

La gestion de la coopération au sein des systèmes biologiques

ÉRIC MURAILLE

Maître de recherches au FNRS. Laboratoire de Parasitologie de la Faculté de Médecine (ULB) et Unité de Recherche en Biologie des Micro-organismes (URBM - UNamur)

emuraille@ulb.ac.be

Bien que les relations symbiotiques de type coopératives soient ubiquitaires dans la nature et leur intérêt pour la survie des entités biologiques bien établi, la manière dont celles-ci ont été sélectionnées au cours de l'évolution trouble et divise les théoriciens de l'évolution depuis des décennies. Une association coopérative entre individus d'une même espèce ou d'espèces différentes, nous parlerons de consortium, génère des biens communs, par exemple des nutriments ou des mécanismes de protections. Un partenaire égoïste peut, en accaparant sans contrepartie ces biens, augmenter considérablement son avantage sélectif aux dépens des individus coopérateurs. Quand le nombre d'individus agissant de manière égoïste dépasse un point critique, la survie du consortium est menacée. Comment éviter cette « tragédie des communs » ?

Cet article propose une synthèse originale des principales théories expliquant la stabilisation des relations coopératives entre individus non apparentés au cours de l'évolution. Dans de nombreux systèmes biologiques, les gains provenant des processus coopératifs auraient favorisé au cours de l'évolution la sélection de mécanismes de contrôle social visant à la neutralisation ou à l'exclusion des partenaires égoïstes. Ces mécanismes seraient à l'origine de l'instauration de normes sociales au sein des systèmes biologiques. Les causes

de la sélection des religions durant l'évolution humaine sont analysées dans ce cadre conceptuel.

La naissance d'une science de l'évolution

"Nothing in biology makes sense except in the light of evolution"

THEODOSIUS DOBZHANSKY

Si l'évolution des entités biologiques est un fait irréfutable, extrêmement bien documenté, la théorie qui tente d'expliquer les mécanismes de ce phénomène a toujours été sujette à controverse depuis sa première formulation par Charles Darwin en 1859 dans *On the origin of species by means of natural selection*. Darwin propose que les espèces animales et végétales évoluent suite à l'action de la **sélection naturelle**. En substance, les individus composant une espèce présenteraient ce que l'on nomme aujourd'hui une **variabilité phénotypique**¹ due à ce que Darwin, ignorant de la génétique, nomme un **principe de divergence**. Les conditions environnementales, en affectant positivement ou négativement le taux de reproduction de certains phénotypes, modifieraient leurs fréquences au sein d'une espèce, amenant celle-ci à évoluer. L'idée que les interactions entre les organismes et leur environnement puisse mener spontanément, sans intentionnalité ni supervision, à l'émergence de formes complexes, fait de Darwin l'un des précurseur du concept d'**auto-organisation** des entités biologiques.

En plus de 150 ans, le darwinisme a connu de nombreuses révolutions paradigmatiques. La découverte du rôle des gènes dans la génération de la diversité et de la transmission des caractéristiques phénotypiques mena dans les années 1930-40 à l'élaboration de la **théorie néodarwinienne** ou synthétique de l'évolution, qui constitue encore le socle conceptuel de la biologie moderne. Mais de nouveaux concepts ont progressivement émergé, tels que la **théorie des équilibres ponctués** [1] de Stephen Jay Gould et Niles Eldredge, postulant que l'évolution n'est pas graduelle mais comprend des périodes de quasi-équilibre, ponctuées de changements importants. La possibilité de **transfert horizontal de gènes** [2], l'intégration de matériel génétique provenant d'un autre organisme sans en être le descendant. La **plasticité phénotypique** [3], la capacité durant le développement ou chez l'adulte d'exprimer

1. Le phénotype est l'ensemble des traits observables d'un individu, il inclut les traits physiques mais aussi comportementaux.

différents phénotypes à partir d'un même génome en fonction, notamment, des conditions environnementales. La généralisation du concept de sélection à d'autres niveaux d'organisation que l'individu [4,5], tels que le gène mais aussi le groupe et l'espèce, on parlera à cet égard de théorie de la **sélection de groupe** (connue également comme *multi-level selection theory*).

L'importance de ces apports reste controversée. En particulier, bien que Darwin lui-même n'y ait pas été opposé et l'ait plusieurs fois évoqué dans son œuvre [6], la sélection de groupe reste bannie du néodarwinisme orthodoxe, qui ne reconnaît que la **sélection individuelle**. Ce rejet, viscéral chez certains théoriciens [7], a de multiples explications. Théoriques tout d'abord, car la sélection de groupe implique la sélection de comportements altruistes (ou prosociaux), sans avantages directs pour celui qui les réalise, comportements qui devraient être éliminés par la sélection naturelle. Émotives et politiques également, car la sélection de groupe remet en question la primauté absolue de l'individu sur la société et l'État, un concept cher au libéralisme qui domina intellectuellement les XIX^e et XX^e siècles. Mais la principale explication pourrait être disciplinaire. Les biologistes opposés à la sélection de groupe sont généralement des théoriciens de la génétique ou des zoologistes, focalisés sur l'évolution des organismes pluricellulaires complexes. Or, ces derniers ne constituent qu'une infime fraction des entités biologiques et surtout se prêtent mal, en raison de leur temps de reproduction considérable, à une observation continue du phénomène évolutif ou à sa manipulation expérimentale. En revanche, bactéries, levures et protozoaires, longtemps négligés par les théoriciens de l'évolution, offrent de remarquables modèles expérimentaux pour investiguer de manière dynamique les mécanismes de l'évolution.

L'équipe de Richard Lenski suit depuis 1988 l'évolution de 12 populations isolées d'une même souche de la bactérie *Escherichia coli* (pour une revue, voir [8]). Celles-ci sont conservées dans un environnement stable, pauvre en nutriments et analysées toutes les 100 générations. En 50.000 générations, il a notamment été observé que certaines nouvelles souches étaient devenues capables de se multiplier plus rapidement et d'utiliser des nutriments présents dans le milieu qui étaient inutilisables par la souche ancestrale. Une population a aussi présenté une divergence en deux lignages distincts qui ont subsisté en compétition durant plusieurs milliers de générations au sein du même environnement avant que l'un ne prenne le dessus et ne fasse disparaître l'autre. Bien que très réductionniste, cette expérience exceptionnelle démontre

qu'un organisme isolé évolue, même dans un environnement stable. Qu'il peut acquérir de nouvelles propriétés métaboliques et s'adapter de manière de plus en plus efficace à son environnement. Cette expérience a également validé le principe de l'évolution ponctuée proposée par Gould et Eldredge. Lenski observe que l'acquisition de nouvelles compétences par *E. coli* n'est pas graduelle au cours du temps mais ponctuelle, les gains de fonction étant corrélés à l'apparition de rares mutations bénéfiques [9]. Utilisant le même type de stratégie, le groupe de William C. Ratcliff [10] a observé que *Saccharomyces cerevisiae*, un champignon unicellulaire, pouvait évoluer *in vitro* vers la multicellularité en un temps remarquablement court s'il est soumis à une pression de sélection favorisant celle-ci. Le développement des techniques de séquençage de l'ADN a également permis de mettre en évidence l'évolution très rapide des agents pathogènes, virus et bactéries, au sein de leur hôte (*within host evolution*) et l'impact de cette évolution sur la virulence et la transmissibilité des pathogènes [11,12].

De telles expériences d'**évolution expérimentale** sont malheureusement difficilement réalisables avec des organismes complexes tels que les mammifères. Une souris est mature en 2 mois et se reproduit en 3-4 semaines. Il faudrait donc approximativement 12.500 ans pour en observer 50.000 générations successives ... Néanmoins, une superbe expérience de domestication sur le renard argenté, unique en son genre, a été initiée par Dmitri Beliaïev en Russie en 1959 [13]. Cette expérience, toujours en cours, a consisté à sélectionner positivement des renards présentant une faible distance de fuite vis-à-vis de l'humain. De manière surprenante, en à peine une 40ème de générations, cette sélection sur un seul trait comportemental mena notamment à des modifications du pelage, de la production d'hormones de stress et du cycle reproducteur ainsi qu'à la stabilisation de traits juvéniles. Cette expérience démontre formellement l'importance de la sélection dans l'émergence et la stabilisation de nouveaux traits phénotypiques. Elle illustre également un phénomène fondamental de la génétique : **l'épistasie**, l'interaction existant entre plusieurs gènes. Un trait phénotypique est rarement la conséquence de l'action d'un seul gène. Il est plus généralement le résultat des interactions non linéaires entre les produits d'un grand nombre de gènes dans un environnement donné. Une pression de sélection, en favorisant un trait phénotypique peut en sélectionner d'autres qui lui sont liés de manière parfois très indirecte.

En conséquence, il n'est pas toujours aisé d'identifier les causes précises de la sélection d'un trait phénotypique.

Adapt or perish

“It is not the strongest of the species that survives, nor the most intelligent that survives. It is the one that is most adaptable to change”

DARWIN, *On the Origin of Species*, 1859

L'**extinction d'espèce** est un phénomène courant, plus de 99% des espèces connues sont éteintes [14,15]. L'humain moderne, *Homo sapiens*, appartient au genre *Homo* de la famille des hominidés. Les données paléontologiques font remonter son existence à 200.000 ans [16]. Toutes les autres espèces du genre *Homo*, une quinzaine ont été décrites à ce jour, sont éteintes. *H. neanderthalensis*, notre plus proche cousin, n'aurait disparu en Europe que depuis 30.000 ans [17]. La découverte de 1 à 4% de gènes attribués à *H. neanderthalensis* au sein du génome d'*H. sapiens* [18] suggère que ces deux espèces ont fait bien plus que de se côtoyer durant 80.000 ans. *H. neanderthalensis* n'était pas très différent de l'humain moderne. Il avait développé une riche culture, le Moustérien, comprenant la fabrication d'outils élaborés [19], des rites funéraires [20] et même une possible expression artistique [21]. Sa disparition, ainsi que celle de toutes les autres espèces d'*Homo*, illustre bien le fait que les hominidés, même lorsqu'ils disposent d'une culture et d'une organisation sociale complexe, sont soumis, comme toutes les entités biologiques, à d'intenses pressions de sélection pouvant mener à leur extinction.

En 1973, le biologiste Leigh Van Valen, comparant la courbe de survie de plusieurs dizaines de groupes de plantes et d'animaux, observa que la probabilité d'extinction était constante au sein de chaque groupe au cours du temps. Il en déduisit que l'environnement d'une espèce se modifiait selon un taux stochastique constant en moyenne, si bien que l'effort d'adaptation de l'espèce devait être constant pour qu'elle survive, quel que soit son âge évolutif (*The law of constant extinction*[22]). Remarquons que ce principe exclut toute idée d'amélioration ou de progrès absolu consécutifs au processus évolutif. Les organismes ne sont pas engagés dans une marche vers le progrès ou la complexité, ils n'évoluent pas pour s'améliorer ou vers un but prédéfini, mais parce qu'ils doivent constamment s'adapter à un environnement changeant pour survivre. Les facteurs de sélection affectant la survie des espèces sont

principalement la compétition avec les autres espèces et les fluctuations climatiques. Mais ces facteurs opèrent vraisemblablement à des échelles de temps et d'espace différentes. La compétition agirait localement et sur de courts laps de temps alors que le climat affecterait de plus grandes régions, voir des continents, sur des durées plus importantes [23]. Identifier et comprendre les **stratégies d'adaptations** permettant la survie des espèces est l'un des plus grands défis de la biologie moderne. Deux principales stratégies semblent avoir été systématiquement sélectionnées : la **coopération entre individus** et la **génération régulée de la diversité phénotypique**.

L'omniprésence des relations symbiotiques coopératives

L'un des principaux apports contemporain de la microbiologie et de l'écologie est la démonstration magistrale de l'importance de la **symbiose**, la vie en association de différentes espèces, dans l'adaptation des entités biologiques aux stress environnementaux.

