

**UNIVERSITE MONTPELLIER II  
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC**

**T H E S E**

Pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II**

***Discipline :Biologie***

***Ecole Doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences,  
Hydrosciences, Environnement***

présentée et soutenue publiquement

par

Alexandra ALVERGNE

le 12 Décembre 2008

**Titre :**

**L'investissement paternel chez l'Homme :  
une approche évolutive**

**JURY**

**M. Michel RAYMOND**

Directeur de recherche, Université de Montpellier II.

**Mle. Charlotte FAURIE**

Chargée de recherche, Université de Montpellier II.

**M. Steven GAULIN**

Professeur, Université de Santa Barbara, USA.

**Mme Evelyne HEYER**

Enseignant Chercheur, Musée de l'Homme.

**M. Georges AUGUSTINS**

Professeur, Université Paris X.

**M. Etienne DANCHIN**

Directeur de recherche, Université de Toulouse III.

**M. Bernard GODELLE**

Professeur, Université de Montpellier II.

**Directeur de thèse**

**Co-Directrice**

**Rapporteur**

**Rapporteur**

**Examineur**

**Examineur**

**Examineur**

# Sommaire

<b>SOMMAIRE</b> .....	<b>5</b>
<b>INTRODUCTION</b> .....	<b>9</b>
I. APPROCHE EVOLUTIVE DE L'INVESTISSEMENT PATERNEL .....	9
IA. Investissement parental : coûts, bénéfices et compromis .....	9
IB. Investissement paternel et incertitude de paternité .....	11
II. L'INVESTISSEMENT PATERNEL DANS LES POPULATIONS HUMAINES .....	13
IIA. Variations de l'investissement paternel : facteurs socio-écologiques .....	15
IIB. Variations de l'investissement paternel: facteurs génétiques et hormonaux.....	19
IIC. Variations de l'investissement paternel: conséquences pour la valeur sélective des enfants ...	19
IID. Objectifs et plan de la thèse.....	21
<b>CHAPITRE I : POPULATIONS ETUDIEES ET METHODES UTILISEES</b> .....	<b>25</b>
I. DIFFERENTS CONTEXTES SOCIO-ECOLOGIQUES .....	25
IA. Sénégal.....	25
IB. France .....	27
II. METHODES.....	29
IIA. Questions éthiques.....	29
IIB. Estimation des similarités phénotypiques.....	31
IIC. Données démographiques et comportementales (questionnaires) .....	33
IID. Données hormonales .....	35
<b>CHAPITRE II : INVESTISSEMENT DU PERE ET INDICES DE PATERNITE</b> .....	<b>39</b>
I. INTERET DARWINIEN DE L'EVALUATION DE LA PATERNITE .....	39
II. LA DETECTION DE LA PATERNITE DANS LE REGNE ANIMAL .....	39
III. ROLE DE LA RESSEMBLANCE FACIALE PERE-ENFANT CHEZ L'HOMME .....	41
IIIA. Des points de vue différents.....	41
IIIB. Objectifs de l'étude.....	45
IV. LA RESSEMBLANCE AU PERE : QUELS LIENS ENTRE L'ATTRIBUTION PAR LA MERE, PAR LE PERE, ET LA RESSEMBLANCE REELLE ?.....	47
V. L'INVESTISSEMENT DU PERE EST-IL MODULE PAR LA RESSEMBLANCE PHYSIQUE PERE – ENFANT ? .....	49
VA. Ressemblance faciale au père et à la mère (France, Article 1).....	49
VB. Ressemblance faciale et olfactive au père (Sénégal, Article 2).....	51
VC. Conclusion ?.....	51
VI. DE L'INVESTISSEMENT DU PERE A LA CONDITION PHYSIQUE DE L'ENFANT .....	55
VII. PERSPECTIVES : VERS UNE SELECTION POSITIVE DE LA RESSEMBLANCE AU PERE ? .....	57
VIIA. Cause indirecte ?.....	57
VIIB. Coexistence de stratégies dans la population?.....	57

### CHAPITRE III : EVOLUTION D'UN SIGNAL D'APPARENTEMENT : LA RESSEMBLANCE

#### AU PERE ..... 59

I. EVOLUTION D'UN INDICE DE PATERNITE: HYPOTHESES ET MODELES THEORIQUES .....	59
IA. Des prédictions théoriques opposées .....	59
IB. Comment modifier le niveau d'expression des traits parentaux ? Un mécanisme possible : l'empreinte génomique.....	61
II. EVOLUTION D'UNE STRATEGIE DE RESSEMBLANCE ? .....	63
IIA. Approche théorique (Article 3).....	63
IIB. Les données : ressemblance biaisée et investissement (Article 4).....	67
IIC. Pertinence du modèle génétique.....	67
III. CONCLUSION .....	71

### CHAPITRE IV : REGULATION HORMONALE DE L'INVESTISSEMENT PATERNEL : LE

#### ROLE DE LA TESTOSTERONE ..... 73

I. LA TESTOSTERONE, QUEL LIEN AVEC L'INVESTISSEMENT PATERNEL ? .....	73
II. L'ACCES A LA PATERNITE EST-IL ASSOCIE A UN CHANGEMENT HORMONAL EN SOCIETE POLYGAME? ..	77
III. TESTOSTERONE ET STRATEGIE DE REPRODUCTION.....	79
IV. CONCLUSION .....	79

### CHAPITRE V : L'ABSENCE DU PERE: QUELLES CONSEQUENCES POUR LE

#### DEVELOPPEMENT DES ENFANTS ..... 81

I. ABSENCE DU PERE <i>PER SE</i> ET PRESENCE D'UN BEAU PERE.....	83
IA. Pour les traits liés au développement physique.....	83
IB. Pour les traits physiologiques et comportementaux liés à la reproduction (Article 6) .....	85
IC. Pour les traits liés au développement social .....	85
II. SEPARATION DES PARENTS ET VALEUR REPRODUCTIVE (ARTICLE 6) .....	87
III. VERS UNE EXPLICATION... ..	87
IIIA. Variations des traits liés à la reproduction .....	87
IIIB. Variations des traits liés aux compétences sociales.....	91
IV. L'INVESTISSEMENT DU PERE EST-IL UN CARACTERE NEUTRE EN SOCIETE OCCIDENTALE ? .....	91

### CHAPITRE VI : DETECTION DE L'APPARENTEMENT PAR COMPARAISON DES VISAGES

#### ..... 93

I. INFLUENCE DE L'ORIGINE GEOGRAPHIQUE DES PHOTOS DE VISAGES ET DES JUGES SUR LA DETECTION DES SIMILARITES ENTRE APPARENTES (ARTICLE 7) .....	93
II. LA DETECTION D'INDIVIDUS APPARENTES PAR COMPARAISON DES VISAGES S'ETEND ELLE A DES VISAGES D'AUTRES ESPECES DE PRIMATES ? (ARTICLE 8) .....	95
III. CONCLUSION .....	97

#### CONCLUSION GENERALE..... 99

#### REFERENCES ..... 107

# Introduction

Au cours de ces trente dernières années, l'augmentation des interactions entre les pères et leurs enfants dans les sociétés occidentales a conduit à une remise en question du rôle traditionnel du père (Hewlett 1992a). En effet, nous sommes héritiers d'une vision « symbolique » du père, où la contribution paternelle est réduite à la fonction de « *pater familias* », selon laquelle le père, par opposition à la mère, représentant la loi et l'autorité. La remise en question de cette vision dans nos sociétés a permis d'ouvrir la voie aux recherches sur la contribution paternelle dans des populations humaines, y compris les sociétés non industrialisées. Ces recherches sont relativement récentes (Hewlett 1992b), et il en ressort que certains aspects du rôle père sont systématiquement présents : le niveau d'investissement du père dans les soins parentaux est généralement inférieur à celui de la mère, et le père est celui qui fournit les ressources économiques. Inversement, d'autres aspects sont spécifiques à la population étudiée, et on observe des variations entre les populations humaines pour le niveau d'implication du père, ou pour les conséquences sur le bien-être physique et social des enfants. La prise en compte de ces variations a permis l'émergence de nouvelles questions, notamment, quels sont les facteurs à l'origine de l'expression de l'investissement paternel et de ses variations ? Quelles sont les conséquences de ces variations pour les enfants ?

Jusqu'à très récemment, l'étude du comportement chez l'Homme était le domaine de la sociologie, de la psychologie et de la psychanalyse. Depuis quelques décennies, les biologistes du comportement et de l'évolution ont contribué de manière significative à améliorer notre compréhension du comportement animal, et depuis peu, du comportement humain. Cette approche offre en effet des perspectives intéressantes, notamment au travers des questions nouvelles qui y sont posées (par exemple, on ne s'intéresse plus au « rôle moral du père » mais aux variations de la contribution paternelle). Après avoir brièvement présenté le principe et les questions associés à la biologie évolutive, nous verrons comment cette approche permet de comprendre les variations de l'investissement paternel chez l'Homme.

## **I. Approche évolutive de l'investissement paternel**

### *IA. Investissement parental : coûts, bénéfices et compromis*

Le succès reproducteur d'un individu dépend à la fois de sa capacité à se reproduire, et de la capacité de ses descendants à survivre et à se reproduire. Chez certaines espèces, le succès des descendants est fortement dépendant de l'investissement parental. Trivers (1972) a défini l'investissement parental comme l'ensemble des comportements d'un parent permettant d'augmenter les probabilités de survie et/ ou de reproduction d'un descendant, au détriment de sa capacité à investir dans ses autres descendants, nés ou à naître. Ainsi, si l'investissement parental apporte un avantage sélectif pour l'individu bénéficiaire, il est coûteux (en termes de valeur sélective) pour celui qui l'exprime. En effet, l'expression d'un investissement parental est généralement corrélée à une diminution de la probabilité de survie, et/ou une perte d'opportunités de reproduction futures pour le parent (Clutton-Brock 1991; Trivers 1974).



Les ressources disponibles pour un individu sont limitées et l'investissement dans une composante de la valeur sélective diminue la quantité de ressources disponibles pour l'autre composante. Dans ce contexte coût/bénéfice, la théorie (Trivers 1972) prévoit que la sélection va favoriser le compromis optimal entre l'allocation des ressources aux soins parentaux et l'investissement dans l'accès aux partenaires sexuels, pour un environnement donné. La valeur de ce compromis constitue une « stratégie de reproduction », variable entre les espèces mais aussi au sein des espèces. Notamment, la valeur de ce compromis est différente pour les mâles et les femelles d'une même espèce.

Chez les mammifères, l'investissement parental initial (taille des gamètes) est plus important chez les femelles que chez les mâles (oogamie). Cette différence est ensuite accrue via la gestation chez les femelles. Du fait de ces contraintes physiologiques, le succès reproducteur des femelles est relativement peu dépendant du nombre de partenaires sexuels, par rapport aux mâles. En effet, pour les mâles, l'augmentation du nombre de partenaires sexuels peut avoir d'importantes conséquences sur le nombre de descendants. Si dans une population, la proportion de mâles et de femelles est égale, alors la monopolisation des partenaires sexuels par certains mâles implique un faible nombre de partenaires pour d'autres mâles, et donc un nombre de descendants moins important. La variance du succès reproducteur est donc plus importante entre les mâles qu'entre les femelles. L'investissement dans le soin aux enfants, en diminuant l'investissement dans la recherche de partenaires, est en moyenne plus coûteux pour les mâles que pour les femelles, et on s'attend à ce que les mâles, par rapport aux femelles, investissent moins de ressources dans l'investissement paternel et plus de ressources dans la recherche de partenaires.

### ***IB. Investissement paternel et incertitude de paternité***

L'investissement du père dans le soin aux jeunes est un comportement peu fréquent chez les mammifères (~ 4 - 6%) (Clutton-Brock 1991). Cependant, il est observé chez de nombreuses espèces d'oiseaux (~90%) (Moller & Cuervo 2000), de poissons (Perrone & Zaret 1979), ainsi que chez certaines espèces d'insectes (Thornhill 1976). Chez de nombreuses espèces où le mâle investit des ressources dans sa progéniture, les femelles s'accouplent avec plusieurs mâles au cours d'une même saison de reproduction et, lorsque le mâle ne surveille pas constamment sa partenaire, il ne peut pas s'attribuer la paternité de façon certaine (Clutton-Brock 1991), ce qui a d'importantes implications pour l'expression de l'investissement paternel.

En effet, pour que l'investissement paternel (IP) soit favorisé par la sélection, les coûts doivent être au moins compensés par les bénéfices, or l'investissement paternel n'est associé à des bénéfices que si l'individu envers qui il est dirigé est apparenté à celui qui l'exprime, *i.e.* que les deux individus ont une probabilité non nulle de partager une part héritable de ce comportement (règle de Hamilton pour l'évolution d'un comportement altruiste, probabilité d'apparentement x bénéfice – coût > 0 Hamilton 1964). On s'attend à ce que l'investissement paternel soit contre sélectionné lorsque la probabilité que les petits ne soient pas les siens est grande.

### ***Encadré 1. L'Homme, un primate pas comme les autres***

Bien que l'investissement paternel soit rare chez les mammifères (~4-6% des espèces, (Clutton-Brock, 1991), on l'observe chez environ 40% d'espèces de primates (Smuts, 1992). Au sein de ces espèces, on observe une forte variation de la participation active des mâles au soin des jeunes (protection, épouillage). Chez certains singes du nouveau monde (Platyrrhiniens), comme les singes de nuit (genre *Aotus*), les singes titi (genre *Callicebus*), les marmosets ou les tamarins (genre *Callithrix*), les mâles investissent de manière conséquente dans le soin direct aux enfants. Chez les tamarins par exemple, le soin du mâle est effectif dès la naissance des jeunes et le mâle investit autant ou plus de ressources que la mère (Ziegler, 1996). Ici, l'investissement du mâle est dit « obligatoire », c'est-à-dire qu'il est indispensable pour la survie de la progéniture, et la sélection peut éventuellement favoriser à niveau très élevé d'investissement paternel. Chez les singes de l'ancien monde (Catarrhiniens), on n'observe pas, ou rarement, de l'investissement direct du mâle dans le soin aux jeunes, bien que des études récentes suggèrent que le niveau d'investissement du mâle est probablement plus important que ce qu'on croyait jusque là (chez le babouin, Buchan, 2003, Charpentier, 2008), le langur (Borries, 1999), le chimpanzé (Lehman, 2007). De plus, il n'est pas exclu que les mâles investissent de manière indirecte, c'est-à-dire que certains comportements soient avantageux pour les jeunes, bien qu'ils ne soient pas spécifiquement dirigés envers ceux-ci (ex : défense du territoire ; protection contre les prédateurs). Le niveau d'investissement paternel chez l'Homme se situe entre ces deux extrêmes: il est généralement moins important que l'investissement de la mère dans toutes les sociétés, et il est exprimé de façon « facultative », c'est-à-dire qu'il n'est pas toujours essentiel à la survie des enfants. Dans ce cas, l'évolution et le niveau d'expression de l'investissement paternel va principalement dépendre ; (1) de son importance pour la valeur sélective de la descendance ; (2) du coût de l'investissement paternel en termes de perte d'opportunités de reproduction futures ; (3) du niveau d'incertitude de paternité (Geary, 2000).

Ce modèle prédit l'apparition d'investissement paternel chez les espèces où la probabilité d'investir dans des jeunes qui sont apparentés est élevée. Une étude comparant 52 espèces d'oiseaux socialement monogames a montré que le niveau d'investissement paternel est d'autant plus faible que le taux de relations hors couple est élevé (Moller & Birkhead 1993). Cette relation a aussi été obtenue par une étude comparant deux espèces proches de cochon d'inde (Adrian *et al.* 2006), ce qui suggère que l'investissement paternel a co-évolué avec le niveau de certitude de paternité chez ces espèces. Au niveau individuel, on s'attend à ce qu'un mâle évite l'investissement envers des non-apparentés. Chez certaines espèces d'oiseaux, l'investissement du mâle diminue lorsque la proportion de jeunes non apparentés dans le nid augmente (Dixon *et al.* 1994). D'autres études n'ont pourtant pas obtenu ce résultat (Peterson *et al.* 2001; Westneat *et al.* 1995; Whittingham & Lifjeld 1995).

Les modèles théoriques (Whittingham 1992, Westneat, 1993 #516) suggèrent que l'évolution de l'investissement paternel en réponse à l'incertitude de paternité va dépendre de la capacité d'évaluation de la paternité (présente ou absente), et de son mode d'évaluation. Cette évaluation peut être réalisée grâce à des indices indirects (environnementaux) ou directs (liés au phénotype de l'individu évalué). Lorsque la paternité est évaluée de manière indirecte, c'est-à-dire que la paternité moyenne pour tous les petits d'une femelle est évaluée mais pas celle d'un individu en particulier, alors l'investissement optimum diminue dans la population. Cela semble être le cas chez de nombreuses espèces d'oiseaux, il semble que les mâles utilisent des indices indirects : les mâles favorisent les couvées des femelles auxquelles ils ont eu accès pour la reproduction, même si ces couvées comportent aussi des jeunes non apparentés (Dixon *et al.* 1994; Moller & Tegelstroem 1997; Sheldon & Ellegren 1998). Lorsque la paternité est évaluée de manière directe, l'investissement est préférentiellement alloué aux jeunes apparentés (Westneat & Sherman 1993). Plusieurs paramètres doivent donc être pris en compte pour comprendre les variations de l'investissement paternel au sein d'une espèce: les bénéfices pour la descendance et les coûts pour le père en termes de valeur sélective, ainsi que la capacité des mâles à évaluer leur paternité et les indices qui sont utilisés. L'ensemble de ces paramètres peut varier suivant les espèces et les contextes sociologiques, ce qui induit des pressions de sélection différentes, et donc des réponses différentes.

## **II.L'investissement paternel dans les populations humaines**

Au sein des primates, l'Homme est une espèce notable du point de vue de l'investissement paternel (Encadré 1). On observe en particulier une grande variabilité de ce comportement entre les populations humaines mais aussi, au sein d'une population, entre les individus (Draper & Harpending ; Geary 2000). Ceci offre des possibilités intéressantes pour comprendre quels sont les facteurs socio-écologiques associés à l'expression de l'investissement paternel dans les populations humaines et, par extension, chez les autres animaux. Ces facteurs socio-écologiques constituent des pressions de sélection qui sont les causes ultimes de l'expression d'un comportement : elles expliquent pourquoi un trait a évolué. Ces causes ultimes impliquent néanmoins des causes proximales, ou mécanismes. Pour les rechercher, on s'intéresse aux mécanismes physiologiques, cognitifs ou sociaux sous-jacents, ou à l'influence d'un environnement particulier au cours du développement. Au cours de cette thèse, nous nous sommes intéressés à ces deux niveaux d'explications, ultime et proximale, afin de dresser un schéma explicatif cohérent des variations de



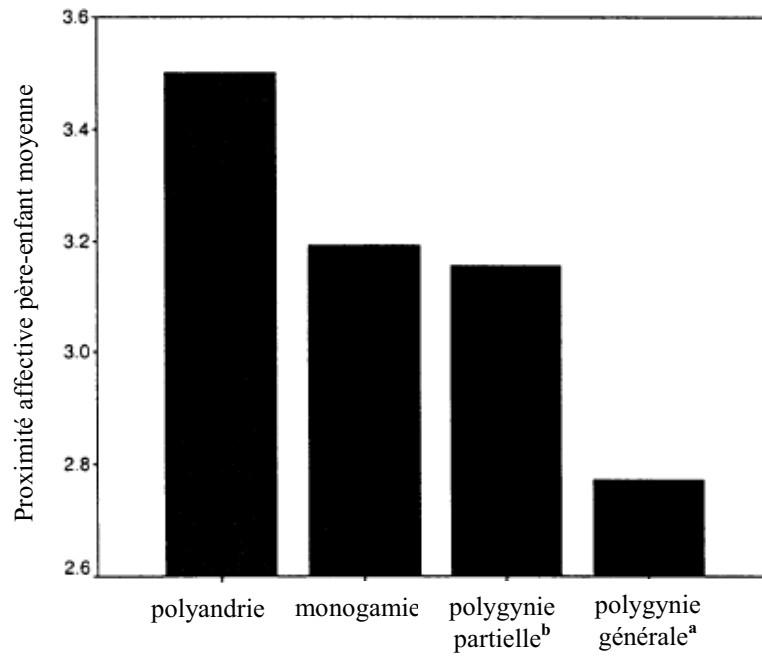
l'investissement paternel et de ses conséquences chez l'Homme. Une présentation non-exhaustive des connaissances actuelles dans ce domaine fait l'objet de la partie suivante, qui a pour but d'identifier le contexte dans lequel s'inscrivent les objectifs de recherche de cette thèse.

## ***IIA. Variations de l'investissement paternel : facteurs socio-écologiques***

### *IIA1) Incertitude de paternité*

L'infidélité sexuelle est connue dans toutes les sociétés humaines (Baker & Bellis 1995; Davis & Daly 1997). Il a été montré que les femmes ont tendance à s'engager dans des relations hors-couples lorsqu'elles sont dans la phase fertile de leur cycle menstruel (Thornhill & Gangestad 2003). La proportion d'enfants issus de relations hors-couples varie largement entre les cultures (de 0.8% à 30% Anderson 2006; Baker & Bellis 1995; Bellis *et al.* 2005; Sasse *et al.* 1994) et entre les niveaux socio-économiques (de 1 à 20 % Cerda-Flores *et al.* 1999), les taux étant plus importants pour les classes socio-économiques les plus basses. Au niveau de la famille, l'incertitude de paternité entraîne une probabilité d'apparement plus faible pour les apparentés paternels que pour les apparentés maternels, et on s'attend à une variation d'investissement entre ces deux types de réseau. Ainsi, il a été montré à plusieurs reprises que les grands parents maternels s'investissent plus que les grands parents paternels (Euler & Weitzel 1996; Gibson & Mace *in press*; Laham *et al.* 2005). L'investissement différentiel suivant le type de réseau varie aussi en fonction du degré d'incertitude de paternité au niveau de la population: une forte incertitude est associée au mode de transmission avunculaire, où un homme transmet ses biens aux enfants de sa sœur plutôt qu'à ses propres enfants (Hartung 1985). L'incertitude de paternité entraîne aussi de graves conséquences sur les interactions familiales. La découverte ou suspicion d'infidélité de la part de la femme est la première cause de divorce et de violence conjugal à travers les cultures (Betzig 1989) et les beaux-enfants sont plus susceptibles d'être victimes de maltraitance que les enfants biologiques (Daly 1994; Daly & Wilson 1998).

Des stratégies se sont mises en place chez l'homme pour réduire cette incertitude, comme la surveillance du partenaire, plus importante au moment de la période fertile du cycle menstruel (Buss 2002; Flinn 1988a). Il semble aussi que les pères utilisent des indices pour évaluer leur paternité. Une étude comparative sur 186 sociétés traditionnelles a montré que le niveau d'investissement du père est corrélé avec le niveau d'incertitude de paternité dans la population (Gaulin & Schlegel 1980), et entre les individus d'une même population (Anderson *et al.* 2007). Le risque de ne pas être le père d'un enfant est également plus grand pour les pères qui demandent un test de paternité que pour ceux qui le subissent passivement (Anderson 2006), suggérant que les pères sauraient repérer des indices de non-paternité. L'homme dispose de deux types d'indices, la perception de fidélité de son partenaire (Apicella & Marlowe 2004; Flinn 1988a), et le phénotype de l'enfant. Il est possible qu'il existe chez l'homme des processus cognitifs particulièrement sensibles à ces deux types d'information (Buss 2002; Daly & Wilson 1982). Les approches théoriques (Westneat & Sherman 1993) suggèrent qu'un mécanisme de reconnaissance direct, basée sur la corrélation phénotypique entre le père et l'enfant, pourrait être sélectionné positivement en réponse à l'incertitude de paternité.



**Figure 1.** Proximité affective père-enfant et système de reproduction (154 sociétés). <sup>a.</sup> > 20% des hommes sont polygynes. <sup>b.</sup> < 20% des hommes sont polygynes (d'après Marlowe 2000)

La ressemblance des visages entre apparentés a reçu une attention particulière ces dernières années et certaines études suggèrent que cet indice est utilisé par les pères pour ajuster leur investissement (Apicella & Marlowe 2004; Platek *et al.* 2002; Platek *et al.* 2005; Platek *et al.* 2004) mais certains résultats n'ont pas été répliqués (Bressan *et al.* 2008; DeBruine 2004b). Aucune étude à ce jour n'a mis en évidence un lien direct entre la ressemblance réelle (indépendamment de toute manipulation sociale) entre un père et son enfant, la perception de cette ressemblance par le père, et le niveau d'investissement de ce dernier. De plus, les conséquences du niveau de ressemblance paternelle pour un enfant ne sont pas connues.

### *IIA2) Régime de reproduction*

Un autre facteur important pour l'expression de l'investissement paternel est la disponibilité des partenaires. En effet, si le soin parental représente un coût vis-à-vis des reproductions futures, le soin du père pourrait être d'autant plus faible que les opportunités sexuelles sont nombreuses. En effet, les pères investissent de façon moins importante dans un contexte caractérisé par un surplus de femmes que dans un contexte caractérisé par un surplus d'hommes (Pedersen 1991). Lorsqu'il est possible de gagner un plus grand nombre de partenaires, les hommes investissent plus d'énergie dans la recherche de partenaires que dans le soin aux enfants. Au contraire, si les partenaires sexuels sont une ressource très limitée, l'énergie sera allouée préférentiellement vers l'investissement paternel, ce compromis maximisant la valeur sélective dans ce contexte (Marlowe 1999a).

D'après une étude comparant 154 sociétés, la contribution du père est négativement corrélée avec le degré de polygynie<sup>1</sup>. Il semble que le niveau d'investissement soit faible dans les sociétés polygynes, modéré dans les sociétés monogames, et élevé dans les sociétés polyandres (Figure 1)(Marlowe 2000). Une conséquence directe de la polygynie est un fort investissement dans l'accès aux partenaires (Draper & Harpending 1988). Ceci suggère que le coût de l'investissement paternel en termes de pertes de reproduction future dans ce type de société est important. Ainsi, la variation du régime de reproduction, induisant des coûts variables pour l'investissement paternel, est un paramètre à prendre en compte pour évaluer la réponse de l'investissement paternel à l'incertitude de paternité. On peut par exemple s'attendre à ce que des mécanismes de reconnaissance directe aient été sélectionnés dans un contexte où le rapport coûts/bénéfices de l'investissement paternel est particulièrement élevé.

---

<sup>1</sup> Définition de l'encyclopédie Universalis pour polygamie: « Le terme général de polygamie désigne toutes les formes possibles de mariage plural. On distingue la polygynie, dans laquelle un homme épouse plusieurs femmes, et la polyandrie, dans laquelle une femme épouse plusieurs hommes (dans la polyandrie fraternelle, un groupe de frères). La polygynie est extrêmement répandue dans le monde, à l'opposé de la polyandrie, rare. Aussi revêt-elle des formes différentes, depuis la polygynie sororale où un homme se marie avec deux ou plusieurs sœurs, jusqu'à la polygynie sérielle qui tend à remplacer actuellement la polygynie simultanée : on prend ses femmes l'une après l'autre et non plusieurs en même temps. Au Sénégal, le mariage est de type polygyne. Cependant, comme la langue française est peu habituée à la distinction entre polygamie et polygynie, nous utiliserons le terme polygame dans la suite de notre exposé pour désigner le fait qu'un homme peut se marier avec plusieurs femmes au regard de la loi, conformément à la définition donnée par le Larousse.



## ***IIB. Variations de l'investissement paternel: facteurs génétiques et hormonaux***

Le niveau d'investissement du père est variable entre les populations humaines (Marlowe 2000) du fait du compromis différent entre l'investissement paternel et l'investissement dans l'accès aux partenaires sexuels (Waynforth 1999). La part génétique dans la variabilité de l'investissement paternel a été mise en évidence par une étude comparant les comportements parentaux de jumeaux monozygotes et dizygotes. Les modèles génétiques expliquent de 18% à 25% des différences interindividuelles de l'investissement du père (Pérusse *et al.* 1994). Une autre étude a obtenu des résultats similaires (Losoya *et al.* 1997), ce qui suggère que la part de l'expérience individuelle pour l'investissement du père est non négligeable.

De façon intéressante, l'allocation différentielle entre l'investissement paternel et l'accès aux partenaires est associé à des variations hormonales chez de nombreuses espèces, y compris l'Homme (Wynne-Edwards & Reburn 2000). Par exemple, les pères qui sont le plus sensibles aux indicateurs de stress chez l'enfant sont aussi ceux chez qui le taux de prolactine est le plus important, et le taux de testostérone est le plus faible. Ce patron hormonal est associé, chez de nombreuses espèces, à une diminution des comportements agressifs et à une augmentation des comportements parentaux (Wynne-Edwards & Reburn 2000). L'expression de patrons hormonaux, et donc des comportements parentaux, est influencée par des différences génétiques (Schneider *et al.* 2003) et par le contexte social (Storey 2000). Les études se sont néanmoins principalement concentrées sur les populations post-industrielles, et les rares études en sociétés polygynes ont obtenu des résultats contradictoires (Gray 2003; Gray *et al.* 2007a). Ainsi, la généralité de la régulation hormonale de l'investissement paternel chez l'Homme reste à démontrer.

