Apparition de la coopération humaine
évolution de la réciprocité forte

Sylvain Arlot
ENS, Magistère de Biologie
Module de Travail Personnel en Sciences Cognitives
Travail encadré par Jean-Pierre Nadal

21 Janvier 2003

Table des matières

1 Introduction

La question de l'origine du langage humain présente plusieurs facettes, puisqu'elle pose des problèmes d'anatomie, de sémantique, de comportement et d'évolution. Pour ce qui concerne ces deux derniers points, il paraît naturel de donner une explication relevant de l'apparition de la coopération. Par coopération, on désigne ici un comportement humain qui engendre un coût personnel de participation à une activité commune et qui donne à l'ensemble du groupe un bénéfice supérieur au coût initial. Ce problème, loin de posséder une solution évidente, est en lui-même très intéressant, dans la mesure où la coopération humaine diffère par bien des aspects de la coopération animale. Elle est particulièrement développée et revêt de nombreuses formes, le langage n'en étant qu'une parmi d'autres, dont on ne connaît pas toujours d'équivalent chez l'animal.

Classiquement, il y a deux manières d'expliquer l'apparition de comportements coopératifs. La première est l'altruisme de parentèle ([20] Hamilton, 1964), qui se fonde sur le principe que l'aide apportée à des individus fortement apparentés (enfants, voire proches cousins) favorise la transmission de ses propres caractères. La deuxième — l'altruisme réciproque — est fondée sur le principe d'interactions répétées ([25] Trivers, 1971 ; [13] Axelrod et Hamilton, 1981), où il devient intéressant de coopérer pour bénéficier ensuite de l'altruisme de son partenaire.

Si ces deux explications s'appliquent tout-à-fait à la coopération humaine, elles peuvent aussi bien s'appliquer à la coopération animale, et ne rendent pas compte de différences (quantitatives et/ou qualitatives) entre humain et animal. Leur défaut — pour le cas qui nous préoccupe — est qu'elles ne peuvent pas intégrer les spécificités humaines telles que ses capacités cognitives, linguistiques et physiques.

Ainsi, ces deux approches coopératives ne sont vraiment pas satisfaisantes pour la question de l'origine du langage. Nous ne parlons pas qu'avec nos proches parents. En ce qui concerne l'altruisme réciproque, plusieurs problèmes se posent. La taille des groupes humains est souvent trop importante pour permettre la répétition des interactions langagières (l'altruisme répété est surtout adapté aux interactions dyadiques). De plus, l'existence de tricheurs pose problème ([17] Dessalles, 1999) et peut assez facilement empêcher le maintien de la coopération, notamment dans le cas du langage, où tricher est facile, tant qu'un mécanisme efficace de détection des tricheurs (ce qui est coûteux) n'a pas été mis en place.

Il y a plusieurs manières de résoudre cette difficulté. Pour le problème du langage, on peut rejeter l'approche coopérative et donner des arguments d'une autre nature. C'est le cas de Jean-Louis Dessalles qui soutient la thèse de l'origine politique du langage humain, selon laquelle la faculté de langage aurait évolué pour servir deux stratégies : soit apparaître soi-même comme le meilleur candidat, soit avoir assez de discernement pour s'allier avec le même candidat [5]. Mais cela ne résout pas le problème de la coopération humaine, qui ne se limite pas au cas du langage. Donner des raisons spécifiques à l'humain pour justifier l'émergence de comportements coopératifs semble pour cela nécessaire.

Pour répondre à cette question, plusieurs arguments sont proposés par Samuel Bowles et Herbert Gintis [4] : la sélection s'opère à plusieurs niveaux (dans les groupes et entre les groupes), les institutions sociales ont coévolué avec les comportements, la coopération est un signal honnête des qualités individuelles, le parochialisme contribue au maintien de l'unité du groupe, et l'intériorisation de normes altruistes. La combinaison de ces différents facteurs, plus que leur simple addition, aurait ainsi permis l'émergence et le maintien de la coopération humaine. Parmi tous ces facteurs, il est un trait comportemental individuel qui joue un rôle clé, la *réciprocité forte*.

L'objet de cette étude est de définir ce qu'est la réciprocité forte, en donner des preuves expérimentales, puis exposer quelques modèles de théorie des jeux justifiant son apparition évolutive, soit à base de sélection à plusieurs niveaux, soit à l'aide de la théorie du signal coûteux.

2 La réciprocité forte

2.1 Définition

Beaucoup de comportements humains, dans les interactions sociales, ne peuvent pas être expliqués en termes de bénéfices personnels. Il s'agit par exemple des activités politiques, des dons anonymes à des œuvres caritatives ou du sacrifice héroïque des soldats au cours des batailles. Un tel comportement n'est pas limité à des individus apparentés. Pour expliquer cela, Gintis a été amené à introduire le terme de *réciprocité forte*[1] [7]. Il désigne une prédisposition à coopérer avec les autres et à punir ceux qui violent les normes de la coopération[2], à son propre coût, même lorsqu'il est invraisemblable d'espérer être remboursé plus tard par les autres. L'adjectif «forte» marque l'opposition à une forme «faible» de réciprocité, qui est un altruisme bénéficiant au final à l'individu, soit grâce à des interactions répétées, soit par un effet de réputation. Il est important de noter qu'ici, seuls les bénéfices

[1] Strong reciprocity.

[2] Free riders.

s'exprimant en termes de valeur sélective sont pris en compte. En effet, le problème posé est avant tout de nature évolutive.

2.2 Mise en évidence expérimentale

Il est désormais légitime de se demander si un tel comportement a une réalité. Les résultats des expériences en laboratoire, des études ethnographiques dans des sociétés primitives ou industrialisées ([8] Henrich *et al*, 2001 ; [18] Gintis *et al*, 2002), aussi bien que l'observation de faits historiques ou de la vie de tous les jours plaident en faveur de son existence. Par exemple, les victimes d'un crime dépensent beaucoup de temps et d'énergie pour s'assurer que les coupables sont bien arrêtés et lourdement condamnés, indépendamment de la possibilité d'une interaction future. L'espèce humaine a également une forte propension à s'engager dans des actions collectives épisodiques visant à transformer normes sociales et régimes politiques, ainsi qu'à punir sévèrement (notamment via l'ostracisme) ceux qui s'y opposent.

Mais pour s'assurer de bien observer de la réciprocité forte, il faut minimiser les perturbations causées par d'autres motivations. Seules des conditions expérimentales contrôlées peuvent prétendre s'approcher d'un tel idéal. Ainsi, Ernst Fehr et Simon Gächter [6] ont réalisé une expérience de jeu des biens publics sur un ensemble de 240 étudiants. Celle-ci est fondée sur un modèle très classique de théorie des jeux, que nous réutiliserons dans les sections suivantes (*public goods game*).

Des groupes de quatre participaient au jeu suivant. Chaque membre reçoit initialement 20 unités monétaires (UM), peut contribuer à un projet de groupe en donnant entre 0 et 20 UM et garde pour soi le reste. Les choix des contributions se font simultanément. Pour 1 UM investie, chaque membre du groupe reçoit ensuite 0.4 UM. Ainsi, chacun a intérêt à ne pas participer, alors que l'ensemble du groupe y gagne en contribuant au maximum puisque chacun reçoit au final 32 UM au lieu de 20 UM dans un groupe d'égoïstes.

Toutes les interactions sont anonymes, chacun étant informé de ce que les autres joueurs ont investi mais pas de leurs identités. Ce jeu a ensuite été répété six fois pour chacun, mais en reformant les groupes de telle sorte que personne ne joue deux fois avec la même personne.

Une variante de cette expérience a été également utilisée, dans laquelle les membres du groupe, après avoir été informés des investissements de leurs partenaires, ont la possibilité de punir chacun des autres membres du groupe. Il est possible d'attribuer entre 0 et 10 points à chaque autre membre du groupe. Attribuer un point coûte 1 UM, et en retire 3 à celui qui est puni. Les décisions de punitions sont également prises simultanément. A la fin du jeu, chacun est informé des punitions infligées, en préservant l'anonymat des membres du groupe.

Cette expérience a eu lieu au cours de dix sessions. Pour cinq d'entre elles, les participants jouaient six fois avec punition puis six fois sans punition. L'ordre était inversé pour les cinq autres.

Le protocole a été fait de telle sorte que si la coopération apparaît ici, ce ne peut pas être de l'altruisme réciproque, ni un effet de réputation (les interactions ne sont pas répétées). Tout comportement de coopération (et de punition des individualistes) ne peut donc s'interpréter qu'en terme de réciprocité forte.

Les résultats ont prouvé qu'il y avait effectivement punition, la plupart du temps à l'encontre de ceux qui contribuaient moins que la moyenne, et de façon très intense pour les plus égoïstes.

L'expérience avec punition a induit un niveau moyen de coopération supérieur à celui atteint sans punition possible, quel que soit l'ordre des expériences, et ceci était particulièrement visible lors du passage de l'absence de punitions à la possibilité de punir. La menace s'est faite sentir immédiatement (avant même son exécution). La coopération augmentait au cours du temps avec les punitions, tandis qu'elle diminuait en leur absence. Plus précisément, après avoir été puni, un individu augmentait significativement son niveau de coopération. Les punitions réelles (pas seulement les menaces) jouaient donc un rôle. Par conséquent, punir coûte à soi-même, mais bénéficie aux futurs partenaires de la victime. C'est un comportement altruiste, du type «réciprocité forte».

2.3 Les émotions comme mécanisme proximal

Pour déterminer ce qui pouvait pousser les individus à agir de la sorte, Fehr et Gächter [6] ont réalisé une seconde série d'expériences. Leur hypothèse, assez naturelle, est que l'individualisme engendre des émotions négatives fortes parmi les altruistes.

Ils ont donc confrontés les participants à une série de scénarios hypothétiques, les mettant à la place d'un individu qui a coopéré face à un des membre du groupe qui a coopéré moins ou beaucoup moins. Chacun a alors évalué sa colère et son irritation face à ce comportement. L'intensité d'émotions négatives à l'encontre d'un individualiste varie donc avec l'écart à la contribution moyenne. Les mêmes scénarios ont été soumis aux participants mais en les mettant à la place de l'individualiste, en leur demandant quelle réaction ils attendaient de ceux qui avaient coopéré. Les résultats obtenus montraient une réaction attendue plus forte que la réalité, avec la même variation en fonction de l'écart à la moyenne.