Les procaryotes² constituent la forme de vie la plus abondante et la plus diversifiée de notre planète. On estime qu'il en existe plus de 10^9 espèces et qu'au moins deux tiers d'entre elles vivraient sous la forme de biofilms, considérés comme des communautés microbiennes agglomérées par une matrice de polymères. Ces structures, fréquemment composées de plusieurs espèces, augmentent considérablement la résistance des bactéries à la dessiccation, à la prédation et aux antibiotiques [24]. Les organismes pluricellulaires, qu'ils soient simples comme l'hydre³ ou complexes comme les mammifères, sont associés à une flore microbienne, nommée **microbiota**, composée de bactéries, champignons et virus. De nombreuses études soulignent l'importance de celle-ci dans l'adaptation à l'environnement de son hôte. Un exemple particulièrement frappant est la symbiose des termites avec leur communauté microbienne intestinale. Cette symbiose explique la capacité unique des termites à dégrader la lignocellulose, le principal composant de la paroi des cellules végétales [25]. Chez les mammifères, il est maintenant bien établi que la composition de la microbiota affecte le développement du système immunitaire et sa capacité à contrôler les infections [26], la capacité à métaboliser les nutri-

2. Les procaryotes sont des organismes unicellulaires ne disposant pas d'un noyau. Ils sont divisés en bactéries et en archaea.

3. Un polype d'eau douce, appartenant à l'embranchement des cnidaires.

ments [27] et même le choix du partenaire sexuel [28] ainsi que certains comportements émotifs [29].

Les individus d'une même espèce coopèrent également souvent entre eux pour accroître leur capacité à survivre. La capacité à coopérer de certains insectes, tels que les fourmis, les termites et les abeilles, est décrite depuis longtemps. Ces espèces sont capables de former des colonies et même des supercolonies dans le cas des fourmis [30]. Ces dernières sont les plus grandes unités collaboratives connues dans la nature. Elles peuvent regrouper des milliers de colonies et des centaines de millions d'individus. Ces structures collectives permettent une **division du travail** et le développement de stratégies sociales complexes augmentant considérablement la survie du groupe, telles que la formation d'un **système immunitaire social** réduisant la dissémination des agents pathogènes [31]. De nombreux organismes unicellulaires, comme des bactéries (*Myxobacteria* [32]), des champignons (*Saccharomyces cerevisiae* [33]) ou des protozoaires (*Dictyostelium discoideum* [34]) sont également capables de former des unités hautement coopératives. Ils présentent un stade de vie pluricellulaire transitoire formé suite à une agrégation. La formation d'une structure mobile pluricellulaire, dénommée *slug*, permet de mieux résister à la prédation et de se déplacer vers de nouveaux territoires. Le slug se différencie ensuite en une forme pluricellulaire fixe, le *fruiting body*, assurant la dispersion des spores (**Figure 1**).

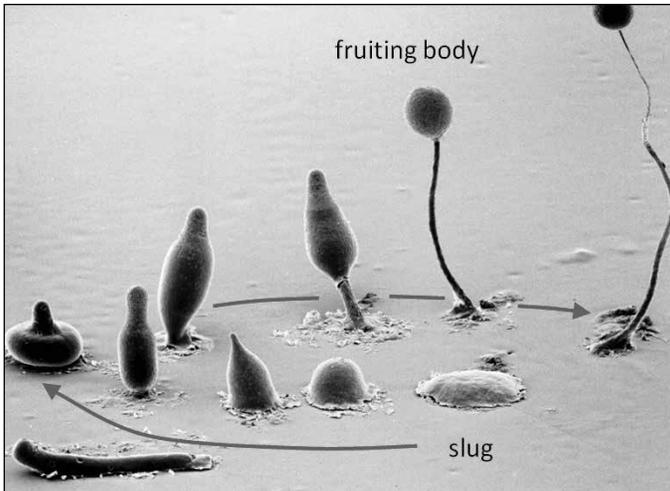


Figure 1 : Illustration de la partie pluricellulaire du cycle du protozoaire *Dictyostelium discoideum*. Formation du fruiting body à partir du slug.

La coopération transgénérationnelle a souvent été décrite comme propre à l'espèce humaine car nécessitant une capacité à se projeter dans le futur et à anticiper. Il a pourtant été démontré que certains protistes sociaux, tel l'amibe *D. discoideum*, en sont parfaitement capables [35]. Lors de la formation du *slug*, les amibes conservent intacte une partie des bactéries phagocytées, leurs principales proies. Ces dernières seront libérées ultérieurement par les spores du *fruiting body*, ce qui permettra aux bactéries d'être présentes là où les spores donneront naissance à de nouvelles amibes. Cette stratégie, qui prive une génération d'amibes d'une partie de ses proies, assure que la génération suivante n'en sera pas dépourvue. Elle peut être assimilée à une forme primitive d'agriculture. Cet exemple fascinant démontre bien que de hauts niveaux de stratégie coopérative ont émergé et ont été positivement sélectionnés bien avant l'apparition des organismes pluricellulaires complexes disposant d'un système nerveux.

Les organismes parasitaires sont traditionnellement présentés comme de simples compétiteurs, réduisant les aptitudes et les chances de survie de l'organisme hôte qu'ils exploitent. Mais, de manière surprenante, de nombreux cas de relations parasitaires indispensables à la reproduction de l'hôte ou favorisant sa survie ont également été décrits. Les polydnavirus et certaines guêpes parasites entretiennent des relations d'interdépendance complexes. D'une part, certains gènes viraux nécessaires à la multiplication du virus se sont intégrés au génome de la guêpe, le rendant totalement dépendant de celle-ci. D'autre part, le virus est indispensable au cycle reproducteur de la guêpe car lorsque celle-ci dépose ses œufs au sein d'une larve, le virus infecte la larve et neutralise son système immunitaire, permettant aux œufs de s'y développer [36]. Les *Wolbachia* sont des bactéries intracellulaires obligatoires infectant de manière permanente plus de 65% des espèces d'insectes, soit plus d'un million d'espèces à elle seule. Elles infectent également de nombreux vers nématodes. *Wolbachia* réduit la fertilité de son hôte, mais en contrepartie peut augmenter sa résistance à certains virus [37]. En son absence, l'hôte présente des retards développementaux et une stérilité [38]. Chez les mammifères, il a été démontré que l'infection chronique par certains virus ou bactéries peut augmenter la résistance à l'infection par d'autres agents pathogènes. Par exemple, l'infection par le virus de l'herpès augmente la résistance à certaines infections bactériennes [39].

Nous pouvons conclure de ce qui précède que de nombreux organismes ne survivent qu'au sein de ce j'appellerai ici un **consortium**, une association d'agents coopératifs et interdépendants, impliquant fréquemment plusieurs espèces. Ces structures sociales, en favorisant la spécialisation des tâches, permettent de vaincre les pressions environnementales d'une manière bien plus efficace que ne le ferait une unité répliquative isolée. Ainsi, **la vie en société constituerait une stratégie de survie** pratiquée par la grande majorité des entités biologiques.

D'un point de vue théorique, l'existence de consortiums pose le problème de l'identification des niveaux de sélection évolutifs. Comme je l'ai mentionné précédemment, la théorie néo-darwinienne orthodoxe ne reconnaît que l'individu comme unité fonctionnelle et donc comme unité de sélection. Mais quelle est l'unité fonctionnelle au sein d'un biofilm bactérien ou d'une termitière ? Un ouvrier stérile au sein d'une termitière est-il une unité fonctionnelle, capable de survivre seul et de transmettre ses gènes ? Certains théoriciens de l'évolution [5] ont donc proposé que chez les insectes sociaux ce soit la colonie, vue comme un **superorganisme**, et non l'individu, qui constitue l'unité fonctionnelle et donc l'unité de sélection. De même, la découverte de l'importance de la microbiota pour son hôte a mené certains biologistes à concevoir l'ensemble formé par l'hôte et sa microbiota, nommé **holobionte** [40] ou **métaorganisme** [41], comme une unité de sélection à part entière. De nombreux travaux en écologie et en microbiologie valideraient donc l'existence de multiples niveaux de sélection proposés par la théorie de la sélection de groupe : si le consortium est indispensable à la survie de l'individu, certains phénotypes et donc certaines combinaisons de gènes, favorisant la survie du consortium et non directement celle des individus le composant, pourraient être positivement sélectionnés durant l'évolution.

Le contrôle social

Malgré l'évidente prépondérance des interactions coopératives dans la nature et leur intérêt pour la survie des entités biologiques, la manière dont celles-ci ont été sélectionnées au cours de l'évolution trouble et divise les spécialistes de l'évolution depuis des décennies. Le « **dilemme du prisonnier** » du mathématicien Albert W. Tucker est un exemple fameux de la théorie des jeux servant à illustrer le problème fondamental de la sélection d'un compor-

tement coopératif durant l'évolution [42]. Il décrit une situation où deux individus peuvent bénéficier d'une coopération mutuelle (ne pas avouer à la police leurs crimes et bénéficier tous deux d'un non-lieu au terme de l'instruction), mais où l'un des individus peut fortement augmenter ses gains (dénoncer son comparse et profiter d'une remise en liberté immédiate) en utilisant une stratégie non coopérative. Le dilemme du prisonnier pose donc le problème de la sélection de processus coopératifs dans une situation où une conduite égoïste permet à court terme un meilleur gain qu'une coopération. Tout consortium génère des **biens communs (BCs)**, par exemple des nutriments ou des mécanismes de protections. Un individu égoïste peut, en accaparant sans contrepartie ces BCs, augmenter considérablement son avantage sélectif aux dépens des individus coopérateurs. Quand le nombre de ces « tricheurs » dépasse un point critique, la survie du consortium est menacée. Ce scénario, connu comme **la tragédie des biens communs** a été décrit en détail par l'écologiste Garrett Hardin pour expliquer le gâchis des ressources naturelles mondiales pour le seul profit d'une minorité d'individus [43].

La limitation de l'accès des BCs aux individus génétiquement apparentés, la **sélection de parentèle**⁴, proposée par le biologiste William D. Hamilton en 1964 [44], fut l'une des plus importantes solutions théoriques proposée au problème de la sélection de la coopération. Imaginons un organisme X, très simple, dont les comportements sont génétiquement déterminés. Si certains gènes, appelons-les « gènes coopératifs », mènent cet organisme à partager les nutriments qu'il produit avec un organisme Y, il diminue de ce fait les nutriments dont il dispose pour se multiplier. Ce comportement ne lui est profitable que si l'organisme Y avec qui il partage en fait autant. Si ce n'est pas le cas, ces gènes coopératifs ne devraient pas être sélectionnés et stabilisés durant l'évolution. Mais selon Hamilton, si les organismes X et Y sont génétiquement apparentés, alors l'absence de contrepartie ne cause pas de préjudices aux gènes altruistes qui peuvent de ce fait être positivement sélectionnés. La sélection de parentèle permet notamment d'expliquer la sélection de mécanismes, présents à la fois chez les bactéries [45,46] et les eucaryotes unicellulaires [47], limitant la coopération sur la base d'un contrôle d'identité génétique des individus. Ces mécanismes prennent généralement la forme de récepteurs exprimés à la surface des cellules et présentant une importante

4. Également connue comme *kin selection* ou *inclusive fitness theory*.

variabilité allélique⁵. La reconnaissance de ces récepteurs sert de contrôle de l'identité génétique pour valider l'accès aux BCs. En leur absence, la formation de consortium est gravement perturbée. Les biologistes de l'évolution utilisent, avec un certain humour, le terme de « **barbes vertes** » (*green-beard*) pour désigner ces **marqueurs identitaires**, je ferai de même dans cet article.

La sélection de parentèle n'apporte cependant aucune explication satisfaisante au développement de processus coopératifs au sein des biofilms comprenant plusieurs espèces bactériennes, ou à l'établissement de relations coopératives stables entre les métazoaires et leur microbiota. En d'autres termes, la sélection de parentèle justifie la collaboration entre individus génétiquement apparentés, mais elle n'explique pas les nombreux cas évidents et indiscutables de coopération entre individus non apparentés et d'interdépendance entre espèces différentes. Les biologistes David C. Queller et Joan E. Strassmann [48] proposent en 2010 une solution à ce problème, qui complète admirablement la sélection de parentèle d'Hamilton. Selon eux, les gains provenant des processus coopératifs au sein des consortiums favorisent la sélection de mécanismes (connus comme *policing mechanisms*) visant à la neutralisation ou à l'exclusion des partenaires égoïstes. Plus le taux de parenté génétique entre coopérateurs est bas et plus ces mécanismes doivent être performants pour limiter les risques d'exploitation des BCs par des individus égoïstes (endogènes au consortium ou exogènes à celui-ci). Ces mécanismes de contrôle doivent être capables à minima (i) de discriminer entre partenaires coopératifs et égoïstes, (ii) de tolérer les partenaires coopératifs et (iii) de contenir, neutraliser ou exclure les partenaires égoïstes. J'utiliserai le terme de **système de contrôle social** pour décrire l'ensemble des mécanismes indispensables à la stabilisation des relations coopératives au sein d'une population. L'existence de ce système de contrôle rend l'accès aux BCs dépendant de l'expression par l'individu d'une série de caractéristiques morphologiques ou comportementales bien définies, ce qui élargit considérablement le concept de la barbe verte comme nous le verrons plus loin.