## ***IIC. Variations de l'investissement paternel: conséquences pour la valeur sélective des enfants***

### *IIC1) Survie*

L'investissement du père a un effet variable pour la valeur sélective de l'enfant, suivant les conditions écologiques locales. Chez les Ache du Venezuela, où le taux de mortalité est très important (40 à 65%), la probabilité de mourir de maladies avant l'âge de 15 ans est 2,6 fois plus importante lorsque le père est mort au cours des 5 premières années de la vie de l'enfant que lorsque ce n'est pas la cas. (Hurtado & Hill 1992). L'importance du père pour la survie de l'enfant a aussi été mise en évidence à partir de données historiques sur des sociétés industrielles, au Québec et au Japon (Sear & Mace 2008). L'effet de la présence du père pour la survie de l'enfant n'est pourtant pas systématique, et sur 15 populations comparées, il n'est pas observé dans 47% des cas (Sear & Mace 2008).



## *IIC2) Compétences sociales*

Des études en sociétés occidentales ont montré que le niveau d'investissement du père est associé à une augmentation du bien-être physique et des compétences sociales de l'enfant (Geary 2000). Par exemple, le niveau d'interaction avec le père, notamment par le jeu, est associé chez l'enfant à une augmentation des capacités cognitives et à une diminution des risques de maladies psychiques à l'âge adulte (voir Flouri & Buchanan 2003; Geary 2005). Une autre étude aux USA a montré que l'investissement économique et la proportion du temps passé par le père sont corrélés à de meilleures performances académiques chez l'enfant et à un statut social plus élevé à l'âge adulte (Kaplan *et al.* 1998; Kaplan *et al.* 1995). Or les compétences sociales, en facilitant l'accès à un statut social élevé, ne sont pas indépendantes de perspectives de reproduction futures (Pérusse 1993).

Néanmoins, aucune mesure directe de la valeur sélective des enfants (nombre de descendants) en fonction du niveau d'investissement paternel qu'ils ont reçu, ou de l'absence ou de la présence du père n'est à ce jour disponible. Des études montrent que l'absence du père est associée à une modification du développement de l'enfant concernant des traits comportementaux (nombre de partenaires sexuels) et physiologiques (*e.g.* l'âge des règles) (Ellis 2004; Ellis 1999; Ellis 2003; Kim & Smith 1998b; Kim & Smith 1999, Maestripieri, 2004 #473; Quinlan 2003) Ces changements peuvent être l'expression de coûts (le nombre de descendants est diminué) ou d'une plasticité adaptative (les changements maximisent le nombre de descendants dans un environnement donné). L'évaluation des conséquences des variations de l'investissement paternel sur la valeur sélective des descendants est cruciale pour comprendre son évolution.

### *IID. Objectifs et plan de la thèse*

Au cours de ce travail de thèse, nous nous sommes particulièrement intéressés aux variations de l'investissement paternel, pour deux populations humaines (française monogame, et sénégalaise polygame, présentées dans le Chapitre I). Les questions particulièrement traitées, soulevées lors de la précédente partie, sont les suivantes :

1) Les pères détectent-ils leur paternité via la ressemblance phénotypique père-enfant ?

Tout d'abord, nous avons testé si les pères ajustent leur investissement en fonction de la ressemblance réelle de leurs enfants par le visage (en France et au Sénégal) et les odeurs (au Sénégal), si la perception des pères est corrélée à cette ressemblance réelle (France), et si l'investissement du père est lié à des indices de condition physique chez les enfants (France et Sénégal) (Articles 1 & 2, Chapitre II).

Ensuite, nous avons modélisé l'évolution conjointe de la production d'un indice de paternité et de l'investissement paternel en fonction du taux de relations hors-couple dans la population. Ce travail avait pour objet d'inclure le mécanisme génétique supposé à l'origine d'une modification de l'expression d'une ressemblance, et de générer des prédictions sur les conditions d'évolution d'indices de paternité chez l'enfant. Ces prédictions ont ensuite été confrontées à des données expérimentales (Articles 3 & 4, Chapitre III).



2) L'expression de l'investissement paternel est-elle associée à un schéma hormonal dans les sociétés polygames ?

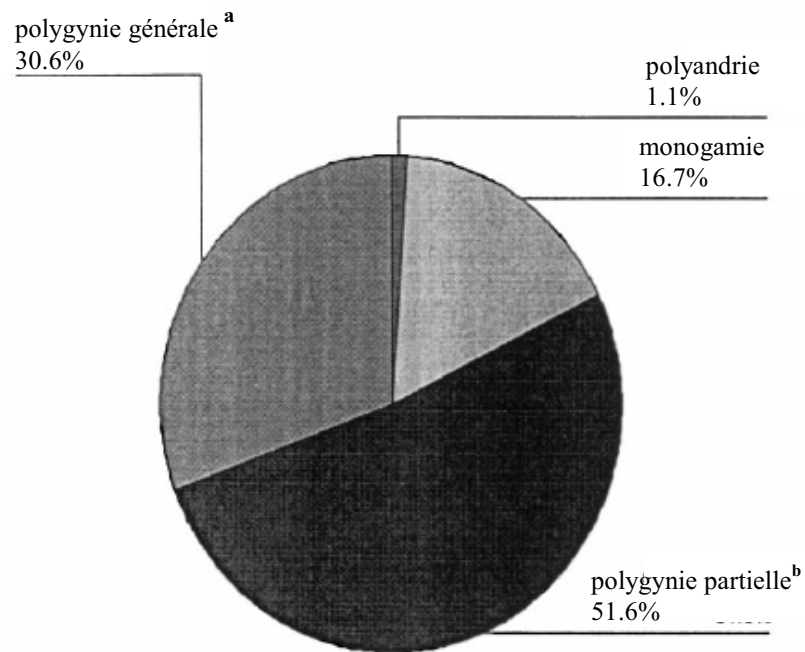
Pour une population sénégalaise polygame, nous avons évalué si des variations du taux de testostérone reflétaient un compromis pour l'allocation des ressources entre la recherche de partenaires et l'investissement paternel. Nous nous sommes particulièrement intéressés au contexte social (comme le fait d'être père ou non) et aux différences interindividuelles pour le niveau d'investissement paternel et le fait d'être marié à une ou plusieurs femmes (monogame vs. polygame) (Article 5, Chapitre IV).

3) Quel est le lien entre l'absence du père et des traits physiologiques et comportementaux des enfants d'une part et leur valeur sélective d'autre part ?

Cette question a été traitée à travers l'étude de deux populations françaises d'âges différents (étudiants et employés d'entreprise). L'effet de la présence/absence du père au cours de l'enfance pour l'expression de certains traits physiologiques, physiques et sociaux chez de jeunes adultes a été évalué pour la population d'étudiants. Ensuite, le lien entre la séparation des parents et la valeur sélective des individus (nombre d'enfants et de petits enfants) a été évalué pour la population d'employés (Article 6, Chapitre V).

4) Partie supplémentaire : la capacité de l'Homme à détecter des relations d'apparement en comparant des visages.

Dans le but de comprendre si la capacité à détecter des relations d'apparement est un trait ancestral ou un trait qui a évolué indépendamment suivant le contexte socio-écologique, nous avons cherché à savoir si cette capacité pouvait s'étendre à des visages d'autres populations humaines et d'autres espèces de primates (Article 7 & 8, Chapitre VI).



**Figure 2.** Répartition des systèmes de reproduction chez l'Homme pour 186 sociétés (d'après Marlowe 2000). a. >20% des hommes sont polygynes. b. <20% des hommes sont polygynes.

## Chapitre I : Populations étudiées et méthodes utilisées

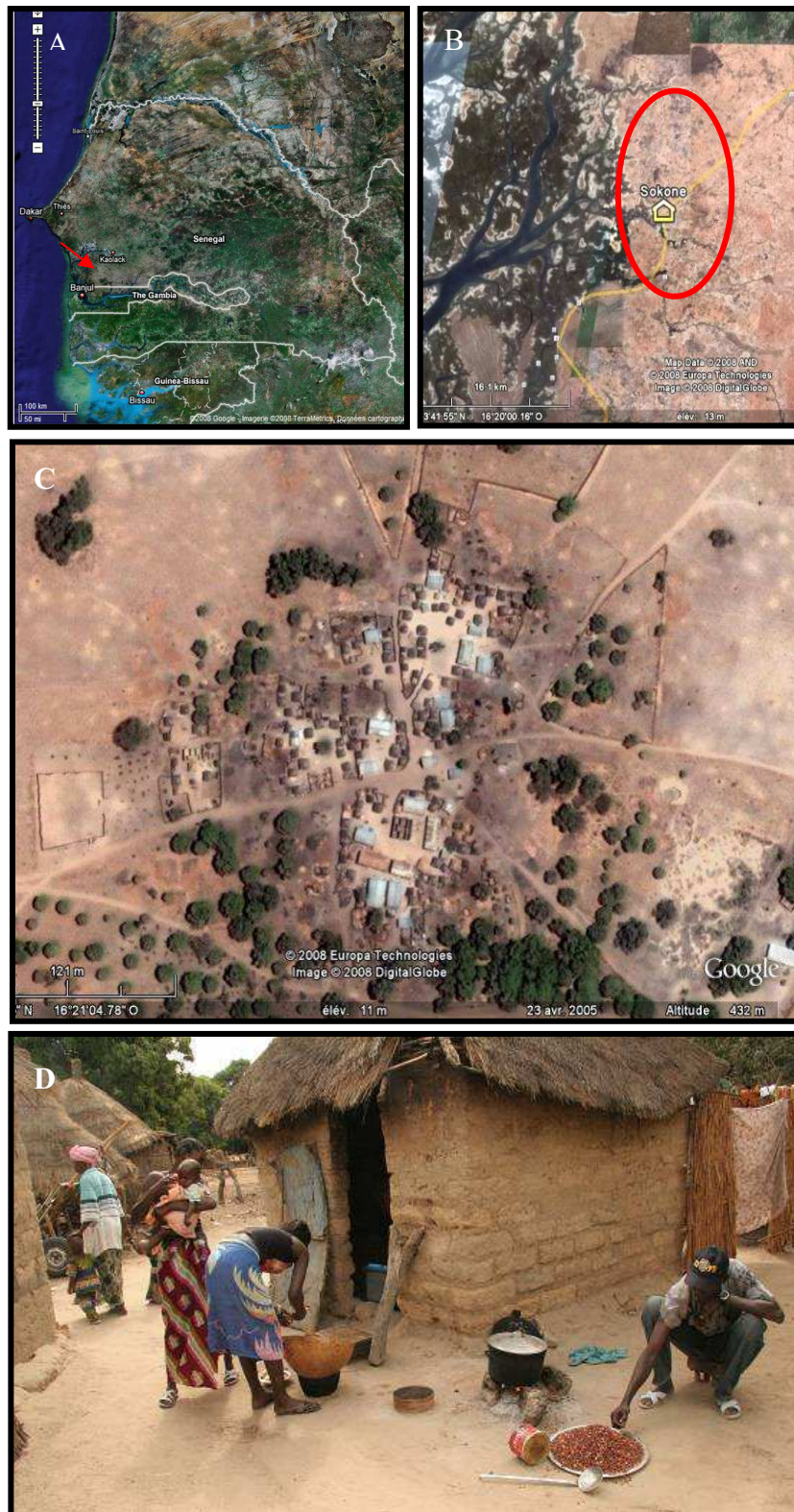
### **I. Différents contextes socio-écologiques**

Les questions relatives à l'investissement paternel chez l'Homme ont été étudiées dans deux contextes socio-écologiques différents, en France et au Sénégal. Ces deux populations ont été choisies car elles représentent les deux grands systèmes de reproduction chez l'Homme, la monogamie socialement imposée et la polygamie (Figure 2). La compétition pour l'accès aux partenaires est généralement plus intense dans un contexte polygame que dans un contexte monogame. Du fait d'un compromis entre l'investissement dans le soin aux enfants et l'investissement dans l'accès aux partenaires sexuels (chez l'Homme Marlowe 1999a; Marlowe 2000), on s'attend à ce que le niveau d'investissement paternel soit plus faible dans un contexte polygame. Des réponses différentes aux variations de l'investissement paternel entre ces deux populations pourront alors potentiellement être observées.

Ces deux contextes socioculturels diffèrent néanmoins par bien d'autres aspects que le système de reproduction, qui pourraient aussi influencer le niveau d'investissement du père et la compétition entre les enfants pour cet investissement. Parmi ces différences on peut citer le niveau de ressources disponibles, la présence/absence d'un réseau d'apparentés pour l'aide dans le soin aux enfants, le nombre moyen d'enfants par femme, les bénéfices de l'investissement pour la survie, etc. Cette partie a pour but de détailler certains paramètres propres à chaque contexte socio-écologique ainsi que les caractéristiques démographiques de chacune des populations étudiées (Sénégal : 112 familles au total, France : 49 familles à Paris et 83 familles à Montpellier, 978 étudiants et 1255 adultes pour l'étude sur l'absence du père).

#### *IA. Sénégal*

Les études ont été conduites dans des villages traditionnels situés dans une zone rurale du Sine Saloum (Figure 3). Dans ces villages, les groupes ethniques les plus fréquemment rencontrés sont les Sereer, les Wolof, et plus marginalement, les Pulaar (Dictionnaire des peuples, 1998). Dans ces trois ethnies, la polygamie est autorisée. Le nombre de femmes pour un homme est limité à quatre par le Coran (l'Islam est la religion pour 94% des Sénégalais <http://www.gouv.sn/senegal/>) et en moyenne, dans notre échantillon, les hommes sont mariés à  $1,5 \pm 0,8$  femmes. L'accès à la polygamie dépend largement du niveau de ressources, qui augmente généralement avec l'âge. Parmi les plus de 40 ans ( $N = 78$ ), 48 % sont polygames, tandis que ce taux est de 26% seulement pour les moins de 40 ans ( $N = 34$ ). Les hommes polygames ont en général plus d'enfants que les monogames. Dans notre échantillon, tous les âges étant confondus, les hommes polygames ont en moyenne  $8,5 \pm 3,9$  enfants et les monogames  $5,2 \pm 2,4$  enfants. Les femmes de notre échantillon ont en moyenne  $5,0 \pm 2,5$  enfants, ce qui est cohérent avec la moyenne nationale (5,3). Les naissances ont lieu tous les 2-3 ans environ. Le contrôle des naissances est un phénomène récent encore peu répandu et,



**Figure 3.** Site d'étude au Sénégal A. Localisation générale B. Zone géographique étudiée (cercle rouge). C. Vue aérienne d'un village étudié. D. Type d'habitations.

en 2005, 12% des femmes au Sénégal utilisaient une méthode de contraception (<http://www.unicef.org/>), essentiellement en zone urbaine.

Le système social pour notre échantillon est patrilocal (le lieu de résidence de la famille est le village du père). Dans les villages, les enfants sont donc entourés de leurs apparentés paternels (oncles, tantes, des grands-parents). Au niveau national, seuls 60% des enfants vivent avec leurs deux parents génétiques. En effet, beaucoup d'enfants sont adoptés par de proches parents, lorsque ces derniers ne peuvent pas avoir d'enfants, ou que les parents n'ont pas assez de ressources pour subvenir aux besoins de tous leurs enfants. Au cours de l'échantillonnage, nous avons veillé à ne pas inclure d'enfants adoptés.

L'économie de la zone étudiée est principalement basée sur les cultures agricoles (arachide, anacardier, mil) et, dans une moindre mesure, sur la pêche. Dans les villages les plus proches de la ville, les hommes travaillent aussi dans le bâtiment ou le commerce. Les hommes cumulent généralement plusieurs activités pour subvenir aux besoins de leurs familles. En effet, les ressources économiques sont un paramètre critique pour l'accès à l'éducation ou à la santé. L'accès aux soins est particulièrement difficile, et par exemple au niveau national, l'estimation du taux de mortalité maternelle pour la période 1998-2005 est de 401 décès pour 100,000 naissances vivantes (et de 10 pour 100,000 en France (<http://www.indices.insee.fr/>)). La mortalité infantile est aussi plus importante : de nombreux vaccins ou traitements (fièvre jaune, paludisme) sont inaccessibles pour la plupart des familles rurales. Au l'échelle du Sénégal, entre 2003 et 2006, seulement 27 % de moins de 5 ans atteints de fièvre ont reçu des médicaments antipaludique et le taux de mortalité des enfants de moins de 5 ans est de 116 pour 1.000 (5 pour 1.000 en France, <http://www.unicef.org/>), et ces données sont probablement sous-estimées.

Dans ce système, le père a un rôle central et déterminant pour le bien-être physique et social de la famille. Du fait de la taille des familles, souvent élevée, et des ressources limitées, la compétition entre les femmes et/ou entre les enfants pour l'investissement du père est importante, et on peut d'attendre à ce que cette situation favorise l'évolution d'indices de paternité.

### *IB. France*

Pour l'étude sur la ressemblance des visages et l'investissement du père, les familles ont été recrutées au musée de l'Homme à Paris, dans le cadre d'une exposition sur l'événement de la naissance ( $N = 47$ ) (Article 1). Pour l'étude sur la séparation des parents (Article 6), deux autres populations ont été recrutées : des étudiants de l'université de Montpellier ( $N = 978$ , âge moyen  $\sim 21$ ), et des adultes faisant partie d'un programme de suivi médical au sein de l'entreprise EDF-GDF ( $N = 1255$ , âge moyen  $\sim 60$  ans). En France, le système de reproduction imposé socialement est la monogamie. On observe cependant une polygamie séquentielle, c'est-à-dire le remplacement d'un partenaire par un autre au cours de la vie. En 2001, le taux de divorce avait atteint 45%. Environ la moitié des hommes et un tiers des femmes ayant rompu leur première union se sont remis en couple. Au fil des générations, les remises en couples sont devenues de plus en plus fréquentes, et dans  $\sim 30\%$  des cas, hommes et femmes refont leur vie moins de 1 an après la rupture. Ceci implique un remaniement important des familles. En 1999, parmi les 18,2 millions de jeunes de moins de 25 ans, 69 % vivaient avec leurs deux parents génétiques, 15% avec un parent seulement, 6% avec un parent et un beau-parent,



et 10% avec aucun de leurs deux parents (Barre & Vanderschelden 2004). L'influence de la composition de la famille pour le développement de l'enfant est étudiée lors du Chapitre VI (Article 8). Pour les questions relatives au niveau d'investissement du père en fonction de la ressemblance des enfants, seules des familles avec les deux parents génétiques présents étaient choisies. En effet, les parents séparés étant fréquemment en mauvais termes, il était difficile d'obtenir des informations pour les deux parents à la fois.

Une différence sociale notoire par rapport au Sénégal est l'indépendance économique des femmes. En effet au niveau national, 81.1% des femmes ont une activité professionnelle ou en recherchent activement une et, dans notre échantillon, 95% des femmes ont une activité salariée. Il est possible que cette situation ait induit une diminution de la pression sur les pères pour certaines composantes de l'investissement paternel, tels que leur rôle de soutien financier. On peut alors penser que le rôle de l'investissement du père est moins crucial. Cependant, la proximité géographique avec le réseau d'apparentés est globalement plus faible qu'au Sénégal, et le nombre de personnes qui s'occupent des enfants est plus limité. Ainsi, si la présence d'un réseau d'apparentés est critique pour la survie de l'enfant dans de nombreuses populations humaines (Sear & Mace 2008), une participation plus faible de ce réseau peut conduire l'investissement du père à être particulièrement important. D'autre part, les naissances sont contrôlées de façon plus importante : la prise de contraception avoisine les 70 %, et le nombre d'enfants par femme est de  $1,7 \pm 0,9$  dans notre échantillon (environ 2 au niveau national<sup>2</sup>), ce qui pourrait conduire à une quantité plus importante d'investissement par enfant. En conclusion, plusieurs forces sont à considérer pour évaluer la nature, le niveau, et l'importance de l'investissement paternel dans chaque système social étudié.

## II.Méthodes

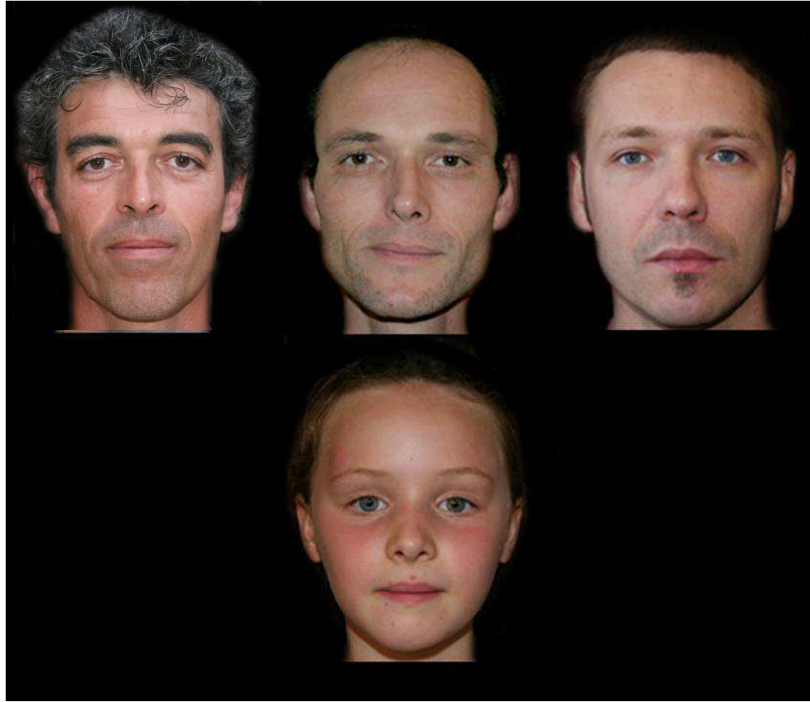
### *IIA. Questions éthiques*

Les méthodes utilisées pour le recrutement des familles et pour la gestion des données relatives à ces familles (photographies de visages, dosages hormonaux et questionnaires d'investissement) ont été validés par deux organisations: la Commission Nationale de l'Informatique et des Libertés en France (CNIL), et le Conseil National de Recherche en Santé (CNRS) au Sénégal. Tous les participants étaient volontaires, libres de ne pas participer ou de se retirer du programme de recherche à tout moment. Il était clair qu'aucun bénéfice direct (bénéfice financier ou médical) ne pouvait être retiré de la participation à notre étude. Toutes les données sont confidentielles et anonymes. Avant la collecte des données, les personnes étaient informées du but général de l'étude (l'étude des relations familiales) mais pas du but précis (le lien entre la ressemblance au père et l'investissement du père) pour éviter des biais potentiels. Après la collecte des données, les personnes étaient informées des résultats majeurs des études: au Sénégal, un film sur nos recherches traduit dans la langue locale a été diffusé dans tous les villages étudiés. Pour les familles françaises, la même

---

<sup>2</sup> Indicateur conjoncturel de fécondité :

[http://www.insee.fr/fr/themes/tableau.asp?reg\\_id=98&ref\\_id=CMPTEF02215](http://www.insee.fr/fr/themes/tableau.asp?reg_id=98&ref_id=CMPTEF02215).



**Figure 4.** Test d'évaluation de la ressemblance d'un enfant à son père. Parmi les 3 hommes présentés, l'un est le père de l'enfant. Lequel ? Pour chaque enfant, le score de ressemblance correspond au nombre d'associations correctes réalisées par un grand nombre de juges. Ce score varie entre  $1/3$  (pas de ressemblance, taux attendu par le hasard) et 1 (ressemblance totale).



**Figure 5.** Recueil de données sur la ressemblance faciale parent-enfant dans le hall de la mairie de Montpellier (Juillet 2007).

démarche a été suivie et les résultats généraux ont été envoyés aux familles par courrier électronique.

## *IIB. Estimation des similarités phénotypiques*

### *IIB1) Ressemblance des visages (Articles, 1, 2, et 4)*

Des photographies de visages ont été réalisées pour les populations française (à Montpellier, 83 familles, à Paris, 49 familles) et sénégalaise (112 familles). Les individus ont été photographiés de face, à une distance d'environ 1 mètre, avec le même appareil photo (CANON EOS 20D). Les instructions données aux participants étaient de garder une expression neutre, et si besoin d'enlever leur lunettes. Une autre partie de notre échantillon était constituée de photographies déjà existantes mises à disposition pour utilisation par des collaborateurs, notamment des photos de famille japonaises (27 familles) et des photos de primates (10 familles de mandrills, 12 familles de babouins, 9 familles de gorilles, 9 familles de chimpanzés). Les photographies ont ensuite été manipulées pour éviter certains biais des études précédentes (par exemple les fonds ont été homogénéisés).

Pour évaluer la ressemblance, des juges pris au hasard dans la population, ne connaissant pas les individus photographiés, étaient confrontés à un ensemble de photos de visages présentés sur l'écran d'un ordinateur (Figures 4 et 5). A chaque fois, le juge devait retrouver le vrai parent d'un enfant parmi trois parents possibles. Cette méthode avait déjà été utilisée dans la littérature (Christenfeld & Hill 1995; Oda *et al.* 2002). Plusieurs améliorations ont néanmoins été apportées par rapport aux protocoles précédents grâce à la création d'une application informatique (logiciel Delphi) permettant de randomiser chaque partie de l'expérience. Par exemple, chaque photo de parent ou de faux-parent n'était vue qu'une seule fois par un juge donné ; la position du vrai père, parmi les trois possibles et les associations vrai-père/faux-pères étaient randomisées, etc..

### *IIB2) Ressemblance des odeurs (Article 2)*

120 échantillons d'odeurs ont été collectés au Sénégal (30 familles, 2 enfants par famille). Nous avons demandé aux familles de porter un T-shirt durant toute une nuit. Les T-shirts étaient 100% coton, neufs, et identiques en tous points sauf pour la taille. Ces T-shirts étaient donnés aux familles dans des sacs plastiques zippés sur lesquels l'identité des participants était inscrite. Les T-shirts devaient être replacés dans les sacs zippés au réveil. Les échantillons étaient ensuite rapidement collectés et mis au réfrigérateur (entre 0° et 4° C).

Pour évaluer la ressemblance olfactive, le même principe que pour les visages a été utilisé (Figure 6). Les juges n'étaient en revanche confrontés qu'à deux choix possible et qu'à un seul test (1 seul enfant). Au total, chaque juge n'était donc confronté qu'à trois odeurs, pour éviter les phénomènes de saturation mis en évidence lors d'une expérience préliminaire. Les juges pouvaient sentir l'odeur aussi longtemps qu'ils le désiraient. Dans le but de présenter des stimuli ayant une durée égale de conservation au réfrigérateur, tous les échantillons étaient utilisés lors d'une séance de test. Ces échantillons au préalable placés dans des sacs noirs et renommés par un assistant. Une fois tous les enfants testés une fois, tous les échantillons étaient renommés. Ainsi, l'expérimentateur ne connaissait jamais la réponse correcte (expérience en double aveugle).



**Figure 6.** Recueil des données sur la ressemblance olfactive parent-enfant au Sénégal. **A.** Chaque juge est confronté à l'odeur de deux parents possibles pour retrouver le parent d'un enfant. L'ordre de présentation est randomisé. **B.** Des T-shirts sont conservés dans des sacs zippés eux-mêmes conservés dans des sacs noirs. Le juge muni de gants, prend le T-shirt directement. **C.** Chaque juge sent l'odeur de l'enfant, puis celles des deux hommes, puis désigne l'homme dont il pense que l'odeur est la plus proche de celle de l'enfant. Le degré de ressemblance correspond au nombre d'associations correctes (varient entre  $\frac{1}{2}$ , taux attendu par le hasard, pas de ressemblance, et 1 : ressemblance totale).

## *IIC. Données démographiques et comportementales (questionnaires)*

### *IIC1) Au Sénégal*

Plusieurs campagnes de récolte de données ont été réalisées. Au cours de la première campagne de terrain, l'investissement du père, et de la mère, ont été mesurés (Hawkins *et al.* 2002). Cependant, ces données étaient extrêmement peu variables d'une famille à l'autre, et il est apparu que les questionnaires n'étaient pas adaptés à cette population. Au cours d'une deuxième campagne, un nombre restreint de familles a été choisi ( $N = 30$ ), et nous nous sommes concentrées sur l'investissement paternel, en diversifiant les méthodes de mesures. Nous nous sommes inspirés de questionnaires publiés dans la littérature (Bradley *et al.* 1997; Chuang *et al.* 2004; Dick 2004; Fuligni & Brooks-Gunn 2004) et d'informations recueillies auprès d'anthropologues spécialistes de l'Afrique de l'Ouest. Notamment, les variables suivantes ont été mesurées.

**Investissement paternel :** Le niveau d'investissement direct (envers les enfants), le niveau d'investissement indirect (soutien à la mère) et le niveau général d'investissement (direct et indirect) ont été estimés à partir de la perception de la mère. Les questions ont au préalable été enregistrées dans la langue locale sur un dictaphone pour permettre de conduire un entretien privé avec la mère, sans la présence du guide, pour plus de confidentialité. *Investissement paternel direct :* Lors de l'entretien, la mère devait détailler le temps passé par le père avec chaque enfant au cours de la journée précédant l'enquête. De plus, les mères devaient répondre « oui » ou « non » pour 10 questions relatives à la responsabilité, l'éducation et l'attachement du père. Enfin, pour évaluer la proximité affective, on demandait à la mère quel était l'enfant « préféré » du père. *Investissement paternel indirect :* Deux questions étaient posées à la mère : si le père était un soutien affectif et s'il était un soutien économique. Pour chaque question, 4 réponses étaient possibles, (1) pas du tout, (2) un peu, (3) beaucoup, (4) énormément. *Investissement paternel général :* Chaque mère était interrogée sur le niveau général d'investissement du père, regroupant toute forme d'investissement dans la famille et les enfants. 4 réponses étaient possibles: (1) très faible, (2) faible, (3) important ou (4) très important. *Niveau de conflit marital:* Des études ont en effet montré que le niveau de conflit marital était négativement corrélé au niveau d'investissement paternel (pour une revue: Parke *et al.* 2005). Pour chaque type de conflit (argent, jalousie, sexe, éducation des enfants et temps passé ensemble), 4 réponses étaient possibles : (1) pas du tout, (2) un peu, (3) beaucoup, (4) énormément.