L'implication d'émotions dans le comportement d'altruisme et de punition est cohérente avec toutes les données expérimentales. En effet, on a observé que la plupart des punitions sont données par des individus ayant contribué aux alentours de la moyenne envers d'autres qui ont moins contribué. De plus, l'intensité de la punition augmentait avec l'écart à la contribution moyenne. Enfin, la variation de l'investissement lors de l'apparition ou de la disparition de la possibilité de punir était instantanée, les individualistes ayant immédiatement conscience de la menace qu'ils encourent.

2.4 Un problème évolutif

Ces résultats expérimentaux semblent donc indiquer le rôle majeur de la réciprocité forte dans l'émergence et le maintien de la coopération humaine, et ce ne sont pas les seuls à aller dans ce sens ([8] Henrich *et al*, 2001 ; [18] Gintis *et al*, 2002). Mais la question de l'apparition d'un tel trait au cours de l'évolution reste mystérieuse. Le problème initial a seulement été reporté sur un nouveau problème, qui semble même plus difficile. En effet, comment expliquer qu'un trait qui défavorise un individu par rapport au reste de son groupe peut émerger et se maintenir dans la population ? Il est clair que la coopération dans un groupe favorise celui-ci par rapport aux groupes non-coopératifs. Si la réciprocité forte est le comportement qui permet le maintien de cette coopération, ce trait étant défavorable individuellement, il ne devrait pas se maintenir, et donc la coopération devrait cesser dans le groupe. L'objet des sections qui suivent est d'expliquer pourquoi cela peut tout de même fonctionner, à l'aide de modèles mathématiques en théorie des jeux.

3 La sélection multi-niveaux

La réciprocité forte pose donc un problème évolutif. Pour montrer comment il peut être résolu, nous allons étudier deux modèles de théorie des jeux, proposés par Gintis en 2000 [7] puis par Bowles et Gintis en 2001 [2]. Dans les deux cas, il s'agit de sélection multi-niveaux (entre groupes, et à l'intérieur de chaque groupe), et le problème de la coopération est modélisé par le jeu des biens publics, en faisant l'hypothèse de rationalité des acteurs «égoïstes». Ceci requiert un niveau suffisant de cognition pour évaluer la meilleure stratégie pour soi en fonction des paramètres environnementaux connus.

3.1 Choix des conditions d'évolution

Il est important de se placer dans des conditions raisonnables, aussi proches que possible des conditions de vie des pré-humains au moment où la coopération a pu émerger. Selon l'analyse faite par Bowles et Gintis [2], il semble que seul le Pléistocène supérieur[3] est à même de rendre compte d'une telle évolution, sur des bases purement génétiques — nous ne tiendrons en effet pas compte ici d'effets culturels. *Homo sapiens* y vit alors en petits groupes de chasseurs-cueilleurs, de taille intermédiaire — assez grande pour connaître le problème des tricheurs, assez petite pour que chacun puisse surveiller les autres membres du groupe. Les membres étaient pour la plupart non-apparentés, et adoptaient un comportement de partage. La composition des groupes changeait assez régulièrement et les différences de statut assez faibles, notamment par rapport aux sociétés agricoles puis industrielles qui ont suivi. Un éventuel effet de réputation peut ainsi être ignoré. Enfin, il n'y avait pas d'investissement possible, car ces groupes étaient mobiles et ne pouvaient donc pas faire de réserves[4].

3.2 Modèle avec crises

Le premier des deux modèles, proposé par Herbert Gintis en 2000 [7], suppose que l'ensemble de la population est organisée en groupes, et que ses groupes sont fréquemment soumis à des crises.

Modèle d'altruisme réciproque

Tout d'abord, considérons un modèle d'altruisme réciproque. Un groupe est formé de k membres, qui restent ensemble pendant un nombre indéterminé de périodes. A chaque période, chaque individu choisit (indépendamment des choix des autres membres) entre deux comportements. Il peut sacrifier $c > 0$, et alors il fait gagner $b > c$ à l'ensemble du groupe, ou bien il peut ne pas coopérer. Le gain total du groupe est ensuite partagé entre tous les membres, quel que soit leur choix. Ce jeu est répété, avec exclusion des tricheurs, et une probabilité δ de continuer à la période suivante.

Si les $k-1$ autres membres contribuent toujours, coopérer rapporte en espérance $\pi = (b-c) + \delta\pi$, soit

$$\pi = \frac{b-c}{1-\delta}.$$

[3]entre -100.000 et -10.000.

[4]pour plus de détails et des références concernant les caractéristiques d'*Homo sapiens* au cours du Pléistocène, voir [2].

En revanche, trahir rapporte $b \times (k-1)/k \approx b$. Dans le cas où $\pi \geq b$, la meilleure réponse d'un seul individu à la stratégie de coopération pure est la coopération. En théorie des jeux, on parle dans ce cas d'équilibre de Nash. L'intérêt de cette notion, centrale en théorie des jeux, est qu'elle représente assez bien l'idée que l'on se fait d'une situation d'équilibre : aucun des joueurs ne peut augmenter strictement ses gains en changeant unilatéralement sa stratégie. C'est pour cette raison que nous ne nous intéresserons qu'à ces situations. Cependant, il faut garder à l'esprit qu'un équilibre de Nash n'est pas unique en général, n'a pas de raison d'être la situation la plus bénéfique pour le groupe. La stratégie optimale n'a d'ailleurs aucune raison d'être un équilibre de Nash[5]. Et si une situation évolutivement stable est toujours un équilibre de Nash, la réciproque est fausse en général. Enfin, l'hypothèse de rationalité ne suffit pas pour affirmer que les joueurs vont choisir un équilibre de Nash : tout dépend des anicipations de chacun sur ce que les autres vont faire. On peut imaginer plusieurs manières de le justifier : soit l'on considère un jeu comme la succession d'un grand nombre de «petits» jeux, où une situation d'équilibre est rapidement atteinte. On peut aussi rapprocher ce choix de l'internalisation de normes : l'évolution (génétique et culturelle) aurait ainsi conduit les individus à ne choisir que des comportements qui sont des équilibres de Nash. Cela ne résout malheureusement pas le problème lorsqu'il y a plusieurs équilibres dans le jeu. Il faut donc faire très attention avec cette notion, très pratique mais parfois trompeuse. Nous essaierons par la suite de préciser clairement les hypothèse que nous ferons en l'utilisant.

En interprétant ces gains en termes de valeur sélective (ce que l'on fera toujours dans la suite), et en écrivant la condition $\pi \geq b$, on obtient le résultat suivant :

Théorème 1. *Supposons que c est le coût de la coopération pour un membre du groupe, b le gain de l'ensemble du groupe pour chaque membre qui coopère, et δ la probabilité pour que le groupe existe encore à la période suivante. Alors, la coopération peut être maintenue dans le jeu des biens publics répété si et seulement si*

$$\frac{c}{b} \leq \delta.$$

Or, si en temps normal $\delta \geq c/b$, mais que parfois des crises[6] font passer δ sous cette valeur limite, que va-t-il se passer ? Avec des capacités cognitives suffisantes, les membres du groupe sauront qu'ils vaut mieux arrêter de coopérer en temps de crise. Ainsi, le groupe cesse de coopérer au moment précis

[5] C'est le cas avec le célèbre dilemme du prisonnier.

[6] Une telle hypothèse est assez plausible, dans la mesure où l'on sait qu'*Homo sapiens* a connu de fréquentes diminutions de population au cours de son histoire évolutive.

où il en a le plus besoin. Si l'on ajoute une fraction de «réciprocateurs[7]» dans le groupe, en revanche, ce comportement va changer.

Introduction de la réciprocité forte et de crises

La population, supposée de taille infinie, est composée de deux types d'acteurs : des égoïstes et des réciprocateurs. La dynamique temporelle la régissant de déroule par étapes. Au début de chaque étape, les individus forment des groupes de k individus, sans assortiment préférentiel (pas d'effet de réputation). La valeur sélective de chacun est alors déterminée par le jeu de biens publics répété un nombre indéterminé de périodes.

Au début de chaque période, le groupe est informé de son état (bon ou mauvais, la fréquence des mauvaises périodes étant notée p), et la proportion f de réciprocateurs dans le groupe est connue. Chacun décide ensuite de coopérer ou non à un travail commun(un coût individuel de c rapporte $b > c$ à l'ensemble du groupe) dont les bénéfices sont partagés équitablement. Chacun peut également surveiller le reste du groupe, afin de punir et exclure ceux qui ne participent pas (les «tricheurs»). La punition se traduit par une perte $h > 0$ pour les tricheurs, et entraîne un coût $c_r > 0$ à celui qui punit.

En fin de période, le groupe peut soit être dissous, soit perdurer. En bonne période, la probabilité de dissolution est $1 - \delta^*$. En mauvaise période, cette probabilité est $1 - \delta_*$ en cas de coopération (avec $\delta_* \leq \delta^*$), et de 1 sinon[8].

A la fin de l'étape, les gains totaux de chaque joueur sont interprétés en terme de valeur sélective, et l'on obtient ainsi une nouvelle population qui va participer à l'étape suivante[9]. On suppose ici que le type d'acteur est transmis génétiquement, sans recombinaisons.

Comportement interne du groupe

Les deux types d'acteurs correspondent à deux comportements radicalement différents. D'une part, les réciprocateurs coopèrent et punissent toujours. D'autre part, les égoïstes agissent de façon à maximiser leur valeur sélective espérée, sachant l'état du groupe et la fraction f de réciprocateurs

[7]On nomme ainsi les individus qui pratiquent la réciprocité forte (strong reciprocators en anglais).

[8]Cette disymétrie entre bonnes et mauvaises périodes est artificielle, puisque nous supposerons dans la suite qu'il y a toujours coopération en bonne période. On aurait donc pu supposer que le groupe est toujours dissous en l'absence de coopération, sans rien changer au modèle.