Comme je l'ai discuté dans un précédent article [49], ces systèmes de contrôle social semblent présents à tous les niveaux de complexité du vivant. On les retrouve chez les bactéries, les protozoaires, mais également au sein des organismes pluricellulaires complexes comme les mammifères qui vivent en association avec une microbiota complexe. Chez ceux-ci, le système de

5. Un allèle est une version différente d'un même gène.

contrôle social est incarné par le système immunitaire, qui dispose de la capacité de détecter et de combattre tous les types d'organismes parasites, qu'ils soient exogènes (virus, bactéries, etc.) mais également endogènes (cellules tumorales). Le système immunitaire permet la mémorisation à long terme des organismes parasites et même la transmission partielle de cette information aux descendants par le biais du transfert d'anticorps via le placenta ou le lait maternel. L'existence de système de contrôle social est également bien documenté parmi les sociétés d'insectes [31,50]. Ces sociétés hautement coopératives sont composées d'individus qui ne sont pas génétiquement identiques et dont seul un très petit nombre (les reines et les mâles qui les fécondent) peuvent se reproduire. Il en résulte des conflits pour l'accès à la reproduction. Ces conflits sont fréquemment résolus par la coercition [50] et sont même parfois gérés au sein de la colonie par des travailleurs spécialisés dans le contrôle social (*policing behaviour* [51]). L'ubiquité des systèmes de contrôle social illustre la constance de certains principes organisationnels, quel que soit le niveau de complexité. En d'autres termes, **le contrôle social, bien que présent sous des formes très diverses, constitue la principale solution sélectionnée pour stabiliser les relations coopératives au sein d'un consortium.**

Mais en pratique, comment des consortiums composés d'espèces différentes peuvent-ils se former dans la nature ? Il a été observé qu'une relation entre un hôte et un organisme parasite, si elle crée une interdépendance, peut aboutir à la formation d'un consortium. Frank Ryan a décrit ce scénario sous le terme de « **symbiose agressive** » [52]. Il postule que l'interdépendance entre le parasite et son hôte implique la sélection négative des traits du parasite limitant la capacité de l'hôte à survivre et la sélection positive des traits favorisant celle-ci. Suivant ce scénario, un parasite, initialement indépendant de l'hôte et agressif, pourrait perdre progressivement son individualité et ses traits agressifs et être incorporé à l'hôte. Une parfaite illustration de ce principe peut être trouvée dans le travail expérimental réalisé en 1966 par Kwang W. Jeon sur le protozoaire *Amoeba proteus*. Jeon a observé *in vitro* l'établissement d'une symbiose entre une bactérie et son amibe menant progressivement à l'intégration définitive de la bactérie au sein de l'amibe [53]. Quand la bactérie infecte pour la première fois les amibes, Jeon constate que l'infection est fatale à la majorité d'entre elles. Cependant, avec le temps, les amibes survivantes s'adaptent à la présence de la bactérie et en quelques années, en de-

viennent dépendantes. Cette dépendance s’explique par un transfert massif de gènes entre la bactérie et l’amibe. Un autre exemple bien documenté de **sym-biogenèse** est l’apparition des cellules eucaryotes. Suivant l’hypothèse endo-symbiotique proposée par la microbiologiste Lyn Margulis [54], celles-ci proviendraient de la symbiose entre divers procaryotes, dont des bactéries du genre *Rickettsia* qui auraient donné naissance aux mitochondries, les centrales énergétiques de nos cellules.

Le virologue Luis P. Villarreal [55] a développé l’idée, fort intéressante, que les virus peuvent réguler les liens sociaux entre éléments d’une société. Il observe que lorsqu’un élément génétique transférable (un plasmide, un virus) infecte une population bactérienne, celui-ci utilise fréquemment une stratégie basée sur l’usage d’un **module d’addiction** pour persister durablement au sein de cette population. Ces modules, découverts en 1993 [56] comprennent, dans leur forme la plus simple, un gène codant pour une protéine soluble et stable capable d’induire la lyse de la bactérie (la toxine) et un gène codant pour une protéine soluble et instable permettant de résister aux effets lytiques de la toxine (l’antitoxine) (**Figure 2.A**). Lors de la multiplication par division de la bactérie, les bactéries filles se chargent en toxine et meurent si elles ne disposent pas du gène codant pour l’antitoxine (**Figure 2.B**). Cette stratégie peut être interprétée comme une forme particulièrement efficace et rapide de symbiose agressive où la dépendance de l’hôte envers le parasite est induite dès le premier contact par le parasite.

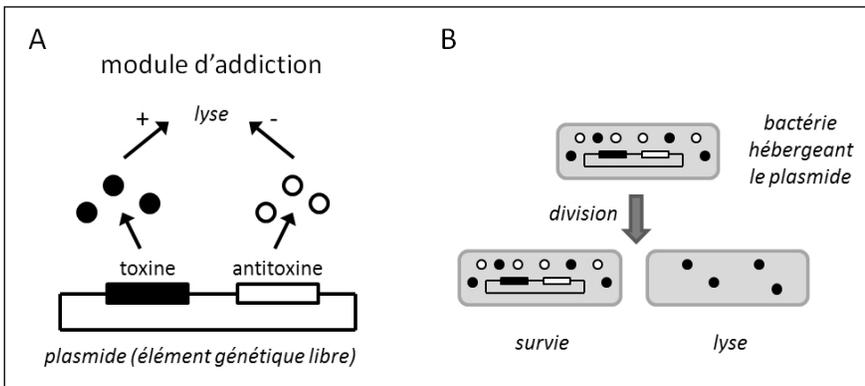


Figure 2 : Illustration du concept de module d’addiction développé par Luis Villarreal.

L’usage de module d’addiction n’est pas limité aux relations entre virus et bactéries. Il a été fréquemment décrit lors de relations hôte/pathogène chez les

organismes pluricellulaires complexes et implique alors le système immunitaire adaptatif de l'hôte. Suite à l'infection d'une population par un organisme infectieux, virus ou bactérie, les individus survivants acquièrent généralement une immunité spécifique de longue durée à l'agent infectieux. Cette immunité n'est pas totale, l'agent infectieux persiste au sein de la population mais le système immunitaire permet d'en limiter fortement l'impact, il constitue l'antidote. La présence de cet agent infectieux confère à la population immunisée un avantage, souvent décisif, dans sa compétition avec d'autres populations non immunisées. Un exemple bien documenté de l'importance des infections dans la compétition entre deux populations est celui du déclin des écureuils roux (*Sciurus vulgaris*) en Angleterre. Ce déclin serait dû à la compétition que lui livre l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*), une espèce importée d'Amérique du Nord. Ce dernier serait fortement favorisé par sa capacité à résister à l'infection par le squirrelepox virus. L'écureuil gris est porteur de l'infection, sans en souffrir, mais la transmet par contact direct aux écureuils roux pour lesquels le virus est généralement mortel [57]. De même, de nombreuses invasions humaines semblent avoir été favorisées par les agents infectieux. Quand les Espagnols colonisèrent l'Amérique du Sud à la fin du xv^e siècle, les agents infectieux (variole, grippe, fièvre jaune, etc.) qu'ils importèrent décimèrent les populations autochtones qui n'avaient jamais été en contact avec ces germes et ne disposaient d'aucune immunité à leur égard. Les historiens ont estimé qu'en seulement 50 ans, la population autochtone du Pérou et du Mexique serait passée de 60 à 10 millions d'individus [58]. Ces épidémies, en particulier la variole [59], furent en partie responsable du déclin des populations amérindiennes dans les siècles qui suivirent.

Le scénario de la symbiose agressive requiert néanmoins une interdépendance entre l'hôte et le parasite. Si ce dernier a accès à plusieurs hôtes d'espèces différentes pour se multiplier, il est probable que la pression en faveur de la sélection d'une symbiose coopérative sera très faible. Toutes les relations hôte/parasite ne peuvent donc déboucher automatiquement sur une symbiose coopérative stable. Il est intéressant de souligner que le scénario de la symbiose agressive offre également une explication à la croissance de la complexité des entités biologiques au cours de l'évolution. La complexité, en soi, n'implique pas forcément un gain d'adaptabilité et de capacité à survivre. La preuve en est la prépondérance des entités biologiques simples (virus, bacté-

ries, protozoaires) sur notre planète ainsi que la tendance générale vers une simplification du génome observée dans l'évolution de nombreuses bactéries [60]. Selon l'hypothèse endosymbiotique, la croissance de la complexité en biologie ne serait que la conséquence de la stabilisation d'une relation coopérative entre deux entités suite à l'établissement d'une interdépendance irréversible. Un phénomène connu comme une **transition évolutive vers l'individualité** [61] la transformation d'un ensemble d'individus coopératifs en une entité intégrée constituant un nouvel individu structurellement plus complexe.

Diversité et robustesse des systèmes biologiques

"... there is a constant tendency in the forms that are increasing in number and diverging in character, to supplant and exterminate the less divergent"

DARWIN, *On the Origin of Species*

Il est à présent bien documenté que les communautés riches en espèces sont généralement plus productives [62,63], plus stables et résistantes aux changements environnementaux [64-67] et peuvent présenter une résistance accrue aux infections [68,69] en comparaison des communautés présentant moins de diversité. À l'inverse, la réduction de la diversité d'espèce diminue fréquemment la robustesse des écosystèmes [70]. La même observation peut être effectuée au niveau des populations et des espèces. Ainsi, toutes les formes de biodiversité, indépendamment du niveau de complexité (population, espèce, écosystème), semblent capables de favoriser la résistance des systèmes biologiques aux pressions environnementales.

De multiples mécanismes ont été proposés pour expliquer l'impact de la biodiversité sur les écosystèmes (pour une revue [71]). Darwin proposait déjà que la diversité puisse augmenter la productivité des écosystèmes par une division du travail entre espèces, suggérant que chaque espèce dispose d'une capacité unique à exploiter son environnement (**effet de complémentarité**). Alternativement, une grande diversité d'espèces implique aussi une grande probabilité d'avoir des espèces hautement adaptées à leur environnement (**effet d'échantillonnage**). Un grand nombre d'espèces peut également impliquer un certain niveau de redondance fonctionnelle parmi celles-ci. La perte d'une espèce aura donc moins d'impact dans un système présentant une diversité d'espèces élevée que dans un système présentant une diversité réduite

(**effet d'assurance** [72]). La diversité génétique au sein d'une population d'une même espèce augmenterait sa résistance aux modifications environnementales par le même type de mécanisme [73-77].

La biodiversité peut également permettre l'émergence de nouvelles fonctions et une spécialisation des tâches au sein d'une population. Cette division du travail peut constituer la base d'une interdépendance et ainsi favoriser le développement d'un consortium, d'une nouvelle unité fonctionnelle. Par exemple, la division des tâches permet à certaines bactéries d'entrer en synergie et de réaliser des tâches normalement incompatibles. Les populations de cyanobactéries peuvent réaliser simultanément la photosynthèse et la fixation de nitrogène, deux tâches normalement incompatibles car l'oxygène produit durant la photosynthèse endommage les enzymes impliqués dans la fixation du nitrogène.

De ce qui précède, nous pouvons donc conclure que **la diversité génétique et phénotypique constitue un élément essentiel à l'adaptation des espèces et écosystèmes aux stress environnementaux**. Comment cette diversité est-elle générée ?