**Attribution de la ressemblance :** Pour chaque enfant, chaque parent devait indiquer à qui l'enfant ressemblait le plus : au père, à la mère, ou à une tierce personne.

**Données socio-démographiques :** Des informations sur le statut socio-économique, l'âge des parents, le nombre de femmes, la taille de la famille, le nombre d'heures travaillées par le père par jour, l'âge, le sexe et le rang de naissance des enfants ont été recueillies. Le statut socio-économique est ici un indice économique puisqu'il correspond aux possessions agricoles, notamment le nombre d'hectares et le nombre de têtes de bétail.



**Données morphologiques :** Trois mesures ont été récoltées chez les enfants, le poids, la taille, et le tour de bras. Deux indices de condition physique ont ainsi pu être extraits, l'indice de masse corporelle (ratio du poids sur la taille au carré) et la circonférence du bras. Ces deux indices sont classiquement utilisés pour évaluer l'état nutritionnel des enfants (Visweswara & Singh 1970). Le premier indice ne distingue pas la masse « maigre » (muscles) de la masse « grasse », tandis que le deuxième indice fait référence à la masse musculaire.

### *IIC2) En France*

En France, les investissements du père et de la mère ont été mesurés. Chaque parent devait remplir un questionnaire sur place, de façon indépendante de l'autre parent. Il n'était pas permis aux parents de communiquer entre eux durant le temps de la collecte des données.

**Investissement parental:** Chaque parent devait détailler le temps qu'il passait avec chaque enfant (ceux présents lors de l'enquête) lors d'un jour de repos. Ils devaient aussi noter de quel enfant ils se sentaient le plus proche affectivement parmi tous leurs enfants.

**Attribution de la ressemblance :** Pour chaque enfant, chaque parent devait indiquer à qui, selon lui, l'enfant ressemblait le plus : au père, à la mère, ou à une tierce personne (2% des réponses).

**Données morphologiques :** pour chaque enfant, les informations sur sa taille et sur son poids ont été données par les parents, lorsque les mesures avaient été réalisées dans le mois précédent l'enquête. Ensuite, la déviation de cet indice par rapport au BMI optimum dans la population française a été calculée (<http://www.inpes.sante.fr/>).

**Données démographiques :** des données sur le statut socio-économique (estimé par le revenu mensuel, 9 catégories possibles allant de moins de 760 euros à plus de 3600 euros par mois), l'âge, le nombre total d'enfants, et le nombre d'heures travaillées par jour ont été collectées pour les deux parents. Pour chaque enfant, des informations sur l'âge, le sexe et le rang de naissance ont aussi été recueillies.

### *IID. Données hormonales*

Des dosages hormonaux ont été réalisés à partir d'échantillons salivaires. Cette technique non invasive permet d'obtenir des taux corrélés à ceux obtenus à partir d'échantillons sanguins (pour la validation de la méthode voir Ellison 1988; Read 1993) et de ne mesurer que la fraction libre, c'est-à-dire active, de l'hormone (Ellison 1988).

#### *IID1) Echantillons de salive*

Des tubes numérotés ainsi que des pailles étaient mis à disposition des participants pour la récolte de leur salive (Salicaps, IBL-Hamburg). Les échantillons ont été recueillis deux fois par jour pendant deux jours consécutifs (le matin entre 9 et 11h, l'après-midi entre 15 et 17h). Il est généralement admis que les taux obtenus à partir d'échantillons du matin reflètent des différences physiologiques intrinsèques entre les individus, tandis que ceux obtenus à partir des échantillons de l'après-midi sont le résultat d'interactions sociales et d'effets à court terme (Dabbs 1990b).



Avant de recueillir leurs échantillons, les participants devaient se rincer la bouche et attendre 5 minutes (afin de permettre une sécrétion des glandes salivaires). Cette procédure était contrôlée par la présence d'un enquêteur. Les échantillons étaient ensuite conservés dans un sac réfrigérant pendant quelques heures le temps d'accéder à un congélateur.

#### *IID2) Dosage d'une hormone stéroïde: la testostérone*

Les concentrations salivaires de testostérone ont été dosées par immunoluminescence (LIA) (Westermann 2004) à l'aide de kits (LIA testosterone kits ; IBL, Hamburg). Cette technique est au moins 5000 fois plus sensible que les autres méthodes classiques de dosages hormonaux (de type ELISA par exemple). Le principe est le suivant : une quantité inconnue d'antigènes présents dans l'échantillon (ici la testostérone libre) et une quantité connue d'antigènes couplés avec une enzyme entrent en compétition pour des anticorps. Après incubation, la réaction de compétition est stoppée, un substrat que l'enzyme transforme en produit lumineux, puis la lumière émise est mesurée. La quantité inconnue d'antigènes (la testostérone) sera inversement proportionnelle à la quantité de lumière détectée. Les résultats sont déterminés en utilisant une courbe étalon réalisée avec des échantillons standard fournis dans le kit. Le dosage de chaque échantillon a été dupliqué, et un coefficient de variation inférieur à 10% entre ces deux réplicats correspond au seuil (au delà duquel les valeurs de testostérone ont été éliminées pour les analyses).



## Chapitre II : Investissement du père et indices de paternité

---

### I. Intérêt darwinien de l'évaluation de la paternité

Les théories sur la sélection de parentèle (Hamilton 1964) et l'investissement parental (Trivers 1972) prédisent que l'investissement parental du mâle a été favorisé s'il était préférentiellement dirigé envers des jeunes apparentés. Cependant, chez les espèces où les femelles peuvent s'accoupler avec plus d'un partenaire sexuel au cours d'une saison de reproduction, les mâles ne sont en général jamais certains de leur paternité (Jennions & Petrie 2000). Quelle est la réponse de l'investissement paternel à l'incertitude de paternité ? D'après les modèles théoriques (Westneat & Sargent 1996; Westneat & Sherman 1993), la nature de cette réponse dépend de certains traits parmi lesquels (1) la présence ou l'absence de mécanismes permettant d'évaluer la paternité, et (2) le type d'indices utilisés (i.e. direct (indices liés au phénotype de l'individu) ou indirect (indices environnementaux)). Pour prédire les patrons d'évolution de l'investissement paternel en réponse à l'incertitude de paternité, il est donc nécessaire de considérer non seulement la balance des coûts et des bénéfices associés à l'investissement paternel, mais aussi la capacité des mâles à évaluer leur paternité, ainsi que les indices utilisés.

### II. La détection de la paternité dans le règne animal

Des preuves indirectes de l'utilisation d'indices de paternité proviennent d'études montrant que les mâles, dans de nombreuses espèces, ajustent leur niveau d'investissement paternel en fonction du niveau de certitude de paternité dans la population (le plus souvent mesuré par le taux de relations hors couples) (Dixon *et al.* 1994; Gaulin *et al.* 1997; Sheldon 2002; Sheldon & Ellegren 1998). Par exemple, chez plus de 50 espèces d'oiseaux, le niveau de participation des mâles au niveau de nourrissage des jeunes est négativement corrélé au taux de relations hors couple (Moller & Birkhead 1993).

Deux principaux indices ont été décrits pour la détection de la paternité : la perception d'un indice environnemental, comme la perception de la fidélité du partenaire (Rhijn 1991), et la comparaison phénotypique (Holmes & Sherman 1983; Lacy & Sherman 1983). Alors que le premier indice informe indirectement sur le degré d'apparement d'un jeune donné, la comparaison phénotypique est un indice plus direct, et correspond à l'évaluation de la ressemblance entre le phénotype de l'enfant et un phénotype connu dans des circonstances non ambiguës (son propre phénotype ou celui d'apparentés maternels par exemple) (Hauber & Sherman 2001; Holmes & Sherman 1982).



Une étude chez une espèce de babouin montrant que les mâles favorisent les jeunes qui leur sont apparentés parmi tous les jeunes qui leur sont associés de façon comportementale suggère que la comparaison phénotypique pourrait être un mécanisme de reconnaissance paternelle chez cette espèce (Buchan 2003), où les mâles favorisent ceux qui leur sont apparentés lors d'interactions antagonistes entre jeunes. Mais d'autres facteurs que la ressemblance pourraient jouer dans cet exemple, et l'existence de la comparaison phénotypique pour la reconnaissance des apparentés paternels est toujours débattue chez les primates (voir Widdig 2007). A ce jour, la seule preuve directe d'une détection de paternité par comparaison phénotypique a été apportée par des études sur une espèce de poisson, la perche soleil, où les mâles évaluent leur paternité et ajustent leur investissement en conséquence sur la base de l'odeur émanant des œufs ayant éclos. Il s'agit bien d'une détection directe, puisqu'elle persiste expérimentalement, sans contact préalable entre les pères et les jeunes (fécondation *in vitro*) (Neff & Gross 2001; Neff & Sherman 2003; Neff & Sherman 2005).

Chez l'Homme, des études montrent que les pères sont sensibles à la perception de la fidélité de leur partenaire pour l'investissement (Anderson *et al.* 2007; Apicella & Marlowe 2004). Certaines études suggèrent aussi que les hommes utilisent la perception de la ressemblance des visages, cet indice direct ayant un pouvoir prédictif plus important que la perception de la fidélité du partenaire pour expliquer les variations de l'investissement du père (pour des hommes n'étant plus en couple avec la mère: Apicella & Marlowe 2004). Par exemple, dans une situation expérimentale d'adoption hypothétique, les hommes sont particulièrement attentifs à la ressemblance faciale d'un enfant tandis que les femmes sont plus concernées par son attractivité et son état de santé (Volk & Quinsey 2002, Volk, 2007 #698).

### **III. Rôle de la ressemblance faciale père-enfant chez l'Homme**

#### ***III.A. Des points de vue différents***

Si les pères ont un avantage sélectif à détecter la probabilité de paternité de leurs enfants, car elle permet d'éviter d'investir sur des enfants non-apparentés, la perspective des mères est toute autre : quel que soit le statut des pères (géniteur ou non), elles ont intérêt à obtenir la quantité maximale d'investissement paternel pour chacun de leurs enfants. Elles peuvent donc éventuellement manipuler la certitude de paternité des pères. Ainsi, les mères et la famille maternelle attribuent la ressemblance des nouveau-nés préférentiellement à leurs pères, tandis que ceux-ci sont indécis (Daly & Wilson 1982; McLain *et al.* 2000). L'attribution de la ressemblance au père par la mère a été interprété comme un moyen d'augmenter la certitude de paternité perçue des pères et ainsi obtenir plus d'investissement, et dans certains cas, d'éviter les coûts associés à la révélation d'une non-paternité (Daly & Wilson 1982; Regalski & Gaulin 1993).



Le niveau d'investissement perçu par les pères est positivement corrélé au niveau de ressemblance faciale perçue par les pères (Apicella & Marlowe 2004; Apicella & Marlowe 2007). Il est cependant possible que la perception des pères soit influencée par une manipulation sociale, de la mère par exemple, plutôt que le reflet de la ressemblance « réelle » (perception indépendante de toute manipulation). Certaines études suggèrent par exemple que lorsque l'information sur l'apparement est modifiée, la perception de la ressemblance est augmentée, ce biais étant plus important chez les hommes (Bressan & Dal Martello 2002; Oda *et al.* 2005) : il est donc possible que l'attribution



de la ressemblance par la mère influence la perception du père. Pourtant, dans le cadre d'une reconnaissance par comparaison phénotypique, on s'attend à ce que la perception des pères de la ressemblance de leurs enfants soit cohérente avec la ressemblance phénotypique « réelle ».

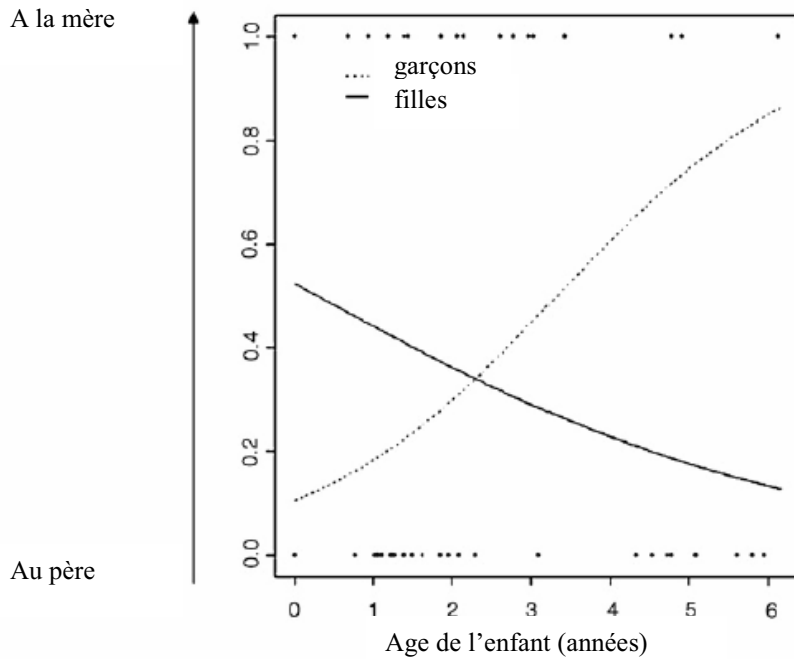
Certaines études ont modifié expérimentalement à partir de photos le niveau de ressemblance faciale d'un enfant à un homme adulte, évitant ainsi le problème de la manipulation sociale de la ressemblance. Dans une situation hypothétique d'investissement, les hommes favorisent les enfants (qu'ils ne connaissent pas) dont les visages ont été modifiés dans le but de leur ressembler, ce qui n'est pas le cas des femmes (Platek *et al.* 2002; Platek *et al.* 2003; Platek *et al.* 2004). Les images de visages sont cependant artificielles, ce qui introduit possiblement des biais non contrôlables, qui pourraient expliquer que ces résultats n'aient pas été répliqués (Bressan *et al.* 2008; DeBruine 2004b).

### *IIIB. Objectifs de l'étude*

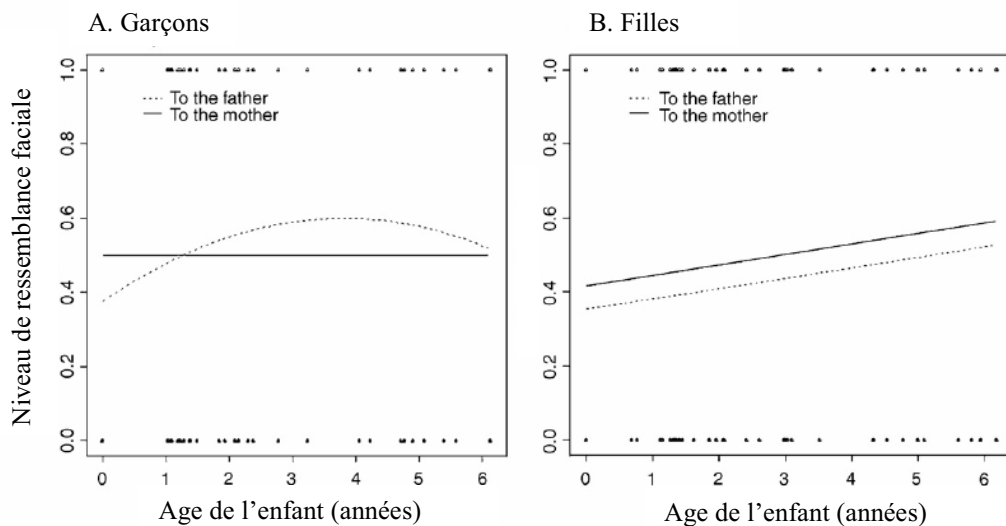
Un premier objectif a été de quantifier en conditions naturelles la ressemblance réelle entre un père et son enfant, et de déterminer si la perception du père, via l'attribution de la ressemblance, reflète effectivement les similarités phénotypiques (voir chapitre 1 pour les méthodes utilisées). De plus, nous avons cherché à savoir si l'attribution de la ressemblance au père par la mère, comme un moyen de manipuler la perception de la paternité, est limitée aux nouveau-nés (McLain *et al.* 2000) où si elle s'étend à des enfants plus âgés (Articles 1 & 4). La compréhension des liens qui sous-tendent l'attribution de la ressemblance par la mère, la perception de la ressemblance par le père, et la ressemblance phénotypique réelle, est en effet nécessaire pour évaluer quels sont les indices qui sont utilisés par les pères pour modifier leur investissement.

Dans un deuxième temps, pour tester les prédictions obtenues par certaines études expérimentales, nous avons évalué l'association entre l'investissement paternel et la ressemblance phénotypique père/enfant *via* le visage (Articles 1 et 2), mais aussi *via* l'odeur (Article 2). En effet, les capacités olfactives chez l'Homme sont suffisantes pour que des indices olfactifs soient utilisés dans la reconnaissance sociale (Shepherd 2004), et la perception de similarités olfactives permet de reconnaître des relations d'apparement (Weisfeld *et al.* 2003). Il est en effet possible que les pères utilisent plusieurs indices phénotypiques, ce qui n'a jusqu'à présent jamais été exploré. D'autre part, nous avons étudié le lien entre la ressemblance faciale à la mère et l'investissement maternel (Article 1) En effet, l'incertitude de paternité induisant des pressions de sélection différentes pour l'investissement du père et de la mère, on s'attend à ce que les pères, mais pas les mères soient sensibles à des indices de ressemblance phénotypique (Article 1).

Enfin, nous avons étudié la relation entre la variation du niveau d'investissement du père, possiblement influencée par le niveau de ressemblance, et la condition physique des enfants. Cette question est fondamentale pour comprendre l'évolution d'indices de paternité, ici la ressemblance au père, en réponse aux pressions de sélection liées aux variations de l'investissement paternel.



**Figure 7.** Attribution de la ressemblance des visages par les mères, **en présence du père**, pour les enfants des deux sexes, en fonction de leur âge. Sur l'axe des ordonnées ; 0 : 100% des mères déclarent que l'enfant ressemble davantage aux pères qu'à elles-mêmes ; 1 : 100% des mères déclarent que l'enfant ressemble davantage à elles-mêmes qu'aux pères.



**Figure 8.** Variation de la ressemblance réelle (mesurée par le score obtenu par des juges extérieurs à la famille) au père et à la mère en fonction de l'âge des enfants (valeurs prédites). A. Garçons. B. Filles. Le taux de reconnaissance attendu par le hasard est de 0.33.

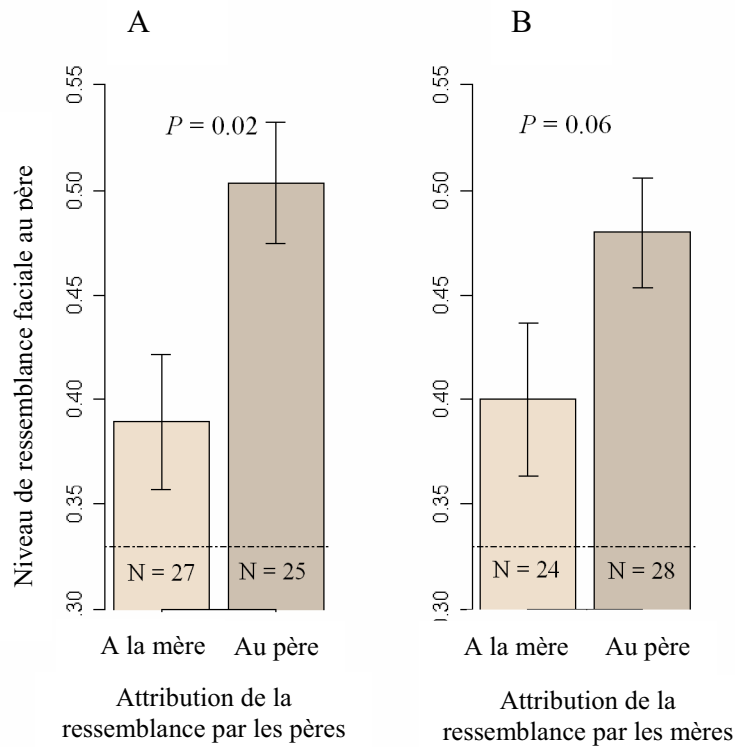
Ce chapitre présente les résultats des articles 1 et 2, et certains résultats de l'article 4 relatifs à l'attribution de la ressemblance.

#### **IV. La ressemblance au père : quels liens entre l'attribution par la mère, par le père, et la ressemblance réelle ?**

A la naissance, lorsque l'attribution de la ressemblance est réalisée dans un contexte social où les deux parents sont présents, les mères attribuent préférentiellement la ressemblance de leurs enfants au père (dans 100% des cas pour les garçons, et dans 77% des cas pour les filles). L'attribution d'une ressemblance paternelle est aussi observée chez les pères (83% des cas pour les deux sexes) (Article 4). Cependant, d'après des « juges » extérieurs, ne connaissant pas les familles, les nouveau-nés ressemblent plus à leurs mères qu'à leurs pères (par rapport au taux de succès d'appariements attendu par le hasard, l'augmentation est de 20% pour la ressemblance à la mère et de 6% seulement pour la ressemblance au père). Il y a donc une contradiction entre l'attribution de la ressemblance des enfants par les deux parents et la ressemblance réelle quantifiée.

A partir de 1 an et jusqu'à 6 ans, l'attribution de la ressemblance par la mère varie en fonction de l'âge et du sexe : elles l'attribuent pour les garçons à elles-mêmes, et, pour les filles, au père (Figure 7), alors que, d'après les juges, c'est l'inverse qui est observé (Figure 8). Sur cette période, les pères attribuent la ressemblance de manière aléatoire entre la mère et le père. Ces résultats suggèrent que la manipulation par la mère de la certitude de paternité perçue par le père s'étend aux enfants plus âgés. Lorsque les deux parents attribuent la ressemblance indépendamment (Article 1), en revanche, on obtient des résultats différents : pour des enfants âgés de 2 à 6 ans, les mères et les pères, attribuent une ressemblance préférentielle au père lorsque c'est effectivement le cas (Figure 9).

L'influence de la présence ou de l'absence du père lors de l'attribution de la ressemblance par la mère suggère que les mères (probablement inconsciemment) manipulent la perception de la paternité : lorsque le père est présent, elles déclarent que les enfants ressemblent plus à leurs pères alors que les juges détectent qu'ils ressemblent plus à leurs mères, alors que lorsque le père est absent, leur déclaration coïncide avec la détection des juges. Cette manipulation semble effective à la naissance, car les pères comme les mères, déclarent que les enfants ressemblent plus à leurs pères, quelle que soit la ressemblance « réelle » (Article 4). Pour des enfants plus âgés, en revanche, l'attribution de la ressemblance par les pères correspond à la détection des juges. Deux possibilités peuvent être envisagées : (1) la stratégie de la mère est, pour les enfants âgés de 2 à 6 ans, inefficace : dans ce cas, le comportement des mères serait l'expression d'un sous-produit de la sélection chez les mères de la manipulation de la perception de paternité pour des nouveau-nés, et n'aurait pas d'influence sur le niveau d'investissement paternel reçu par les enfants ; (2) la manipulation de la mère est encore efficace pour influencer l'investissement du père, mais ne se répercute pas sur l'attribution de la ressemblance par le père. Une étude sur l'importance de l'attribution de la ressemblance au père, par la mère, pour le niveau d'investissement reçu par les enfants permettrait de trancher entre ces deux possibilités.



**Figure 9.** Ressemblance réelle (détectée par les juges) dans les cas où le père (A) ou la mère (B) déclare que l'enfant ressemble davantage à la mère (barres claires) ou au père (barres foncées) pour le visage. **Ici, les deux parents sont interrogés séparément.**

	<i>Estimate</i>	<i>Lower 95%CI</i>	<i>Upper 95%CI</i>	<i>P<sub>MCMC</sub></i>
<b>Paternal Ascription</b>				
Intercept	-1.7353	-3.7143	0.0228	
Resemblance to father	3.7220	0.7835	7.2415	< 0.05
Resemblance to mother	-0.2351	-3.0266	2.6346	0.87
<b>Maternal Ascription</b>				
Intercept	-0.2241	-2.0051	1.5461	
Resemblance to father	2.8890	0.3043	6.589	0.06
Resemblance to mother	-1.7539	-4.790	0.7970	0.20

**Tableau 1.** Résultats des modèles statistiques sur l'attribution de la ressemblance d'enfants âgés entre 1 et 6 ans. L'attribution de la ressemblance des visages, par le père et par la mère dépend de la ressemblance « réelle » au père (détectée par les juges), mais pas de la ressemblance à la mère.

Lorsque l'attribution de la ressemblance est réalisée de manière séparée par les deux parents, donc probablement en dehors de toute manipulation, l'attribution de la ressemblance, pour les deux parents, est fonction de la ressemblance « réelle » au père. Pourtant, elle reste indépendante des similarités entre mères et enfants (Tableau 1). Cela suggère que le niveau d'expression de traits paternels est particulièrement important pour l'attribution de la ressemblance, et que l'incertitude de paternité a probablement favorisé un biais cognitif dans la détection des similarités du visage, favorisant la perception des ressemblances paternelles (Article 1).

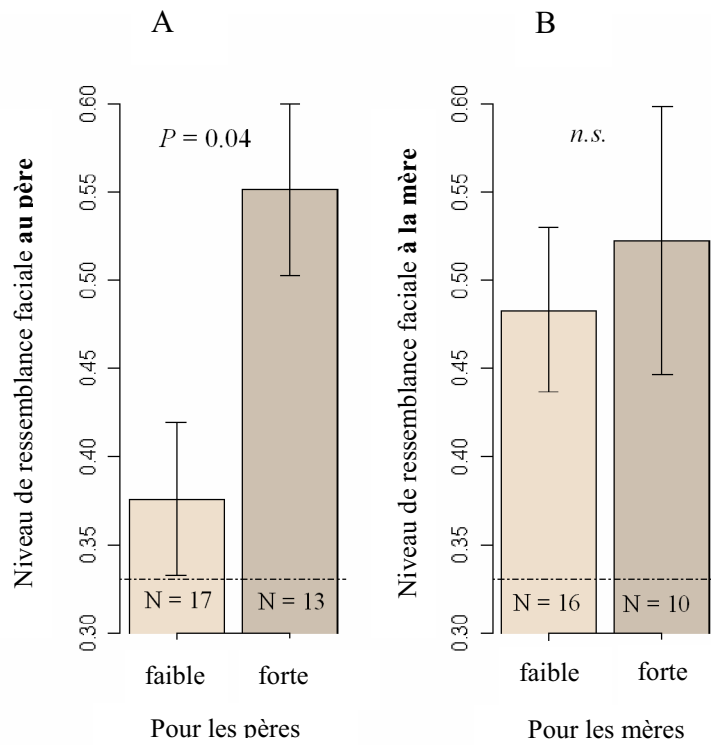
### **V.L'investissement du père est-il modulé par la ressemblance physique père – enfant ?**

Cette question a été étudiée dans deux populations : une population urbaine socialement monogame (France) et une population rurale polygame (Sénégal) (voir chapitre I pour la présentation des populations). Une conséquence directe de la polygamie est un fort investissement dans l'accès aux partenaires (Draper & Harpending 1988), ce qui suggère que le coût de l'investissement paternel est important dans ce type de société. Ainsi, les différences de régime de reproduction, induisant des coûts différents pour l'investissement paternel, est un paramètre qui peut influencer la réponse de l'investissement paternel à l'incertitude de paternité. On peut s'attendre, par exemple, à ce que des mécanismes de reconnaissance directe aient évolué dans un contexte où l'investissement paternel est particulièrement coûteux.

#### *VA. Ressemblance faciale au père et à la mère (France, Article 1)*

Une première étude sur une population française socialement monogame a permis de montrer que pour des enfants âgés de 3 mois à 22 ans (moyenne  $\pm$  SD =  $6,6 \pm 5,1$ ), la proximité affective ressentie par les pères est plus importante pour les enfants qui leur ressemblent le plus. La proximité affective ressentie par les mères, en revanche, n'est pas prédite par la ressemblance à la mère, mais par la proximité ressentie par le père (Tableau 2, Figure 10). Ce résultat soutient l'idée que l'incertitude de paternité a été une pression de sélection qui a favorisé le fait que les pères utilisent la ressemblance des visages comme indice de paternité, c'est-à-dire comme indice pour ajuster leur investissement.

Ces résultats n'ont pas été observés pour un autre indicateur de l'investissement parental : le temps passé avec l'enfant durant un jour de repos. En effet, cet indice est positivement corrélé chez le père et la mère, et semble refléter le temps passé en famille, plutôt qu'un investissement individuel. Il est aussi possible que les parents soient, réellement équitables dans le temps qu'ils passent avec leurs enfants, ou qu'ils cherchent (même inconsciemment) à en persuader l'expérimentateur. Cette mesure d'investissement n'est en effet pas corrélée avec la proximité affective ressentie, ni pour le père, ni pour la mère.



**Figure 10.** Ressemblance « réelle » du visage de l'enfant à celui du père (A) et à celui de la mère (B) dans les cas où la proximité affective avec cet enfant, (A) pour les pères et (B) pour les mères, est faible (barres claires) ou élevée (barres foncées).