[9]Il n'est d'ailleurs pas nécessaire que la nouvelle population corresponde à une nouvelle génération. L'essentiel est qu'il n'y ait pas d'effet de réputation d'une étape à l'autre, donnant des indications sur le type de chacun.

dans le groupe. Ils ne punissent donc jamais, puisque c'est un comportement coûteux qui ne rapporte rien. La détermination de leur choix en ce qui concerne la coopération demande une réflexion un peu plus poussée.

Plaçons-nous tout d'abord dans le cas où il n'y a pas de punition des tricheurs autre que leur exclusion ($h = 0$). Dans un groupe où tous coopèrent, un individu gagne π^* en bonne période et π_* en mauvaise période, soit en moyenne $\pi = p\pi_* + (1-p)\pi^*$. Comme pour le modèle d'altruisme réciproque, on obtient[10] les deux relations vérifiées par π^* et π_* : $\pi^* = b - c + \delta^*\pi$ et $\pi_* = b - c + \delta_*\pi$. La résolution du système donne

$$\pi^* = \frac{1 + p(\delta^* - \delta_*)}{1 - \delta^* + p(\delta^* - \delta_*)}(b - c) \tag{3.1}$$

$$\pi_* = \frac{1 - (1-p)(\delta^* - \delta_*)}{1 - \delta^* + p(\delta^* - \delta_*)}(b - c) \tag{3.2}$$

$$\pi = \frac{1}{1 - \delta^* + p(\delta^* - \delta_*)}(b - c). \tag{3.3}$$

$$\tag{3.4}$$

D'après le théorème 1, la condition de maintien de coopération s'écrit alors $\pi^* \geq b$ en bonne période (ou encore $\delta^*\pi \geq c$) et $\pi_* \geq b$ en mauvaise période (soit $\delta_*\pi \geq c$). Il est clair que la coopération en bonne période est moins contraignante que la coopération en mauvaise période. Trois cas se présentent : si $\delta_*\pi \geq c$, la coopération est toujours possible (altruisme réciproque) ; si $\delta^*\pi < c$, la coopération est impossible (elle n'est même pas bénéfique en supposant que tout le monde va toujours coopérer). Pour la suite, nous nous placerons dans le troisième cas, le plus intéressant :

$$\delta^*\pi > c > \delta_*\pi. \tag{3.5}$$

En ajoutant des réciprocateurs dans le groupe, en proportion f, le gain d'un égoïste, lorsque tous les égoïstes trichent, n'est plus c mais $c - hf/(1-f)$. En effet, s'il y a k individus dans le groupe, kf sont des réciprocateurs, et ils punissent les $k(1-f)$ tricheurs, soit une punition moyenne de $hf/(1-f)$ par tricheur. La nouvelle condition de maintien de la coopération pendant les crises devient $\delta_*\pi \geq c - fh/(1-f)$. On en déduit le théorème 2.

Théorème 2. *La fraction minimale de réciprocateurs nécessaire pour induire la coopération dans un groupe est*

$$f_* = \frac{c - \pi\delta_*}{c - \pi\delta_* + h}. \tag{3.6}$$

[10]Le gain est de $b - c$, plus le gain espéré pour les périodes suivantes. L'individu a la probabilité δ^* de continuer une période de plus, et si c'est le cas, il peut espérer un gain π supplémentaire d'ici à la fin de l'étape. Le calcul est le même en mauvaise période.

Elle est diminuée par une augmentation de l'intensité h de la punition, une diminution de la fréquence p des crises ou une augmentation de la probabilité δ_* de survie dans une mauvaise période.

On peut immédiatement faire quelques remarques au sujet de ce résultat. Tout d'abord, f_* est toujours compris strictement entre 0 et 1. La présence de réciprocateurs en nombre suffisant permet donc toujours le maintien de la coopération. De plus, f_* dépend également d'autres paramètres : f_* diminue lorsque c baisse, b augmente ou δ^* augmente. Tout ces effets sont assez facilement interprétables (h joue un rôle dissuasif, des crises moins fréquentes augmententent la durée espérée de coopération et donc le bénéfice qui en résulte, l'augmentation des probabilités de survie a le même effet, ainsi que l'augmentation du gain $b-c$). Il est également possible de comparer les effets quantitatifs de ces différents paramètres. Cette étude est faite dans l'exemple du paragraphe 3.2.

Il est également important de préciser les hypothèses implicitement faites dans la démonstration de ce théorème. La condition $\delta_*\pi < c - fh/(1-f)$ traduit que pour un égoïste, la stratégie de triche est un équilibre de Nash en mauvaise période (en considérant que seuls les égoïstes jouent un jeu). Autrement dit, la stratégie de tous les autres égoïstes étant tricher, un égoïste maximise son gain en trichant également. De même, la condition (3.5) traduit que coopérer toujours est un équilibre de Nash en bonne période, mais pas en mauvaise période. L'hypothèse de capacités cognitives est traduite ici de la façon suivante : les égoïstes ont tous le même comportement, et ils choisissent l'équilibre de Nash le plus intéressant en termes de gains. Ils coopèrent donc dès que la coopération devient un équilibre de Nash. Cela n'exclut pas que tricher soit un équilibre possible (il n'y a pas unicité d'un équilibre de Nash). Un niveau de cognition suffisant ne garantit donc pas la validité d'une telle hypothèse, les choix des individus étant faits simultanément. Lorsque $f > f_*$, on peut juste dire qu'il existe un comportement coopératif avec une probabilité non-nulle, mais pas de manière certaine. On peut aussi voir cela comme une forme de concertation dans le groupe, au cours de laquelle les égoïstes adoptent une position commune, qu'ils estiment être la meilleure pour eux, et qu'ils ont déterminée avec l'aide de leurs capacités cognitives.

Dans un groupe où $f < f_*$, il n'y a donc de coopération qu'au cours des bonnes périodes. Le gain espéré d'individus de tels groupes vérifie donc $\pi_s = (1-p)(b-c+\delta^*\pi_s)$ soit

$$\pi_s = \frac{1-p}{1-(1-p)\delta^*}(b-c). \tag{3.7}$$

Pour garder son sens à l'hypothèse (3.5), il faut également supposer que la coopération a effectivement lieu pendant les bonnes périodes, soit

$$\delta^* \pi_s > b. \tag{3.8}$$

Les réciprocateurs ayant également des capacités cognitives, ceux-ci ne vont pas punir les traîtres lorsque $f < f_*$. On ne peut donc plus interpréter c_r que comme un coût de surveillance, la menace n'étant jamais mise à exécution dans ces conditions. Le coût d'être un réciprocateur dans un groupe est donc pc_r si $f \geq f_*$ (un tel groupe sera dit coopératif), et 0 sinon.

Evolution au cours d'une étape

Que se passe-t-il d'une étape à l'autre, c'est-à-dire du début d'une étape à la fin de celle-ci. Pour répondre à cette question, nous allons utiliser les résultats précédents et l'équation de Price ([22] Price, 1970), que l'on écrit sous forme compacte[11] :

$$\overline{\pi} \Delta \overline{f} = \mathrm{cov}(\pi, f) + \mathbb{E}\left(\pi \Delta f\right). \tag{3.9}$$

La signification des termes est détaillée dans la note 11. On peut désormais écrire simplement la condition d'augmentation de la fréquence $\overline{f}$ de réciprocateurs dans la population :

$$\mathrm{cov}(\pi, f) > -\mathbb{E}(\pi \Delta f). \tag{3.10}$$

Cette dernière quantité est strictement positive, puisque Δf_i est négatif pour tout i. C'est d'ailleurs ici que l'on voit comment le paradoxe de la réciprocité forte peut être résolu. La fréquence de réciprocateurs diminue dans chaque groupe et, paradoxalement, la fréquence moyenne de réciprocateurs peut augmenter dans la population. Il suffit pour cela que la valeur sélective moyenne π du groupe soit suffisamment corrélée positivement à la fréquence f_i de réciprocateurs. Cette corrélation est le moteur de la sélection de groupe, tandis que le terme $\mathbb{E}(\pi \Delta f)$ représente la sélection individuelle. Le point important ici est que la valeur sélective moyenne du groupe est influencée par la fréquence de réciprocateurs, ce qui induit une corrélation positive entre π et f.

[11] L'équation de Price donne l'évolution d'un trait dans une population structurée en groupes. On note π_i la valeur sélective moyenne du groupe i, f_i la fréquence du trait (ici, la réciprocité forte) dans le groupe i, et Δf_i la variation de cette fréquence au cours d'une étape. Les moyennes de ces quantités sur l'ensemble des groupes sont notées $\overline{\pi}$, $\overline{f}$ et $\Delta \overline{f}$, ou plus généralement on prend la notation $\mathbb{E}(\pi)$, etc. — pour espérance mathématique. La covariance de deux variables s'écrit $\mathrm{cov}(\pi, f) = \mathbb{E}\left[(\pi - \overline{\pi})(f - \overline{f})\right]$.

Appliquons ce résultat à la réciprocité forte. On note q_i la fraction de la population qui est dans le groupe i, et $q_f = \sum_{f_i \geq f_*} q_i$ la fraction de la population située dans un groupe coopératif. Puisque $\Delta f_i = -pc_r f_i$ dans les groupes coopératifs et $\Delta f_i = 0$ sinon, on a

$$\mathbb{E}\left(\pi \Delta f\right) = \sum_{f_i \geq f_*} q_i f_i \pi (-pc_r).$$

Notons $f_c = \left(\sum_{f_i \geq f_*} q_i f_i\right)/q_f$ la fréquence moyenne des réciprocateurs dans les groupes coopératifs et $f_s = \left(\sum_{f_i < f_*} q_i f_i\right)/(1 - q_f)$ la fréquence moyenne des réciprocateurs dans les groupes non-coopératifs. Ces deux quantités permettent d'exprimer la covariance de π et f, et l'on a donc

$$\begin{cases} \mathbb{E}\left(\pi \Delta f\right) = -pc_r \pi f_c q_f \\ \operatorname{cov}(\pi, f) = q_f(1 - q_f)(\pi - \pi_s)(f_c - f_s) \end{cases} \tag{3.11}$$

Nous pouvons désormais écrire la condition de croissance de $\overline{f}$ (3.9) :

$$q_f \left[(\pi - \pi_s)(f_c - f_s)(1 - q_f) - pc_r \pi f_c\right] > 0 \tag{3.12}$$

$$\text{soit } q_f > 0 \text{ et } \frac{\pi - \pi_s}{\pi} \times \frac{f_c - f_s}{f_c} \times \frac{1 - q_f}{p} > c_r \tag{3.13}$$

$$\text{et comme } \frac{\pi - \pi_s}{p\pi} = \frac{1 - (\delta^* - \delta_*)(1 - p)}{1 - (1 - p)\delta^*}, \tag{3.14}$$

on a le théorème suivant.