Génération de la diversité

La théorie néodarwinienne postule que la variabilité génétique au sein des populations constitue le carburant, l'élément indispensable à toute adaptation et évolution. En conséquence, toutes les entités biologiques ont acquis au cours de l'évolution des stratégies complexes pour faire varier leur génome. Parmi celles-ci, citons le contrôle de la fréquence des mutations [78] les mécanismes de transferts horizontaux de gènes chez les bactéries [79] et la méiose chez les eucaryotes [80]. Néanmoins, ces stratégies ne sont suffisantes que pour des organismes, comme les bactéries ou les protozoaires, disposant d'un cycle de vie court et existant sous la forme de grandes populations (on parle d'espèce à **stratégie r**), basé sur le modèle évolutif r/K de MacArthur et Wilson [81]. Ces deux conditions sont indispensables pour permettre à des modifications génétiques aléatoires d'adapter une population à une nouvelle pression de sélection en un laps de temps raisonnable.

Les organismes pluricellulaires complexes, dont l'être humain, sont présents en nettement moins grand nombre que les bactéries et leur temps de

génération est infiniment plus long (espèce à **stratégie [K]**). Leurs stratégies d'adaptation ne peuvent donc reposer exclusivement sur des modifications génétiques pour s'adapter rapidement à un environnement fluctuant. En conséquence, un large ensemble de **stratégies d'adaptation phénotypique**, tels que des cycles complexes de différenciation ou des stratégies d'adaptations comportementales, ont été sélectionnées durant l'évolution. Le développement d'un système nerveux chez les métazoaires supérieurs permet notamment une adaptation par le choix entre différents types de comportements en fonction des conditions environnementales.

Remarquons que ces stratégies d'adaptations [r] et [K] constituent un exemple de **coadaptation** des traits écologiques, reproductifs, comportementaux et physiologiques. Les traits phénotypiques ont rarement une valeur intrinsèque et ne favorisent la survie de l'individu qu'associés à d'autres traits.

Le danger de la normalisation, l'importance de la compétition

Il existe une opposition fondamentale entre le contrôle social et la génération de diversité au sein des consortiums. Si le contrôle social stabilise la coopération entre individus en pénalisant les comportements égoïstes, ce contrôle entre potentiellement en conflit avec le maintien d'une diversité élevée, source de robustesse et d'innovation. En effet, le contrôle social, en sélectionnant les partenaires tolérés au sein du consortium, définit des **normes sociales** et réduit la diversité phénotypique du consortium, ce qui peut diminuer les aptitudes du consortium à s'adapter.

La **coévolution antagoniste**, la compétition entre individus d'une même espèce ou d'espèces différentes, peut favoriser le maintien de la diversité au sein des populations [82-84], comme le résumait le généticien John BC Haldane : "*For just because of its rarity it will be resistant to diseases which attack the majority of its fellows*"⁶. Des variants rares ou nouveaux sont favorisés au sein des populations par la présence d'agents infectieux adaptés aux variants les plus courants. Cette dynamique compétitive assure un brassage génétique permanent des populations. Il s'agit d'un principe général, les parasites et

6. "Car, en raison de sa rareté, il sera résistant aux maladies qui attaquent la majorité de ses camarades"

leurs hôtes, mais aussi les prédateurs et leurs proies, les exploiters et les victimes interagissent dans une course perpétuelle aux armements. Des mécanismes d'attaque et de défense sont perpétuellement sélectionnés, ce que Leigh Van Valen nomma l'**hypothèse de la reine rouge** (*Red Queen hypothesis*, [22]), en référence à un épisode fameux du livre de Lewis Carroll *Through the Looking-Glass*, 1871, au cours duquel la Reine Rouge répond à Alice : «*Now, here, you see, it takes all the running you can do, to keep in the same place*». La compétition confère donc aux différences individuelles un avantage sélectif, forçant le recul des normes sociales et assurant le maintien de la diversité au sein des consortiums.

La dynamique du vivant

Les couples antagonistes coopération/compétition et normalisation/diversité cachent peut-être le secret de la dynamique même du vivant. Une manière de le découvrir est de s'intéresser à l'origine de la vie, un domaine passionnant mais évidemment hautement spéculatif. Nous pouvons choisir d'accepter comme base raisonnable de réflexion les théories minimalistes [85,86] qui suggèrent qu'avant la phase cellulaire de la vie des unités auto-répliquatives composées de protoenzymes, dont la nature moléculaire exacte importe peu, ont pu constituer les prémices de la vie sur Terre. Ces premiers réplicateurs⁷, sans code, ont dû se heurter à ce que le biophysicien Manfred Eigen a nommé **la crise de l'information** [87,88], le problème du stockage et de la fidélité de la transmission de l'information. Sans un système de codage de l'information, la réplication de ces petits réseaux métaboliques devait engendrer beaucoup d'erreurs. Or, sans hérédité, l'évolution est impossible. Comment les petits réseaux métaboliques ont-ils pu se stabiliser ? La solution d'Eigen réside dans la symbiose coopérative au niveau moléculaire. Si plusieurs réplicateurs s'unissent en un cycle de catalyse, ce qu'Eigen appelle un **hypercycle** (Figure 3), ils forment une boucle de catalyse de degré supérieur et disposent alors en théorie d'une beaucoup plus grande stabilité.

7. Un réplicateur est une entité capable de se reproduire à l'identique.

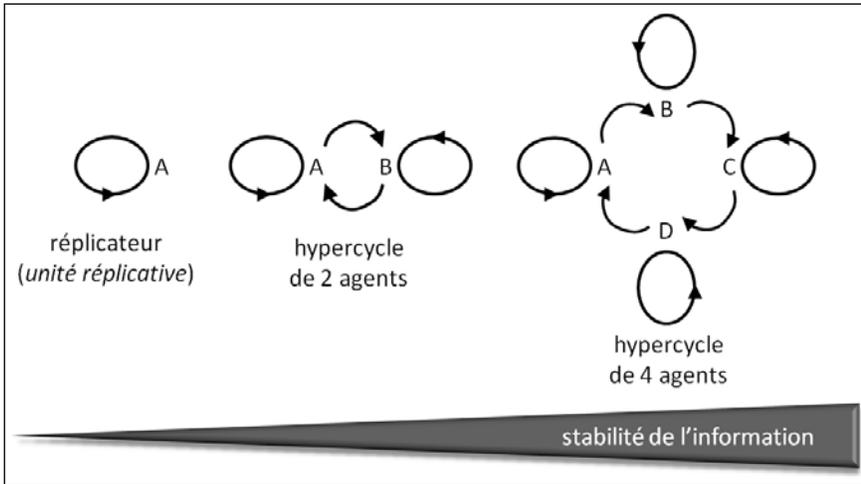


Figure 3 : Représentation schématique des hypercycles d'Eigen.

Notons que l'union de réplicateurs en hypercycle déplace de nouveau l'unité de sélection (l'unité fonctionnelle) du niveau individuel vers le niveau de la communauté des réplicateurs impliqués dans l'hypercycle, dans la logique de la théorie de la sélection de groupe. D'après Eigen, l'association des réplicateurs en hypercycle serait la seule solution permettant une stabilisation des réplicateurs. Ainsi, la coopération aurait été une étape indispensable à l'émergence de la vie.

Le généticien John Maynard Smith [89] attaqua vivement la solution d'Eigen pour son apparent altruisme et souligna que les hypercycles étaient extrêmement vulnérables aux parasites. En effet, une protoenzyme peut s'accaparer le produit d'une réaction enzymatique nécessaire à la copie d'une autre protoenzyme par exemple. Plusieurs solutions à ce problème ont été découvertes. Le parasitisme moléculaire a sans doute pu être partiellement contré grâce à la compartimentation des réactions chimiques. Les micro-compartiments offerts par certaines structures géologiques auraient pu naturellement isoler certains hypercycles et les protéger du parasitisme [86]. Une autre alternative est l'auto-compartimentation chimique observée dans des modèles de diffusion spatiale [90]. Ainsi, la création d'enveloppes biologiques a pu constituer une seconde étape majeure dans l'évolution. Ces enveloppes, premières formes d'individualisation, auraient été positivement sélectionnées par la pression des parasites moléculaires, nouvel exemple de l'impact du parasitisme sur la croissance de la complexité. La compartimentation ne représente

toutefois pas la panacée contre le parasitisme car les mutations des protoenzymes d'un hypercycle peuvent entraîner l'apparition de parasites endogènes. Une solution à ce problème réside peut-être dans l'atténuation progressive de la virulence des parasites. N'oublions pas qu'un parasite qui détruit son hôte se détruit généralement lui-même. La sélection peut donc avoir favorisé les parasites peu virulents tirant parti des hypercycles mais sans déstabiliser totalement ceux-ci. Nous entrerions alors dans le scénario d'une « symbiose agressive » conduisant à un nouvel hypercycle plus complexe.

À ce stade de notre réflexion, nous pouvons suggérer que le couple coopération/compétition pourrait être apparu dès les prémices de la vie et constituerait la base de la « machine à évoluer Darwinienne ». La coopération permet une meilleure stabilité de l'information et augmente le succès répliatif. Mais le parasitisme, en plus d'entretenir une dynamique et une variabilité de forme assurant la survie face aux fluctuations de l'environnement, stimule la croissance de la complexité car seuls les consortiums développant une résistance aux parasites, un système de contrôle social, peuvent survivre. Ces consortiums plus complexes sélectionnent à leur tour des parasites plus complexes, le cycle de la génération de la complexité est bouclé, le moteur évolutif lancé.

L'évolution culturelle

Un système nerveux complexe peut contribuer à une plasticité comportementale importante ainsi qu'à développer une capacité à transmettre fidèlement à sa descendance ou à son entourage les stratégies comportementales les plus efficaces, ce qui constitue la base d'une **culture**. Cette stratégie d'adaptation est extraordinairement développée chez *Homo sapiens* qui se caractérise par une culture extrêmement riche, complexe et diversifiée. Les données générées par la comparaison des séquences de nombreux génomes humains démontrent une explosion récente (<5000 ans) de la diversité des séquences codantes pour nos gènes [91,92]. Cette diversité serait en partie la conséquence du faible impact de la sélection naturelle au niveau génétique, ce qui suggérerait que **l'essentiel des mécanismes adaptatifs déployés par l'espèce humaine durant les derniers millénaires pourraient être de nature culturelle et non génétique**.

L'importance de la culture dans l'évolution humaine mène généralement les spécialistes en science humaine à considérer que l'être humain n'est pas réductible à sa nature biologique. Dans ce paradigme, l'être humain disposerait d'un statut hors normes, distinct de celui des autres entités biologiques, et qui empêcherait son étude par les outils conceptuels développés en biologie telle que la théorie de l'évolution. Pourtant, l'usage de systèmes de communication complexe, d'outils et l'existence d'une transmission culturelle n'est pas le privilège d'*Homo sapiens* ni même du genre *Homo*. Ces phénomènes sont bien documentés chez l'animal, notamment chez les céphalopodes [93], les oiseaux [94,95] et de nombreux mammifères dont évidemment les dauphins [96] et surtout les grands singes [97-99]. La transmission de ces cultures, leur évolution et surtout leur rôle dans l'adaptation rapide des populations à l'environnement a fait l'objet de nombreuses études jetant les bases d'une approche pluridisciplinaire et évolutionniste du phénomène culturel. Notons que le seul prix Nobel accordé jusqu'ici à des spécialistes du comportement l'a été en 1973 à des éthologistes⁸, Konrad Lorenz, Karl von Frisch et Nikolaas Tinbergen, qui forgèrent les bases de l'éthologie humaine et de la psychologie évolutionniste, deux disciplines reposant sur la comparaison des comportements entre espèces animales et espèce humaine et dont Darwin lui-même avait été le précurseur dans *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 1871.