	<i>Estimate</i>	<i>Lower 95%CI</i>	<i>Upper 95%CI</i>	<i>P<sub>MCMC</sub></i>
<b>Paternal Closeness</b>				
Intercept	-9.9912	-37.9548	-5.9227	
Resemblance to father	14.946	12.7194	46.4272	< 0.05
Resemblance to mother	7.9015	-3.5108	48.8652	0.41
Maternal closeness	-5.2649	-20.4944	-4.7508	0.14
<b>Maternal Closeness</b>				
Intercept	-1.4675	-8.0095	1.7202	
Resemblance to father	2.1431	-7.992	10.3231	0.60
Resemblance to mother	2.1621	-3.5013	8.7846	0.47
Paternal closeness	-3.1514	-8.3980	-0.0611	0.08

**Table 2.** Résultats des modèles sur la proximité affective. La proximité affective est influencée par la ressemblance à soi-même pour les pères mais pas pour les mères.

## *VB. Ressemblance faciale et olfactive au père (Sénégal, Article 2)*

Une seconde étude dans une population sénégalaise polygame a montré que, pour des enfants âgés de 2 à 7 ans, la ressemblance olfactive et la ressemblance des visages entre les pères et les enfants étaient, indépendamment l'une de l'autre, associées au niveau d'investissement paternel (Figure 11 A & B). L'investissement paternel pour chaque enfant représente ici une mesure composite de plusieurs variables de l'investissement du père perçu par la mère, notamment le temps passé par le père avec l'enfant (voir Article 2). Ainsi, les enfants qui expriment une forte ressemblance phénotypique à leurs pères, quel que soit le phénotype testé, sont aussi ceux qui reçoivent la plus grande quantité d'investissement paternel.

On peut noter que ces deux indices de ressemblance, odeur et visage, bien qu'ayant une influence en partie indépendante sur l'investissement paternel, sont cohérents (car positivement corrélés). On ne sait cependant pas si la certitude de paternité augmente avec le nombre d'indices utilisés. Des études manipulant le nombre d'indices disponibles pour l'évaluation de la ressemblance pourraient répondre à cette question. Alors que les travaux précédents se sont focalisés sur la ressemblance des visages, cette étude suggère qu'au moins un autre trait phénotypique peut-être utilisé pour évaluer la paternité, et il est vraisemblable que d'autres traits soient impliqués, ce qui n'a pour l'instant pas été exploré.

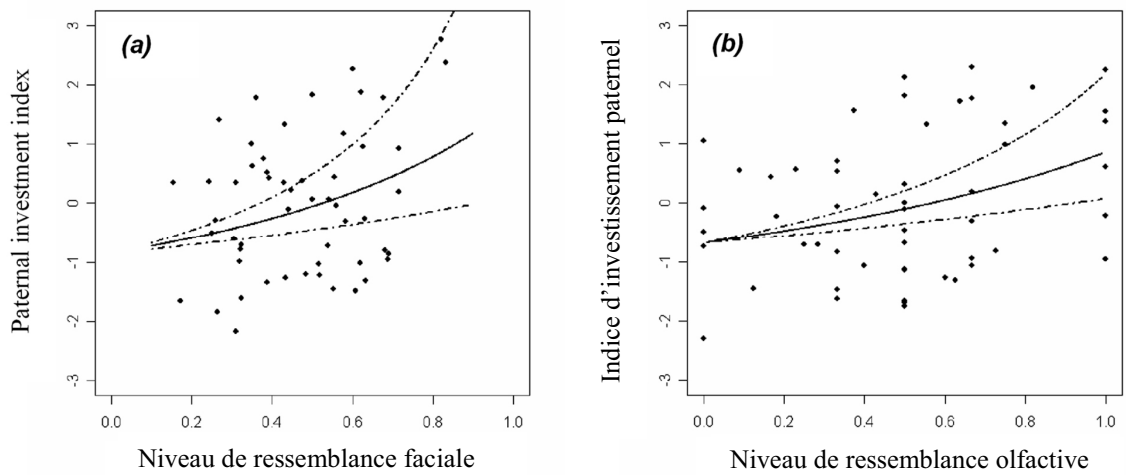
## *VC. Conclusion ?*

Le degré d'investissement du père (Sénégal), ou sa proximité affective (France) sont positivement associés au degré de ressemblance faciale entre les pères et les enfants, et lorsque nous l'avons testé (Sénégal), au niveau de ressemblance olfactive. De plus, l'investissement de la mère est indépendant de ces indices d'apparement (France)<sup>3</sup>. L'ensemble de ces résultats suggère que l'incertitude de paternité est une pression de sélection pour l'évolution de la détection de la paternité par comparaisons phénotypiques.

Le lien entre la ressemblance phénotypique et l'investissement paternel pourrait néanmoins être interprété comme l'influence de l'investissement du père sur le niveau de ressemblance de l'enfant, par exemple à travers un processus d'imitation, qui est sans doute plus important lorsque les interactions sont plus fréquentes. Cette hypothèse ne peut cependant sans doute pas expliquer nos résultats, car la ressemblance a été évaluée à partir d'images statiques de visages dont l'expression était neutre et l'imitation conduit le plus souvent à une ressemblance des expressions et des mouvements du visage. Les performances des juges pour évaluer des ressemblances faciales sont elles comparables à celle des pères ? Parmi les juges, on peut noter que plus de la moitié sont parents (67% en France, 57% au Sénégal). De plus, l'activation d'aires cérébrales en réponse à la vue d'un visage ressemblant a été observée chez des hommes n'ayant pas encore d'enfant, ce qui suggère que cette capacité est déjà présente chez les non-pères (Platek *et al.* 2005; Platek *et al.* 2004).

---

<sup>3</sup> Cet effet n'a pas pu être testé au Sénégal car l'investissement maternel ne présentait pas suffisamment de variabilité.

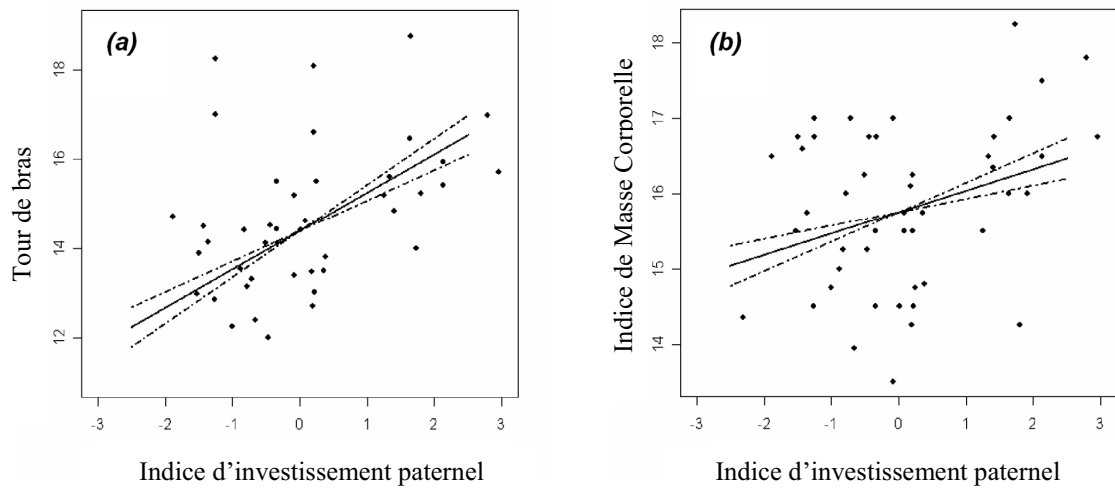


**Figure 11.** Niveau d'investissement paternel en fonction du niveau de ressemblance « réelle » (détectée par les tests avec les juges extérieurs à la famille) au père. A. des visages. B. des odeurs.

Un point fréquemment soulevé concerne le mécanisme par lequel les pères connaissent leurs propres visages, puisque le miroir est une invention récente. Il est tout d'abord possible que la réflexion du visage dans l'eau soit suffisante pour cet apprentissage. Il est aussi possible qu'ils soient sensibles à ce que leurs apparentés leur disent à propos de cette ressemblance réelle (miroir social) (Burch & Gallup Jr. 2000), ou qu'ils utilisent le phénotype d'un apparenté comme référent. Une étude récente suggère que par rapport à un processus cognitif classique de traitement des visages, la perception d'une ressemblance à soi-même via le visage est associée à une combinaison de diverses autres activités cognitives, notamment celle impliquée dans la prise de décision. Les auteurs suggèrent que cet agencement cognitif permet aux individus de prendre des décisions adaptatives en fonction de l'apparement qu'ils détectent via le visage (Platek et al. 2008).

La capacité des pères à évaluer les ressemblances olfactives de leurs enfants est moins bien connue. A la naissance, un résultat négatif a tout d'abord été obtenu (Russel *et al.* 1983), mais lorsque l'odeur a été échantillonnée en utilisant des T-shirts (méthode utilisée ici), une reconnaissance des nouveau-nés sur la base de l'odeur a été observée (Porter *et al.* 1986). Cette reconnaissance s'étend jusqu'à l'adolescence (Weisfeld *et al.* 2003). Par ailleurs, les hommes peuvent-ils détecter leur propre odeur ? Une étude a montré que de jeunes hommes, contrairement aux jeunes femmes, n'étaient pas capables de détecter leur sécrétions axillaires parmi cinq choix possibles (Platek *et al.* 2001). Cependant, Platek et coll. (2002) ont montré que l'absence d'une détection consciente de la ressemblance des visages n'empêchait pas la prise de décisions d'investissement influencées par ces ressemblances. Ainsi, une incapacité déclarée des pères à détecter leur propre odeur ne contredit pas l'interprétation de nos résultats, qui suggèrent que les hommes détectent la ressemblance olfactive et ajustent leur investissement en conséquence.

On peut noter qu'un même critère d'investissement paternel, comme le temps passé auprès de l'enfant, n'a pas la même importance suivant les situations : au Sénégal, il semble être influencé par la ressemblance père-enfant alors que ce n'est pas le cas en France. On pourrait donc penser que le lien entre l'investissement paternel et les indices de paternité est plus important dans les sociétés polygames, où l'investissement paternel est potentiellement plus coûteux du fait des opportunités de reproductions futures. Cependant, il n'est pas certain que le système de reproduction seul renseigne sur le coût de l'investissement paternel. Par exemple, le niveau de hiérarchisation sociale, qui est lié au degré de compétition pour l'accès aux partenaires, est inversement corrélé au niveau d'investissement paternel dans plusieurs sociétés traditionnelles (Marlowe 2000). Ce paramètre n'a pas été évalué pour les deux populations étudiées ici. Enfin, certaines informations essentielles, comme le taux de paternité hors-couple, ne sont pas connus, ce qui rend difficile l'interprétation des variations culturelles. Nos résultats, pris dans leur ensemble, suggèrent toutefois que la comparaison phénotypique comme mécanisme de détection de la paternité et d'ajustement du niveau d'investissement paternel est un mécanisme commun à plusieurs populations humaines.



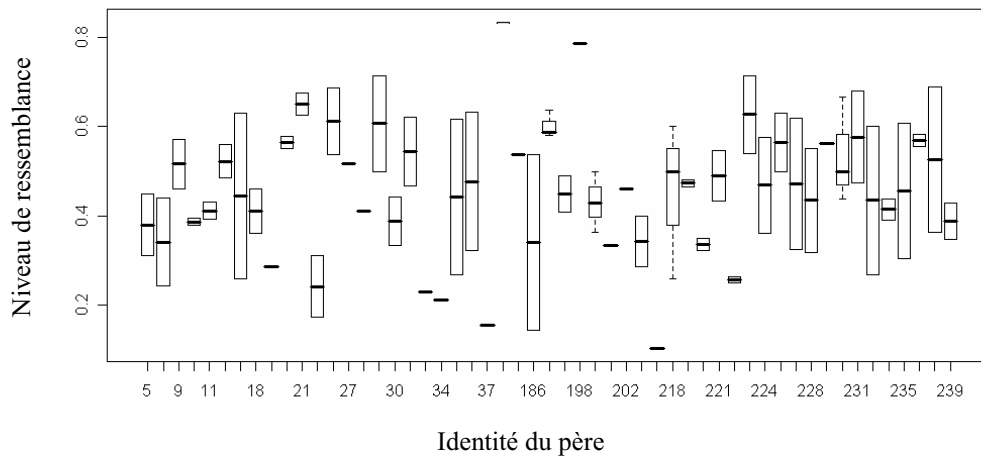
**Figure 12.** Condition physique de l'enfant en fonction du niveau d'investissement paternel. A. Tour de bras. B. Indice de masse corporelle.

## VI. De l'investissement du père à la condition physique de l'enfant

D'après l'étude réalisée en France, la déviation du BMI (indice de masse corporelle) des enfants par rapport au BMI moyen à cet âge est indépendant des niveaux d'investissement paternel et maternel (que ce soit la proximité affective ou le temps passé ensemble) (voir Article 1). Au Sénégal, en revanche, le niveau d'investissement du père est positivement corrélé à deux indices de condition physique chez l'enfant : l'indice de masse corporelle (BMI) et le tour de bras (MAC). Les enfants qui reçoivent une importante quantité d'investissement sont en moyenne en meilleure condition physique, indépendamment de l'âge et du sexe

(Figure 12 A & B). Le résultat observé n'est pas dû à un accès plus important aux ressources de certains pères, puisque la relation est toujours observée lorsqu'on prend en compte le statut socio-économique du père (nombre d'hectares de terres).

Le lien entre l'investissement paternel et la condition physique de l'enfant est donc différent dans les deux contextes socio-écologiques étudiés. Dans les sociétés occidentales, où le niveau de ressources alimentaires n'est pas limitant, il est possible qu'un faible niveau d'investissement soit suffisant pour atteindre un BMI optimum. Il est aussi possible que dans ces sociétés, les mères puissent compenser l'investissement alimentaire du père en ayant un accès direct aux ressources (dans notre échantillon, 95% des femmes ont un emploi), limitant ainsi l'effet de l'investissement paternel sur la condition physique de l'enfant. De façon intéressante, la proximité affective ressentie par la mère est inversement corrélée à celle du père et pourrait être un indicateur d'une compensation maternelle. En effet, chez les espèces biparentales, on s'attend généralement à une relation inverse entre le niveau d'investissement d'un parent et la compensation de l'autre parent (Trivers 1972). Ce phénomène est observé chez des espèces d'oiseaux (voir Sanz *et al.* 2001), bien qu'à notre connaissance, il n'a pas été décrit chez l'Homme. La compensation maternelle pourrait expliquer comment les coûts résultants d'une baisse d'investissement paternel soient réduits. L'absence d'un lien entre l'investissement paternel et la déviation du BMI par rapport au BMI moyen par âge en France pourrait aussi indiquer que l'investissement du père a un impact limité pour la valeur sélective dans les sociétés modernes. Il faut cependant noter que l'absence du père est associée à des modifications du développement reproductif et social de l'enfant (Ellis 2003; Pfiffner *et al.* 2001)(Article 6), de même, le niveau d'investissement du père prédit la réussite scolaire (Flouri & Buchanan 2004) et la santé psychique à l'âge adulte (Flouri & Buchanan 2003). Ainsi, les pères, à travers leur présence et leur niveau d'investissement, ont un rôle important pour l'enfant, et le BMI, comme on pouvait s'y attendre, n'est pas un bon indicateur de cet investissement dans les sociétés occidentales. Le lien entre la ressemblance au père et la valeur reproductive de l'enfant *via* l'investissement paternel dans les sociétés occidentales reste donc à étudier pour des traits relatifs au développement social et reproductif.



**Figure 13.** Variabilité du niveau de ressemblance pour les enfants d'un même père (au Sénégal).

## **VII. Perspectives : vers une sélection positive de la ressemblance au père ?**

Quelle est l'influence de l'incertitude de paternité sur l'expression des traits paternels chez l'enfant ? En effet, si la ressemblance au père est avantageuse pour l'enfant, en termes d'investissement paternel supplémentaire, et donc de meilleure condition physique (comme au Sénégal par exemple), on s'attend à ce qu'une sélection positive opère sur le niveau de ressemblance paternelle, donc à ce que tous les enfants ressemblent très fortement à leur père. Cependant, le niveau de ressemblance varie dans d'importantes proportions entre les enfants de notre échantillon au Sénégal : le pourcentage de détection du vrai père varie de 0 à 70%. Une grande variabilité dans le niveau de ressemblance paternelle a aussi été observée pour une population japonaise (Oda *et al.* 2002).

### *VIIA. Cause indirecte ?*

Une possibilité pour expliquer cette variation est que notre échantillon contient des enfants issus de relations hors-couple (fausses paternités), expliquant pourquoi certains enfants ne ressemblent pas à leurs pères sociaux. Pour la ressemblance des visages, par exemple, 23 enfants sur 53 ne ressemblent pas plus à leurs pères qu'attendu par le hasard, ce qui donnerait une estimation de 43% de fausses paternités pour expliquer nos résultats. Etant donné que ces taux sont bien supérieurs à ceux détectés dans les populations humaines (Anderson 2006), les fausses paternités ne peuvent être le seul facteur explicatif.

### *VII B. Coexistence de stratégies dans la population ?*

Une autre hypothèse pour expliquer que tous les enfants ne ressemblent pas fortement à leurs pères est que la distribution de la ressemblance père-enfant reflèterait la coexistence de plusieurs stratégies de ressemblance paternelle dans la population. Si l'expression d'une ressemblance paternelle est avantageuse pour les pères impliqués dans l'investissement paternel, elle est potentiellement désavantageuse pour les pères principalement impliqués dans la recherche de partenaires sexuels : dans ce dernier cas, les pères seraient avantagés s'ils engendraient des enfants « anonymes », évitant à leurs descendants de subir les coûts liés à la détection d'une fausse paternité (Bressan 2002; Pagel 1997). L'existence de stratégies de ressemblance chez l'enfant, que ce soit une forte ou une faible ressemblance, implique néanmoins que des enfants d'un même père se ressemblent plus entre eux que des enfants issus de pères différents. Ce n'est pourtant pas ce qui est observé (Figure 13), que ce soit en France ou au Sénégal, et ces différences ne sont expliquées ni par l'âge ni par le sexe.

Ainsi, la possibilité de l'évolution d'une stratégie de ressemblance paternelle reste sans réponse, et, étant donné les différents paramètres qui entrent en jeu, et requiert une approche par modélisation. Cette étude fait l'objet du Chapitre III.



## Chapitre III : Evolution d'un signal d'apparement : la ressemblance au père

---

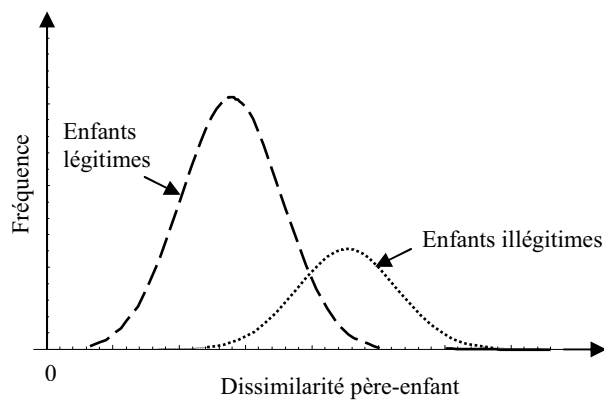
Le niveau d'investissement du père chez l'Homme est corrélé au degré de certitude de paternité perçue (évaluation de la probabilité d'être le père d'un enfant), entre les populations (Gaulin & Schlegel 1980) et entre les individus (Anderson *et al.* 2007). Les pères utilisent des indices pour évaluer leur paternité, parmi lesquels la corrélation entre leur propre phénotype et le phénotype de l'enfant. En effet, le niveau d'investissement paternel est positivement corrélé au niveau de ressemblance père-enfant, que ce soit en conditions expérimentales où le niveau de ressemblance est manipulé (Bressan & Stranieri 2008; mais voir DeBruine 2004b; Platek *et al.* 2002; Platek *et al.* 2003) ou en conditions naturelles, où la ressemblance est mesurée par ce que perçoit le père (Apicella & Marlowe 2004; Apicella & Marlowe 2007), ou par ce que perçoivent des personnes extérieures à la famille, Voir Chapitre II). Si les enfants qui expriment une forte ressemblance à leurs pères obtiennent plus de ressources paternelles que les autres, et si l'investissement du père est associé à des bénéfices pour la valeur reproductive des enfants (voir Chapitre II), alors on s'attend à ce que l'expression d'un signal de paternité, comme une forte ressemblance au père, ait été favorisé au cours de l'évolution humaine (Hepper 1991).

Cependant, s'il est avantageux pour le père de détecter l'apparement de ses enfants potentiels, révéler le phénotype de son père génétique n'est pas toujours la meilleure option du point de vue de l'enfant. En effet, la détection d'une non-paternité est associée à des coûts importants, comme la perte de ressources paternelles, et de façon plus extrême, un risque plus élevé de subir des maltraitances (Daly & Wilson 1998). La meilleure stratégie pour un enfant illégitime (non génétique) serait donc de maintenir une confusion de paternité en dissimulant l'identité de son père génétique à son père social. En revanche, cette stratégie n'est pas optimale pour les enfants légitimes (génétiques), en raison d'une perte de l'investissement par rapport à une situation où la paternité serait révélée (Bressan 2002; Pagel 1997). Il est donc difficile de prédire verbalement quelle stratégie, cacher ou révéler sa paternité, sera sélectionnée au sein d'une population.

### **I. Evolution d'un indice de paternité: hypothèses et modèles théoriques**

#### *IA. Des prédictions théoriques opposées*

Des études théoriques ont modélisé la possibilité pour un gène paternel de s'exprimer préférentiellement et de signaler son origine. Dans le modèle de Pagel (1997) qui se place du point de vue de l'enfant, l'expression de la ressemblance est une stratégie discrète, i.e. révéler ou cacher la paternité, et les gains de chaque stratégie sont calculés en fonction du taux de non-paternité dans la population. Ce modèle prédit qu'un faible niveau de non-paternité est suffisant pour contre-sélectionner l'évolution d'une ressemblance biaisée vers le père, et que la stratégie optimale dans la population est de cacher l'identité du père génétique.



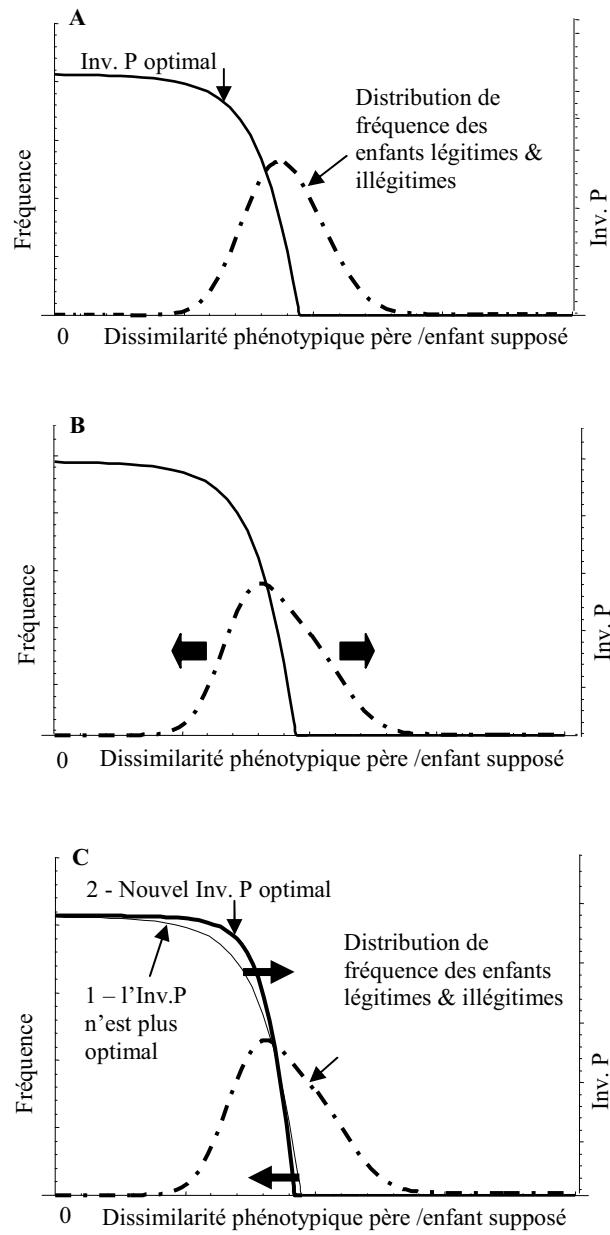
**Figure 14.** Modélisation : distributions de la dissemblance phénotypique père-enfant pour des enfants légitimes et illégitimes. Ici, le taux de non-paternité est de 30%.

Une extension de ce modèle par Bressan (2002), qui se place du point de vue du père ou du point de vue de la mère, aboutit aux mêmes conclusions. Néanmoins, une hypothèse forte de ces modèles est que les pères sociaux (qu'ils soient géniteurs ou non) sont capables de discriminer entre des enfants légitimes qui ne leur ressemblent pas et des enfants illégitimes qui ressemblent à leurs pères génétiques (voir Article 3), ce qui ne se produit que si les pères ont une idée de l'identité de cet autre homme. Il est vraisemblable que ce phénomène varie suivant la taille des populations et les dimensions des interactions sociales, et ne représente pas la situation la plus fréquente.

Une deuxième approche a été développée par Johnstone (1997), en appliquant la méthode de Reeve (1989) sur les systèmes émetteur/récepteur. L'expression du signal, ici la ressemblance au père social, suit une distribution continue, centrée sur des moyennes différentes pour les enfants légitimes et illégitimes (Figure 14). Ces deux distributions se chevauchent, délimitant ainsi une zone d'erreur, qui rend compte du conflit entre le père et l'enfant pour l'évolution d'un indice de paternité. Ensuite, le père investit ou non en fonction d'une valeur seuil du niveau de ressemblance paternelle, située entre les moyennes de ces deux distributions. L'hypothèse d'une stratégie discrète du père est cependant discutable, puisqu'on observe que la réponse de l'investissement paternel à la ressemblance d'un enfant est plutôt d'ordre quantitative (Apicella & Marlowe 2004; Apicella & Marlowe 2007)(Chapitre II). Le modèle de Johnstone (1997) prédit qu'un faible taux de non-paternités dans la population est suffisant pour faire évoluer l'expression de marqueurs phénotypiques paternels chez l'enfant, augmentant ainsi la probabilité de recevoir un investissement du père. Cette prédiction est opposée à celles de modèles de Pagel (1997) et Bressan (2002), prédisant que la stratégie optimale pour le père, la mère et l'enfant est l'anonymat paternel. En conclusion, il n'existe pas de consensus sur la possibilité d'évolution d'un tel gène.

### ***IB. Comment modifier le niveau d'expression des traits parentaux ? Un mécanisme possible : l'empreinte génomique***

On peut noter que le mécanisme génétique sous-jacent à l'évolution de l'indice de paternité n'a pour l'instant pas été pris en compte. Certains auteurs ont notamment suggéré que l'incertitude de paternité avait pu favoriser l'évolution d'une ressemblance biaisée vers un parent, par rapport à l'autre, via le mécanisme d'empreinte génomique (Bressan 2002; Pagel 1997). Un gène est soumis à « empreinte » lorsque l'expression de ce gène dépend de son origine parentale (maternelle ou paternelle). L'empreinte génomique correspond à une modification transmissible de l'ADN qui conduit à une surexpression ou sous-expression d'un allèle suivant son origine parentale, ce qui introduit un biais vers l'un ou l'autre des parents pour l'expression du trait considéré. Ce mécanisme a tout d'abord été identifié pour des gènes impliqués dans la croissance *in utero* chez les mammifères (notamment chez l'Homme et la souris), les gènes paternels codant pour une augmentation, et les gènes maternels pour une diminution, de la croissance fœtale. Ces gènes ont en général des implications importantes même après la naissance pour le développement physique, cognitif et comportemental (Isles *et al.* 2006). La théorie principale pour expliquer l'évolution de l'empreinte génomique fait l'hypothèse que ce mécanisme a été favorisé dans le cadre d'un conflit entre les génomes paternels et maternels pour l'allocation des ressources parentales [voir la théorie de parentèle pour l'évolution de l'empreinte génomique \Haig, 2002 #530;



**Figure 15.** Dynamique évolutive suivant l'invasion d'un phénotype mutant pour le niveau de ressemblance au père. A) Situation initiale. B) Invasion. C) Evolution conjointe.

Haig, 2000 #255; Haig, 1997 #256]. Notamment, l'incertitude de paternité implique un conflit entre les deux parents pour l'allocation de l'investissement paternel. On peut donc penser que si l'expression de certains gènes permet l'évaluation de la paternité et donc la modulation du niveau de ressources paternelles obtenues, un mécanisme modifiant le niveau d'expression de ces gènes suivant leur origine parentale ait pu être favorisé.

Si tel est le cas, quelle est, en fonction du taux de non-paternité dans la population, la stratégie optimale au niveau de la population ? Est-il plus avantageux de cacher l'identité de son père génétique (ressemblance biaisée vers la mère) ou de la révéler (ressemblance biaisée vers le père)?