Théorème 3. *On suppose que lorsque la fraction de réciprocateurs est inférieure à f_* (donnée par* (3.6)*), la coopération est maintenue en bonne période* (3.8) *mais pas en mauvaise* (3.5)*. Alors, s'il y a une fraction non-nulle de réciprocateurs dans des groupes coopératifs ($q_f > 0$), la condition d'augmentation de la fréquence $\overline{f}$ des réciprocateurs dans la population s'écrit*

$$\left(1 + \frac{\delta_*(1 - p)}{1 - \delta^*(1 - p)}\right) \frac{f_c - f_s}{f_c}(1 - q_f) > c_r. \tag{3.15}$$

Propriétés évolutives de la réciprocité forte

Jusqu'à présent, nous n'avons considéré l'évolution de la population qu'au cours d'une même étape. Nous allons désormais faire intervenir les trois hypothèses «population infinie», «réarrangement sans assortiment» et «fondation de groupes de taille fixe k» pour étudier la dynamique de cette population.

On peut calculer[12] en fonction de $\overline{f}$ la fréquence p_k de groupes nouvellement formés[13] qui vérifient $f \geq f_*$:

$$p_k = \sum_{r \geq f_* k}^{k} \binom{k}{r} \overline{f}^r (1 - \overline{f})^{k-r} \tag{3.16}$$

et les valeurs de f_c et f_s sont alors :

$$f_c = \frac{1}{kp_k} \sum_{r \geq f_* k}^{k} r \binom{k}{r} \overline{f}^r (1 - \overline{f})^{k-r} \tag{3.17}$$

$$f_s = \frac{\overline{f} - q_f f_c}{1 - q_f} \quad \text{avec } q_f = p_k. \tag{3.18}$$

Nous pouvons maintenant analyser les propriétés dynamiques de la réciprocité forte. D'une part, si $\overline{f} \approx 1$, $f_c \approx 1$ (3.17) et $q_f \approx 1$ (3.16). La condition (3.15) ne peut pas être vérifiée (ni même l'égalité, qui correspond à la stabilité de $\overline{f}$). Une population de réciprocateurs peut donc toujours être envahie par un petit nombre d'égoïstes.

Inversement, si $\overline{f} \ll 1$, q_f et f_s sont également petits puisque $\overline{f} \geq q_f f_c \geq q_f f_*$ (avec f_* fixé non-nul) et $\overline{f} \geq (1 - q_f) f_s \geq (1 - \overline{f}/f_*) f_s$. On peut donc écrire la forme asymptotique de la condition (3.15) :

$$1 + \frac{\delta_*(1-p)}{1 - \delta^*(1-p)} > c_r, \tag{3.19}$$

d'où le théorème 4.

Théorème 4. *Sous les conditions du théorème 3 et avec un processus de fondation de groupes de taille fixe sans assortiment dans une population infinie,*

- *des égoïstes peuvent toujours envahir une population de réciprocateurs ;*
- *des réciprocateurs peuvent envahir une population d'égoïstes si et seulement si $c_r < c_r^{max}$, avec*

$$c_r^{max} = 1 + \frac{\delta_*(1-p)}{1 - \delta^*(1-p)} \tag{3.20}$$

Ceci montre en particulier qu'à l'état stationnaire, une telle population à la fois des égoïstes et des réciprocateurs, sous la double condition $c_r < c_r^{max}$

[12]Nous nous plaçons pour ce calcul *avant* la formation des groupes, tout au début de l'étape.

[13]On a bien sûr $p_k = q_f$ dès lors que les groupes ont été formés par un tel processus.

et $q_f > 0$ à l'instant initial. Cette dernière condition est vérifiée dès que $\overline{f} > 0$ et f_* est assez petit[14] (par exemple inférieur à $1/k$). Il suffit pour cela d'augmenter h (théorème 2).

La valeur critique c_r^{max} croît sous l'effet d'une augmentation de δ_* ou de δ^*, ou si la fréquence p des crises diminue. Les mêmes variations de ces paramètres (exogènes) sont à l'origine d'une diminution de f_* ou d'une augmentation de c_r^{max}, qui sont les deux paramètres clés du système.

A la lumière des théorèmes 2 et 4, nous pouvons faire une hypothèse sur ce qui a pu faire la spécificité des humains vis-à-vis de la coopération. La capacité d'infliger une punition importante à faible coût est sans doute propre à *Homo sapiens*. Celle-ci est rendue possible par l'utilisation d'outils ou de stratégies évoluées d'attaque, qui nécessiteraient des capacités cognitives que seul l'humain a atteintes[15].

Application numérique

Prenons des valeurs numériques pour tous les paramètres, qui vérifient les hypothèses (3.5), (3.8) et $c_r < c_r^{max}$. On peut calculer numériquement l'équilibre qui correspond au cas d'égalité de (3.15) ($\Delta\overline{f} = 0$). Les résultats sont donnés dans les tableaux 1 à 4. Pour ce qui est de l'effet d'un paramètre X sur — par exemple — f_*, la quantité reportée est

$$\frac{X}{f_*} \times \frac{\partial f_*}{\partial X}.$$

Cela permet de comparer les effets relatifs.

On observe donc que la coopération est effectivement maintenue (partiellement) sous les conditions du théorème 4. Une petite valeur de c_r permet un niveau de coopération très élevé, alors que la variation de k a assez peu d'effet sur l'état d'équilibre.

L'interprétation des effets des paramètres sur f_* et c_r^{max} n'est pas évidente, hormis les signes qui correspondent à ce que nous avons déjà énoncé. En effet, des variations de même ampleur de p, δ^* et δ_* ne peuvent pas se faire avec la même facilité (δ_* peut plus aisément passer de 0,25 à 0,20 que δ^* de 0,95 à 0,90). Et si l'on observe que b et c sont bien plus influents que h sur f_*,

[14] Sous l'hypothèse d'une population infinie, $\overline{f} > 0$ implique qu'il y a une infinité de réciprocateurs, et donc la valeur de f_* n'a pas d'imporance. En population finie, il se peut qu'il n'y ait qu'un seul réciprocateur initialement, lors de l'apparition du trait par mutation, ce qui rend cette hypothèse nécessaire.

[15] Au sujet de la «supériorité» de l'humain — notamment dans le lancer de projectiles — par rapport aux primates, on se réferera notamment à [14] Bingham, 1999 et [16] Calvin, 1983.

Variable	Valeur	Effet sur f_*	Effet sur c_r^{max}
b	1,9	$-4{,}453$	0
c	1,5	5,203	0
h	2,0	$-0{,}750$	0
c_r	0,05	0	0
p	0,10	0,547	$-0{,}466$
δ^*	0,95	$-6{,}68$	3,59
δ_*	0,25	$-1{,}13$	0,608
k	40	0	0

TAB. 1 – Paramètres du modèle

Variable	Valeur	Description
π	$3,33$	Gain dans un groupe coopératif
π_s	2,48	Gain dans un groupe non-coopératif
f_*	0,25	Fraction minimale de réciprocateurs pour induire la coopération
c_r^{max}	2,55	Coût maximal de surveillance permettant la coopération

TAB. 2 – Paramètres endogènes

Variable	Valeur	Description
$\overline{f}$	37%	Fraction des réciprocateurs dans la population
q_f	95%	Proportion de groupes coopératifs
f_c	37%	Fraction des réciprocateurs dans les groupes coopératifs
f_s	21%	Fraction des réciprocateurs dans les groupes non-coopératifs

TAB. 3 – Etat d'équilibre avec $c_r = 0{,}05$ et $k = 40$

Variable	$(c_r; k) = (1{,}0; 40)$	$(c_r; k) = (0{,}05; 8)$	$(c_r; k) = (1{,}0; 8)$
$\overline{f}$	16%	53%	19%
q_f	11%	97%	47%
f_c	27%	54%	31%
f_s	15%	11%	8%

TAB. 4 – Etats d'équilibre pour d'autres valeurs de $(c_r; k)$

cela ne contredit pas l'hypothèse selon laquelle h jouerait un rôle décisif. En effet, entre les primates et l'homme, une différence importante au niveau de la valeur de h (dûe à une seule adaptation) est concevable, alors qu'il n'est pas évident que la même chose se soit produite. Le facteur 7 entre les effets calculés est cependant très troublant, et pourrait remettre en cause l'hypothèse de Gintis. Il serait donc intéressant d'essayer de quantifier ces quantités chez l'homme et chez les primates, pour en savoir plus à ce sujet.

3.3 Modèle avec ostracisme

Dans ce second modèle, mis en place par Samuel Bowles et Herbert Gintis en 2001 [2], on ne suppose plus l'existence de crises, mais seule une partie de la population fait partie d'un groupe, les autres étant solitaires. En limitant la punition des tricheurs par l'ostracisme, on peut ainsi déterminer le coût de la punition de façon endogène, en fonction du temps d'attente avant de pouvoir réintégrer un groupe. La même hypothèse est faite concernant le niveau de cognition et le comportement des égoïstes.

La population est structurée de la façon suivante : une fraction $1 - p$ des individus est solitaire, les autres vivent en groupes. Les individus sont de deux types, différant uniquement par leur comportement au sein d'un groupe : des réciprocateurs (on note f la fréquence des réciprocateurs dans les groupes, et g la fréquence des réciprocateurs parmi les solitaires) et des égoïstes. A chaque période de temps, au sein de chaque groupe, est joué un jeu des biens publics comme décrit précédemment[16]. Les réciprocateurs contribuent toujours, alors que les égoïstes renâclent avec probabilité σ_s. En ne coopérant pas, un égoïste gagne en moyenne $c(\sigma_s)$ comme à la figure 1. La fréquence moyenne de tricheurs dans le groupe est donc $\sigma = (1 - f)\sigma_s$, si bien que chacun reçoit $(1 - \sigma)b$ au moment du partage.