Dans la suite de cet article, je considérerai donc que l'être humain est réductible à sa nature biologique et qu'en conséquence son évolution peut légitimement être analysée par les concepts de la théorie de l'évolution. Cela ne signifiera nullement que la culture n'est pas un facteur déterminant de l'évolution humaine mais que celle-ci fait partie de sa nature biologique, qu'elle est en partie soumise aux mêmes contraintes organisationnelles et peut évoluer selon les mêmes principes que ceux déterminant l'évolution des gènes. Certes, l'évolution culturelle repose clairement sur des mécanismes distincts de l'évolution génétique, mais une partie des contraintes pesant sur la génétique et la culture sont absolument identiques : la sélection naturelle élimine les espèces ne disposant pas de stratégies permettant une adaptation à l'environnement, que celles-ci soient pilotées par les gènes ou la culture. J'ai tenté dans la première partie de cet article de démontrer qu'il ne semble pas exister une infi-

8. **L'éthologie** désigne l'étude scientifique du comportement des espèces animales, incluant l'humain, dans leur milieu naturel ou dans un environnement expérimental, à travers des méthodes biologiques précises d'observation et de quantification des comportements animaux.

nité de stratégies adaptative fondamentales : il est indispensable de coopérer, donc de disposer d'un système de contrôle social qui aura une action normative sur les relations sociales et il est tout aussi indispensable de maintenir une diversité à tous les niveaux d'organisation. **Je fais donc l'hypothèse que si une espèce développe une culture et que celle-ci constitue le principal gestionnaire de sa vie en société alors cette culture doit nécessairement inclure un système de contrôle social et des mécanismes générateurs de diversité pour permettre à l'espèce une adaptation continue à son environnement.**

J'encourage les experts en science humaine qui seraient rebutés par cette approche, que certains qualifieront de scientifique, à se focaliser sur ses résultats plutôt que sur ces prémisses. C'est en définitive à sa capacité explicative et surtout prédictive qu'on juge de la valeur scientifique d'une théorie. Je leur demande également d'excuser le manque de références à leurs disciplines dans la deuxième partie de cet article. D'une part, je ne dispose pas des compétences pour réaliser une synthèse aussi pluridisciplinaire et d'autre part, cet article vise avant tout à présenter une hypothèse et ses implications et non à en faire la démonstration formelle, ce qui nécessiterait un tout autre format.

La gestion de la coopération durant l'évolution humaine

L'existence d'une organisation sociale complexe [100,101] a été clairement établie chez plusieurs espèces de grands singes. Mais *H. sapiens* se différencie nettement de ces derniers par le développement de sociétés composées d'un très grand nombre d'individus non apparentés. Au sein de ces sociétés, une stabilisation de la coopération par un système de contrôle social discriminant les individus coopérateurs/égoïstes sur la base de simples marqueurs d'identité génétique (sélection de parentèle d'Hamilton) est irréalisable. Cette évidence mène à l'idée que la stabilisation de la coopération au sein des sociétés humaines pourrait être la conséquence de l'émergence et de la sélection d'institutions culturelles chargées du contrôle social [102]. Ces dernières, tout comme n'importe quel trait phénotypique, seraient soumises à la sélection naturelle sur base des avantages qu'elles offrent en matière d'adaptation et de survie des individus et sociétés, on parlera à cet égard de **sélection culturelle**. Notons que ce concept implique que les capacités coopératives nécessaires à la

vie au sein de sociétés composées d'un grand nombre d'individus ne sont pas innées chez *H. sapiens* mais seraient acquises par l'éducation.

Durant la majeure partie de leur existence, plus de 95% en fait, les sociétés humaines ont été organisées sur base d'une **économie de prédation** (chasse, pêche, cueillette) impliquant le nomadisme. Ce mode de subsistance limite généralement la taille des groupes sociaux aux ressources immédiatement disponibles dans l'environnement proche. Au sein de petits groupes de quelques dizaines d'individus, la spécialisation technique est forcément faible, chaque individu étant très polyvalent.

Les premières traces d'une **économie de production** caractérisée par la culture d'espèces sauvages puis la domestication d'un nombre croissant d'espèces datent du début du néolithique⁹. Cette transition majeure se serait produite sur différents continents, de manière indépendante, entre ~13.000 et ~8.000 ans avant J.-C [103]. Les données archéologiques suggèrent que la domestication fut un phénomène progressif s'étalant souvent sur plusieurs millénaires. L'agriculture primitive ne conduit pas à une réduction du temps de travail et son rendement, dépendant des aléas climatiques, n'est pas plus garanti que celui d'une économie de prédation [104]. Mais elle présente l'immense avantage de permettre une concentration importante d'individus sur un territoire réduit. Cet accroissement de la densité des populations a plusieurs conséquences majeures. En comptant plus d'individus en leur sein, les sociétés agricoles disposèrent d'un net avantage numérique lors des confrontations avec les sociétés de chasseurs-cueilleurs, ce qui contribua sans doute grandement à l'extension de la pratique agricole. Mais surtout, elle permet une spécialisation technique accrue des individus et donc une plus grande synergie entre eux et une augmentation de la probabilité de voir émerger des innovations. La sédentarisation favorise également l'éducation des enfants et améliore la transmission/stabilisation des savoirs et des innovations, ce qui constitue la base d'un processus d'**évolution cumulative de la culture** [105].

Les sociétés agricoles produisent une grande quantité de BCs mais impliquent un haut niveau de coopération et de planification. En bonne logique, l'existence d'un grand nombre de BCs stockables favorise l'émergence de comportements de type égoïstes. Pour stabiliser ce type d'organisation, un

9. Néolithique : âge de la pierre nouvelle/polie.

accroissement et une complexification des mécanismes de contrôle social semblent indispensables.

La religion comme système de contrôle social

Les études anthropologiques ont permis de retracer l'évolution des croyances religieuses. Les plus anciens systèmes décrits sont basés sur l'animisme¹⁰. On observe ensuite l'apparition d'une croyance dans une vie après la mort, associée à un culte des esprits des ancêtres, puis l'instauration d'un chamanisme¹¹ et d'une foi en des dieux omniscients, moraux et punisseurs (souvent nommés *moralizing high gods*)[106]. Les religions sont classiquement perçues comme une tentative de trouver une réponse aux questions et angoisses profondes telles que la mort et les désastres naturels. Mais le constat de leur ubiquité et la convergence vers des schémas organisationnels très similaires a cependant poussé les théoriciens de l'évolution à tenter de mieux comprendre les raisons de leur sélection systématique durant l'évolution humaine.

De nombreuses études soutiennent l'hypothèse que la religion favorise la cohésion et la coopération au sein d'une société [102,107-110] et une corrélation entre résilience des sociétés et implication de la religion dans l'organisation sociale a été observée [107]. Chronologiquement, l'établissement du chamanisme et des *moralizing high gods* est étroitement corrélé au développement des sociétés agricoles [110,111]. En instaurant l'idée d'une surveillance permanente (omniscience des ancêtres et des dieux) et d'une possible punition surnaturelle (damnation, enfer, etc.), les religions assumeraient le rôle de système de contrôle social et d'organisateur du lien social. Elles réduiraient les comportements égoïstes et réguleraient l'accès aux BCs. En d'autres termes, en stabilisant les relations coopératives, elles auraient augmenté les performances économiques des sociétés agricoles et favorisé leur survie.

Une analyse détaillée du schéma organisationnel des religions sortirait du cadre de cet article. Il est néanmoins intéressant de relever quelques points communs à quasiment toutes les religions et faisant sens avec notre interprétation du fait religieux. Le corpus de base d'une religion comprend générale-

10. Animisme (du latin *animus*, esprit) : croyance en une force vitale animant les êtres vivants, les objets et les éléments naturels.

11. Chamanisme, pratique centrée sur une médiation entre les êtres humains et les forces surnaturelles (défunts, esprit de la nature, etc.).

ment une représentation du monde (genèse, place de l'humain dans la nature) associée à un ensemble de règles sociales (morales, alimentaires, vestimentaires, etc.), une liturgie¹² et un système de punition (enfer, purgatoire, etc.). Les religions définissent donc les règles à suivre lors d'interactions sociales ainsi que les signes et rites permettant aux fidèles de s'identifier entre eux. Dans notre interprétation évolutionniste, ces rites sont extrêmement importants, en effet, comme dans tout système de contrôle social gérant une économie coopérative, la religion doit définir les conditions d'accès aux BCs pour éviter que ceux-ci ne soient la proie d'individus égoïstes. L'accès aux BCs est conditionné à l'expression par les individus d'un ensemble de rites qui servent de barbe verte. Ces rites doivent impérativement être complexes et nécessiter un investissement important pour ne pas pouvoir être aisément imités gratuitement par des individus extérieurs à la société. L'interprétation évolutionniste du phénomène religieux permet de mieux comprendre le développement de rites souvent absurdes et onéreux en temps et en énergie pour l'individu. Elle expliquerait également la fréquence importante de conflits liés à la religion et leur extrême intensité. L'individu exprimant les bonnes barbes vertes est perçu comme un coopérateur potentiel et accepté au sein de la communauté. À l'inverse, l'individu qui n'exprime pas ces barbes vertes, qui transgresse les normes sociales, est reconnu comme un compétiteur potentiel qui doit être écarté voir détruit. Toute religion repose donc sur un système identitaire et discriminatif.

La plupart des grandes religions comprennent un descriptif détaillé des tourments punissant ceux qui auraient mal agi durant leur vie terrestre : la géhenne judaïque, l'enfer chrétien, le jahannam islamique, les 18 enfers bouddhistes ... L'adhésion à la religion et le suivi rigoureux de ses préceptes protège le fidèle de ces tourments et lui assure une récompense après sa mort : le paradis. À la réflexion, nous retrouvons là tous les éléments d'un module d'addiction : l'enfer est la toxine génératrice d'angoisse, l'adhésion à la religion l'antitoxine. Ce module, couplé à l'omniscience divine, garantit que l'individu ne suivant pas les règles coopératives (pratiquant le vol, ne remboursant pas ses dettes, ... etc.) est assuré de subir le juste châtement de ses transgressions après sa mort.

12. Liturgie (du grec *leitourgia*, le service du peuple) : ensemble des rites, cérémonies et prières dédiées au culte.

On observe que le niveau de contrainte d'une religion, ses aspects coercitifs et normatifs, sont généralement fonction de la rudesse des conditions environnementales [108]. Plus sélectif est l'environnement, plus les comportements égoïstes et déviants doivent être réprimés. La survie d'un individu étant favorisée par l'appartenance à un groupe et l'intégration à celui-ci étant en partie dépendante de la capacité de l'individu à développer un lien social et à accepter les normes imposées par la religion, il est très vraisemblable que l'être humain ait subi une intense sélection en faveur de ces traits de caractères. En d'autres termes, nous aurions été sélectionnés pour notre propension à rechercher notre intégration au sein de groupes sociaux, à dépendre de la satisfaction d'autrui et à ne pas rejeter les normes et contraintes sociales (certains auteurs parlent de *self-domestication* pour décrire ce phénomène). Si le renard argenté présente déjà en une quarantaine de générations de sélection comportementale d'importantes modifications physiologiques, qu'en est-il pour l'humain en plus de 10.000 ans de sélection sociale ? Les récents progrès de l'anthropologie moléculaire pourraient peut-être répondre un jour à cette fascinante question. L'analyse de 230 génomes provenant d'individus ayant vécu entre -6500 et -300 ans avant J.C. a déjà démontré que certains allèles de gènes impliqués dans le métabolisme ont été préférentiellement sélectionnés lors du passage à une économie agricole, sans doute en réponse à un régime lacté et plus riche en graisses [112].

La thèse de la sécularisation des sociétés modernes

Philosophes et sociologues ont longtemps considéré que religion et modernité étaient antagonistes. La modernisation d'une société (mécanisation, démocratisation, pluralisme politique, individualisation, etc.) entraînerait inéluctablement sa sécularisation¹³. Le recul de l'obscurantisme lié au progrès scientifique devrait inexorablement mener à la laïcisation¹⁴ des sociétés modernes et à la disparition des religions. Auguste Comte, par exemple, concevait trois états successifs dans l'évolution intellectuelle de l'humanité : théologique, métaphysique et positif (loi des trois états, *Discours sur l'esprit positif*, 1844) et prédisait l'avènement de l'âge positif, dominé par la connais-

13. Le terme de sécularisation désigne le transfert dans le domaine du pouvoir civil des fonctions qui étaient un privilège du clergé.

14. La laïcité est le principe de séparation dans l'État de la société civile et de la société religieuse et d'impartialité ou de neutralité de l'État à l'égard des confessions religieuses.

sance scientifique, qui succéderait aux explications mythologiques religieuses médiévales et aux abstractions métaphysiques des philosophes des Lumières. En 1882, dans *Le Gai Savoir*, Friedrich Nietzsche actait par son fameux « *Dieu est mort* » la disparition de la foi en Dieu et prédisait l'effondrement consécutif du christianisme : « *Le christianisme est un système, une vision des choses totale et où tout se tient. Si l'on en soustrait un concept fondamental, la foi en Dieu, on brise également le tout du même coup : il ne vous reste plus rien qui ait de la nécessité* » (*Le Crépuscule des idoles*, 1888). Pour Max Weber, l'un des pères de la sociologie, les sociétés modernes se caractériseraient par l'abandon des explications mythiques, magiques et religieuses au profit des explications rationnelles et scientifiques. Weber était convaincu qu'avec la religion se perdaient des valeurs spirituelles irremplaçables : « *Le destin de notre époque caractérisée par la rationalisation, par l'intellectualisation et surtout par le désenchantement du monde, a conduit les humains à bannir les valeurs suprêmes les plus sublimes de la vie publique* » (*Le savant et le politique*, 1918). La **thèse de la sécularisation** des sociétés modernes, longtemps considérée comme une évidence, semble néanmoins largement invalidée par la résurgence massive du fondamentalisme religieux observée depuis les années 1970-80 dans le monde entier.