## **II. Evolution d'une stratégie de ressemblance ?**

### *IIA. Approche théorique (Article 3)*

#### *IIA1) Hypothèses et principe*

Dans le modèle présenté ici, l'expression d'un signal de paternité (biais de ressemblance) évolue de manière conjointe avec le niveau d'investissement paternel. Une approche par génétique quantitative permet de considérer que la ressemblance phénotypique est un trait continu dont l'expression est contrôlée par de nombreux gènes, et de faire varier le biais de ressemblance vers un parent par rapport à l'autre *via* le mécanisme d'empreinte génomique. La variance du signal de paternité des enfants légitimes et illégitimes est ici déduite du modèle quantitatif, ce qui permet de relâcher une hypothèse du modèle de Johnstone (égalité des variances ; voir Article 3). Ensuite, la stratégie paternelle est considérée comme continue, et le père peut investir plus ou moins de ressources en fonction d'un niveau de ressemblance paternelle donné, ce qui permet de relâcher une deuxième hypothèse du modèle de Johnstone. Enfin, un paramètre décrit la valeur d'une unité d'investissement pour l'augmentation de la fitness du père (paramètre *b*, Article 3). Ce paramètre peut varier en fonction des opportunités de reproduction futures ou en fonction de la capacité de l'enfant à convertir l'investissement reçu en valeur reproductive (cette capacité peut varier avec l'état de santé, l'âge ou le sexe Marlowe 1999a, Buss, 1999 #274).

Une avancée majeure de ce modèle par rapport aux modèles précédents est que l'expression de l'investissement paternel évolue en réponse à une modification de la distribution de la ressemblance paternelle dans la population, ce qui permet donc de considérer un processus d'évolution « en marche », plus réaliste biologiquement. Le principe est le suivant (Figure 15) : au départ, les enfants ressemblent à leurs deux parents de manière égale, en moyenne, c'est-à-dire que le niveau d'expression à chaque locus est identique pour les allèles hérités du père et ceux hérités de la mère. De plus, le niveau d'investissement du père, sachant la distribution de la ressemblance paternelle dans la population pour les enfants légitimes et illégitimes, est optimal. Une mutation apparaît alors, codant pour l'expression d'un biais de ressemblance vers l'un des deux parents. Si un mutant obtient plus d'investissement paternel qu'un résident, alors cette mutation augmente en fréquence dans la population.

Table 1  
Overview of previous studies on child–parent resemblance, as estimated by nonrelated judges

Age class (years)	Sample size (families)	Judges/ family	Resemblance to each parent	Differential resemblance	Possible biases	Reference
0.5–18 (different individual)	≤6	200	Yes	No	E <sup>a</sup>	Nesse, Silverman, and Bortz (1990)
1, 10, and 20 (same individual)	24	18–21	No <sup>b</sup>	Yes <sup>b</sup>	A <sup>c</sup> , B, C D	Christenfeld and Hill (1995)
1, 3, and 5 (same individual)	28	30	Yes	No	A <sup>d</sup> , B, C, D	Brédart and French (1999)
~0	160	10	Yes	Yes (mother > father)	D?	McLain et al. (2000)
1	40	20	Yes	Yes (mother > father)	A <sup>e</sup>	Bressan and Grassi, (2004)
~0, 1, 2–4, 4–6 (different individual)	83 (20–21/class)	51–55	Yes	Yes (age and sex variation)	–	This study

Only studies assessing independently mother–child and father–child resemblance are shown, ordered by year of publication. Age classes of children, number of families, and number of judges per family are indicated, and some key results. Possible biases are categorized: at the level of the source of the photograph (A), not removing or not controlling for the picture background (B), nonrandomization of the foil parents (C), allowing multiple occurrence of a parental face for a given judge (D), and others (E). See text for details.

<sup>a</sup> Parent/child and foil-parent/child pairs selected for better discrimination.

<sup>b</sup> No significant results except that at 1 year old, children resemble only their father.

<sup>c</sup> Photographs from family albums.

<sup>d</sup> Black and white photographs.

<sup>e</sup> Nonhomogenous sources of photographs (family albums and newly made pictures).

**Table 3.** Précédentes études sur le biais de ressemblance (la ressemblance préférentielle à l’un des deux parents).

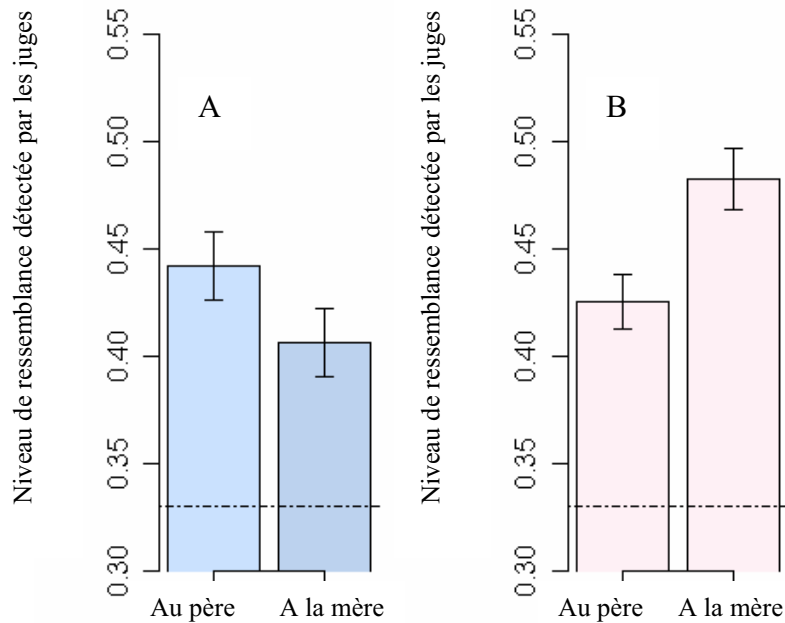
La fixation de cette mutation (100% des individus sont porteurs de cette mutation) va modifier la distribution de la ressemblance paternelle au niveau de la population, ce qui va rendre la fonction de l'investissement paternel sub-optimale. Le niveau d'investissement va alors évoluer vers un nouvel optimum, sachant la nouvelle distribution de la ressemblance père-enfant dans la population. Ensuite, une nouvelle mutation du degré d'empreinte (biais) peut alors apparaître, et cette évolution conjointe se poursuit jusqu'à atteindre un équilibre évolutivement stable (ESS), c'est-à-dire qu'aucune autre nouvelle mutation ne peut envahir la population. Afin d'évaluer le niveau de ressemblance à l'équilibre en fonction du taux de non-paternité dans la population, les variations du niveau d'investissement du père en fonction du degré d'empreinte sont quantifiées.

### *IIA2) Résultats*

Pour une grande gamme de paramètres, on observe l'évolution d'un ensemble de gènes codant pour une ressemblance biaisée vers le père, c'est-à-dire une ressemblance au père supérieure à la ressemblance à la mère. Cette stratégie est sélectionnée pour la gamme de taux de non-paternité observée dans les populations humaines (entre 0.8 et 30%, (Anderson 2006; Bellis *et al.* 2005; Sasse *et al.* 1994)). L'évolution d'une ressemblance biaisée vers la mère n'est en revanche jamais observée dans ce modèle. En effet, une mutation codant pour l'expression d'une ressemblance préférentielle à la mère implique une ressemblance moins importante au père social, qu'il soit génétique ou non, ce qui a pour conséquence de réduire le niveau d'investissement paternel dans toutes les situations et de contre sélectionner le mutant. En effet, lorsque l'enfant est illégitime, l'expression d'un biais de ressemblance au père biologique ou à la mère implique une diminution du niveau de ressemblance à un homme pris au hasard dans la population (comme un père social). En revanche, un mutant qui exprime une ressemblance biaisée vers le père va recevoir plus d'investissement s'il est légitime que s'il est illégitime, ce qui rend possible l'évolution d'une signature paternelle (pour certaines valeurs de coûts, d'héritabilité et de taux de non-paternité; voir Article 3).

Le modèle prédit que la sélection pour un indice de paternité diminue à mesure que la proportion d'enfants illégitimes augmente dans la population. Pour des taux élevés de non-paternité, la fonction d'investissement est indépendante du niveau de ressemblance, ce qui contre-sélectionne l'évolution d'un indice de paternité. Le lien entre le niveau de signal de la paternité et le taux de non-paternité dans les populations humaines n'est cependant pas connu. L'estimation des taux de non-paternité pose en effet des problèmes éthiques et ne peut être envisagé dans la plupart des cas. On pourrait cependant tester nos prédictions en comparant des sociétés matrilineaires à des sociétés patrilineaires, différant pour leur niveau général de certitude de paternité (Flinn 1981; Gaulin & Schlegel 1980).

Une autre prédiction est que l'importance du biais de ressemblance au père augmente avec le coût de l'investissement paternel. On s'attend par exemple à ce qu'une signature paternelle évolue particulièrement lorsque leurs opportunités de reproduction sont grandes, ou s'il y a une intense compétition entre les enfants pour l'investissement, car l'investissement est plus coûteux dans ce cas. De façon intéressante, les hommes qui estiment avoir beaucoup d'opportunités futures sont plus attentifs à la ressemblance des enfants (Apicella & Marlowe 2007), ce qui soutient l'idée qu'une signature paternelle serait particulièrement favorisée lorsque le coût pour le père de se tromper est important.



**Figure 16.** Ressemblance au père et à la mère pour des enfants âgés de 2 à 6 ans au Sénégal (Valeurs observées). A. Garçons ( $N = 42$ ). B. Filles ( $N = 60$ ). Les garçons ressemblent plus à leurs pères et les filles plus à leurs mères. La ligne hachurée représente le taux attendu par le hasard.

	<i>Estimate</i>	<i>Std</i>	<i>Std. Error</i>	<i>z value</i>	<i>Pr(&gt; z )</i>
(Intercept)	0.02129		0.13126	0.1622	0.87116
Test <sup>M</sup>	-0.39528		0.13347	-2.9616	0.00306 **
Classe d'âge <sup>D</sup>	-0.14471		0.09370	-1.5443	0.12252
Sexe du juge <sup>2</sup>	0.21498		0.12473	-1.7236	0.08478
Sexe de l'enfant <sup>2</sup>	-0.04507		0.14971	-0.3010	0.76338
Sexe du juge <sup>2</sup> : Sexe de l'enfant <sup>2</sup>	-0.09274		0.14234	-0.6516	0.51468
Test <sup>M</sup> : Sexe du juge <sup>2</sup>	0.36572		0.13813	2.6476	0.00811 **
Test <sup>M</sup> : Sexe de l'enfant <sup>2</sup>	0.39085		0.12805	3.0522	0.00227 **

**Table 4.** Modèle linéaire généralisé mixte pour la ressemblance des enfants à leurs deux parents (identité des juges et des enfants comme effets aléatoires croisés). <sup>M</sup> correspond à la déviation dû à l'effet de la seconde modalité de la variable test (mère) par rapport à la première (père). <sup>2</sup> correspond à la déviation dû à l'effet de la seconde modalité de la variable sexe (fille/femme) par rapport à la première (garçon/homme). «:» correspond à l'effet d'une interaction.

## *IIB. Les données : ressemblance biaisée et investissement (Article 4)*

D'après les études précédentes, les nouveau-nés ressemblent plus à leurs mères (McLain *et al.* 2000). A 1 an, ils ressemblent soit plus à leurs pères (Christenfeld & Hill 1995), soit plus à leurs mères (Bressan & Grassi 2004), soit autant aux deux (Brédart & French 1999). Pour des enfants plus âgés, une ressemblance préférentielle à l'un ou à l'autre des deux parents n'est pas observée (Brédart & French 1999; Nesse *et al.* 1990). Le niveau de ressemblance biaisée semble donc varier avec l'âge de l'enfant, bien que ces résultats soient peu clairs, notamment du fait des méthodes et photographies utilisées, souvent différentes et biaisées (Table 3). Dans cette étude, nous avons quantifié la ressemblance des enfants à chacun de leur parents pour des enfants d'âges différents, allant de la naissance à 6 ans pour une population française, et de 2 à 7 ans pour une population sénégalaise (voir Chapitre I pour la méthode utilisée, voir Article 4). D'après les résultats obtenus en France pour des enfants âgés de 0 à 6 ans, le biais de ressemblance au père, par rapport à la mère, dépend de l'âge et du sexe. A la naissance, filles et garçons ressemblent plus à leurs mères. Entre 2 et 6 ans, on observe un biais sexe spécifique pour la ressemblance aux parents : Pendant cette période, les petits garçons ressemblent plus à leurs pères et les petites filles à leurs mères (Figure 8 en France (Article 1) et Figure 16 et Table 4 au Sénégal).

Que ce soit au Sénégal ou en France, le biais de ressemblance au père (ressemblance au père – ressemblance à la mère) n'est pas associé au niveau d'investissement paternel au Sénégal :  $F_{1,17} = 0.27$ ,  $P = 0.60$  ; ni au niveau de proximité affective ressentie par le père en France,  $P_{MCMC} = 0.28$ ). Ce n'est pas le biais de ressemblance au père, mais le niveau de ressemblance au père, indépendamment du niveau de ressemblance à la mère, qui est positivement associé à un investissement paternel pour ces deux populations (voir Chapitre 2). Ainsi, l'hypothèse la plus plausible pour expliquer le biais de ressemblance des garçons à leur père et des filles à leurs mères pourrait être liée au dimorphisme sexuel. Un visage masculin est plus caractéristique, avec des traits accentués (menton ou nez proéminent, mâchoire carrée) qu'un visage féminin. Ainsi, les visages d'enfants nouveau-nés et de filles seraient plus proches morphologiquement de visages de femmes que de visages d'hommes.

En conclusion, il semble que les prédictions du modèle ne soient pas vérifiées. Tout d'abord la ressemblance biaisée vers le père n'est pas observée dans tous les cas et on observe, au moins à la naissance, une ressemblance biaisée vers la mère, ce qui n'était pas prévu par le modèle. Certaines hypothèses de notre approche théorique doivent donc être remises en question.

## *IIC. Pertinence du modèle génétique*

### *IIC1) Remise en question des paramètres*

Pour expliquer qu'une signature paternelle n'a manifestement pas été favorisée, une première possibilité est que certaines de nos hypothèses sont incorrectes.



Notamment, on ne sait pas si (1) la probabilité de ressembler à son père plus qu'à sa mère est variable entre les individus, ni si (2) l'expression d'un biais de ressemblance se transmet entre les générations. Les hypothèses de variabilité et d'héritabilité d'un trait sont pourtant essentielles pour que ce trait puisse évoluer par sélection naturelle. Des études comparant le niveau de ressemblance biaisée vers le père entre jumeaux monozygotes et dizygotes permettrait de quantifier l'héritabilité génétique de ce trait.

De plus, certains paramètres n'ont pas été pris en compte. L'empreinte génomique, conduisant le plus souvent à une expression mono-allélique des gènes, expose l'individu à une plus grande probabilité d'expression d'allèles délétères. L'importance de ce coût expliquerait pourquoi peu de gènes, relativement au génome entier, ont évolué par empreinte génomique chez les mammifères (Spencer 1997). Ce coût n'a pas été pris en compte dans ce modèle, et pourrait limiter l'évolution d'une stratégie de ressemblance via empreinte génomique.

On peut aussi penser que l'utilisation additionnelle d'indices indirects par le père comme la perception de la fidélité du partenaire (Apicella & Marlowe 2004), diminue la force de la sélection pour l'évolution d'un indice de paternité direct, via le phénotype de l'enfant.

Enfin, il est possible que le taux de non-paternité soit trop variable dans le temps, ne permettant pas la sélection d'un indice de paternité. En effet, si le taux de non-paternité évolue plus rapidement que les traits génétiques, alors l'évolution d'une stratégie de ressemblance paternelle pourrait être absente ou différente. Dans le modèle, le taux de non-paternité est un paramètre, que l'on fixe, et qui n'évolue pas en fonction du niveau d'investissement paternel.

### *IIC2) Remise en question du mécanisme*

Nous avons supposé que le mécanisme à l'origine de cette signature était une surexpression des allèles paternels conjointement à une sous-expression des allèles maternels. Or, la ressemblance au père et la ressemblance à la mère sont positivement corrélées dans les données. Ceci suggère que le mécanisme d'empreinte génomique, supposant une relation inverse linéaire entre la contribution de chaque parent, n'est pas forcément approprié. On pourrait alors imaginer un mécanisme où le niveau d'expression de la ressemblance au père varie indépendamment du niveau d'expression de la ressemblance à la mère. Cependant, lorsque l'expression des traits paternels n'est pas compensée par celle des traits maternels, et *vice versa*, on observe des effets délétères de la modification de dosage qui en résulte, comme les syndromes de Angelman et de Prader-Willi. Toutefois, si une compensation des allèles maternels et paternels semble plus probable, on pourrait envisager que la relation entre le niveau de ressemblance au père et à la mère ne soit pas linéaire mais plutôt multidimensionnelle. Il reste toutefois à identifier les mécanismes moléculaires responsables de ces dimensions multiples, afin de pouvoir les considérer formellement.



Une corrélation positive entre la ressemblance au père et à la mère pourrait en outre être expliquée par de l'homogamie pour le phénotype du visage, ce qui n'a pas été pris en compte dans le modèle et pourrait en modifier les prédictions. L'homogamie pour le visage pourrait être l'expression d'une stratégie chez la mère pour maintenir une confusion de paternité. En effet, dans ce cas, un enfant qui ressemble à sa mère ressemble aussi à son père social, par corrélation, même si le père social n'est pas le père génétique. Certaines études suggèrent qu'une ressemblance des visages produites artificiellement n'augmente pas l'attractivité pour les relations à court terme, et diminue même l'attractivité pour les relations à long terme (DeBruine 2004a). La fréquence de l'homogamie pour le visage n'est à ce jour pas étudiée en situation naturelle, mais une étude récente menée dans notre équipe suggère qu'il existe une homogamie pour l'attractivité du visage. Une homogamie pour les traits du visage est une possibilité intéressante pour expliquer les données.

### **III. Conclusion**

D'après nos résultats, le biais de ressemblance observé chez les enfants n'est sans doute pas l'expression d'une stratégie adaptative, puisqu'il ne semble pas lié au niveau d'investissement parental, et serait ainsi expliqué indirectement, par la proximité morphologique des visages en fonction du sexe du parent et de l'enfant. De plus, on n'observe pas de relation inverse linéaire entre le niveau de ressemblance au père et le niveau de ressemblance à la mère. L'ensemble des données, pour plusieurs populations différentes, suggère que le phénomène d'empreinte génomique, tel qu'il a été modélisé, n'a pas été sélectionné en réponse à l'incertitude de paternité. Dans le futur, de nouvelles données sur les bases moléculaires et sur les mécanismes biochimiques de l'empreinte génomique permettront de faire des hypothèses plus réalistes pour le choix du modèle génétique. Toutefois, avant d'aller plus loin dans l'approche théorique, une première piste sera de quantifier l'héritabilité du biais de ressemblance au père. En d'autres termes, est-ce que, si je ressemble plus à mon père qu'à ma mère, mes enfants vont à leur tour plus ressembler, en moyenne, à leur père qu'à leur mère?



## Chapitre IV : Régulation hormonale de l'investissement paternel : le rôle de la testostérone

---

### I. La testostérone, quel lien avec l'investissement paternel ?

#### IA1) *Encore une histoire de compromis...*

Chez les espèces où on observe un soin paternel, la variation du niveau de testostérone chez les mâles reflète une allocation différentielle entre l'investissement dans l'accès aux partenaires et l'investissement parental (Wingfeld *et al.* 1990). On observe une corrélation positive entre la production moyenne de testostérone d'un individu et sa propension à entrer en compétition avec d'autres mâles, et une corrélation négative de ce niveau de production avec le niveau de ressources investi dans le soin aux enfants. Ce compromis varie entre les individus d'une même population suivant leur stratégie de reproduction, mais aussi au sein des individus, au cours de leur vie. Par exemple, chez de nombreuses espèces, le fait de devenir père est associée à une diminution du taux d'androgènes (chez certains poissons: Knapp *et al.* 1999; Maestripieri 1999; oiseaux: McGlothlin *et al.* 2007; Nunes *et al.* 2000; mammifères Wynne-Edwards & Reburn 2000; et primates Ziegler ). Ce « syndrome » hormonal est en revanche absent chez les espèces où seule la mère prodigue des soins (Reburn & Wynne-Edwards 1999). Chez les espèces biparentales, il semble donc que la mise en route et l'expression de l'investissement paternel soit associée à une régulation physiologique, notamment via la régulation du taux de testostérone.

#### IA2) *Chez l'Homme : les sociétés monogames*

Chez l'Homme, les symptômes de « couvade » (symptômes physiques et psychosomatiques chez les hommes lors de la naissance de leurs enfants), présents dans tous les types de sociétés, sont associés à des changements hormonaux (Elwood & Mason 1994). Par exemple, les pères exprimant les symptômes de couvade les plus importants sont aussi ceux qui ont la plus importante diminution du taux de testostérone à la naissance de l'enfant (Storey 2000). Certains auteurs font l'hypothèse que cette réduction permet d'augmenter le niveau « de réceptivité » à l'enfant (Storey 2000). De même, la formation d'un couple ou l'accès à la paternité sont associés à des changements hormonaux. Par exemple, aux Etats-Unis, les hommes en couple (mariés ou non) produisent moins de testostérone que ceux qui sont célibataires (Burnham *et al.* 2003; Gray 2002; Gray *et al.* 2004; van Anders & Watson 2007). D'après plusieurs études en populations urbaines, l'accès à la paternité est associée à une diminution du taux de testostérone (Berg & Wynne-Edwards 2001; en Jamaïque Gray *et al.* 2007b; en Chine Gray *et al.* 2006; au Canada Storey 2000).

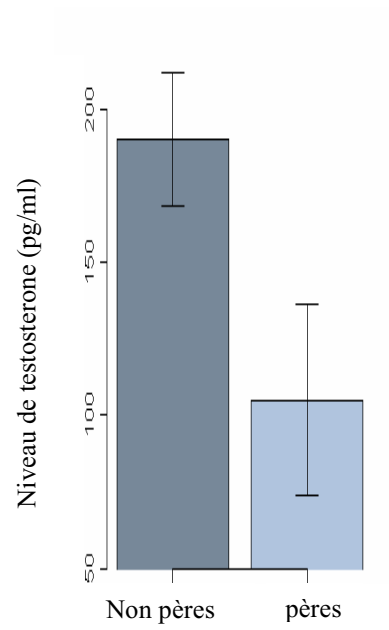


Le taux de testostérone semble aussi refléter la variabilité interindividuelle pour le compromis entre l'investissement dans les partenaires sexuels et l'investissement parental. Dans les sociétés occidentales, les hommes qui produisent une grande quantité de testostérone ont plus de partenaires sexuels (van Anders *et al.* 2007; van Anders & Watson 2007), et la probabilité qu'ils se marient est moins grande (Booth & Dabbs 1993). Parmi les hommes mariés, ceux qui produisent beaucoup de testostérone ont, en moyenne, plus de relations hors-couple et de conflits maritaux, ainsi qu'un risque plus important de divorcer (Booth & Dabbs 1993; Mazur & Booth 1998). A l'inverse, le niveau de testostérone chez les hommes est négativement corrélé au degré de soutien moral et financier qu'ils apportent à leur partenaire (investissement indirect) (Gray 2002), et les hommes produisant peu de testostérone expriment, en moyenne, plus de sentiments de sympathie en réponse à des cris d'enfants, qu'ils soient pères ou non. Ces études suggèrent que le niveau d'androgène chez les hommes prédit leur niveau de réponse paternelle (Fleming *et al.* 2002). On peut noter que le taux de production de testostérone est plus similaire entre jumeaux monozygotes qu'entre jumeaux dizygotes, et donc que la production de testostérone, et donc possiblement la régulation des stratégies de reproduction, est, en partie, héritable (Harris *et al.* 1998).

### IA3) Et les sociétés polygames ?

Les deux études conduites en sociétés non urbaines/non monogames ont en revanche obtenu des résultats mitigés. Tout d'abord, le lien entre l'accès à la paternité (estimé par la formation des couples) et le niveau de testostérone n'est pas clairement établi. Chez les Ariaal du Kenya, le taux basal de testostérone est moins important chez les hommes mariés que chez les célibataires (Gray *et al.* 2007a), mais cet effet n'est pas observé chez les Swahili, où la formation d'un couple n'est pas suivi par un déclin du taux de testostérone (Gray 2003). D'après les auteurs, ce résultat est dû au fait que les hommes non mariés de cet échantillon sont des cas particuliers : soit ils ont déjà été mariés, soit ils sont déjà pères.

Concernant le lien entre la variabilité interindividuelle des stratégies de reproduction et le niveau de testostérone, les résultats sont aussi ambigus : les hommes polygames (mariés à plusieurs femmes) produisent soit plus (chez les Swahili du Kenya Gray 2003) soit autant (chez les Ariaal du Kenya Gray *et al.* 2007a) de testostérone que les hommes monogames. Pour expliquer ces différences, les auteurs invoquent l'invalidité du statut marital comme indicateur de la stratégie de reproduction individuelle. En effet, l'accès à la polygamie augmente généralement avec l'âge et est associée à un nombre plus élevé d'enfants, deux facteurs qui influencent le taux de testostérone (Ellison *et al.* 2002; Gray *et al.* 2004).



**Figure 17.** Niveau de testostérone pour les pères et les non pères. Les pères produisent moins de testostérone que les non pères. Cet effet n'est dû ni au SES, ni au BMI, ni à l'âge du père.

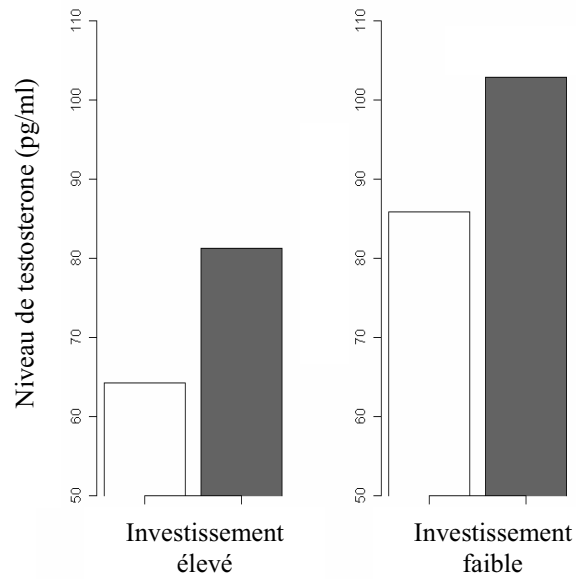
Le lien entre le niveau d'investissement du père et le taux de testostérone est donc mal compris en société polygame, notamment du fait des indices utilisés (l'investissement paternel n'a pas été mesuré) et de l'histoire individuelle des hommes échantillonnés. Les sociétés polygames représentent pourtant un système particulièrement intéressant du point de vue de l'histoire évolutive de l'Homme, puisqu'il a probablement été, et est actuellement le système de reproduction majoritaire au sein de sociétés humaines (environ 80% des sociétés actuellement: Marlowe 2000). L'étude de ces sociétés est donc essentielle pour comprendre l'évolution de l'investissement du père et des régulations hormonales qui lui sont associées.

L'objectif de cette étude était de déterminer si des variations hormonales de testostérone sont associées à des variations de l'investissement paternel dans une société polygame, où le niveau d'investissement paternel est important. Tout d'abord, nous avons évalué si l'accès à la paternité était associé à une diminution du taux de testostérone chez les hommes, en comparant des pères ( $N = 33$ ) et des non-pères ( $N = 28$ ). Parmi les pères, nous avons cherché à savoir si le taux de testostérone était lié à la stratégie de reproduction, en utilisant divers indicateurs de l'investissement dans l'accès aux partenaires sexuels (le niveau de conflit lié à la jalousie, le nombre de nuits passées par le père avec la mère au cours d'une semaine, le statut polygame/monogame), ainsi qu'un indicateur du niveau d'investissement parental du père (évalué par la mère). Pour le détail du prélèvement d'échantillons salivaires et le dosage de testostérone, voir Chapitre I.

## **II. L'accès à la paternité est-il associé à un changement hormonal en société polygame?**

Les pères produisent significativement moins de testostérone que les non pères ( $F_{1,62} = 5.61$ ,  $P = 0.02$ , Figure 17). Cet effet n'est pas dû à la structure d'âge de notre échantillon, puisque cet effet a été contrôlé (pour les détails sur l'effet de l'âge, voir Article 5). Le fait que la paternité soit associée à une diminution du niveau de testostérone chez les hommes est un nouveau résultat en société polygame, et rejoint ceux obtenus sur la formation des couples dans une autre société aux conditions socio-écologiques similaires (chez les Ariaal du Kenya: Gray *et al.* 2007a). Etant donné la structure de notre échantillon, on ne peut pas différencier l'effet de la formation d'un couple de celui de devenir père. Cependant, ces deux événements sont généralement concomitants dans ce type de société (sauf en cas de stérilité), et cette situation représente le contexte social le plus probable au cours de l'évolution de l'Homme.

De plus, la diminution du taux de testostérone associée à ces deux événements induit généralement une diminution de l'agressivité des hommes (Archer 2006), ce qui est cohérent dans le cadre de la mise en route et du maintien de l'investissement parental. L'association d'un faible niveau de testostérone et de l'accès à la paternité, via la formation de couples et la naissance des enfants, a précédemment été observée en société monogame (Gray *et al.* 2004; Gray *et al.* 2007b; Gray *et al.* 2006), ce qui suggère qu'une diminution du niveau de testostérone est un marqueur universel de l'accès à la paternité. Néanmoins, une étude longitudinale, mesurant les variations hormonales chez les hommes avant et après la naissance de leur premier enfant serait nécessaire pour confirmer ce résultat.



**Figure 18.** Niveau de testostérone et stratégie de reproduction (valeurs prédites pour des hommes de 35 ans). Les hommes monogames (barres blanches) produisent moins de testostérone que les hommes polygames (barres grises). De plus qu'ils soient monogames ou polygames, ceux qui investissent peu dans les soins parentaux produisent plus de T que ceux qui investissent beaucoup.