On fait l'hypothèse[17] que coopérer bénéficie au groupe (quelle que soit la taille k du groupe considéré[18]) (3.21), mais pas à l'individu (3.22) :

$$\forall \sigma_s > 0, \quad b(1 - \sigma_s) > c(\sigma_s) \tag{3.21}$$

$$\forall \sigma_s > 0, \quad \frac{b(1 - \sigma_s)}{k} < c(\sigma_s) \tag{3.22}$$

[16]Chacun peut contribuer à un travail de groupe, ce qui lui coûte c, et rapporte $b > c$ à l'ensemble du groupe. Le total est ensuite partagé entre les k membres du groupe, qu'ils aient ou non coopéré.

[17]Ceci traduit «k suffisamment grand pour qu'il y ait le problème des tricheurs».

[18]Contrairement au modèle 3.2, les groupes ne sont pas de taille fixe.

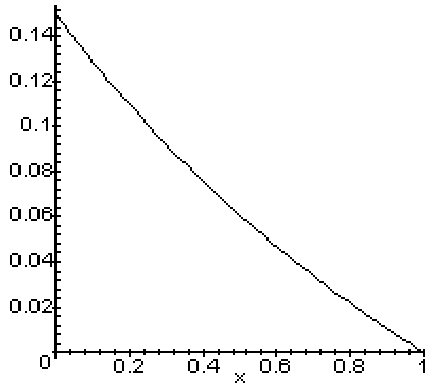

FIG. 1 – Gain $c(\sigma_s)$ d'un égoïste. Une telle fonction doit par hypothèse être décroissante, convexe, et prendre les valeurs $c(0) = c$ et $c(1) = 0$.

Pour encourager les égoïstes à coopérer, chacun a la possibilité de punir les tricheurs. Seuls les réciprocateurs le font, car cela leur coûte $c_r > 0$, qui correspond à un coût de surveillance. La punition est ici limitée à l'exclusion du groupe, dans la mesure où un individu peut toujours éviter un coût plus important en s'exilant préventivement. Ceci est lié aux conditions de vie d'*Homo sapiens* au Pléistocène supérieur, que nous avons détaillées au paragraphe 3.1. On supposera de plus qu'un réciprocateur ne peut surveiller qu'un seul individu à chaque période et qu'il le choisit au hasard. Par conséquent, un égoïste est exclu du groupe en fin de période avec une probabilité $f\sigma_s$. L'exclusion d'un individu lui fait subir un coût $h > 0$, déterminé de façon endogène, égal au coût de la vie solitaire avant sa réintégration dans un groupe. Cette réintégration est possible car on suppose qu'il est aussi possible qu'un individu quitte le groupe volontairement[19], si bien que les solitaires ne sont pas tous des égoïstes. L'ostracisme se solde donc par une vie solitaire pendant t_0 périodes (en espérance), au cours de laquelle la valeur sélective est réduite à $\phi_0 < 0$. La durée t_0 est fonction du taux μ de réintégration des solitaires dans le groupe.

Tout ceci étant connu, les égoïstes choisissent $\sigma_s = \sigma_s^\star$ qui maximise leur valeur sélective

$$\widehat{c}(\sigma_s) = c(\sigma_s) - hf\sigma_s. \qquad (3.23)$$

Un tel choix requiert d'importantes capacités cognitives : cette optimisation constitue l'hypothèse de cognition de ce modèle. Elle est différente de l'hy-

[19]L'exil volontaire se produit à un taux γ par période de temps et par membre du groupe.

pothèse du modèle avec crises (3.2), puisqu'il n'est pas question ici d'une quelconque concertation, ce qui constitue un avantage majeur de ce second modèle par rapport au précédent. En revanche, la complexité des calculs à effectuer est telle qu'il faudrait prendre en compte les inévitables erreurs d'évaluation qui peuvent se produire.

On peut montrer dans le cadre de ce modèle — avec des hypothèses raisonnables, qui traduisent essentiellement que le problème posé est intéressant[20] — qu'une faible proportion de réciprocateurs peut envahir une population d'égoïstes avec probabilité non-nulle.

Des simulations[21] ont été effectuées par Bowles et Gintis pour tester l'existence d'un équilibre stable. Elles ont montré qu'un niveau important de coopération était maintenu à l'équilibre ($f^\star = 70\%$, $p^\star = 70\%$ et $\sigma_s^\star = 10\%$). La stabilité locale de cet équilibre a également été établie.

Ce modèle met en évidence des aspects importants. Tout d'abord, il ne requiert que des bases génétiques, aucun effet de réputation, et pas d'événements extérieurs (des «crises»). De plus, la seule forme de punition est l'ostracisme, ce qui peut se justifier, mais n'est pas toujours vérifié expérimentalement. D'une part, le mode de vie de petits groupes mobiles se prête bien à une punition maximale étant l'ostracisme. Ils ne peuvent pas avoir des réserves ou des biens personnels qu'il serait possible de confisquer, ni construire de prisons en raison de leur mobilité. Si le meurtre ou la violence physique restent possible, on peut penser qu'ils seraient réservés à des «crimes» plus graves, tels que l'assassinat ou l'adultère. Montrer ainsi que cette seule forme de punition, dont le coût est déterminé de façon endogène, permet le maintien de la coopération est donc un résultat très intéressant. Mais les études ethnographiques ont montré que les punitions prennent en réalité de nombreuses formes, incluant la scission du groupe, pour minimiser les interactions avec les tricheurs potentiels et le retrait de la coopération des égoïstes restant. Elles vont parfois jusqu'à l'exécution des tricheurs, et il arrive que les tricheurs quittent le groupe pour anticiper une peine plus importante. Le modèle présenté ici pourrait ainsi être complété pour plus de réalisme.

[20] Celles-ci n'ont bien sûr a priori aucune raison d'être exactes, et elles devront donc faire l'objet d'une vérification.

[21] Les valeurs prises pour les paramètres étaient les suivantes : $c = c_r = 0,15$, $\gamma = 0,07$, $\mu = 0,08$ et $\phi_0 = -0,02$. Pour maintenir à peu près constante la taille de la population, b a été fixé à 0,19. La fonction $c(\sigma_s)$ est celle de la figure 1, de la forme $c(\sigma_s) = 1/(\sigma_s + a0) + b_0$.

4 Un signal coûteux

4.1 La théorie du signal coûteux

La réciprocité forte a été définie de telle sorte qu'elle excluait tout effet de réputation. Nous venons de montrer comment celle-ci pouvait avoir évolué dans ces conditions. Cependant, on ne peut nier que dans les sociétés humaines, les actes coopératifs ont un effet favorable sur la réputation de celui qui les commet. Le fait de ne pas coopérer a en tout cas un effet négatif certain sur la réputation d'un individu. Il est donc raisonnable de penser que ce type de comportement dans le groupe a pu être renforcé parce qu'il est interprété par les autres membres du groupe comme un signal honnête.

Le principe du handicap[22] a été énoncé par Zahavi en 1975 [27], à propos de la sélection sexuelle et a par la suite été appliqué à de nombreux autres domaines de la biologie. Prenons tout d'abord un exemple classique, dans le cadre des relations prédateur-proie. Une gazelle, à la vue d'un prédateur, réagit en faisant des bonds sur place, rapidement imitée par le reste du troupeau. Pour expliquer un comportement aussi illogique (pourquoi se fatiguer au moment précis où il va falloir fuir pour sauver sa vie ?), nous allons devoir regarder les choses d'un point de vue plus théorique.

La situation est la suivante : deux individus ont accès à des informations différentes, pourraient tirer tous deux profit d'un partage honnête de celles-ci. Mais leurs intérêts ne coïncident pas exactement, si bien que chacun a également des raisons de mentir à l'autre (souvent, l'information à partager est la qualité de l'individu, si bien qu'exagérer ses qualités présente un intérêt). Comment assurer dans ces conditions la transmission d'informations, c'est-à-dire un signal honnête ? Dans notre exemple, les informations en question sont les capacités de course des deux animaux. Si la gazelle court le plus vite, aussi bien le prédateur que la gazelle ont intérêt à ne pas se fatiguer pour rien. Mais la gazelle a intérêt à surestimer ses forces pour décourager le prédateur.

Le principe du handicap propose une solution à ce paradoxe : si signaler est coûteux, et si mentir coûte suffisament plus qu'être honnête, alors la communication va se mettre en place et rester honnête. Dans le cas de la gazelle, ces sauts sont coûteux, puisqu'ils mettent la gazelle plus facilement à la merci du prédateur.

Grafen, en 1990 [19], a classifié les raisons pour lesquelles un signal coûteux était intrinsèquement crédible. L'une d'elles est le «choix stratégique» du handicap. Chaque signaleur choisit l'ampleur de son handicap en fonc-

[22] voir aussi le site internet de Carl Bergstrom [1] pour une introduction plus complète, et [29] Zahavi, 1997, comme ouvrage de référence.

tion de sa propre qualité et de la réponse attendue du récepteur. Ce dernier interprète alors le signal, et les actions qui en découlent bénéficient aux deux partenaires, en fonction de la qualité réelle et de la qualité supposée. L'exemple de la gazelle fait partie de cette catégorie, l'ampleur du handicap correspondant à la fréquence et à la hauteur des bonds effectués.

Bien sûr, cela laisse de nombreuses questions à résoudre, et notamment pourquoi le mensonge serait-il plus coûteux que l'honnêteté ? Ce n'est par exemple pas le cas du langage. Lachmann, Számado et Bergstrom ont cependant montré comment contourner cette difficulté [10].

Le principe du handicap est utilisé pour résoudre bien des problèmes. Il intervient ainsi dans la sélection sexuelle (l'exemple le plus classique étant la queue du paon), les relations prédateur-proie (avec la gazelle mais aussi le cri d'alarmes des cratéropes écaillés[23] décrits par Zahavi [28]), les relations parents-enfants (les oisillons crient pour montrer qu'ils ont faim, ce qui risque d'attirer les prédateurs, [9] Godfray, 1991), certaines formes de consommation chez l'humain (les riches dépensant pour montrer qu'ils sont riches, [26] Veblen, 1899), etc. Il a également servi pour expliquer des comportements de coopération entre individus non apparentés. Eric Smith, Samuel Bowles et Herbert Gintis [11] ont proposé en 2001 un modèle pour étayer cette thèse, et nous allons l'étudier dans le reste de cette section.