Selon l'interprétation évolutionniste du phénomène religieux, l'hypothèse d'une régression des religions suite aux progrès scientifiques est très peu probable. Science et religion n'ont absolument pas la même fonction au sein d'une société. La science est une méthode d'analyse du réel, basée sur le rejet des arguments d'autorité, la rationalité et l'expérimentation. **La science est une source constante d'innovation et donc un puissant générateur de diversité.** Elle a révolutionné à de nombreuses reprises notre vision du monde et l'organisation des sociétés. À l'opposé, dans l'interprétation évolutionniste, **la religion est un système de contrôle social, dogmatique et hautement normatif.**

Prenons pour exemple la croyance dans le créationnisme qui a fait l'objet de nombreuses études. Une très large majorité d'individus dans le monde, tant catholiques que musulmans, restent convaincus du bien fondé des thèses créationnistes [113,114]. Aux États-Unis par exemple, 60% des individus affirment douter de la théorie de l'évolution ou la rejeter [113]. Et ce pourcentage est quasi identique chez les enseignants en biologie [115]. L'évolution des entités biologiques est pourtant un fait extrêmement bien documenté et absolu-

ment irréfutable. Comment comprendre l'existence des fossiles, l'émergence de nouveaux agents pathogènes ou même l'acquisition d'une résistance aux antibiotiques par une bactérie sans se référer au concept d'évolution ? En conséquence, comment expliquer le déni de réalité pratiqué par plus de la moitié de la population américaine à une époque où l'information scientifique est si aisément accessible par tous ? Dans l'interprétation évolutionniste de la religion, la foi affichée par un individu dans le créationnisme peut être considérée comme une barbe verte et le choix par celui-ci d'y adhérer, le résultat de l'action normative de la religion. En d'autres termes, déclarer publiquement sa foi dans le créationnisme revient pour un individu à valider son appartenance à la communauté coopérative chrétienne (laquelle rassemble près de 70% des Américains) ou musulmane. Le même raisonnement peut être tenu pour les causes anthropiques du réchauffement climatique, mais cette fois c'est un clivage politique et non pas religieux qui apparaît dans la population américaine. Chez les électeurs démocrates, l'adhésion aux causes anthropiques augmente avec le niveau d'éducation scientifique, alors que chez les électeurs républicains, il décroît [116].

Ces deux exemples suggèrent que la science ou la rationalité ont très peu d'influence sur notre perception de la réalité lorsque celles-ci entrent en conflit avec les effets normatifs de la religion ou de l'idéologie politique. Ce constat est à la base du **marketing politique**, développé notamment par le sociologue Georges Gallup, fondateur en 1958 de *The Gallup Organization*, célèbre pour ses sondages. Gallup développa ses services de consultance politique sur l'idée que le choix d'un électeur de voter pour un candidat n'était pas dépendant de la rationalité du projet proposé par celui-ci mais de **l'image** projetée par le candidat. Le choix d'un vote politique, tout comme le choix d'acheter un produit de consommation donné, peut être statistiquement prédit sur base l'opinion de l'âge, du sexe, de l'habitat, de la profession, de la religion, de l'origine ethnique, etc. Ce déterminisme sociologique prend son sens si nous considérons que notre capacité à interagir, à collaborer et donc à vivre en société, dépend des normes que nous partageons avec les individus qui nous entourent. Les conséquences d'un choix sur l'insertion sociale d'un individu, sur son appartenance à un groupe coopératif, auront toujours bien plus d'importance pour l'individu que la rationalité ou la vérité scientifique. Ceci explique toute l'importance accordée actuellement à la gestion de l'image d'un produit de consommation ... ou d'un candidat politique. À ce titre, les cam-

pagnes politiques qui ont conduit à l'élection de Donald Trump en 2016 et d'Emmanuel Macron en 2017 sont exemplaires. Elles ne reposèrent guère sur la présentation d'un programme politique, grand absent de la majorité des débats publics, mais sur la construction minutieuse de l'image des candidats, sur leur positionnement vis-à-vis d'une série de problématiques sociétales; en d'autres termes, sur la capacité des candidats à afficher une série de barbes vertes capables de fédérer le plus grand nombre d'électeurs.

Causes du regain du fondamentalisme religieux

Si le niveau de contraintes qu'une religion impose à ses membres est fonction de la rudesse des conditions environnementales [108], alors la résurgence du fondamentalisme religieux depuis les années 1970-80 pourrait être l'une des conséquences de l'abandon par une majorité d'États de la politique d'État-providence au profit d'une politique néolibérale basée sur la compétition interindividuelle comme modèle d'organisation socio-économique. Cette politique aurait mené à l'accroissement des inégalités et de la précarisation au sein de nombreuses sociétés. Elle aurait favorisé l'association des individus en communautés pour mieux résister aux pressions de sélections et conduit à réactiver les anciens logiciels religieux de contrôle social en sommeil. Ce scénario semble largement validé en Égypte, épice de mouvements fondamentalistes islamiques au Moyen-Orient. C'est la classe moyenne égyptienne, bien éduquée, qui, en réponse à la chute des revenus et à une mobilité sociale réduite, semble avoir été la plus réceptive aux sirènes du fondamentalisme islamique [117]. Dans l'interprétation évolutionniste, la religion a pour vocation de contrôler tous les aspects socio-économiques d'une société. L'attractivité du fondamentalisme islamique peut donc être comprise non par son message, mais bien par sa capacité à organiser l'intégralité du tissu socio-économique. La charia (le droit islamique) codifie à la fois les aspects publics et privés de la vie d'un musulman et a pour vocation de remplacer le système judiciaire. Les madrasas (écoles islamiques) assurent l'enseignement et la dissémination du Coran et la popularisation de la charia. De nombreuses organisations islamiques d'aide sociale favorisent l'insertion des démunis au sein de la communauté. Un important système bancaire et financier islamique international, chapeauté par la Banque Islamique de Développement et soutenu par l'Organisation de la Coopération Islamique (OCI) regroupant 57 États membres,

permet une gestion communautaire et moralement normée de l'économie. La volonté des gouvernements occidentaux d'adapter le droit fiscal à la finance islamique, dans le but d'attirer les investisseurs musulmans en Europe, a permis aux organisations financières islamiques de s'implanter en Occident et d'y proposer leurs services. Enfin, un grand nombre de chaînes de télévision satellitaires et de sites internet assurent la diffusion mondiale des normes sociales prônées par l'islam.

Le communautarisme religieux ou ethnique a généralement pour conséquence d'instaurer une compétition inter-communautés pour l'accès aux ressources, ce qui mène souvent à une réduction des investissements publics dans les biens communs (éducation, santé, etc.) [118], aggravant encore la précarisation au sein de la société et renforçant le réflexe communautariste. Précarité et communautarisme forment un puissant cycle auto-catalytique favorisant les clivages sociaux et la désagrégation du lien social unissant les individus d'une même société. Ce cycle pourrait théoriquement être endigué par une réduction des pressions de sélection au sein de la société, permettant de rendre moins avantageuse l'association des individus en communauté. Il a notamment été montré que le regain de fondamentalisme islamique durant la crise financière indonésienne en 1997-1998 avait été fortement réduit là où le crédit financier avait été maintenu [119]. À l'inverse, un durcissement des conditions de vie ne pourra logiquement que favoriser le développement à outrance du communautarisme et accélérer le morcellement de la société.

Conclusions

J'ai tenté de présenter dans cet article, sous une forme cohérente et synthétique, ce que la littérature scientifique disponible me semble désigner comme les principes gouvernant l'évolution des systèmes vivants. Ma synthèse personnelle, incluant la sélection de groupe, ne fera certainement pas la joie des gardiens de l'orthodoxie darwinienne. Mais la théorie de l'évolution a toujours été riche en controverses. Elle constitue le socle conceptuel de la biologie, et se doit en conséquence d'évoluer avec nos connaissances des entités biologiques. Gould et Eldredge considéraient la théorie des équilibres ponctués comme un simple ajout permettant d'accorder le darwinisme avec les hiatus fossilifères : « *We claimed no new discovery, but only a novel interpretation for the oldest and most robust of paleontological observation* » [1]. De

même, la découverte de l'ubiquité et de l'importance des relations symbiotiques coopératives au sein des écosystèmes ne constitue pas, de mon point de vue, une remise en question de l'importance de la compétition et de la sélection naturelle dans l'évolution des systèmes biologiques. Elle est simplement le signe qu'elles ne peuvent à elles seules expliquer la dynamique du vivant. La sélection de parentèle d'Hamilton, combinée aux mécanismes de police décrits par Queller et Strassmann, mène à une théorie de la gestion de la coopération par le contrôle social qui dispose d'une capacité explicative extrêmement puissante dans tous les domaines du vivant. J'ai tenté d'en donner la preuve par l'exemple en analysant dans ce cadre conceptuel le rôle joué par la religion dans l'évolution humaine.

De nombreuses interprétations psychologiques et sociologiques du fait religieux ont été proposées par le passé. L'interprétation évolutionniste de la religion [102,107-110] dont j'ai présenté une synthèse dans cet article s'en singularise grandement. Freud voyait dans la foi religieuse une psychopathologie similaire à la névrose obsessionnelle : « *nos recherches nous amènent à conclure que la religion n'est qu'une névrose de l'humanité* » (Moïse et le monothéisme, Freud 1939). Elle ne serait qu'un artifice permettant à l'homme de faire face à ses angoisses par la pratique de rituels. Freud y détecte le signe d'un infantilisme, d'une dépendance vis-à-vis du père et une manifestation de l'universalité du complexe d'Oedipe. Dans son analyse matérialiste de l'histoire, Karl Marx eut le mérite d'identifier l'économie et les innovations technologiques (la forme de production) comme principales causes motrices de l'organisation sociale. Néanmoins, il réduisit la complexité des rapports sociaux à une simple lutte de classes entre exploité et exploiteur et ne vit dans la religion qu'un outil de domination au service des exploiters, « *La religion est l'opium du peuple* », celle-ci ne servirait qu'à apaiser les souffrances des opprimés pour mieux étouffer toute forme de révolte. Émile Durkheim, l'un des pionniers de la sociologie, concevait la religion comme la simple expression de la collectivité : « *La force religieuse n'est que le sentiment que la collectivité inspire à ses membres, mais projeté hors des consciences qui l'éprouvent, et objectivé* »¹⁵. Il n'imaginait pas sa participation à la création du lien social unissant les individus au sein d'une société. En totale opposition, l'interprétation évolutionniste soutient que la religion aurait constitué le principe organisateur de la collectivité au sein des sociétés agricoles primitives et continuerait à jouer ce rôle dans de

15. *Les Formes élémentaires de la vie religieuse*, Émile Durkheim, 1912.

nombreuses sociétés modernes. De ce point de vue, **la religion ne saurait être considérée comme relevant du domaine privé**. En tant que système de contrôle social, elle a été façonnée par la sélection naturelle pour assurer le contrôle de tous les aspects des interactions sociales au sein des sociétés humaines. Ce constat peut sans doute expliquer à lui seul les nombreux problèmes de cohabitation au sein d'une même société entre différentes religions et entre religions et État laïcs. Des systèmes de contrôles sociaux basés sur des barbes vertes différentes et une représentation du réel différente peuvent difficilement cohabiter au sein d'une même société. C'est pourtant ce que nous tentons de faire depuis 1953 sur base du principe de la liberté de culte défendue par l'article 9 de la Convention européenne des droits de l'homme ... Dans cette perspective, nombre de polémiques qui agitent nos sociétés modernes pourraient se résumer à un problème d'antagonisme de barbes vertes. Par exemple, la contraception, l'avortement, la gestation pour autrui ou l'acceptation de l'homosexualité sont perçus comme un progrès social par certains et comme une transgression intolérable par les partisans de la plupart des religions abrahamiques. En pratique, on peut constater qu'aucun débat rationnel ne semble possible sur ces sujets entre opposants. Rappelons que les barbes vertes servent avant tout aux membres d'un même consortium à s'identifier entre eux pour savoir avec qui ils peuvent interagir sans risque et surtout qui ils doivent exclure. Comment faire évoluer une opinion par un discours rationnel si celle-ci participe à l'identité sociale d'un individu ? Y renoncer revient pour l'individu à remettre en cause l'ensemble de sa sphère sociale.