### **III. Testostérone et stratégie de reproduction**

L'investissement global du père (direct et indirect, voir (Geary 2000)), d'après la perception des mères, est associé à des variations du niveau de testostérone : un faible niveau de testostérone est notamment associé à un fort niveau d'investissement paternel. Ensuite, pour une catégorie d'investissement global donné et lorsque les hommes sont âgés de moins de ~ 40 ans, les hommes polygames produisent plus de testostérone que les hommes monogames (Figure 18). Ces effets ont été testés de manière concomitante (mis dans un même modèle statistique), et contrôlés pour un ensemble d'autres variables (voir Article 5) parmi lesquelles l'interaction de l'âge avec le statut marital. En effet, le niveau de testostérone diminue avec l'âge pour les hommes polygames mais pas pour les hommes monogames (Figure 18). La non prise en compte de cette interaction chez les Ariaal du Kenya, où le taux de testostérone diminue avec l'âge, permet d'expliquer pourquoi un lien entre le statut marital et le taux de testostérone n'a pas été observé dans cette population (Gray *et al.* 2007a).

Pourquoi les hommes de moins de 40 ans produisent-ils plus de testostérone lorsqu'ils sont polygames que lorsqu'ils sont monogames ? Une première possibilité est que le statut marital reflète le profil comportemental de ces hommes pour l'accès aux partenaires. Il n'est cependant pas exclu que l'augmentation du nombre de femmes soit aussi associé à une augmentation de la surveillance du partenaire, ce qui n'est probablement pas sans effet sur le niveau de production de testostérone (Archer 2006; Wingfeld *et al.* 1990).

### **IV. Conclusion**

En conclusion, les résultats de cette étude en société rurale polygame montrent que le profil comportemental des pères pour la stratégie de reproduction (et donc pour l'effort parental), ainsi que l'accès à la paternité sont associés à une variation du taux de testostérone, ce qui soutient l'hypothèse selon laquelle la mise en route et le maintien d'un investissement paternel est associé à un faible niveau de testostérone (Gray 2002). Nos résultats sont donc en accord avec le cadre théorique selon lequel le niveau de testostérone est un indicateur du compromis chez les hommes entre l'effort parental et l'effort dans l'accès aux partenaires.

De plus, nos résultats sont en accord avec ceux obtenus en populations monogames, ce qui suggère que la régulation hormonale de la stratégie de reproduction des hommes est un trait général des populations humaines. Néanmoins, le niveau d'investissement du père, et donc la stratégie de reproduction, varient suivant les populations humaines considérées (Geary 2000; Marlowe 2000), et d'autres études, notamment dans les sociétés où le niveau d'investissement paternel est faible, sont nécessaires pour confirmer la généralité d'une régulation hormonale de la stratégie de reproduction chez les hommes.

## **Encadré 2. Le point de vue darwinien sur Cendrillon**

Les portraits traditionnels des beaux-parents reflètent souvent des comportements injustes, cruels et négligents. De mauvaises relations entre enfants et beaux-parents ont fait l'objet de contes transmis dans la plupart des cultures. C'est ainsi que les sociétés occidentales ont vu naître le conte de Cendrillon. Les chercheurs se sont demandés si cette tradition interculturelle était basée sur des faits réels. D'après les psychologues évolutionnistes Martin Daly et Margo Wilson (1998), l'ubiquité interculturelle des variantes de Cendrillon est à elle seule révélatrice. Dans le cas des beaux-parents, la parenté génétique est virtuellement nulle. La théorie Darwinienne prédit que la psychologie parentale a évolué de manière à éviter d'investir sur des enfants non apparentés (Buss 1999, Daly and Wilson 1998).

Les études sur la maltraitance infantile montrent que la présence d'un beau-parent est un risque épidémiologique concernant les abus sexuels et les infanticides sur les beaux-enfants. Parmi les Tikopia d'Océanie, et les Yanomamö du Venezuela, les hommes qui se marient avec des femmes ayant des enfants posent comme condition du mariage que ces derniers soient tués (Buss 1999). Une étude sur un échantillon d'enfants battus à mort (Canada, Grande Bretagne, Etats-Unis) a montré que la probabilité de commettre ce type d'agression était 150 fois plus forte pour les beaux-pères que pour les pères (Daly 1994, Daly and Wilson 1988). Ces résultats ont été contrôlés pour le statut socio-économique et la taille de la famille. D'autres études ont réalisé des observations du comportement (e.g. Flinn 1988b, Marlowe 1999a, Marlowe 1999b), ou des mesures du stress chronique (Flinn et al. 1996). Les observations de Flinn (1988b) à la Trinidad ont montré que les hommes fournissaient moins de soins aux beaux-enfants qu'à leurs enfants génétiques, et que cette discrimination était atténuée en présence de la mère. Marlowe (1999b) a réalisé les mêmes observations sur les Hadza en Tanzanie. Des résultats similaires ont été obtenus en population industrielle, et les beaux-enfants reçoivent en moyenne moins de soins que les enfants génétiques (Anderson et al. 1999, Anderson, Kaplan, and Lancaster 1999, Case 2000, Flinn 1988b, Lancaster and Kaplan 2000, Marlowe 1999b, Zvoch 1999).

Bien que les beaux-parents aient tendance à s'occuper des enfants avec moins d'attention que les parents génétiques et qu'ils sont plus à même de les maltraiter, la plupart des beaux-parents tolèrent et investissent même parfois beaucoup de ressources pour promouvoir le bien-être de l'enfant. La question alors soulevée par la théorie Darwinienne concerne la raison pour laquelle ces beaux-parents investissent de façon coûteuse dans les petits de leurs prédécesseurs, sans bénéfice direct pour leur fitness. Ce comportement peut soit être un sous-produit mal-adapté de la sélection pour la psychologie parentale, soit une stratégie adaptée pour l'accès au partenaire (Rohwer, Herron, and Daly 1999). L'hypothèse dans ce cadre est que cet investissement représente un bénéfice indirect dans le contexte social humain, en permettant l'accès au partenaire pour une reproduction future (Anderson, Kaplan, and Lancaster 1999, Marlowe 1999a). Un tel comportement est observé chez plusieurs espèces animales, comme certains oiseaux de la famille des Icteridae (Gori 1996, Rohwer, Herron, and Daly 1999). De récentes analyses montrent que l'investissement parental du beau-parent est en réalité un investissement dans le partenaire sexuel (Daly and Wilson 1998, Lancaster and Kaplan 2000). Si tel est le cas, la question de « l'altruisme des beaux-parents » est résolue.

## Chapitre V : L'absence du père: Quelles conséquences pour le développement des enfants

---

La famille humaine présente certaines caractéristiques qui, prises dans leur ensemble, sont uniques dans le monde animal, y compris chez les primates (Geary 2000; Geary & Flinn 2001). On observe en particulier une longue période de développement de l'enfant (relativement aux autres primates et mammifères de même taille), très dépendante des soins parentaux, et un niveau élevé d'investissement paternel (présent chez seulement 3 à 5% des espèces de mammifères Clutton-Brock 1991). D'après la théorie de l'évolution, ces traits familiaux, permettant notamment l'acquisition de compétences cognitives et sociales élaborées, ont été favorisés car ils maximisaient la valeur sélective des individus dans l'environnement social qui a caractérisé l'espèce humaine au cours de son histoire (Alexander & Noonan 1979, 1990). On peut alors penser que si ces traits sont modifiés, par exemple si l'investissement paternel est diminué, des changements dans le développement de l'enfant seront observés. Dans les sociétés occidentales, l'absence du père et/ou un fort niveau de conflit marital sont associés à une puberté et à une activité sexuelle précoces, à une probabilité de grossesse élevée pendant l'adolescence, et à une instabilité du mariage à l'âge adulte (Ellis 2004; Ellis 1999; Ellis 2003; Kim & Smith 1998b; Kim & Smith 1999; Maestripieri *et al.* 2004; Surbey 1990).

Ces études ne sont pourtant pas contrôlées pour la présence d'un beau-père, alors que le remariage est un phénomène fréquent dans tous les types de sociétés (Hewlett 1991; Marlowe 1999b), ce qui n'est potentiellement pas sans conséquences sur le niveau d'investissement reçu. En effet, de nombreuses études ont montré que les enfants élevés avec des beaux-parents reçoivent en moyenne moins d'investissement parental que les enfants élevés par leurs deux parents génétiques, pour diverses mesures d'investissement, dans tous les types de sociétés (Encadré 2). Par rapport à l'absence du père *per se*, la présence d'un beau-père pourrait être associée à deux types de réponse : soit elle implique une réduction supplémentaire du niveau d'investissement reçu par les enfants par un détournement de l'investissement maternel, soit, puisque les beaux-parents investissent quand même des ressources (voir Encadré 2 pour une explication évolutive), la présence d'un beau-père permet une compensation partielle de la perte d'investissement paternel. L'importance relative de l'absence du père et de la présence d'un beau-père est relativement peu documentée et certains résultats contradictoires ont été obtenus, notamment pour l'effet de la présence d'un beau-père sur l'âge de la puberté chez les filles. On peut de plus noter que les effets sur les garçons sont globalement peu connus (voir Table 5). Le premier objectif de cette étude a donc été d'évaluer les variations associées à ces deux situations familiales pour différents traits physiologiques et comportementaux.

	<b>Father absence (1) vs. Stepfather presence (2)</b>			
	Reference	N	Country	Results
<b>Age of puberty</b>	Bogaert (2005)	1,921 women 1,511 men	US	(1) at age 14: associated to early puberty in both men and women (2) no effect
	Quinlan (2003)	10,847 women	US	(1) before 5 years: associated to earlier puberty (2) not associated with age at menarche
	Ellis & Garber (2000 )	87 girls	US	(1) associated to earlier menarche (2) best account for earlier maturation than (1)
<b>Age at first sexual intercourse</b>	Quinlan (2003)	10,847 women	US	(1) before 5 years: associated to earlier first sexual intercourse (2) associated to earlier first sexual intercourse
<b>Teenage pregnancy</b>	Quinlan (2003)	10,847 women	US	(1) associated to earlier first pregnancy (2) associated to earlier first pregnancy
<b>Number of sexual partners</b>	Quinlan (2003)	10,847 women	US	(1) in adolescence: associated to higher number of sexual partners (2) no effect
<b>Social behaviour</b>	Pfiffner <i>et al.</i> (2001)	161 children and parents	US	(1) associated to antisocial behaviour (2) no effect

**Table 5.** Etudes de l'effet de l'absence du père et de la présence d'un beau-père sur différents traits du développement.

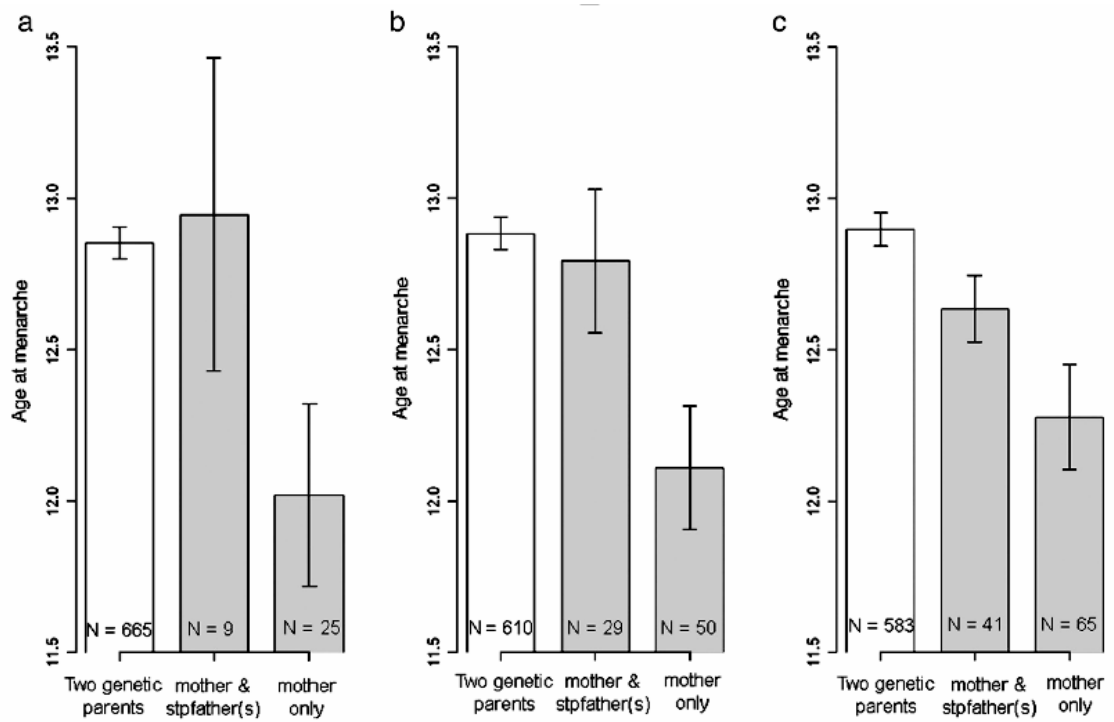
Ces « réponses » du développement sont potentiellement de différentes natures : elles peuvent être l'expression de coûts pour les enfants, c'est-à-dire une diminution de leur valeur sélective, où l'expression d'une plasticité adaptative. Dans ce dernier cas, c'est l'aptitude du développement à varier en fonction de l'environnement qui aura été favorisé au cours de l'histoire évolutive. Le deuxième objectif de cette étude était donc de comprendre de quelle « nature » étaient ces changements, en évaluant le lien entre l'absence du père durant l'enfance et le succès reproducteur (nombre d'enfants et de petits enfants) à l'âge adulte.

### **I. Absence du père *per se* et présence d'un beau père**

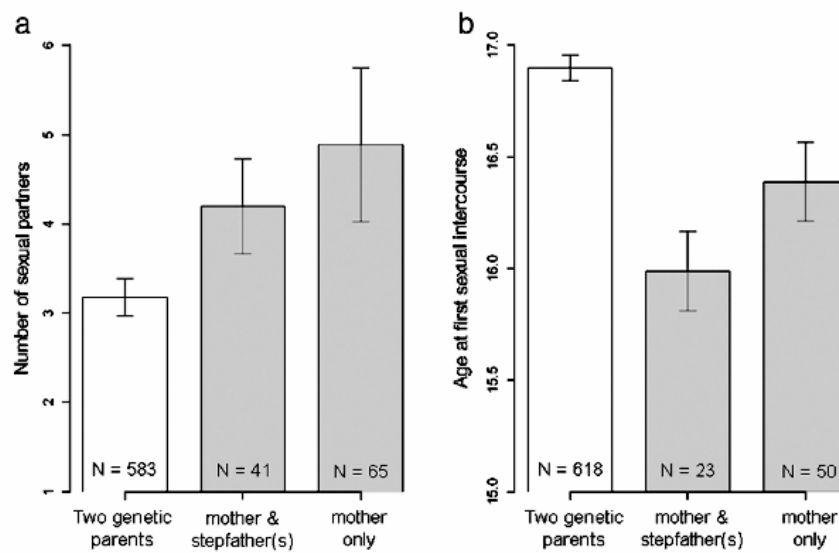
Un premier échantillon de 978 étudiants français a été constitué (708 filles (âge  $\pm$  sd = 20.9  $\pm$  1.8) et 270 garçons (âge  $\pm$  sd = 22.2  $\pm$  2.0)). Le taux de séparation des parents était de 24.5%, et parmi les enfants dont les parents étaient séparés, la prévalence de la présence d'un beau parent était de 80.8%. Par le biais de questionnaires distribués dans les amphithéâtres à la fin des cours, nous avons recueilli des données pour des traits liés à la morphologie (taille, poids, à la reproduction (âge des premières menstruations, âge du premier rapport sexuel, nombre de partenaires sexuels), au comportement social (inventaire d'estime de soi) et à la réussite scolaire (note au bac). Pour chaque trait, nous avons ensuite testé l'effet de la structure familiale (deux parents génétiques, mère seule, mère et beau-père) pour différentes périodes du développement de l'enfant (0-5 ans, 5-10 ans, 10-15 ans). Nous avons utilisé des statistiques multivariées permettant de contrôler pour des variables potentiellement confondantes, comme l'âge, le sexe, le statut social des parents, le nombre d'enfants dans la famille, et le rang de naissance.

#### ***IA. Pour les traits liés au développement physique***

L'absence du père ou la présence d'un beau-père n'impliquent pas de variations significatives de taille et d'indice de masse corporelle pour les jeunes adultes de notre échantillon tout comme les variations de l'investissement paternel dans notre étude en France (voir Article 1), alors qu'une corrélation positive est observée entre le niveau d'investissement paternel et la condition physique de jeunes enfants dans une société traditionnelle (voir Article 2). En société occidentale, il est vraisemblable que le niveau de ressources alimentaires disponibles soit plus important, et qu'une faible quantité d'investissement parental soit suffisante pour un développement physique normal. De plus, en France, les femmes sont globalement indépendantes économiquement, et un plus grand contrôle des ressources par les mères pourrait aussi expliquer que la taille et le BMI soient indépendants de l'investissement du père.



**Figure 19.** Age des règles en fonction de la structure familiale, A : entre 0 et 5 ans, B : entre 5 & 10 ans, C : entre 10 & 15 ans.



**Figure 20.** Nombre de partenaires sexuels (A) et Age du premier rapport sexuel (B) en fonction de la structure familiale entre 10 & 15 ans.

## ***IB. Pour les traits physiologiques et comportementaux liés à la reproduction (Article 6)***

### *IB1) Absence du père*

Les effets dépendent de la période où les changements familiaux interviennent. Par exemple, l'âge des premières menstruations est réduit de 1 an lorsque la séparation a lieu durant les 5 premières années de la vie de l'enfant (Figure 19), ce qui confirme de précédentes études (voir Matchock & Susman 2006; Quinlan 2003). Une deuxième période sensible pour les traits liés à la reproduction correspond au début de l'adolescence (10-15 ans) : durant cette période, l'absence du père est associée à une avancée de l'âge du premier rapport sexuel (- 6 mois) et à une augmentation du nombre de partenaires sexuels pour les deux sexes (Fig 20 A & B). Ces effets sont aussi décrits dans d'autres pays occidentaux (Kim & Smith 1998a; Kim & Smith 1999; Quinlan 2003).

### *IB2) Présence d'un beau-père*

La présence d'un beau-père prédit des changements dans le développement des enfants, lorsque cette modification familiale a lieu au cours de l'adolescence (entre 10 et 15 ans) : par rapport à une situation où la mère est seule pour élever ses enfants, l'âge de premières menstruations est avancé (3.6 mois plus tôt, Figure 19), ainsi que l'âge du premier rapport sexuel (- 0.5 ans, Figure 20 B) pour les deux sexes. Le nombre de partenaires sexuels en présence d'un beau-père n'est en revanche pas significativement différent que dans la situation où la mère est seule pour élever les enfants.

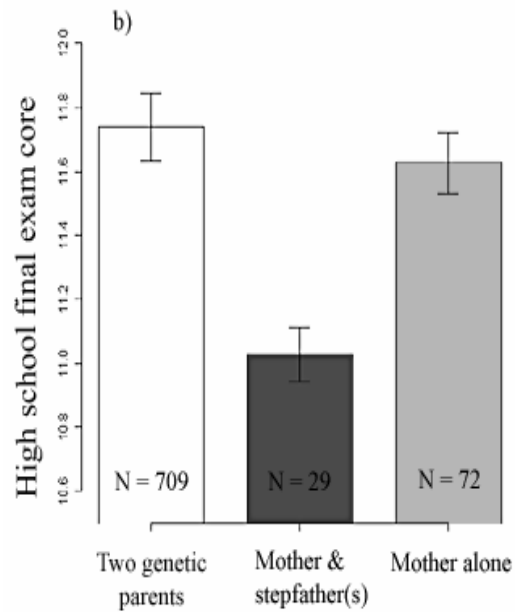
## ***IC. Pour les traits liés au développement social***

### *IC1) Absence du père*

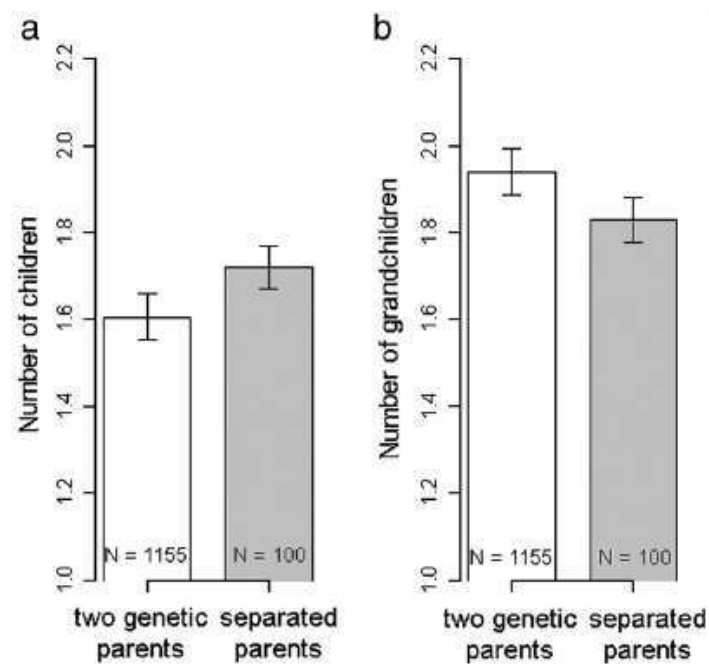
Nous n'avons pas mis en évidence de lien entre l'absence du père et le score obtenu à l'inventaire d'estime de soi. On peut noter que ce score dépend largement des interactions familiales qui ont eu lieu entre 0 et 2 ans (Coopersmith 1984). Ainsi, pour ce trait, les différences entre les individus dont l'investissement parental a été modifié après l'âge de 2 ans ne sont pas détectables. D'autre part, la note moyenne obtenue au bac par les individus élevés, entre 15 et 20 ans, soit par leurs deux parents génétiques soit par leur mère seule, n'est pas significativement différente. En conclusion, l'absence du père *per se* n'est pas corrélée à une modification des traits sociaux considérés.

### *IC2) Présence d'un beau-père*

Un lien entre la présence du beau-père et le score d'estime de soi n'a pas été observé. Par contre, lorsqu'un beau-père est présent, quel que soit le sexe de l'enfant, la note obtenue au bac est significativement inférieure (de 0,5 point en moyenne) par rapport aux autres structures familiales considérées (Figure 21). Il faut noter que les différences entre le fait d'être élevé avec un beau-père et d'être élevé par les deux parents génétiques ou la mère seule sont probablement atténuées dans cet échantillon constitué uniquement d'étudiants à l'université.



**Figure 21.** Note au bac en fonction de la structure familiale entre 10 & 15 ans.



**Figure 22.** Nombre d'enfants et de petits-enfants d'hommes et de femmes de la cohorte GAZEL en fonction de la séparation des parents. Les individus dont les parents se sont séparés au cours de l'enfance ont plus d'enfants et moins de petits-enfants que ceux dont les parents ne se sont pas séparés, bien que ces différences ne soient pas significatives.

## II.Séparation des parents et valeur reproductive (Article 6)

D'après un échantillon de 1255 adultes, âgés en moyenne de 60 ans, suivis dans le cadre d'un programme médical (GAZEL Goldberg *et al.* 2007), nous avons testé si le nombre d'enfants et de petits enfants étaient différents suivant la composition de la famille dans laquelle les individus avaient été élevés. La proportion d'individus ayant été élevés par leur mère et un beau-père est de 9.4%, les autres individus ayant été élevés par leurs deux parents génétiques. Quelle que soit la structure familiale, le nombre de descendants est en moyenne le même (Figure 22), et ce en contrôlant pour de nombreuses variables telles que le statut social, l'âge ou le sexe. On pourrait penser que les différences ont été gommées par la prise de contraceptifs chez ces individus. Cependant, dans l'échantillon total de GAZEL ( $N = 15,010$ ), la proportion de femmes ayant déjà pris la pilule au moins une fois dans leur vie est relativement faible ( $< 20\%$ ).

## III.Vers une explication...

En résumé, nos résultats montrent que lorsque le père est absent du foyer depuis un âge jeune (0-5 ans), l'âge des premières menstruations des filles est avancé. Ensuite, l'absence du père lors de l'adolescence (10-15 ans) est liée à une avancée de l'âge du premier rapport sexuel et à une augmentation du nombre de partenaires sexuels pour les enfants des deux sexes. Durant cette même période, la présence d'un beau-père est associée à une avancée supplémentaire de l'âge de premières menstruations pour les filles, à une avancée de l'âge du premier rapport sexuel et à une diminution de la note au bac pour les deux sexes. La note au bac est ici considérée comme un indice des compétences académiques, ces compétences permettent notamment l'acquisition d'un statut socio-économique, lequel n'est pas indépendant de l'accès à la reproduction, y compris en sociétés occidentales (Fieder & Huber 2007; Fieder *et al.* 2005; Pérusse 1993) et de l'espérance de vie (Wilkinson 2000). Cependant, ces changements ne semblent pas être associés à des modifications de la valeur sélective, car le nombre de petits-enfants n'est pas différent entre les individus dont les parents se sont séparés et les autres. Si ces changements impliquent effectivement des coûts, cela implique qu'ils sont compensés, par exemple via l'obtention d'investissement parental additif auprès de la mère ou d'autres apparentés. Ces changements peuvent aussi être l'expression d'une réponse du développement à une modification de l'environnement familial, ou enfin l'expression d'un phénotype hérité du père. Ces différentes hypothèses sont discutées suivant le type de trait étudié.

### III.A. *Variations des traits liés à la reproduction*

#### III.A1) *Une réponse adaptative du développement au changement familial?*

Certains auteurs (Belsky *et al.* 1991; Draper & Harpending 1982; Kanazawa 2001) ont fait l'hypothèse que l'expérience précoce permet d'évaluer certains composants de l'environnement futur (degré de conflit, d'investissement paternel, de ressources, de polygynie, etc..) et que ces informations sont utilisées lors du développement pour ajuster la stratégie de reproduction à l'âge adulte.



Notamment, lorsque le niveau d'investissement paternel est faible au cours du développement, cela indique d'après ces auteurs un environnement futur où l'investissement paternel sera peu important, et où la meilleure stratégie est de maximiser le nombre d'enfants, plutôt que leur survie. Ces stratégies de reproduction peuvent être ajustées *via* la modification de traits du développement, comme l'âge des règles ou l'âge de première reproduction, ou le nombre de partenaires sexuels. Certaines études montrent que plusieurs stratégies peuvent coexister dans une population, en fonction des ressources disponibles (statut socio-économique), et qu'un faible niveau de ressources est associé à un allongement de la période reproductive et donc à une augmentation du nombre d'enfants, au détriment de leur survie (Gillepsie *et al.* 2008; Pettay *et al.* 2007). Par rapport aux individus ayant été élevés par leurs deux parents génétiques, on aurait alors pu s'attendre à une augmentation du nombre d'enfants et à une diminution du nombre de petits-enfants pour les individus dont le père était absent lors de l'enfance. C'est une tendance que nous observons, bien qu'elle ne soit pas significative. Il est donc possible que les changements observés dans le développement de l'enfant lorsque le père est absent ne soient pas l'expression de coûts, mais reflètent plutôt une plasticité adaptative en réponse de l'environnement familial.

Cependant, l'absence du père est ici la conséquence de la séparation des parents, ce qui n'est potentiellement pas indépendante de la stratégie de reproduction du père. Or cette stratégie peut être en partie expliquée par des composants héréditaires. Si les changements observés chez les enfants pour les traits liés à la reproduction étaient une réponse à un environnement familial variable et non l'expression du phénotype du père, alors on s'attendrait à ce que les changements phénotypiques observés chez les enfants lorsque le père est absent soient comparables quelle que soit la cause de l'absence (i.e. décès ou séparation). Cependant, lorsque le père est décédé, l'âge de premières menstruations n'est pas avancé par rapport à une situation où les deux parents sont présents (Agid *et al.* 1999), alors qu'il l'est lorsque le père est absent suite à une séparation. Il est donc possible que les changements que nous observons pour les traits reproductifs des enfants soient en partie l'expression d'un phénotype hérité du père et non d'une réponse adaptative à un changement environnemental.

### IIIA2) *Un héritage du père ?*

Une étude relativement récente a montré qu'un variant de gène situé sur le chromosome X, codant pour un récepteur à la testostérone, était associé chez les hommes à une prédisposition à l'abandon de la famille et à un nombre important de partenaires sexuels, et chez les femmes à un âge de puberté avancé (Comings *et al.* 2002). Les auteurs proposent que ce gène est transmis des pères aux filles, ce qui expliquerait la relation entre l'absence du père et l'âge de la puberté. D'autres travaux ont au contraire montré que le polymorphisme de certains gènes codant pour les récepteurs à la testostérone, bien qu'associé à un âge de puberté avancé chez les filles, n'était pas associé au type de comportement paternel chez les hommes (Jorm *et al.* 2004). Quoiqu'il en soit, l'hypothèse d'une transmission de gènes liés au chromosome X pour la stratégie de reproduction se limite à la transmission père-fille, et n'explique pas les résultats observés chez les garçons. L'hypothèse d'une hérédité « généralisée » (incluant les corrélations génétiques et environnementales pour les individus d'une même famille, Rice & Borecki 2001) est néanmoins intéressante pour expliquer nos résultats. En effet, il n'est pas exclu que la stratégie



de reproduction soit aussi transmise de père en fils et de mère en fille. Ainsi, 40% de la variance dans l'âge de premières menstruations chez les filles sont expliqués par la variance de ce trait chez les mères (l'héritabilité de ce trait est de 0.4, voir Quinlan 2003), de même que pour l'âge du premier rapport sexuel (l'héritabilité varie de 0.15 à 0.72), ou le nombre de partenaires sexuels (de 0.28) (Quinlan 2003). L'héritabilité des traits liés à la reproduction explique donc en partie certains effets que nous observons.