4.2 Modèle utilisé

On part d'un modèle «public goods game». On considère un groupe de n personnes. Une fois par période, chaque membre du groupe peut exécuter une action (appelée signal dans la suite) qui lui coûte $c > 0$ et rapporte $b > 0$ à chaque autre membre du groupe. La condition $c > 0$ rend la stratégie non-coopérative dominante. Il faut donc rajouter deux éléments à la structure décrite à la section 3.

Tout d'abord, les membres du groupe ont une caractéristique personnelle, appelée «qualité», qui peut être élevée ou basse. Chacun ne connaît que sa propre qualité, pas celle des autres individus. Le coût de l'acte coopératif dépend de la qualité de l'individu qui l'effectue : c pour une qualité élevée, c' pour une qualité faible, avec $0 < c < c'$.

De plus, à un instant donné, chacun a la possibilité de faire une alliance bénéfique (accouplement ou coalition politique) avec 1 à $n-1$ autres membres du groupe, appelés *Partenaires*. Inversement, les Partenaires ne peuvent choisir qu'un seul allié (appelé *Signaleur*). Les Partenaires en tirent chacun un bénéfice $h > 0$ si leur allié est de bonne qualité, $l < h$ (éventuellement $l < 0$)

[23]en anglais, Arabian babblers

s'il est de mauvaise qualité, 0 s'ils choisissent de ne s'allier avec personne. Un Partenaire donné connaît la fréquence p d'individus de bonne qualité parmi les $n-1$ autres membres (et donc aussi $q = 1 - p$, fréquence d'individus de mauvaise qualité), mais pas la qualité de chacun. Un Signaleur reçoit un gain $s > 0$ pour chaque Partenaire qui choisit de s'allier avec lui.

Finalement, le jeu considéré a lieu sur une période et se déroule de la manière suivante. Les n joueurs jouent indépendamment comme Signaleurs et comme Partenaires (et additionnent leurs gains), si bien que l'on peut considérer que le jeu est asymétrique. Dans un premier temps, chaque Signaleur décide de signaler (s) ou non (n), selon sa qualité. Il peut toujours signaler (ss), signaler seulement s'il est de bonne qualité (sn), seulement s'il est de mauvaise qualité (ns) ou ne jamais le faire (nn). Ces décisions sont simultanées. Ayant pris connaissances des signaux émis, les Partenaires choisissent un allié quelconque (aa), parmi ceux qui ont signalé (ar), parmi ceux qui n'ont pas signalé (ra) ou aucun (rr).

Un point important du modèle est que l'ensemble du groupe reçoit le signal et peut bénéficier de l'alliance de chaque Signaleur : le signal n'est pas privé ou émis selon des préférences individuelles. C'est par exemple le cas de la queue du paon.

4.3 Existence d'un équilibre

La première question qui se pose est celle de l'existence d'un équilibre stable de signal honnête. Autrement dit, pour quelles valeurs des paramètres (p, s, c, c', h et l) le couple de stratégies (sn,ar) sont-elles un équilibre de Nash strict[24] ? Dans le cas d'un équilibre stable pour un jeu asymétrique (c'est le cas ici puisque le Signaleur — joueur 1 — et le Partenaire — joueur 2 — n'ont pas le même rôle), il a été prouvé qu'une stratégie mixte est toujours instable ([23] Selten, 1980)[25]. On va donc se limiter au cas où tous les joueurs suivent les mêmes stratégies pures. Commençons par écrire la matrice des gains (tableau 5).

Pour comprendre comment ceux-ci sont calculés, prenons l'exemple de la case (sn,ar). Un Signaleur de bonne qualité signale, ce qui lui coûte c,

[24]Comme nous l'avons déjà vu, un équilibre de Nash, chaque joueur joue l'une des meilleures stratégies possibles en réponse aux stratégies des autres joueurs. Un tel équilibre est strict lorsque cette meilleure réponse est unique. Dans le tableau 5, un équilibre de Nash correspond à une case où est réalisé un maximum de gain du Signaleur dans la colonne et un maximum de gain du Partenaire dans la ligne. Ici, la différence avec les jeux précédents est que les deux joueurs n'ont pas le même rôle, si bien qu'un équilibre est décrit par un couple de stratégies. Il aurait été plus correct, dans le cas d'un jeu symétrique, d'écrire des couples de stratégies, par exemple (tricher,tricher).

[25]Cela n'exclut bien sûr pas l'existence d'équilibres avec des stratégies mixtes.

	aa	ar	ra	rr
ss	$s-pc-qc'$ $ph+ql$	$s/p-pc-qc'$ $ph+ql$	$-pc-qc'$ 0	$-pc-qc'$ 0
sn	$s-pc$ $ph+ql$	$s-pc$ h	$s-pc$ l	$-pc$ 0
ns	$s-qc'$ $ph+ql$	$qs/p-qc'$ l	$s-qc'$ h	$-qc'$ 0
nn	s $ph+ql$	0 0	s $ph+ql$	0 0

TAB. 5 – La matrice de gains pour un Signaleur (haut de chaque case) et un Partenaire (bas de chaque case), dans le cas où tous les membres du groupe ont la même stratégie (comme Signaleur et comme Partenaire). Les gains des deux individus liés aux signaux émis par les autres membres du groupe ne sont pas pris en compte ici.

et reçoit s de chaque Partenaire qui s'allie avec lui. Il y a n Partenaires potentiels, et chacun a le choix de s'allier parmi les pn Signaleurs qui ont effectué le signal, d'où un gain moyen de $n \times s/(pn) = s/p$. Un Signaleur de mauvaise qualité reçoit 0 puisqu'il ne signale pas, et personne ne veut s'allier avec lui. L'espérance de gain du Signaleur est donc $p \times (-c + s/p) = s - pc$. Pour le Signaleur , le calcul est plus simple : dès que $p > 0$, il gagne toujours h.

Il est clair (et intuitif) que lorsque $ph + ql > 0$, (nn,aa) est un équilibre, et lorsque $ph + ql < 0$, (nn,rr) est un équilibre. En effet, dans le premier cas, choisir un Signaleur au hasard rapporte $ph + ql$ au Partenaire , n'en choisir aucun rapporte 0, et tenir compte du signal est inutile (les Signaleurs ne signalent jamais). Du côté du Signaleur , il ne sert à rien de payer le coût du signal lorsque cela n'influe pas sur le comportement des Partenaires.

La condition d'existence d'un équilibre de signal honnête s'obtient facilement et est résumée par le théorème suivant.

Théorème 5. *Supposons que le coût du signal pour un individu de bonne qualité est $c \geq 0$, qu'un Signaleur tire un profit $s > 0$ d'une alliance et que les Partenaires ont intérêt à s'allier avec des individus de bonne qualité ($h > l$). Alors, il y a un domaine de fréquences d'individus de bonne qualité pour lesquelles il existe un* équilibre de signal honnête *si et seulement si signaler est plus coûteux, pour les individus de mauvaise qualité, que pour ceux de bonne qualité ($c' > c$) et que le gain d'une seule alliance ($c' > s$).*

Dans le cas où l'équilibre existe, la condition sur p s'écrit

$$\frac{s}{c'} < p < \frac{s}{c}. \tag{4.24}$$

Il est important de remarquer que la démonstration ne requiert pas $c > 0$, si bien qu'avec $c < 0$, on a encore un équilibre de signal honnête sous les mêmes conditions (la condition sur p étant $pc' > s > pc$). En effet, il n'est pas gênant qu'un individu de bonne qualité gagne à signaler avant même d'avoir un retour, tant que les individus de mauvaise qualité n'ont pas intérêt à signaler.

4.4 Aspects dynamiques

La question qui nous intéresse est principalement de l'ordre de l'évolution : la coopération est-elle stable, et comment a-t-elle pu apparaître ? Pour cela, Smith, Bowles et Gintis [11] ont utilisé un modèle du type «dynamique de réplication[26]» , où les gains du jeu précédemment décrit deviennent des valeurs sélectives.

4.4.1 Stabilité et bassin d'attraction

On suppose que la population est composée de Signaleurs qui signalent honnêtement (sn, en proportion α) et de Signaleurs qui ne signalent jamais (nn, en proportion $1-\alpha$). Quant aux Partenaires, soit ils acceptent toujours (aa, en proportion β), soit ils acceptent seulement lorsque le Signaleur signale (ar, en proportion $1-\beta$). Cette hypothèse est acceptable si l'on considère que les stratégies qui risquent le plus de déstabiliser l'équilibre de signal honnête sont celles des individualistes ne signalant jamais (nn) et celles des Partenaires qui ne punissent pas en acceptant toujours (aa).

On peut alors calculer les espérances de gain des différents individus, et en déduire le système d'équations différentielles suivant :

$$\begin{cases} \dot{\alpha} = \alpha(1-\alpha)(\beta s - pc) & \\ \dot{\beta} = \beta(1-\beta)(h-l)q & (\alpha > 0) \\ \dot{\beta} = -\beta(1-\beta)(hp + lq) & (\alpha = 0). \end{cases} \tag{4.25}$$

La disjonction des cas $\alpha > 0$ et $\alpha = 0$ correspond à une approximation dans le calcul du gain des Partenaires ar, pris égal à h (ce qui requiert l'existence d'un Signaleur au moins).

[26] Replicator dynamic, voir aussi [24] Taylor et Jonker, 1978. Un trait de fréquence x_i et de valeur sélective $f_i(x_1, \ldots, x_n)$ dans une population de valeur sélective moyenne $\overline{f}(x_1, \ldots, x_n)$ évolue selon l'équation $\dot{x_i} = x_i\left(f_i(x_1, \ldots, x_n) - \overline{f}(x_1, \ldots, x_n)\right)$.