Le concept même de principes ou de lois régissant l'organisation sociale et les processus coopératifs peut choquer les partisans du libre arbitre. Néanmoins, la découverte de lois naturelles s'avère rarement une source d'entrave. C'est la découverte de la loi de l'attraction universelle par Isaac Newton, décrivant la force responsable de la chute des corps, qui nous a permis de nous libérer de l'attraction terrestre et de conquérir les cieux ... Comprendre les contraintes est souvent la meilleure manière de s'en libérer. Nous ne devons pas oublier que les pires chaînes ont toujours été celles de l'ignorance. L'idée de transposer des découvertes réalisées chez des organismes considérés comme simples tels que bactéries, protozoaires et insectes, à l'humain peut également heurter. Mais la distance évolutive séparant les bactéries des protozoaires ou des insectes sociaux est considérable et nous pouvons cependant observer les mêmes schémas organisationnels au sein des structures sociales développées

par ces organismes si différents. Cette constance des principes organisationnels régissant les processus coopératifs plaide en faveur d'une universalité de ces principes et donc d'une possible transposition aux sociétés humaines. Une meilleure compréhension des contraintes pesant sur l'organisation des systèmes sociaux pourrait nous mener au développement d'une économie et d'une organisation sociale plus efficiente, qui ne reposeraient plus uniquement sur la compétition individuelle, base du néolibéralisme, mais également sur la coopération et l'**intelligence collective**, comme le proposait la prix Nobel d'Économie Elinor Ostrom [120]. Une forme d'organisation qui serait sans doute plus adaptée à la gestion des futurs défis globaux comme le contrôle démographique et les conséquences du réchauffement climatique.

Remerciements:

Ce texte a bénéficié des corrections et suggestions de Jacques Godfroid, Bertrand Hespel et Catherine Gérard.

Références

1. Gould SJ, Eldredge N : **Punctuated equilibrium comes of age.** *Nature* 1993, **366**:223-227.
2. Jain R, Rivera MC, Moore JE, Lake JA : **Horizontal gene transfer accelerates genome innovation and evolution.** [Internet]. *Mol. Biol. Evol.* 2003, **20**:1598-1602.
3. Piersma T, Drent J : **Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design.** *Trends Ecol. Evol.* 2003, **18**:228-233.
4. Wynne-Edwards VC : **Intergroup Selection in the Evolution of Social Systems.** *Nature* 1963, **200**:623-626.
5. Wilson DS, Sober E : **Reviving the superorganism** [Internet]. *J. Theor. Biol.* 1989, **136**:337-356.
6. Chancellor G : **Levels of selection in Darwin's Origin of Species** [Internet]. *Hist. Philos. Life Sci.* 2015, **37**:131-157.
7. Eldakar OT, Wilson DS : **Eight criticisms not to make about group selection.** *Evolution (N. Y.)* 2012, **65**:1523-1526.
8. Lenski RE : **Experimental evolution and the dynamics of adaptation and genome evolution in microbial populations** [Internet]. *ISME J.* 2017, doi:10.1038/ismej.2017.69.
9. Elena SF, Cooper VS, Lenski RE : **Punctuated evolution caused by selection of rare beneficial mutations.** [Internet]. *Science* 1996, **272**:1802-4.
10. Ratcliff WC, Denison RF, Borrello M, Travisano M : **Experimental evolution of multicellularity.** *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2012, **109**:1595-1600.
11. Alizon S, Luciani F, Regoes RR : **Epidemiological and clinical consequences of within-host evolution** [Internet]. *Trends Microbiol.* 2011, **19**:24-32.
12. Didelot X, Walker AS, Peto TE, Crook DW, Wilson DJ : **Within-host evolution of bacterial pathogens** [Internet]. *Nat Rev Micro* 2016, **14**:150-162.
13. Trut L, Oskina I, Kharlamova A : **Animal evolution during domestication : the domesticated fox as a model.** *BioEssays* 2009, **31**:349-360.
14. Raup DM : **Biological Extinction in Earth History.** *Science.* 1986, **231**:1528-1533.
15. Raup DM : **The role of extinction in evolution.** [Internet]. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 1994, **91**:6758-6763.
16. McDougall I, Brown FH, Fleagle JG : **Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia** [Internet]. *Nature* 2005, **433**:733-736.
17. Finlayson C, Giles Pacheco F, Rodríguez-Vidal J, Fa DA, María Gutierrez López J, Santiago Pérez A, Finlayson G, Allue E, Baena Preysler J, Cáceres I, et

- al. : **Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe** [Internet]. *Nature* 2006, **443**:850-853.
18. Green RE, Krause J, Briggs AW, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, Patterson N, Li H, Zhai W, Fritz MH-Y, et al. : **A draft sequence of the Neandertal genome.** [Internet]. *Science* 2010, **328**:710-22.
 19. Muller A, Clarkson C : **Identifying major transitions in the evolution of lithic cutting edge production rates** [Internet]. *PLoS One* 2016, **11**:1-23.
 20. Rendu W, Beauval C, Crevecoeur I, Bayle P, Balzeau A, Bismuth T, Bourguignon L, Delfour G, Faivre JP, Lacrampe-Cuyaubère F, Tavormina C, Todisco D, Turq A MB : **Evidence supporting an intentional Neandertal burial at La Chapelle-aux-Saints.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2014, **111**:81-86.
 21. Rodríguez-Vidal J, d'Errico F, Pacheco FG, Blasco R, Rosell J, Jennings RP, Queffelec A, Finlayson G, Fa DA, Gutiérrez López JM, et al. : **A rock engraving made by Neanderthals in Gibraltar** [Internet]. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2014, **111**:13301-13306.
 22. Van Valen L : **A new evolutionary law.** *Evol. Theory* 1973, **1**:1-30.
 23. Benton MJ : **The Red Queen and the Court Jester : Species Diversity and the Role of Biotic and Abiotic Factors Through Time.** *Science.* 2009, **323**:728-732.
 24. Flemming H-C, Wingender J, Szewzyk U, Steinberg P, Rice SA, Kjelleberg S : **Biofilms : an emergent form of bacterial life** [Internet]. *Nat. Rev. Microbiol.* 2016, **14**:563-575.
 25. Brune A : **Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts** [Internet]. *Nat. Rev. Microbiol.* 2014, **12**:168-180.
 26. Rooks MG, Garrett WS : **Gut microbiota, metabolites and host immunity.** [Internet]. *Nat. Rev. Immunol.* 2016, **16**:341-52.
 27. Rowland I, Gibson G, Heinken A, Scott K, Swann J, Thiele I, Tuohy K : **Gut microbiota functions : metabolism of nutrients and other food components** [Internet]. *Eur. J. Nutr.* 2017, **0**:0.
 28. Sharon G, Segal D, Ringo JM, Hefetz A, Zilber-Rosenberg I, Rosenberg E : **Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster*.** [Internet]. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 2010, **107**:20051-6.
 29. Bravo J, Forsythe P : **Ingestion of *Lactobacillus* strain regulates emotional behavior and central GABA receptor expression in a mouse via the vagus nerve** [Internet]. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 2011, **108**:16050-16055.
 30. Schultner E, Saramäki J, Helanterä H : **Genetic structure of native ant supercolonies varies in space and time.** *Mol. Ecol.* 2016, **25**:6196-6213.
 31. Cremer S, Armitage S A O, Schmid-Hempel P : **Social immunity.** [Internet]. *Curr. Biol.* 2007, **17**:R693-702.

32. Velicer GJ, Vos M : **Sociobiology of the myxobacteria.** [Internet]. *Annu. Rev. Microbiol.* 2009, **63**:599-623.
33. Queller DC : **The social side of wild yeast.** *Nature* 2008, **456**:589-590.
34. Li SI, Purugganan MD : **The cooperative amoeba : Dictyostelium as a model for social evolution.** [Internet]. *Trends Genet.* 2011, **27**:48-54.
35. Brock DA, Douglas TE, Queller DC, Strassmann JE : **Primitive agriculture in a social amoeba.** [Internet]. *Nature* 2011, **469**:393-396.
36. Roossinck MJ : **The good viruses : viral mutualistic symbioses.** [Internet]. *Nat. Rev. Microbiol.* 2011, **9**:99-108.
37. Teixeira L, Ferreira Á, Ashburner M : **The bacterial symbiont Wolbachia induces resistance to RNA viral infections in Drosophila melanogaster.** *PLoS Biol.* 2008, **6**:2753-2763.
38. Hosokawa T, Koga R, Kikuchi Y, Meng X-Y, Fukatsu T : **Wolbachia as a bacteriocyte-associated nutritional mutualist.** [Internet]. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 2010, **107**:769-74.
39. Barton ES, White DW, Cathelyn JS, Brett-McClellan K a, Engle M, Diamond MS, Miller VL, Virgin HW : **Herpesvirus latency confers symbiotic protection from bacterial infection.** [Internet]. *Nature* 2007, **447**:326-9.
40. Rosenberg E, Zilber-Rosenberg I : **Microbes drive evolution of animals and plants : The hologenome concept.** *MBio* 2016, **7**:1-8.
41. Bosch TCG, McFall-Ngai MJ : **Metaorganisms as the new frontier.** [Internet]. *Zool. Jena Ger.* 2011, **114**:185-190.
42. Trivers RL : **The Evolution of Reciprocal Altruism.** *Q. Rev. Biol.* 2008, **46**:35-57.
43. Hardin G : **The Tragedy of the Commons.** *Science.* 1968, **162**:1243-1248.
44. Hamilton WD : **The genetical evolution of social behavior.** *J. Theor. Biol.* 1964, **1**:1-16.
45. Gibbs K a, Urbanowski ML, Greenberg EP : **Genetic determinants of self identity and social recognition in bacteria.** [Internet]. *Science* 2008, **321**:256-9.
46. Pathak DT, Wei X, Dey A, Wall D : **Molecular recognition by a polymorphic cell surface receptor governs cooperative behaviors in bacteria.** *PLoS Genet.* 2013, **9**.
47. Hirose S, Benabentos R, Ho H-I, Kuspa A, Shaulsky G : **Self-recognition in social amoebae is mediated by allelic pairs of tiger genes.** *Science.* 2011, **333**:467-470.
48. Strassmann JE, Queller DC : **The social organism : congresses, parties, and committees.** [Internet]. *Evolution* 2010, **64**:605-16.
49. Muraille E : **Redefining the Immune System as a Social Interface for Cooperative Processes** [Internet]. *PLoS Pathog.* 2013, **9**:e1003203.