### *IIIB. Variations des traits liés aux compétences sociales*

La présence du beau-père, mais pas l'absence du père, est associée à une diminution de la note au bac. De nombreux auteurs suggèrent que la présence d'un beau-père est associée à un détournement de l'investissement de la mère pour les enfants du beau-père (Flinn 1988b), ce qui implique un coût pour l'enfant. On peut noter que le nombre d'enfants du beau-père n'était pas connu, ce qui n'a pas permis de vérifier cette hypothèse. Cette hypothèse est néanmoins confortée par le fait que la présence d'un beau père est associée à une augmentation du niveau de conflit dans la famille au moment de l'adolescence (Wingfeld *et al.* 1990). Pourtant, comme la valeur reproductive ne varie pas entre les individus qui ont été élevés par leurs deux parents génétiques et ceux qui ont été élevés par leur mère et un beau-père pour une population d'adultes français (Article 6), les coûts potentiels associés à la présence d'un beau-père semblent être compensés. Une possibilité est que d'autres acteurs entrent en jeu, comme par exemple les grands-parents.

### **IV.L'investissement du père est-il un caractère neutre en société occidentale ?**

Puisque l'absence ou la présence du père n'induit pas de différences de valeur sélective à l'âge adulte dans la population étudiée (génération de français nés après 1940), le niveau d'investissement du père pour cette génération d'adultes français pourrait être un caractère neutre (i.e. dont l'évolution est indépendante de la sélection naturelle). On peut cependant noter que les adultes dont le père était absent pendant l'enfance ont tendance à avoir moins de petits-enfants que les autres, bien que cette tendance ne soit pas significative. De plus, dans notre échantillon d'adultes, le nombre d'individus dont les parents se sont séparés est relativement faible ( $N = 100$ ) limitant ainsi la puissance disponible pour détecter des effets potentiellement faibles. De façon plus importante, le fait que l'absence du père résulte d'une séparation des parents dans notre échantillon a très probablement introduit un biais pour interpréter la nature de ces changements, du fait de la non-indépendance du phénotype du père pour la stratégie de reproduction et de la séparation des parents. Ainsi d'autres études en populations postindustrielles sont nécessaires avant de conclure sur le caractère neutre ou adaptatif de l'investissement paternel en sociétés occidentales.



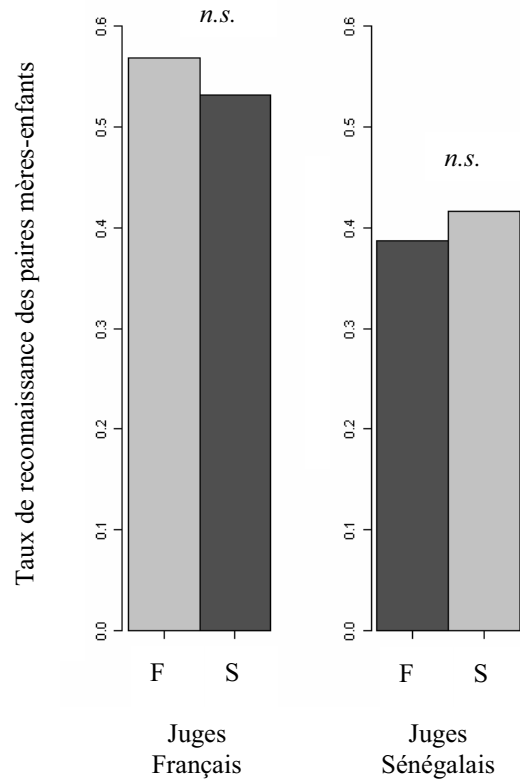
## Chapitre VI : Détection de l'apparentement par comparaison des visages

---

Chez l'Homme, un moyen de percevoir l'apparentement est la comparaison des visages. Par exemple, lorsqu'un visage est perçu comme similaire au sien, la confiance est en moyenne plus importante (DeBruine 2002; DeBruine 2005), de même que l'altruisme (DeBruine *et al.* 2008), et les décisions d'investissement paternel (Apicella & Marlowe 2004, Chapitre II; Platek *et al.* 2003; Volk & Quinsey 2002; Volk 2007). De plus, un visage perçu comme ressemblant au sien est jugé moins attractif sexuellement, ce qui est interprété comme un moyen d'éviter les accouplements consanguins (DeBruine 2004a; Little *et al.* 2008). Ces données suggèrent fortement que la ressemblance des visages est associée à des décisions pertinentes du point de vue de la sélection de parentèle. L'Homme est aussi capable de détecter des relations d'apparentement chez d'autres individus en comparant des photographies de visages, notamment des frères et sœurs (Dal Martello & Maloney 2006) et des paires parents/enfants (Article 4). Ce système est-il ancestral ou a-t-il évolué indépendamment dans chaque contexte socio-écologique ? Si ce système a évolué indépendamment dans chaque contexte, on peut s'attendre à ce que la capacité à reconnaître ses apparentés soit limitée à cet environnement, ou qu'elle soit plus importante pour cet environnement que pour un autre. Nous avons donc comparé la capacité de l'Homme à détecter des apparentés par comparaison des visages pour plusieurs contextes socio-écologiques et plus généralement pour d'autres espèces de primates.

### **I. Influence de l'origine géographique des photos de visages et des juges sur la détection des similarités entre apparentés (Article 7)**

Nous avons comparé les performances de « juges » de deux populations différentes (France et Sénégal) pour la détection de paires parent-enfant, en utilisant des visages de leur propre environnement et des visages d'un autre environnement. Cette expérience a été répliquée, en utilisant d'autres juges et d'autres échantillons de photos de familles. Pour un réplicat donné, tous les juges étaient confrontés aux mêmes échantillons. Quelle que soit leur population d'origine, les juges, en comparant des visages, détectent des paires parent-enfant plus qu'attendu par le hasard, quelle que soit l'origine des visages jugés (i.e. sénégalaise ou française), et pour deux réplicats. Ensuite, pour ces deux jeux et quelle que soit la nationalité du juge, la capacité à détecter des similarités faciales ne dépend pas de l'origine culturelle des visages (Figure 23). Le système permettant de reconnaître des apparentés par comparaison du visage ne semble donc pas avoir évolué indépendamment dans chaque contexte socio-écologique.

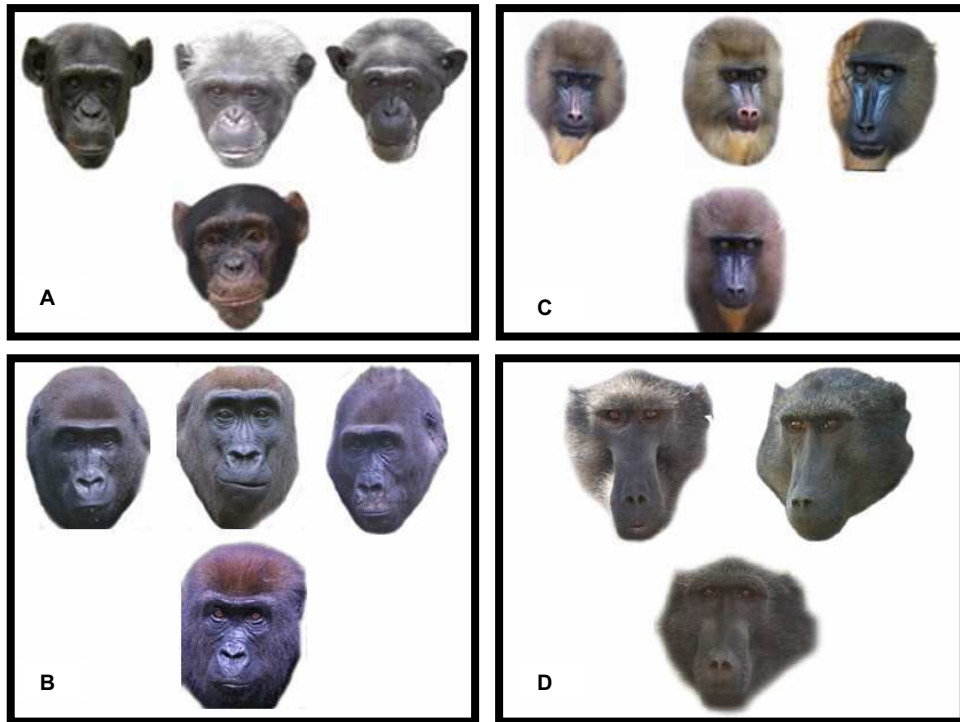


**Figure 23.** Taux de détection de paires mère-enfants par comparaison des visages, pour des familles (F: France, S : Sénégal) et des juges d'origines différentes.

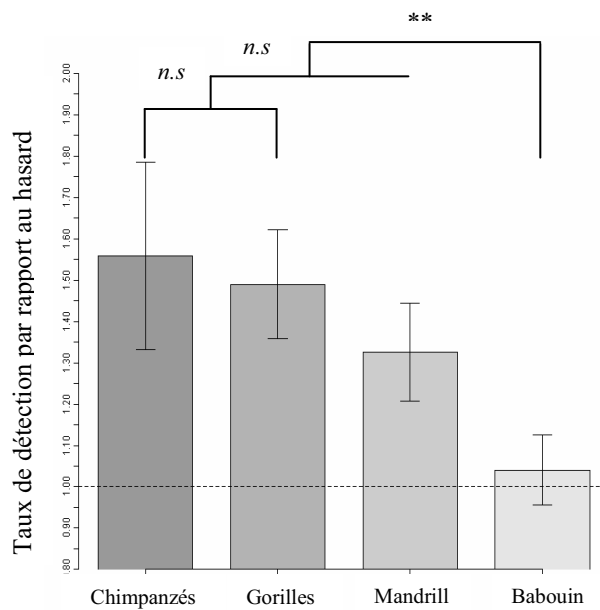
## **II. La détection d'individus apparentés par comparaison des visages s'étend-elle à des visages d'autres espèces de primates ? (Article 8)**

A ce jour, une seule étude a montré que les humains sont capables de détecter des paires mère-enfant chez le Chimpanzé en utilisant des photographies de visages (Vokey *et al.* 2004). Au cours de notre étude, nous avons étendu ce protocole à plusieurs espèces de primates qui varient dans leur degré de proximité phylogénétique avec l'Homme (2 espèces de grands singes : le chimpanzé commun et le gorille des plaines de l'ouest, et 2 espèces de cercopithécidés: le mandrill sphinx et le babouin chacma, Figure 24). Pour toutes les espèces, les paires considérées étaient apparentées en moyenne à 50% (Pour le détail des paires et des mesures d'apparentement, voir l'Article 8, et le Chapitre I pour la détection de la ressemblance). Au total, la capacité de juges humains pour détecter l'apparentement à partir de photographies de visages a été testée pour 9 paires de chimpanzés, 9 paires de gorilles, 10 paires de mandrills et 12 paires de babouins. Les juges humains détectent les relations d'apparentement *via* la ressemblance des visages chez les gorilles, les chimpanzés et les mandrills, mais pas chez les babouins (Figure 25). Ces différences ne sont pas dues au sexe ou à l'âge des juges, ni au sexe ou à l'âge des animaux testés, puisque ces effets ont été contrôlés dans les analyses. Ces résultats répliquent ceux obtenus par (Vokey *et al.* 2004) pour les chimpanzés, et suggèrent que le système de détection de l'apparentement via le visage s'étend à des visages d'autres primates, indépendamment de l'effet de l'habituation. On peut en effet exclure cet effet pour expliquer le taux de détection d'apparentés pour les mandrills, dont les visages sont relativement peu présents dans les médias, par rapport aux visages de gorilles et de chimpanzés.

Les juges ne sont pas capables de reconnaître des apparentés chez les babouins. Les visages de babouins sont peut-être moins attractifs pour des juges humains, influençant ainsi le temps d'inspection des visages, et donc la capacité de détection. Cependant, alors que les juges inspectent en moyenne deux fois plus longtemps les mandrills que les babouins, le temps passé à inspecter les visages n'est pas corrélé au succès de détection de l'apparentement. Il est aussi possible que le niveau de variation intra-spécifique des visages soit plus faible chez cette espèce, limitant ainsi la capacité à identifier un individu comme apparenté lorsque plusieurs choix sont présentés. Un autre élément possible vient de la méthode utilisée pour estimer les coefficients d'apparentement chez le babouin, par rapport aux autres espèces. Chez le babouin, l'apparentement est déduit de marqueurs génétiques, qui sont globalement moins précis que les estimations provenant des pedigrees (information utilisée pour les trois autres espèces étudiées). Il est donc possible que notre échantillon ait, par hasard, comporté des paires d'individus dont l'apparentement était plus faible que celui des paires des autres espèces, ce qui pourrait expliquer qu'il soit plus difficile de détecter des ressemblances pour cet échantillon de babouins. Il faudrait donc utiliser des paires d'individus dont le coefficient d'apparentement est connu par des pedigrees avant de conclure sur les résultats obtenus avec les visages de babouins.



**Figure 24.** Tests de détection de la ressemblance pour des visages d'espèces de primates. A. chimpanzés commun ; B. mandrills ; C. gorilles des plaines de l'Ouest ; D. babouins chacma.



**Figure 25.** Taux de détection de paires apparentées obtenus par des juges humains en comparant des visages pour 4 espèces de primates.

Si des juges humains sont capables de détecter des apparentés *via* le visage chez au moins trois autres espèces de primates, on peut se demander si cette capacité interspécifique est aussi performante que la capacité intra-spécifique. Les seules données qui puissent être comparées sont celles des juges français détectant des paires mère-enfant (Figure 23) et celle de juges français détectant des paires mère-enfant chez le gorille (Figure 25). En effet, pour les autres espèces, tous les individus sont présentés à l'âge adulte. La proportion de jugements corrects est, par rapport à celle attendue par le hasard, 1,6 fois supérieure pour les visages humains et 1,5 fois supérieur pour les visages de gorilles, ce qui suggère que le niveau de détection des apparentés *via* le visage par des juges humains est relativement aussi performant pour des visages de gorilles que pour des visages d'humains.

### III. Conclusion

Le système cognitif permettant de détecter des apparentés chez d'autres individus en comparant leurs visages est peu spécialisé à un type de visage particulier. Il est aussi très performant puisqu'il permet de détecter des apparentés chez d'autres espèces de primates. Ces résultats apportent donc des éléments en faveur de l'hypothèse selon laquelle ce système est un trait ancestral, commun à plusieurs espèces de primates. Pour affirmer cette hypothèse, il faudrait néanmoins avoir des données sur la capacité d'autres espèces à utiliser le visage pour détecter l'apparentement de conspécifiques. Il semble que cette capacité existe chez les chimpanzés, qui associent correctement des paires mère-fils en utilisant des photos de visage, bien que cette étude ait été largement discutée, du fait de biais associés aux photographies présentées (Parr & de Waal 1999).

La faible spécialisation de ce système à un type de visage particulier pose la question des indices utilisés, qui semblent donc être communs à tous les visages. Une piste possible pour répondre à cette question est la comparaison des systèmes permettant de comparer des visages et de les reconnaître. En effet, si la capacité à comparer des visages ne dépend pas du type de visage rencontré au cours du développement, ce n'est pas le cas de la capacité à reconnaître un visage. Pour de nombreuses populations étudiées, les individus reconnaissent mieux un visage de leur propre groupe ethnique que des visages d'autres groupes (voir pour revue Meissner & Brigham 2001), mais cet effet peut être inversé par habitude jusqu'au début de l'adolescence (Sangrigoli *et al.* 2005)

De nombreuses études suggèrent que l'effet de l'exposition à un type de visage particulier pour la reconnaissance des visages est dû au traitement cognitif des informations géométriques d'un visage, très dépendant de l'expérience (Meissner & Brigham 2001). Le traitement cognitif de la perception d'un visage est principalement basé sur deux types d'informations, les caractéristiques qualitatives (yeux, nez, etc.) et les relations géométriques entre elles. On peut donc penser que l'absence d'un effet de l'expérience pour la comparaison des visages résulte d'une utilisation réduite des relations quantitatives par rapport aux caractéristiques qualitatives. Il est possible que ces caractéristiques soient plus héréditaires que les relations spatiales, et/ou qu'elles soient moins influencées par l'environnement. Dans le futur, la connaissance des indices du visage utilisés pour détecter l'apparentement sera importante pour comprendre quels sont les traits du visage sur lesquels agit la sélection pour reconnaître ses apparentés.



## Conclusion générale

Il n'existait à ce jour aucune étude en conditions naturelles sur le lien entre le niveau de ressemblance phénotypique père – enfant et le niveau d'investissement du père. Nos recherches ont permis d'établir que ce lien, qui avait été suggéré par des études expérimentales, était réellement un des facteurs des variations de l'investissement paternel, dont l'importance pour le développement de l'enfant a été confirmée. D'autre part, les études sur les mécanismes hormonaux associés à la stratégie de reproduction des hommes n'avaient pas directement évalué le niveau d'investissement du père. Nos travaux ont permis de montrer que les variations interindividuelles du niveau d'investissement paternel étaient associées à une régulation du taux de testostérone. Enfin, notre approche interculturelle a permis d'améliorer la compréhension des facteurs socio-écologiques et hormonaux associés aux variations de l'investissement paternel dans une société polygame, et de mettre en évidence des facteurs caractéristiques à différents contextes culturels.

### *Régulation de l'investissement paternel : des traits communs entre les populations étudiées*

Quelle que soit la population étudiée (en France ou au Sénégal), le degré d'implication du père est dépendant du degré de ressemblance des visages des enfants. De plus, la détection des paires parent-enfant ne semble pas varier suivant l'origine géographique du juge ou des visages présentés. Il est possible que la détection de la paternité implique des mécanismes de reconnaissance spécifique à chaque population, mais nos données suggèrent néanmoins que la détection de la ressemblance des visages et l'ajustement du comportement en fonction de la ressemblance perçue est un trait commun aux deux populations étudiées. Un autre résultat nouveau de cette étude est que plusieurs phénotypes peuvent potentiellement être utilisés pour évaluer la paternité (le visage et l'odeur). Le lien que nous avons mis en évidence entre ressemblance des odeurs et investissement du père au Sénégal devra être démontré dans d'autres sociétés, et ces résultats ouvrent donc la voie à d'autres recherches sur les odeurs, mais également sur d'autres traits physiques ou même psychologiques, potentiellement impliqués dans la ressemblance parent-enfant.

L'évolution d'une signature paternelle en réponse à cette détection est en revanche moins claire, en partie parce que le mécanisme génétique à l'origine de l'évolution d'un indice de paternité n'est pas déterminé. Pour évaluer si l'empreinte génomique, telle qu'elle a été modélisée ici, est responsable de l'évolution d'un indice de paternité (une ressemblance au père plus importante que la ressemblance à la mère), des études expérimentales sur le niveau de ressemblance aux apparentés paternels et maternels doivent être réalisées en comparant la ressemblance d'un enfant à deux individus du même sexe que lui. En effet, le biais de ressemblance au père ou à la mère est difficilement interprétable du fait de l'importance des traits morphologiques sex-spécifiques.

D'autre part, il serait intéressant de prendre en compte le choix de partenaires comme mécanisme influençant la perception d'indices de paternité phénotypiques.



Il est en effet possible qu'il existe un certain degré d'homogamie pour le visage dans les populations, ce qui pourrait interférer avec l'évolution d'indices de paternité. Il n'existe, à ce jour, aucune étude testant la ressemblance des visages des partenaires d'un couple (par rapport à deux individus pris au hasard). Il est également possible que les indices de paternité ne soient pas le résultat d'une modification de l'expression des traits paternels et maternels, mais l'expression de traits dominants hérités du père. Dans ce cadre, il serait intéressant de lister les traits morphologiques à caractère dominant, comme la présence/absence de fossettes, ou le caractère ovale/carré du visage, afin de créer de nouvelles mesures de la ressemblance liées au nombre de traits dominants partagés, et de tester l'influence de ce type d'indice sur les niveaux d'investissement paternel (et maternel).

En ce qui concerne les facteurs proximaux associés aux variations de l'investissement paternel, on observe le même schéma hormonal chez les hommes des deux populations associé au fait d'être en couple et d'être père, ainsi qu'au comportement des individus vis-à-vis de l'investissement dans le nombre partenaires sexuels (non testé ici en France mais voir le Chapitre V pour les études en sociétés occidentales). Cette régulation hormonale reflète un compromis entre l'effort dans l'allocation des soins parentaux et l'effort dans l'accès aux partenaires, qui varie entre les individus, mais aussi au cours de la vie des individus.

Les facteurs socio-écologiques et hormonaux responsables de la variation de l'investissement paternel sont cohérents entre les deux populations. A chaque fois, le niveau d'investissement paternel est régulé par l'incertitude de paternité et les indices de paternité, et par le coût pour le père d'investir dans les enfants présents aux dépens des opportunités de reproduction ultérieures.

#### *Régulation de l'investissement paternel : des différences entre les populations ?*

Si on n'observe pas de différences pour les facteurs socio-écologiques et hormonaux associés aux variations de l'investissement paternel entre les deux populations, on aurait néanmoins pu s'attendre à des différences quantitatives en ce qui concerne le lien entre l'investissement paternel et la ressemblance au père selon (1) les coûts associés à l'investissement (2) le niveau d'incertitude de paternité (3) les bénéfices pour l'enfant.

On pourrait tout d'abord s'attendre à ce que ce lien soit plus important lorsque l'investissement est plus coûteux, comme le suggère une étude récente (Apicella & Marlowe 2007). Au sein d'une population, les hommes qui se considèrent comme très attractifs sexuellement (et donc pour qui l'investissement paternel est relativement coûteux) sont plus préoccupés par la ressemblance des enfants que ceux qui se considèrent comme peu attractifs (Apicella & Marlowe 2007). Si l'investissement paternel est plus coûteux au Sénégal qu'en France du fait du régime de reproduction polygame, on s'attendrait donc à ce que la réponse de l'investissement paternel à la ressemblance au père soit plus importante. Effectivement, la ressemblance d'un enfant à son père semble être liée au temps que le père passe avec l'enfant au Sénégal, mais pas en France, ce qui pourrait soutenir cette hypothèse.



Il est cependant relativement difficile de comparer les données sur le temps passé avec l'enfant issues de ces deux populations, d'une part parce qu'elles sont basées sur des questionnaires, non indépendantes de la désirabilité sociale (c'est-à-dire que les réponses aux questionnaires peuvent refléter le désir de plaire à celui qui les lira), d'autre part, parce que le niveau de compétition pour l'accès aux partenaires est potentiellement aussi important en France qu'au Sénégal. En effet, la France représente davantage un système de polygamie séquentielle qu'un système monogame, et d'autres facteurs, comme l'indépendance économique des femmes ou le niveau de hiérarchisation sociale, pourraient influencer la variance du succès reproducteur des hommes et donc le niveau de compétition. Pour tester l'influence du régime de reproduction sur l'importance des indices de paternité pour l'ajustement de l'investissement paternel, il serait intéressant de comparer les données obtenues au Sénégal à celles obtenues dans une population non industrialisée strictement monogame.

Le lien entre l'investissement du père et la valeur sélective des enfants est-il différent entre les deux populations ? La corrélation entre le niveau d'investissement paternel et la condition physique de l'enfant est positive au Sénégal, et absente en France. On serait donc tenté de conclure que le bénéfice de l'investissement paternel est plus important au Sénégal, et pourrait éventuellement compenser les coûts qu'il représente dans un contexte de compétition intense pour l'accès aux partenaires. Cependant, certains traits n'ont pas été testés, comme ceux associés aux compétences sociales. En effet, il n'existe pas d'études à ce jour sur le lien entre le niveau d'investissement du père et les compétences socio-économiques de ses enfants dans des sociétés non-industrialisées. En ce qui concerne la valeur sélective, il faudrait mesurer l'influence de l'absence du père, suite à un décès, sur les différents traits d'histoire de vie et le succès reproducteur des enfants, dans chaque population. En effet, la séparation des parents n'étant pas indépendante du phénotype du père, il est difficile de conclure sur le fait que nous n'avons pas détecté d'effet de l'absence du père, suite à une séparation, sur la valeur sélective des enfants en France.

Une autre différence potentielle entre les deux populations pour l'importance de la ressemblance au père pour l'investissement paternel concerne les variations du niveau d'incertitude de paternité. Les taux de non-paternité ne sont cependant pas connus pour les populations étudiées, et le plus sûr moyen pour tester nos prédictions serait de comparer les résultats obtenus au Sénégal avec ceux obtenus pour société matrilineaire, où le niveau d'incertitude perçue est généralement plus élevé, ce qui indique que le taux de non-paternité est potentiellement plus important (Flinn 1981; Gaulin & Schlegel 1980).

#### *Une augmentation récente de l'investissement paternel en société occidentale ?*

On observe depuis ces trente dernières années une augmentation du niveau d'investissement paternel direct (interactions pères-enfants) dans les sociétés occidentales, ce qui a entraîné une modification importante de l'organisation de la société, comme l'apparition de nouvelles législations (Hewlett 1992b; Lamb 1975). Comment expliquer ce phénomène ?



Les dernières générations ont vu une augmentation sans précédent du niveau de ressources disponibles, et une forte augmentation du niveau de contrôle des ressources par les femmes, ce qui a profondément modifié le fonctionnement de la famille et le rôle des parents (Le Camus 2000). Pour le père, notamment, cette modification sociétale a entraîné une diminution de l'investissement indirect (soutien financier) par rapport à une situation antérieure. Une première hypothèse est que le niveau d'investissement paternel total (indirect et direct) a été sélectionné pour être maximal en fonction du niveau de ressources disponibles. Ainsi l'augmentation du niveau de ressources, conjointement à une diminution de l'investissement indirect, a pu conduire à l'augmentation récente du niveau d'investissement paternel direct dans les enfants. Une autre hypothèse est que l'investissement paternel est un trait facilitant l'accès aux partenaires sexuels et donc l'accès à la reproduction pour les hommes. En effet, dans les sociétés post-industrielles, l'utilisation de la contraception est répandue et le nombre d'enfants par femme est réduit (transition démographique), ce qui conduit à un risque important de ne pas se reproduire pour les hommes. Pour se reproduire, un homme doit être choisi comme père potentiel, et des études montrent que la préférence des femmes n'est pas indépendante des qualités parentales perçues chez les hommes (Buss 1989). Le fait que les femmes préfèrent des hommes exprimant un fort investissement paternel peut traduire le fait que cet investissement est avantageux pour la descendance, ou qu'il est avantageux pour la mère *via* une réduction du coût associé à la compensation maternelle en cas d'absence d'investissement paternel.

On peut ensuite se demander quelles conséquences peuvent être associées à cette augmentation de l'investissement du père pour l'utilisation d'indices de paternité. Suivant la nature de l'investissement paternel, on peut faire des prédictions opposées. Si l'augmentation observée répond effectivement à une pression de sélection sur la valeur sélective des descendants, aux dépens des opportunités de reproduction additionnelles, alors on peut s'attendre à ce que l'utilisation d'indices de paternité soit fonction du nouveau ratio coûts/bénéfices. Si les soins paternels correspondent en fait à de l'investissement dans l'accès aux partenaires pour se reproduire, et dont l'évolution résulte essentiellement de la sélection sexuelle, on peut s'attendre à ce qu'un investissement conditionnel aux indices de paternité ne soit pas, ou plus faiblement, favorisé. Ainsi, pour comprendre les facteurs associés à la régulation de l'investissement paternel et à son évolution dans les sociétés occidentales, une première étape serait de comprendre quelle est la nature réelle de cet investissement.

Ce travail aura permis de mettre en évidence qu'une approche intégrée de l'investissement paternel, prenant en compte plusieurs niveaux d'analyse, socio-écologique et mécanistique, est nécessaire pour identifier les facteurs associés à ses variations, et pour prédire l'impact des changements récents des modèles familiaux sur l'évolution de ce comportement.



