. 1976. Control of mating preferences in mice by genes in the major histocompatibility complex. *The Journal of Experimental Medicine* 144:1324-1335.
- YAZDI, A.A., GERMAN, T.P., DEFYTER, M.A. et SIEGAL, M. 2006. Competence and performance in belief-desire reasoning across two cultures: The truth, the whole truth and nothing but the truth about false belief? *Cognition* 100:343-368.
- ZAHAVI, A. 1977. The cost of honesty (Further remarks on the handicap principle). *J. Theor. Biol.* 67:603-605.
- ZERA, A.J. et HARSHMAN, L.G. 2001. The physiology of life history trade-offs in animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32:95-126.
- ZHOU, Q., O'BRIEN, B. et RELYEA, J. 1999. Severity of nausea and vomiting during pregnancy: what does it predict? *Birth* 26:108-114.
- ZIEGLER, E. 1967. Secular changes in the stature of adults and the secular trend of the modern sugar consumption. *Zeitschrift für Kinderheilkunde* 99:146-166.
- ZIEGLER, T.E. 1996. Hormonal responses to parental and non parental conditions in male cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*, a New World primate. *Hormones and Behavior* 30:287-297.
- ZIMMERMANN, F. 1993. *Enquête sur la parenté*. Presses universitaires de France.