50. Ratnieks FLW, Foster KR, Wenseleers T : **Conflict resolution in insect societies.** [Internet]. *Annu. Rev. Entomol.* 2006, **51**:581-608.
51. van Zweden JS, Fürst M a, Heinze J, D'Ettoire P : **Specialization in policing behaviour among workers in the ant *Pachycondyla inversa*.** [Internet]. *Proc. Biol. Sci.* 2007, **274**:1421-8.
52. Ryan FP : **An alternative approach to medical genetics based on modern evolutionary biology. Part 2 : retroviral symbiosis.** [Internet]. *J. R. Soc. Med.* 2009, **102**:324-31.
53. Jeon KW : **Bacterial endosymbiosis in amoebae.** [Internet]. *Trends Cell Biol.* 1995, **5**:137-140.
54. Margulis L : **Symbiotic theory of the origin of eukaryotic organelles; criteria for proof.** [Internet]. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 1975, **29**:21-38.
55. Villarreal LP : **Persistent virus and addiction modules : An engine of symbiosis** [Internet]. *Curr. Opin. Microbiol.* 2016, **31**:70-79.
56. Lehnerr H, Maguin E, Jafri S, Yarmolinsky MB : **Plasmid addiction genes of bacteriophage Φ 1 : doc, which causes cell death on curing of prophage, and phd, which prevents host death when prophage is retained.** [Internet]. *J. Mol. Biol.* 1993, **233**:414-28.
57. Tompkins DM, Sainsbury a W, Nettleton P, Buxton D, Gurnell J : **Parapoxvirus causes a deleterious disease in red squirrels associated with UK population declines.** [Internet]. *Proc. Biol. Sci.* 2002, **269**:529-33.
58. Sessa R, Palagiano C, Scifoni MG, Di Pietro M, Del Piano M : **The major epidemic infections : a gift from the old world to the new?** [Internet]. *Panminerva Med.* 1999, **41**:78-84.
59. Patterson KB, Runge T : **Smallpox and the Native American** [Internet]. *Am J Med Sci* 2002, **323**:216-222.
60. Wolf YI, Koonin E V. : **Genome reduction as the dominant mode of evolution.** *BioEssays* 2013, **35**:829-837.
61. West SA, Fisher RM, Gardner A, Kiers ET, Mccutcheon JP : **Major evolutionary transitions in individuality.** *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2015, **112**:10112-10119.
62. Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C : **Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment** [Internet]. *October* 2009, **294**:9-11.
63. Hector a. : **Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands.** *Science.* 1999, **286**:1123-1127.
64. Tilman D, Downing JA : **Biodiversity and stability in grasslands.** *Nature* 1994, **367**:363-365.
65. Tilman D, Reich PB, Knops JMH : **Biodiversity and ecosystem stability in a decade long grassland experiment.** *Nature* 2006, **441**:629-632.

66. Proulx R, Wirth C, Voigt W, Weigelt A, Roscher C, Attinger S, Baade J, Barnard RL, Buchmann N, Buscot F, et al. : **Diversity promotes temporal stability across levels of ecosystem organization in experimental grasslands.** *PLoS One* 2010, **5**:1-8.
67. Isbell F, Craven D, Connolly J, Loreau M, Schmid B, Beierkuhnlein C, Bezeemer TM, Bonin C, Bruelheide H, de Luca E, et al. : **Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes [Internet].** *Nature* 2015, **526**:574-577.
68. Hector A, Dobson K, Minns A, Bazeley-White E, Lawton JH : **Community diversity and invasion resistance : An experimental test in a grassland ecosystem and a review of comparable studies.** *Ecol. Res.* 2001, **16**:819-831.
69. Faust CL, Dobson AP, Gottdenker N, Bloomfield LSP, McCallum HI, Gillespie TR, Diuk-Wasser M, Plowright RK : **Null expectations for disease dynamics in shrinking habitat : dilution or amplification? [Internet].** *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 2017, **372**:20160173.
70. Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ, Byrnes JEK, Hungate B a., Matulich KL, Gonzalez A, Duffy JE, Gamfeldt L, O'Connor MI, et al. : **A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change [Internet].** *Nature* 2012, **486**:105-108.
71. Cardinale BJ, Matulich KL, Hooper DU, Byrnes JE, Duffy E, Gamfeldt L, Balvanera P, O'Connor MI, Gonzalez A : **The functional role of producer diversity in ecosystems.** *Am. J. Bot.* 2011, **98**:572-592.
72. Yachi S, Loreau M : **Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment : the insurance hypothesis.** *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 1999, **96**:1463-1468.
73. Reusch TBH, Ehlers A, Hammerli A, Worm B : **Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity [Internet].** *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2005, **102**:2826-2831.
74. Cook-Patton SC, Mcart SH, Parachnowitsch AL, Thaler JS, Agrawal AA : **A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function.** *Ecology* 2011, **92**:915-923.
75. Crutsinger GM, Collins MD, Fordyce J a, Gompert Z, Nice CC, Sanders NJ : **Plant Genotypic Diversity Predicts Community Structure and Governs an Ecosystem Process [Internet].** *Science.* 2006, **313**:966-968.
76. Roger F, Godhe A, Gamfeldt L : **Genetic Diversity and Ecosystem Functioning in the Face of Multiple Stressors.** *PLoS One* 2012, **7**.
77. Genung MA, Lessard JP, Brown CB, Bunn WA, Cregger MA, Reynolds WN, Felker-Quinn E, Stevenson ML, Hartley AS, Crutsinger GM, et al. : **Non-additive effects of genotypic diversity increase floral abundance and abundance of floral visitors.** *PLoS One* 2010, **5**.

78. Oliver A, Canton R, Campo P, Baquero F, Blázquez J, Cantón R, Campo P, Baquero F, Blázquez J : **High Frequency of Hypermutable *Pseudomonas aeruginosa* in Cystic Fibrosis Lung Infection** [Internet]. *Science*. 2000, **288**:1251-1253.
79. Galhardo RS, Hastings PJ, Rosenberg SM : **Mutation as a stress response and the regulation of evolvability.** [Internet]. *Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol.* 2007, **42**:399-435.
80. Thaler DS : **Sex is for sisters - intragenomic recombination and homology-dependent mutation as sources of evolutionary variation.** *Trends Ecol. Evol.* 1994, **9**:108-110.
81. MacArthur R, Wilson E : *The Theory of Island Biogeography (Princeton Landmarks in Biology)*. 2001.
82. Paterson S, Vogwill T, Buckling A, Benmayor R, Spiers AJ, Thomson NR, Quail M, Smith F, Walker D, Libberton B, et al. : **Antagonistic coevolution accelerates molecular evolution.** [Internet]. *Nature* 2010, **464**:275-8.
83. Decaestecker E, Gaba S, Raeymaekers JAM, Stoks R, Van Kerckhoven L, Ebert D, De Meester L : **Host-parasite “Red Queen” dynamics archived in pond sediment** [Internet]. *Nature* 2007, **450**:870-873.
84. Buckling A, Wei Y, Massey RC, Brockhurst M a, Hochberg ME : **Antagonistic coevolution with parasites increases the cost of host deleterious mutations.** [Internet]. *Proc. Biol. Sci.* 2006, **273**:45-9.
85. Koonin E V : **On the origin of cells and viruses : primordial virus world scenario.** [Internet]. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 2009, **1178**:47-64.
86. Koonin E V, Martin W : **On the origin of genomes and cells within inorganic compartments.** [Internet]. *Trends Genet.* 2005, **21**:647-54.
87. Eigen M : **Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules.** *Naturwissenschaften* 1971, **58**:465-523.
88. Eigen M, Chemie M, Gsttingen D-, Schuster P, Wien A- : **The Hypercycle. A. Principle of self-organization.** *Naturwissenschaften* 1977, **64**:541.
89. Maynard Smith J : **Hypercycles and the origin of life.** *Nature* 1979, **280**:445-446.
90. Sardanyés J, Solé R V. : **Spatio-temporal dynamics in simple asymmetric hypercycles under weak parasitic coupling.** *Phys. D Nonlinear Phenom.* 2007, **231**:116-129.
91. Fu W, O'Connor TD, Jun G, Kang HM, Abecasis G, Leal SM, Gabriel S, Rieder MJ, Altshuler D, Shendure J, et al. : **Analysis of 6,515 exomes reveals the recent origin of most human protein-coding variants.** [Internet]. *Nature* 2013, **493**:216-20.
92. Tennessen J a, Bigham AW, O'Connor TD, Fu W, Kenny EE, Gravel S, McGee S, Do R, Liu X, Jun G, et al. : **Evolution and functional impact of rare cod-**

- ing variation from deep sequencing of human exomes.** [Internet]. *Science* 2012, **337**:64-9.
93. Mann J, Patterson EM, Mann J : **Tool use by aquatic animals.** *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 2017, **368**.
94. Kenward B, Weir A, Rutz C, Kacelnik A : **Tool manufacture by naive juvenile crows** [Internet]. *Nature* 2005, **433**:121.
95. Emery N, Clayton N : **The Mentality of Crows : Convergent Evolution of Intelligence in Corvids and Apes** [Internet]. *Science.* 2004, **306**:1903-1907.
96. Krützen M, Mann J, Heithaus MR, Connor RC, Bejder L, Sherwin WB : **Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2005, **102**:8939-8943.
97. Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CEG, Wrangham RW, Boesch C : **Cultures in chimpanzees.** *Nature* 1999, **399**:15-18.
98. Whiten A, Spiteri A, Horner V, Bonnie KE, Lambeth SP, Schapiro SJ, de Waal FBM : **Transmission of Multiple Traditions within and between Chimpanzee Groups.** *Curr. Biol.* 2007, **17**:1038-1043.
99. van Schaik CP, Ancrenaz M, Borgen G, Galdikas B, Knott C, Singleton I, Suzuki A, Utami S, Merrill M : **Orangutan cultures and the evolution of material culture.** *Science.* 2003, **299**:102-105.
100. de Waal FBM, Suchak M : **Prosocial primates : Selfish and unselfish motivations.** *Philos. Trans. R. Soc. London B* 2010, **365**:2711-2722.
101. Surbeck M, Girard-Buttoz C, Boesch C, Crockford C, Fruth B, Hohmann G, Langergraber KE, Zuberbühler K, Wittig RM, Mundry R : **Sex-specific association patterns in bonobos and chimpanzees reflect species differences in cooperation** [Internet]. *R. Soc. open Sci.* 2017, **4**:161081.
102. Henrich J, Henrich J, Ensminger J, McElreath R, Barr A, Barrett C, Bolyanatz A, Cardenas JC, Gurven M, Gwako E : **Markets, Religion, Community Size, and the Evolution of Fairness and Punishment.** *Science.* 2010, **327**:1480-1484.
103. Fuller DQ, Denham T, Arroyo-Kalin M, Lucas L, Stevens CJ, Qin L, Allaby RG, Purugganan MD : **Convergent evolution and parallelism in plant domestication revealed by an expanding archaeological record.** [Internet]. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 2014, **111**:6147-52.
104. Bowles S : **Cultivation of cereals by the first farmers was not more productive than foraging** [Internet]. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 2011, **108**:4760-4765.
105. Powell A : **Late Pleistocene Demography and.** 2014, **1298**.
106. Peoples HC, Duda P, Marlowe FW : **Hunter-Gatherers and the Origins of Religion** [Internet]. *Hum. Nat.* 2016, **27**:261-282.

107. Norenzayan A, Shariff AF : **The origin and evolution of religious prosociality.** [Internet]. *Science* 2008, **322**:58-62.
108. Botero CA, Gardner B, Kirby KR, Bulbulia J, Gavin MC, Gray RD : **The Ecology of Religious Beliefs.** *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2014, **111**:16784-16789.
109. Atran S, Henrich J : **The evolution of religion : How cognitive by-Products, adaptive learning heuristics, ritual displays, and group competition generate deep commitments to prosocial religions.** *Biol. Theory* 2010, **5**:1-13.
110. Rossano MJ : **Supernaturalizing social life religion and the evolution of human cooperation.** *Hum. Nat.* 2007, **18**:272-294.
111. Peoples HC, Marlowe FW : **Subsistence and the Evolution of Religion.** *Hum. Nat.* 2012, **23**:253-269.
112. Mathieson I, Lazaridis I, Rohland N, Mallick S, Patterson N, Roodenberg SA, Harney E, Stewardson K, Fernandes D, Novak M, et al. : **Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians** [Internet]. *Nature* 2015, **528**:499-503.
113. Miller JD, Scott EC, Okamoto S : **Public acceptance of evolution.** *Science* 2006, **313**:765-766.
114. Hameed S, Hameed S, Oktar A, Oktar A : **Bracing for Islamic Creationism.** *Science.* 2008, **322**:1637-1638.
115. Berkman MB, Pacheco JS, Plutzer E : **Evolution and creationism in America's classrooms : A national portrait.** *PLoS Biol.* 2008, **6**:0920-0924.
116. Kahan DM : **Climate-science communication and the measurement problem.** *Polit. Psychol.* 2015, **36**:1-43.
117. Binzel C, Carvalho J-P : **Education, Social Mobility, and Religious Movements : The Islamic Revival in Egypt.** *Econ. J.* 2013, doi:10.1111/ecoj.12.
118. Alesina A, Baqir R, Easterly W : **Public Goods and Ethnic Divisions** [Internet]. *Q. J. Econ.* 1999, **114**:1243-1284.
119. Chen DL : **Club Goods and Group Identity : Evidence from Islamic Resurgence during the Indonesian Financial Crisis.** *J. Polit. Econ.* 2010, **118**:300-354.
120. Ostrom E : **Analyzing collective action.** *Agric. Econ.* 2010, **41**:155-166.