Dans ces conditions, les résultats obtenus sont peu satisfaisants : les quatre équilibres sont obtenus pour $(\alpha, \beta) \in \{(0,0), (0,1), (1,0), (1,1)\}$ et seul $(1,1)$ est stable, c'est-à-dire l'équilibre de signal honnête.

Une modification raisonnable du modèle permet de voir des choses plus intéressantes. D'une part, on suppose qu'un Partenaire peut échouer dans sa tentative d'alliance avec la probabilité $1-\gamma$. En cas d'échec, un Partenaire essaie successivement tous les Signaleurs avec qui il accepte de s'allier jusqu'à ce qu'il réussisse. Dans un groupe de n membres, la probabilité pour qu'un Partenaire aa forme une alliance est donc

$$1 - (1-\gamma)^{n-1} \approx 1,$$

et la probabilité pour qu'un Partenaire ar forme une alliance est

$$\delta(\alpha) = 1 - (1-\gamma)^{\alpha p(n-1)}.$$

D'autre part, il y a un coût $\nu_c > 0$ à traiter le signal et/ou à discriminer les deux types de Signaleurs, qui défavorise donc les Partenaires ar.

Les résultats obtenus par Smith, Bowles et Gintis [11] sont ceux de la figure 2. L'équilibre $(0,0)$ (de non-signal) est désormais stable. Un cinquième équilibre (α_0, β_0) est apparu. C'est un point-selle, qui délimite les bassins d'attraction des deux équilibres stables (signal honnête ou non-signal). Les coordonnées de l'équilibre mixte nous renseignent sur la taille des différents bassins d'attraction :

$$\alpha_0 = \delta^{-1}\left(\frac{\nu_c}{(h-l)q}\right) \tag{4.26}$$

$$\beta_0 = \frac{\alpha_0 c p}{s}. \tag{4.27}$$

En effet, plus α_0 et β_0 sont petits, plus le bassin d'attraction de l'équilibre de signal honnête est grand. Or α_0 augmente avec $\nu_c/((h-l)(1-p))$ et p, et diminue quand γ augmente. Il en est donc de même pour β_0, qui de plus augmente avec c et diminue quand s augmente. Pour maximiser les chances de rester dans l'équilibre de signal honnête, il faut donc diminuer ν_c (coût d'utilisation du signal par les Partenaires), augmenter $h-l$ (gain à utiliser le signal), diminuer p (probabilité d'avoir un bon allié si on n'a pas tenu compte du signal), augmenter $1-\gamma$ (probabilité de rater une tentative d'alliance), et dans une moindre mesure diminuer c (coût d'émission du signal) et augmenter s (gain du Signaleur à s'allier).

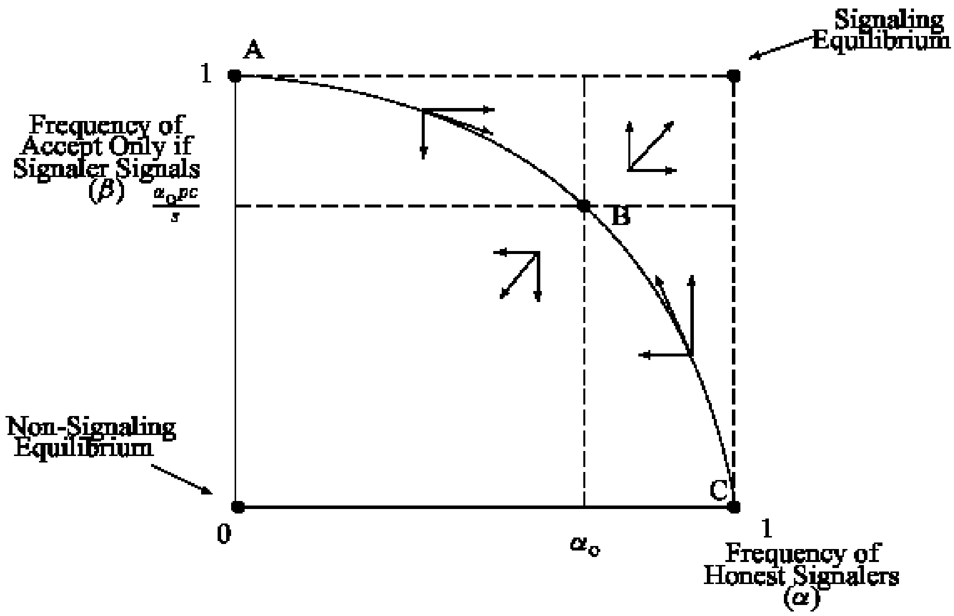

FIG. 2 – Diagramme de phase. Les points sous la courbe ABC sont dans le bassin d'attraction de l'équilibre de non-signal.

4.4.2 Invasivité

Reste une dernière question, dont la réponse va utiliser les analyses précédentes : le signalement peut-il se développer dans une population s'il est initialement rare ?

On peut tout d'abord supposer que des événements stochastiques ont pu déplacer la population dans le bassin d'attraction de l'équilibre de signal honnête, qui y est restée par la suite (éventuellement en raison d'une taille plus importante, ce qui dépend des paramètres).

Mais ce n'est pas la seule explication possible. En effet, supposons que des variations climatiques font diminuer h et/ou l de telle sorte que $ph + ql$ devienne négatif. Dans les conditions données par le théorème 5, il y a deux équilibres de stratégies pures : (sn,ar) et (nn,rr). Mais dans le deuxième cas, les Partenaires sont indifférents entre rr et ar. Par dérive, la proportion de ar va devenir strictement positive, et nn sera une moins bonne réponse que sn. Seul l'équilibre de signal honnête est alors stable. Un changement climatique futur ne modifiera pas l'équilibre ainsi établi.

La compétition inter-groupes peut par la suite favoriser les quelques groupes où un équilibre de signal honnête a été établi. En effet, la valeur sélective d'un individu est la somme de ses gains comme Partenaire et comme

Signaleur, tenant compte de l'effet bénéfique du signal sur l'ensemble du groupe (ce qui n'est pas le cas du tableau 5). On obtient la condition suivante sur les paramètres du modèle :

$$p\left(1 - \frac{(n-1)b + s - c}{h - l}\right) < 1. \tag{4.28}$$

Il est donc intéressant pour un groupe de signaler honnêtement les bons individus lorsque ceux-ci sont assez rares (p petit), lorsque le signal profite suffisament au groupe (b grand), lorsque le coût du signal c est assez petit, et lorsque l'avantage $h - l$ de s'allier avec un individu meilleur est suffisament grand (cette dernière affirmation n'étant valable que lorsque signaler coûte à l'ensemble du groupe, soit $(n-1)b + s - c < 0$; dans le cas contraire, l'inégalité est toujours vérifiée puisque $p < 1$). Si l'absence de signal peut fournir des gains supérieurs dans le groupe, c'est parce que signaler coûte au groupe, et est inutile si les bons individus sont suffisamment nombreux.

Nous venons de montrer que l'intérêt de signaler pour le groupe a lieu sous certaines conditions, mais comme la proportion p de bons individus est également soumise à variation. Si les bons individus ont une valeur sélective supérieure à celle des autres, ils peuvent devenir trop nombreux pour favoriser l'équilibre de signal honnête. L'évolution de p peut être modélisée par l'équation différentielle suivant :

$$\dot{p} = pq(s/p - c) - zp + wq) \tag{4.29}$$

où $z > 0$ désigne la proportion des enfants de mauvaise qualité chez des parents de bonne qualité et $w > 0$ la proportion d'enfants de bonne qualité chez des parents de mauvaise qualité. La valeur d'équilibre stable $p^\star$ est strictement comprise entre 0 et 1, et elle diminue lorsque le coût du signal c augmente, le gain du Signaleur dans l'alliance s diminue, le taux w diminue ou le taux z augmente. Tous ces facteurs sont donc importants pour permettre l'émergence du signal honnête.

4.5 Signal honnête et coopération humaine

Cependant, le modèle qui vient d'être décrit ne répond pas à une question importante : pourquoi faut-il signaler en apportant un bénéfice aux autres ? En effet, le théorème 5 ne requiert pas un quelconque bénéfice lié à l'existence du signal pour les Partenaires. Plusieurs idées peuvent expliquer l'avantage d'un signal prosocial. D'une part, la capacité d'un individu à favoriser le groupe peut être corrélée avec sa capacité à être un bon allié[27]. En punissant ceux qui violent les normes, le Signaleur montre sa capacité à punir les ennemis des mouvements politiques auxquels il adhérera. Par ailleurs, un signal bénéficiant au groupe est plus efficace[28] en termes d'auditoire. Si un signal est reçu par une fraction v du groupe, les gains espérés en retour par le signaleur sont réduits de $(1 - v)s$.

Le principe du handicap appliqué à la coopération ne semble donc pas à même de résoudre à lui seul tout les problèmes que l'on rencontre avec la réciprocité forte. En revanche, on peut aisément concevoir qu'il a pu y jouer un rôle stabilisant, à l'intérieur du groupe, ce qui accentuerait alors l'intensité de la sélection de groupe. Cette hypothèse, d'une synergie signal coûteux / sélection de groupes mériterait d'être testée, par le biais d'un modèle théorique et de simulations.

5 Conclusion

Beaucoup de facteurs ont pu intervenir dans l'apparition de la coopération humaine, l'un d'entre eux étant la réciprocité forte ([4] Bowles et Gintis, 2002). Des preuves expérimentales permettent d'affirmer son existence ([6] Fehr et Gächter, 2002 ; [8] Henrich *et al*, 2001 ; [18] Gintis *et al*, 2002), alors qu'elle apparaît par ailleurs comme un paradoxe évolutif. On ne sait pas si les modèles de la section 3 ([7] Gintis, 2000 ; [2] Bowles et Gintis, 2001) correspond à ce qui s'est réellement passé, mais cela n'est pas exclu. Ceux-ci ont au moins le mérite de montrer plusieurs mécanismes évolutifs en mesure de l'expliquer, ce qui n'était pas du tout évident à priori. Avec la sélection multiniveaux (et une base génétique), que l'on soit ou non dans un contexte de crises, l'hypothèse d'un niveau assez élevé de cognition est nécessaire. C'est une hypothèse très forte, et en cela la théorie du signal coûteux peut sembler utile. En effet, le modèle présenté à la section 4 montre que le principe du handicap peut s'appliquer à des problèmes coopératifs ([11] Smith *et al*, 2001), sans demander de capacités cognitives importantes. Cela montre comment la réciprocité forte a pu se trouver renforcée par d'autres mécanismes.

Une de nos préoccupations initiales était de justifier la spécificité de la coopération humaine, plusieurs aspects des modèles présentés y contribuent. Un des points importants a peut-être été soulevé au paragraphe 3.2 avec la

[27] Cet argument est analogue à l'explication «good parent» pour justifier que les femelles préfèrent les mâles signalant une capacité supérieure à apporter des soins parentaux ([21] Iwasa et Pomiankowski, 1999).

[28] C'est l'idée de «broadcast efficiency», efficacité de la diffusion de l'information ([15] Bliege Bird, 1999).

capacité d'infliger une punition importante à faible coût. Dans une moindre mesure, on peut remarquer que le niveau de cognition requis rend le modèle plutôt spécifique à l'humain[29]. Enfin, les conditions d'évolution choisies à la section 3.3 correspondent aux conditions de vie des humains au cours du Pléistocène. Cependant, nous ne savons pas si les primates pratiquent la réciprocité forte. Pour s'assurer de la spécificité humaine des arguments Bowles et Gintis, il faudrait étudier ce dernier point expérimentalement.

Les approches du problème posé que nous avons présentées sont essentiellement théoriques, à base de modélisation. Le principal avantage de cette méthode est d'expliciter clairement les hypothèses conduisant aux résultats annoncés, et de montrer les points-clés à contrôler expérimentalement. Il faut vérifier que les hypothèses sont vérifiées et que les paramètres importants sont dans le bon domaine de valeurs. On peut également mettre aisément le doigt sur les aspects contestables des modèles. Tout d'abord, l'utilisation de la notion d'équilibre de Nash y est presque abusive, dans la mesure où elle conduit à multiplier les hypothèses, sans toujours bien les préciser. De plus, la complexité des raisonnements que l'on attribue à certains individus (par exemple à la section 3.3) est telle qu'il faudrait tenir compte des inévitables incertitudes dans les conclusions. Enfin, l'hypothèse de la préexistence de capacités cognitives et linguistiques — même limitées — est forte. On pourrait aussi bien imaginer le contraire (la question des rôles évolutifs mutuels du langage et de la coopération est d'ailleurs très controversée). L'hypothèse d'une coévolution est d'ailleurs assez naturelle. En revanche, une telle approche est beaucoup plus simple, et cette simplification est nécessaire pour obtenir des résultats théoriques clairs. Elle permet de déterminer les paramètres importants du modèle, ce qui est un préalable nécessaire à une éventuelle étude ultérieure. Nous avons vu que les résultats obtenus sont intéressants, c'est avant tout un encouragement à approfondir cette voie.

Pour le problème de l'origine du langage — qui constituait notre problématique initiale, d'autres approches sont possibles. Par exemple, Dessalles [5] argumente en faveur de l'origine politique du langage humain. Il y a toujours l'idée de groupes, mais le langage n'est plus le moyen de coopérer dans ces coalitions, c'est le moyen de les former. Par ailleurs, un rôle décisif dans l'émergence du langage a été attribué par Bernard Victorri [12] à la fonction narrative de celui-ci, allant jusqu'à faire de l'homme un *Homo narrans*.

Lachmann, Számado et Bergstrom [10] ont également esquissé une théorie à l'aide du principe du handicap. Ils ont montré — à base de modèles — qu'un

[29]Il est cependant difficile de dire à partir de quel niveau de cognition un tel résultat pourrait être obtenu.

signal honnête n'était pas nécessairement coûteux, et expliqué pourquoi certains animaux utilisent un signal coûteux et d'autres non. L'idée est que le paramètre important est le coût de la déviation par rapport à l'équilibre (et pas le coût à l'équilibre). Ils appliquent ensuite ce résultat au langage, qui est un signal coûteux à acquérir, mais dont le coût est indépendant de la véracité des propos. Dans ces conditions, l'émergence du langage peut s'expliquer. Bien que peu étayée expérimentalement, cette thèse a au moins le mérite de montrer qu'un outil mobilisé d'un côté peut très bien s'avérer utile d'un autre.

Nombreuses sont les théories existent au sujet du langage, et nous ne cherchons pas ici à être exhaustif à leur sujet. Mais si l'on examine les quatre points de vue évoqués ici (coopération, politique, narration et principe du handicap), ceux-ci sont plus complémentaires que contradictoires. L'apparition du langage est plus vraisemblablement dûe à une combinaison de facteurs (simultanés ou successifs) qu'à un seul phénomène. La question est plutôt de déterminer l'importance relative de ces différents facteurs, si ceux-ci se combinent et de quelle manière.

Ainsi, il serait très intéressant de chercher à combiner les deux types de modèles présentés ici : la sélection multi-niveaux et le principe du handicap. En raison de la complexité d'un tel modèle, des résultats théoriques forts seraient difficiles à obtenir sans payer le prix de la simplification. Il faudrait donc se contenter de simulations, ce qui est assez acceptable vu que les paramètres importants — qu'il convient de faire varier — on déjà été mis en évidence dans les deux modèles pris séparément. On peut s'attendre à un effet plus qu'additif, mais cela n'a rien d'évident, et si un effet sous-additif — voire de compensation, ce qui serait assez surprenant — était obtenu, il faudrait alors repenser la question de la réciprocité forte.

Références

Références étudiées

[1] Bergstrom, Carl T., Site internet :
`http://octavia.zoology.washington.edu/handicap/`

[2] Bowles, Samuel et Herbert Gintis, “The evolution of strong reciprocity” (2001), Under submission (disponible sur internet à l'adresse `http://www-unix.oit.umass.edu/~gintis/`).

[3] Bowles, Samuel et Herbert Gintis, “Homo reciprocans”, *Nature* 415 (2002) :125-128.

[4] Bowles, Samuel et Herbert Gintis, "The Origins of Human Cooperation", *Santa Fe Institute Working Paper*, #02-08-035, Août 2002 (disponible sur internet à l'adresse `http://www-unix.oit.umass.edu/~gintis/`).

[5] Dessalles, Jean-Louis, *Aux origines du langage - une histoire naturelle de la parole*, Paris, HERMES Science Publications, 2000.

[6] Fehr, Ernst et Simon Gächter, "Altruistic punishment in humans", *Nature* 415 (2002) :137-140.

[7] Gintis, Herbert, "Strong Reciprocity and Human Sociality", *Journal of Theoretical Biology* 206 (2000) :169-179.

[8] Henrich, Joseph, Robert Boyd, Samuel Bowles, Colin Camerer, Ernst Fehr, Herbert Gintis et Richard McElreath, "Cooperation, Reciprocity and Punishment in Fifteen Small-scale Societies", *American Economic Review* 91 (Mai 2001) :73-78.

[9] Godfray, H.C.J., "Signalling of need by offspring to their parents", *Nature* 352 (1991) :328-330.

[10] Lachmann, Michel, Szabolcs Számado et Carl T. Bergstrom, "Cost and conflict in animal signals and human language", *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98 (2001) :13189-13194.

[11] Smith, Eric, Samuel Bowles et Herbert Gintis, "Costly Signaling and Cooperation", *Journal of Theoretical Biology* 213 (2001) :103-119.

[12] Victorri, Bernard, "*Homo narrans* : le rôle de la narration dans l'émergence du langage", *Langages* 146 (2002) :112-125.

Autres références

[13] Axelrod, Robert et William D. Hamilton, "The Evolution of Cooperation", *Science* 211 (1981) :1390-1396.

[14] Bingham, Paul M., "Human Uniqueness : A General Theory", *Quarterly Review of Biology* 74,2 (Juin 1999) :133-169.

[15] Bliege Bird, Rebecca, "Cooperation and Conflict : the Behavioral Ecology of the Sexual Division of Labor", *Evolutionary Anthropology* 8 (1999) :65-75.

[16] Calvin, William H., "A Stone's Throw and its Launch Window : Timing Precision and its Implication for Language and Hominids Brains", *Journal of Theoretical Biology* 104 (1983) :121-135.

[17] Dessalles, Jean-Louis, "Coalition factor in the evolution of non-kin altruism", *Advances in complex systems* (1999) 2(2) :143-172.

[18] Gintis, Herbert, Samuel Bowles, Robert Boyd, et Ernst Fehr, "Explaining Altruistic Behavior in Humans" (Août 2002), *Evolution & Human Behavior*, forthcoming.

[19] Grafen, A., "Biology Signals as Handicaps", *Journal of Theoretical Biology* 144 (1990) :517-546.

[20] Hamilton, W.D., "The Genetical Evolution of Social Behavior", *Journal of Theoretical Biology* 37 (1964) :1-16,17-52.

[21] Iwasa, Yoh et Andrew Pomiankowski, "Good Parent and Good Genes Models of Handicap Evolution", *Journal of Theoretical Biology* 200 (1999) :97-109.

[22] Price, G.R., "Selection and Covariance", *Nature* 227 (1970) :520-521.

[23] Selten, Reinhard, "A Note on Evolutionarily Stable Strategies in Asymmetric Animal Conflicts", *Journal of Theoretical Biology* 84 (1980) :93-101.

[24] Taylor, P. et L. Jonker, "Evolutionarily Stable Strategies and Game Dynamics", *Mathematical Biosciences* 40 (1978) :145-156.

[25] Trivers, R.L., "The Evolution of Reciprocal Altruism", *Quarterly Review of Biology* 46 (1971) :35-57.

[26] Veblen, T., *The Theory of the Leisure Class*, New York, Dover Publications, 1899.

[27] Zahavi, A., "Mate selection — A selection for a handicap", *Journal of Theoretical Biology* 53 (1975) :205-213.

[28] Zahavi, A., "Arabian Babblers : the Quest for social status in a Cooperative Breeder", *in* P.B. Stacey et W.D. Koenig (eds) *Cooperative Breeding in Birds : Long term Studies of Ecology and Behavior* (Cambridge, Cambridge University press, 1990) pp. 103-130.

[29] Zahavi, A. et A. Zahavi, *The Handicap Principle*, Oxford, Oxford University Press, 1990.