## References

- Adrian, O., Brockmann, I., Hohoff, C. & Sachser, N. 2006 Paternal behaviour in wild guinea pigs: a comparative study in three closely related species with different social and mating systems. *Journal of Zoology* **265**, 97 - 105.
- Agid, O., Shapira, B., Zislin, J., Ritsner, M., Hanin, B., Murad, H., Troudart, T., Bloch, M., Heresco-Levy, U. & Lerer, B. 1999 Environment and vulnerability to major psychiatric illness: a case control study of early parental loss in major depression, bipolar disorder and schizophrenia. *Molecular Psychiatry* **4**, 163-172.
- Alexander, R. D. & Noonan, K. M. 1979 Concealment of ovulation, parental care, and human social evolution. In *Evolutionary biology and human social behavior: an anthropological perspective* (ed. N. A. Chagnon & W. Irons), pp. 436-453. Belmont, CA: Duxbury Press. A division of Wadsworth.
- Anderson, K. G. 2006 How well does paternity confidence match actual paternity? Evidence from worldwide nonpaternity rates. *Current Anthropology* **47**, 513-519.
- Anderson, K. G., Kaplan, H. & Lancaster, J. 2007 Confidence of paternity, divorce, and investment in children by Albuquerque men. *Evolution and Human behavior* **28**, 1-10.
- Apicella, C. L. & Marlowe, F. W. 2004 Perceived mate fidelity and paternal resemblance predict men's investment in children. *Evolution and Human Behavior* **25**, 371-378.
- Apicella, C. L. & Marlowe, F. W. 2007 Men's reproductive investment decisions. *Human Nature* **18**, 22-34.
- Archer, J. 2006 Testosterone and human aggression: an evaluation of the challenge hypothesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* **30**, 319-45.
- Baker, R. R. & Bellis, M. A. 1995 *Human sperm competition. Copulation, masturbation and infidelity*. London: Chapman & Hall.
- Barre, C. & Vanderschelden, M. 2004 L'enquête "Etudes de l'histoire familiale" de 1999 - Résultats détaillés. *Insee résultats sociétés* **33**.
- Bellis, M. A., Hughes, K., Hughes, S. & Ashton, J. R. 2005 Measuring paternal discrepancy and its public health consequences. *Journal of Epidemiology Community Health* **59**, 749-754.
- Belsky, J., Steinberg, L. & Draper, P. 1991 Childhood experience, interpersonal development, and reproductive strategy: an evolutionary theory of socialization. *Child development* **62**, 647-670.
- Berg, S. J. & Wynne-Edwards, K. E. 2001 Changes in testosterone, cortisol, and estradiol levels in men becoming fathers. *Mayo Clin Proc.* **76**, 582-592.
- Betzig, L. 1989 Causes of conjugal dissolution: a cross-cultural study. *Current Anthropology* **30**, 654-676.
- Booth, A. & Dabbs, J. M. 1993 Testosterone and Men's Marriages. *Social Forces* **72**, 463-477.
- Bradley, R. H., Whiteside-Mansell, L., Brisby, J. A. & Cladwell, B. M. 1997 Parents' socioemotional investment in children. *Journal of marriage and the family* **59**, 77-90.
- Brédart, S. & French, R. M. 1999 Do Babies Resemble Their Fathers More Than Their Mothers? A Failure to Replicate Christenfeld and Hill (1995). *Evolution and Human Behavior* **20**, 129-135.

- Bressan, P. 2002 Why babies look like their daddies: paternity uncertainty and the evolution of self-deception in evaluating family resemblance. *Acta Ethologica* 4, 113-118.
- Bressan, P., Bertamini, M., Nalli, A. & Zanutto, A. 2008 Men Do not Have a Stronger Preference than Women for Self-resemblant Child Faces. *Archive of Sexual Behavior* Mar 28.
- Bressan, P. & Dal Martello, F. D. 2002 Talis pater, talis filius: Perceived resemblance and the belief in genetic relatedness. *Psychological Science* 13, 213-218.
- Bressan, P. & Grassi, M. 2004 Parental resemblance in 1-year-olds and the Gaussian curve. *Evolution and Human Behavior* 25, 133-141.
- Bressan, P. & Stranieri, D. 2008 The best men are (not always) already taken female preference for single versus attached males depends on conception risk. *Psychological science* 19, 145-151.
- Buchan. 2003 True paternal care in a multi-male primate society. *Nature* 425, 179-181.
- Burch, R. L. & Gallup Jr., G. G. 2000 Perceptions of paternal resemblance predict family violence. *Evolution and Human Behavior* 21, 429-435.
- Burnham, T. C., Chapman, J. F., Gray, P. B., McIntyre, M. H., Lipson, S. F. & Ellison, P. T. 2003 Men in committed, romantic relationships have lower testosterone. *Hormones and Behavior* 44, 119-122.
- Buss, D. M. 1989 Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behavioral and Brain Sciences* 12, 1-49.
- Buss, D. M. 2002 Human Mate Guarding. *Neuroendocrinology Letter* 23, 23-29.
- Cerda-Flores, R. M., Barton, S. A., Marty-Gonzalez, L. F., Rivas, F. & Chakraborty, R. 1999 Estimation of nonpaternity in the Mexican population of Nuevo Leon: A validation study with blood group markers. *American Journal of Physical Anthropology* 109, 281-293.
- Christenfeld, N. J. S. & Hill, E. A. 1995 Whose baby are you? *Nature* 378, 669.
- Chuang, S. S., Lamb, M. E. & Hwang, C. P. 2004 Internal reliability, temporal stability, and correlated of individual differences in paternal involvement: A 15-Year longitudinal study in Sweden. In *Conceptualizing and measuring father involvement* (ed. D. D. Randal & E. L. Michael). London: Lawrence Erlbaum Associates.
- Clutton-Brock, T. H. 1991 *The evolution of parental care*. Princeton.
- Comings, D. E., Muhleman, D., Johnson, J. P. & MacMurray, J. P. 2002 Parent-daughter transmission of the androgen receptor gene as an explanation of the effect of father absence on age at menarche. *Child development* 73, 1046-1051.
- Coopersmith, S. 1984 *Inventaire d'estime de soi (S.E.I)*.
- Dabbs, J. M. 1990b Salivary testosterone measurement: Reliability across hours, days, and weeks. *Physiology and Behavior* 48, 83-86.
- Dal Martello, F. D. & Maloney, L. T. 2006 Where are kin recognition signals in the human face? *Journal of vision* 6, 1356-1366.
- Daly. 1994 Some differential attributes of lethal assaults on small children by stepfathers versus genetic fathers. *Ethology and sociobiology* 15, 207-217.
- Daly, M. & Wilson, M. 1982 Whom are newborn babies said to resemble? *Ethology and Sociobiology* 3, 69-78.
- Daly, M. & Wilson, M. 1998 *The truth about Cinderella: a Darwinian view of parental love*. London.
- Davis, J. N. & Daly, M. 1997 Evolutionary theory and the human family. *The quarterly review of biology* 72, 407-435.
- DeBruine, L. M. 2002 Facial resemblance enhances trust. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269, 1307-1312.

- DeBruine, L. M. 2004a Facial resemblance increases the attractiveness of same-sex faces more than other-sex faces. *Proceedings of the Royal Society of London B* 7, 2085-2090.
- DeBruine, L. M. 2004b Resemblance to self increases the appeal of child faces to both men and women. *Evolution and Human Behavior* 25, 142-154.
- DeBruine, L. M. 2005 Trustworthy but not lust-worthy: context-specific effects of facial resemblance. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272, 919-922.
- DeBruine, L. M., Jones, B. C., Little, A. C. & Perrett, D. I. 2008 Social Perception of Facial Resemblance in Humans. *Archives of Sexual Behavior* 37, 64-77.
- Dick, G. 2004 The fatherhood scale. *Research on social work practice* 14, 80-92.
- Dictionnaire des peuples:sociétés d'Afrique, d'Amérique, d'Asie et d'Océanie. 1998. Larousse-Bordas.
- Dixon, A., Ross, D., O'Mallay, S. L. C. & Burke, T. 1994 Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting. *Nature* 371, 698-700.
- Draper, P. & Harpending, H. 1988 A sociobiological perspective on the development of human reproductive strategies. In *Sociobiological perspectives on human development* (ed. K. B. MacDonald), pp. 340-372. New-York: Springer-Verlag.
- Draper, P. & Harpending, H. 1982 Father Absence and Reproductive Strategy: An Evolutionary Perspective. *Journal of Anthropological Research* 38, 255-273.
- Ellis, B. J. 2004 Timing of pubertal maturation in girls: an integrated life history approach. *Psychological Bulletin* 130, 920-958.
- Ellis, J. 1999 Quality of early family relationships and individual differences in the timing of pubertal maturation in girls: a longitudinal test of an evolutionary model. *Journal of personality and social psychology* 77, 387-401.
- Ellis, J. 2003 Does father absence place daughters at special risk for early sexual activity and teenage pregnancy. *Child development* 74, 801-821.
- Ellison, P. T. 1988 Human Salivary Steroids: Methodological Considerations and Applications in Physical Anthropology. *Yearbook of physical anthropology* 31, 115-142.
- Ellison, P. T., Bribiescas, R. G., Bentley, G. R., Campbell, B. C., Lipson, S. F., Panter-Brick, C. & Hill, K. 2002 Population variation in age-related decline in male salivary testosterone. *Yearbook of Physical Anthropology* 31, 1115-1142.
- Elwood, R. W. & Mason, C. 1994 The couvade and the onset of paternal care: a biological perspective. *Ethology and Sociobiology* 15, 145-156.
- Euler, H. & Weitzel, B. 1996 Discriminative Grandparental Solicitude as Reproductive Strategy. *Human Nature* 7, 39-59.
- Fieder, M. & Huber, S. 2007 The effects of sex and childlessness on the association between status and reproductive output in modern society. *Evolution and Human Behavior* 28, 392-398.
- Fieder, M., Huber, S., Bookstein, F. L., Iber, K., Schäfer, K., Winckler, G. & Wallner, B. 2005 Status and Reproduction in Humans: New Evidence for the Validity of Evolutionary Explanations on Basis of a University Sample. *Ethology* 111, 940.
- Fleming, A. S., Corter, C., Stallings, J. & Steiner, M. 2002 Testosterone and prolactin are associated with emotional responses to infant cries in new fathers. *Hormones and Behavior* 42, 399-413.
- Flinn, M. 1981 Uterine vs. agnatic kinship variability and associated cross-cousin marriage preferences: an evolutionary biological analysis. In *Natural selection and social behavior* (ed. R. D. Alexander & D. W. Tinkle), pp. 439-475: Chiron Press.
- Flinn, M. V. 1988a Mate guarding in a Caribbean village. *Ethology and Sociobiology* 9, 1-28.

- Flinn, M. V. 1988b Step- and genetic parent/offspring relationships in a Caribbean village. *Ethology and Sociobiology* 9, 335-369.
- Flouri, E. & Buchanan, A. 2003 The role of father involvement in children's later mental health. *Journal of Adolescence* 26, 63-78.
- Flouri, E. & Buchanan, A. 2004 Early father's and mother's involvement and child's later educational outcomes. *British Journal of Educational Psychology* 74, 141-153.
- Fuligni, A. S. & Brooks-Gunn, J. 2004 Measuring mother and father shared caregiving: an analysis using the panel study of income dynamics-child development supplement. In *Conceptualizing and measuring father involvement* (ed. D. D. Randal & E. L. Michael). London: Lawrence Erlbaum Associates.
- Gaulin, S. J. C., McBurney, D. & Brakemann-Wartell, S. 1997 Matrilateral biases in the investment of aunts and uncles: A consequence and measure of paternity uncertainty. *Human Nature* 8, 139-151.
- Gaulin, S. J. C. & Schlegel, A. 1980 Paternal confidence and paternal investment: a cross cultural test of a sociobiological hypothesis. *Ethology and Sociobiology* 1, 301-309.
- Geary, D. C. 2000 Evolution and proximate expression of human paternal investment. *Psychological Bulletin* 126, 55-77.
- Geary, D. C. 2005 Evolution of paternal investment. In *The evolutionary psychology handbook* (ed. D. M. Buss), pp. 483-505. Hoboken: John Wiley & Sons.
- Geary, D. C. & Flinn, M. V. 2001 Evolution of human parental behavior and the human family. *Parenting: science and practice* 1, 5-61.
- Gibson, M. A. & Mace, R. in press Helpful grandmothers in rural Ethiopia: A study of the effect of kin on child survival and growth. *Evolution and Human Behavior* .
- Gillepsie, D., Russell, A. F. & Lummaa, V. 2008 When fecundity does not equal fitness: Evidence of an offspring quantity-quality trade-off in pre-industrial humans. *Proceeding of the Royal society of London B* 22, 713-22.
- Goldberg, M., Leclerc, A., Bonenfant, S., Chastang, J. F., Schmaus, A., Kaniewski, N. & Zins, M. 2007 Cohort profile: the GAZEL Cohort study. *International Journal of Epidemiology* 36, 32-39.
- Gray. 2002 Marriage and fatherhood are associated with lower testosterone in males. *Evolution and human behavior* 23, 193-201.
- Gray, P. B. 2003 Marriage, parenting, and testosterone variation among kenyan swahili men. *American of physical anthropology* 122, 279-286.
- Gray, P. B., Chapman, J. F., Burnham, T. C., McIntyre, M. H., Lipson, S. F. & Ellison, P. T. 2004 Human male pair bonding and testosterone. *Human Nature* 15.
- Gray, P. B., Ellison, P. T. & Campbell, B. C. 2007a Testosterone and marriage among Ariaal men of northern kenya. *Current anthropology* 48, 750-755.
- Gray, P. B., Parkin, J. C. & Samms-Vaughan, M. E. 2007b Hormonal correlates of human paternal interactions: A hospital-based investigation in urban Jamaica. *Hormones and Behavior* 52, 499-507.
- Gray, P. B., Yang, C. J. & Pope, H. G. 2006 Fathers have lower salivary testosterone levels than unmarried men and married non-fathers in Beijing, China. *Proceeding of the Royal society of London B* 273, 333-339.
- Hamilton, W. D. 1964 The genetical evolution of social behavior. *Journal of theoretical biology* 7, 1-16.
- Harris, J. A., Vernon, P. A. & Boomsma, D. I. 1998 The Heritability of Testosterone: A Study of Dutch Adolescent Twins and Their Parents. *Behavior Genetics* 28, 165-171.
- Hartung, J. 1985 Matrilateral Inheritance: New Theory and analysis. *Behavioral and Brain Sciences* 8, 661-688.

- Hauber, M. E. & Sherman, P. W. 2001 Self-referent phenotype matching: theoretical considerations and empirical evidence. *Trends in Neurosciences* 24, 609-616.
- Hawkins, A. J., Bradford, K. P., Palkovitz, R., Christiansen, S. L., Day, R. D. & Call, V. R. A. 2002 The inventory of father involvement: a pilot study of a new measure of father involvement. *The journal of men's studies* 10, 183-196.
- Hepper, P. G. 1991 Kin recognition: Cambridge university press.
- Hewlett, B. 1991 Demography and childcare in preindustrial societies. *Journal of Anthropological Research* 47, 1-37.
- Hewlett, B. 1992a Introduction. In *Father-child relations: cultural and biosocial contexts* (ed. B. Hewlett). New York: Aldine de Gruyter.
- Hewlett, B. S. 1992b *Father-child relations: cultural and biosocial contexts*. New York: Aldine de Gruyter.
- Holmes, W. G. & Sherman, P. W. 1982 The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *American zoologist* 22, 491-517.
- Holmes, W. G. & Sherman, P. W. 1983 Kin recognition in animals. *American Scientist* 71, 46-55.
- Hurtado, A. M. & Hill, K. 1992 Paternal effect on offspring survivorship among Ache and Hiwi hunter-gatherers: implications for modeling pair-bond stability. In *Father-child relations: cultural and biosocial contexts* (ed. H. B). Chicago: Aldine.
- Isles, A. R., Davies, W. & Wilkinson, L. S. 2006 Genomic imprinting and the social brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 361, 2229-2237.
- Jennions, M. D. & Petrie, M. 2000 Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 75, 21-64.
- Johnstone, R. A. 1997 Recognition and the evolution of distinctive signatures: when does it pay to reveal identity ? *Proceeding of the Royal society of London B* 264, 1547-1553.
- Jorm, A. F., Christensen, H., Rodgers, B., Jacomb, P. A. & Easteal, S. 2004 Association of adverse childhood experiences, age of menarche, and adult reproductive behavior: Does the androgen receptor gene play a role? *American Journal of Medical Genetics part B-neuropsychiatric genetics* 125B, 105-111.
- Kanazawa. 2001 Why father absence might precipitate early menarche. *The role of polygyny. Evolution and human behavior* 22, 329-334.
- Kaplan, H., Lancaster, J. B. & Anderson, K. G. 1998 Human Parental Investment and Fertility: The Life Histories of Men in Albuquerque, NM. In *Men in Families: When Do They Get Involved? What Difference Does it Make?* (ed. A. B. a. N. Crouter): Lawrence Earlbaum.
- Kaplan, H., Lancaster, J. B., Bock, J. A. & Johnson, S. E. 1995 Does Observed Fertility Maximize Fitness Among New Mexican Men? A Test Of An Optimality Model and a New Theory of Parental Investment in the Embodied Capital of Offspring. *Human Nature* 6, 325-360.
- Kim, K. & Smith, P. K. 1998a Childhood stress, behavioural symptoms and mother-daughter pubertal development. *Journal of Adolescence* 21, 231-240.
- Kim, K. & Smith, P. K. 1998b Retrospective survey of parental marital relations and child reproductive development. *International journal of behavioral development* 22, 729-751.
- Kim, K. & Smith, P. K. 1999 Family relations in early childhood and reproductive development. *Journal of reproductive and infant psychology* 17, 133-147.

- Knapp, R., Wingfield, J. C. & Bass, A. H. 1999 Steroid hormones and paternal care in the plainfin midshipman fish (*Prorichthys notatus*). *Hormones and Behavior* 35, 81-89.
- Lacy, R. C. & Sherman, P. W. 1983 Kin recognition by phenotype matching. *The American Naturalist* 121, 489-512.
- Laham, S. M., Gonsalkorale, K. & von Hippel, W. 2005 Darwinian grandparenting: Preferential investment in more certain kin. *Personality and Social Psychology Bulletin* 31, 63-72.
- Lamb, M. E. 1975 Fathers: Forgotten contributors to child development. *Human development* 18, 245-266.
- Le Camus, J. (ed.) 2000 *Le vrai rôle du père*.
- Little, A. C., Burriss, R. P., Jones, B. C., DeBruine, L. M. & Caldwell, C. A. 2008 Social influence in human face preference: men and women are influenced more for long-term than short-term attractiveness decisions. *Evolution and Human Behavior* 29, 140-146.
- Losoya, S. H., Callor, S., Rowe, D. C. & Goldsmith, H. H. 1997 Origins of Familial Similarity in Parenting: A Study of Twins and Adoptive Siblings. *Developmental psychology* 33, 1012-23.
- Maestripieri, D. 1999 The biology of human parenting from nonhuman primates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23, 411-422.
- Maestripieri, D., Roney, J. R., DeBias, N., Durante, K. M. & Spaepen, G. M. 2004 Father absence, menarche and interest in infants among adolescent girls. *Developmental science* 7, 560-566.
- Marlowe, F. 1999a Male care and mating effort among Hadza foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46, 57-64.
- Marlowe, F. 1999b Showoffs or providers? The parenting effort of Hadza men. *Evolution and Human Behavior* 20, 391-404.
- Marlowe, F. 2000 Paternal investment and the human mating system. *Behavioural Processes* 51, 45-61.
- Matchock, R. L. & Susman, E. J. 2006 Family composition and menarcheal age: anti-inbreeding strategies. *American Journal of Human Biology* 18, 481-491.
- Mazur, A. & Booth, A. 1998 Testosterone and dominance in men. *Behavioral and Brain Sciences* 21, 353-363.
- McGlothlin, J. W., Jawor, J. M. & Ketterson, E. D. 2007 Natural variation in a testosterone-mediated trade-off between mating and parental effort. *The American Naturalist* 170, 864-875.
- McLain, D. K., Setters, D., Moulton, M. P. & Pratt, A. E. 2000 Ascription of resemblance of newborns by parents and nonrelatives. *Evolution and Human Behavior* 21, 11-23.
- Meissner, C. A. & Brigham, J. C. 2001 Thirty years of investigating the own-race bias in memory for faces: A Meta-Analytic Review. *Psychology, Public Policy, and Law* 7, 3-35.
- Moller, A. P. & Birkhead, T. R. 1993 Certainty of paternity covaries with paternal care in birds. *Behavioral ecology and sociobiology* B 33, 261-268.
- Moller, A. P. & Cuervo, J. J. 2000 The evolution of paternity and paternal care in birds. *Behavioral Ecology* 11, 472-485.
- Moller, A. P. & Tegelstroem, H. 1997 Extra-pair paternity and tail ornamentation in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41, 353-360.
- Neff, B. D. & Gross, M. R. 2001 Dynamic adjustment of parental care in response to perceived paternity. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268, 1559-1565.

- Neff, B. D. & Sherman, P. W. 2003 Nestling recognition via direct cues by parental male bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Animal Cognition* 6, 87-92.
- Neff, B. D. & Sherman, P. W. 2005 In vitro fertilisation reveals offspring recognition via self-referencing in a fish with paternal care and cuckoldry. *Ethology* 111, 425-438.
- Nesse, R. M., Silverman, A. & Bortz, A. 1990 Sex differences in ability to recognize family resemblance. *Ethology and Sociobiology* 11, 1-21.
- Nunes, S., Fite, J. E. & French, J. A. 2000 Variation in steroid hormones associated with infant care behaviour and experience in male marmosets (*Callithrix kuhlii*). *Animal Behaviour* 60, 857-865.
- Oda, R., Matsumoto-Oda, A. & Kurashima, O. 2005 Effects of belief in genetic relatedness on resemblance judgments by Japanese raters. *Evolution and Human Behavior* 26, 441-450.
- Oda, R., Matsumoto-Oda, M. & Kurashima, O. 2002 Facial resemblance of Japanese children to their parents. *Journal of Ethology* 20, 81-85.
- Pagel, M. 1997 Desperately concealing father: a theory of parent-infant resemblance. *Animal Behaviour* 53, 973-981.
- Parke, R. d., Dennis, J., Flyr, M. L., Morris, K. L., Leidy, M. S. & Schofield, T. J. 2005 Fathers: Cultural and Ecological perspectives. In *Parenting: an ecological perspective* (ed. T. L. L. Okagaki). London: Lawrence Erlbaum Associates.
- Parr, L. A. & de Waal, F. B. M. 1999 Visual kin recognition. *Nature* 399, 647-648.
- Pedersen, F. A. 1991 Secular trends in human sex ratios : their influence on individual and family behaviour. *Human Nature* 2, 271-291.
- Perrone, M. & Zaret, T. M. 1979 Parental care patterns of fishes. *American Naturalist* 113, 351-361.
- Pérusse, D. 1993 Cultural and reproductive success in industrial societies: testing the relationship at the proximate and ultimate levels. *Behavioral and Brain Sciences* 16, 267-322.
- Pérusse, D., Neale, M. C., Heath, A. C. & Eaves, L. J. 1994 Human parental behavior: Evidence for genetic influence and potential implication for gene-culture transmission. *Behavior Genetics* 24, 327-335.
- Peterson, K. A., Thusius, K. J., Whittingham, L. A. & Dunn, P. O. 2001 Allocation of male parental care in relation to paternity within and among broods of the common yellowthroat (*Geothlypis trichas*). *Ethology* 107, 573-586.
- Pettay, J. E., Helle, S., Jokela, J. & Lummaa, V. 2007 Natural Selection on Female Life-History Traits in Relation to Socio-Economic Class in Pre-Industrial Human Populations. *Plos one* 2.
- Pfiffner, L. J., McBurnett, K. & Rathouz, P. J. 2001 Father absence and familial antisocial characteristics. *Journal of abnormal child psychology* 29, 257-367.
- Platak, S. M., Burch, R. L. & Gallup Jr, G. G. 2001 Sex differences in olfactory self-recognition. *Physiology & Behavior* 73, 635-640.
- Platak, S. M., Burch, R. L., Panyavin, I. S., Wasserman, B. H. & Gallup Jr, G. G. 2002 Reactions to children's faces: Resemblance affects males more than females. *Evolution and Human Behavior* 23, 159-166.
- Platak, S. M., Critton, S. R., Burch, R. L., Frederick, D. A., Myers, T. E. & Gallup, G. G. 2003 How much paternal resemblance is enough? Sex differences in hypothetical decisions but not in the detection of resemblance. *Evolution and Human Behavior* 24, 81-87.
- Platak, S. M., Keenan, J. P. & Mohamed, F. B. 2005 Sex differences in the neural correlates of child facial resemblance: an event-related fMRI study . *NeuroImage* 25, 1336-1344.

- Platek, S. M., Krill, A. L. & Kemp, S. M. 2008 The neural basis of facial resemblance. *Neuroscience letters* 437, 76-81.
- Platek, S. M., Raines, D. M., Gallup Jr, G. G., Mohamed, F. B., Thomson, J. W., Myers, T. E., Panyavin, I. S., Levin, S. L., Davis, J. A., Fonteyn, L. C. M. & Arigo, D. R. 2004 Reactions to children's faces: Males are more affected by resemblance than females are, and so are their brains. *Evolution and Human Behavior* 25, 394-405.
- Porter, R. H., Balogh, R. D., Cernoch, J. M. & Franchi, C. 1986 Recognition of kin through characteristic body odors. *Chemical Senses* 11, 389-395.
- Quinlan, R. J. 2003 Father absence, parental care, and female reproductive development. *Evolution and Human Behavior* 24, 376-390.
- Read, G. F. 1993 Status Report on Measurement of Salivary Estrogens and Androgens. *Annals of the New York Academy of Sciences* 694, 146-160.
- Reburn, C. J. & Wynne-Edwards, K. E. 1999 Hormonal changes in male of a naturally biparental and a uniparental mammal. *Hormones and behavior* 35, 163-176.
- Reeve, H. K. 1989 The evolution of conspecific acceptance thresholds. *The American Naturalist* 133, 407-435.
- Regalski, J. M. & Gaulin, S. J. C. 1993 Whom are Mexican infants said to resemble? Monitoring and fostering paternal confidence in the Yutacan. *Ethology and Sociobiology* 14, 97-113.
- Rhijn, V. 1991 Mate guarding as a key factor in the evolution of parental care in birds. *Animal Behavior* 41.
- Rice, T. K. & Borecki, I. B. 2001 Familial resemblance and heritability. *Advances in genetics* 42.
- Russel, M. J., Mendelson, T. & Peeke, H. V. S. 1983 Mothers' identification of their infant's odor. *Ethology and Sociobiology* 4, 29-31.
- Sangrigoli, S., Pallier, C., Argenti, A. M., Ventureyra, V. A. G. & de Schonen, S. 2005 Reversibility of the other-race effect in face recognition during childhood. *Psychological science* 16, 440-444.
- Sanz, J. J., Kranenbarg, S. & Tinbergen, J. M. 2001 Differential response by males and females to manipulation of partner contribution in the great tit (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology* 69, 74 - 84.
- Sasse, G., Muller, H., Chakraborty, R. & Ott, J. 1994 Estimating the Frequency of Nonpaternity in Switzerland. *Human Heredity* 44, 337-343.
- Schneider, J. S., Stone, M. K., Wynne-Edwards, K. E., Horton, T. H., Lydon, J., O'Malley, B. & Levine, J. E. 2003 Progesterone receptors mediate male aggression toward infants. *PNAS* 100, 2951-2956.
- Sear, R. & Mace, R. 2008 Who keeps children alive? A review of the effects of kin on child survival. *Evolution and human Behavior* 29, 1-18.
- Sheldon, B. C. 2002 Relating paternity to paternal care. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 357, 341-350.
- Sheldon, B. C. & Ellegren, H. 1998 Paternal effort related to experimentally manipulated paternity of male collared flycatchers. *Proceeding of the Royal society of London B* 265, 1737-1742.
- Shepherd, G. M. 2004 The human sense of smell: are we better than we think? *Plos Biology* 2, 572-575.
- Spencer, H. G. 1997 Mutation-selection balance under genomic imprinting at an autosomal locus. *Genetics* 147, 281-287.
- Storey, A. E. 2000 Hormonal correlates of paternal responsiveness in new and expectant fathers. *Evolution and human behavior* 21, 79-95.

- Surbey, M. K. 1990 Family Composition, Stress, and the Timing of Human Menarche. In *Socioendocrinology of Primate Reproduction*, pp. 11-32. New York: Wiley-Liss.
- Thornhill, R. 1976 Sexual selection and paternal investment in insects. *American Naturalist* 110, 153-163.
- Thornhill, R. & Gangestad, S. W. 2003 Do women have evolved adaptation for extra-pair copulation? In *Evolutionary Aesthetics* (ed. K. G. a. E. Volland), pp. 341-368. Berlin, Germany.: Springer-Verlag,.
- Trivers, R. L. 1972 Parental investment and sexual selection. In *Sexual selection and the descent of man* (ed. B. Campbell), pp. 136-179. Chicago: Aldline publishing company.
- Trivers, R. L. 1974 Parent-offspring conflict. *American Zoologist* 14, 249-264.
- van Anders, S. M., Hamilton, L. D. & Watson, N. V. 2007 Multiple partners are associated with higher testosterone in North American men and women. *Hormones and Behavior* 51, 454-459.
- van Anders, S. M. & Watson, N. V. 2007 Testosterone levels in women and men who are single, in long-distance relationships, or same-city relationships. *Hormones and Behavior* 51, 286-291.
- Visweswara, R. & Singh, D. 1970 An evaluation of the relationship between nutritional status and anthropometric measurements. *The American journal of clinical nutrition* 23, 83-93.
- Vokey, J. R., Rendall, D., Parr, L. A., de Waal, F. B. M. & Tangen, J. M. 2004 Visual kin recognition and family resemblance in Chimpanzees. *Journal of comparative psychology* 118, 194-199.
- Volk, A. & Quinsey, V. L. 2002 The influence of infant facial cues on adoption preferences. *Human Nature* 13, 437-455.
- Volk, A. A. 2007 Parental Investment and Resemblance: Replications, Refinements, and Revisions. *Evolutionary Psychology* 5, 1-14.
- Waynforth, D. 1999 Differences in time use for mating and nepotistic effort as a function of male attractiveness in rural Belize. *Evolution and human Behavior* 20, 19-28.
- Weisfeld, G. E., Czilli, T., Phillips, K. A., Gall, J. A. & Lichtman, C. M. 2003 Possible olfaction-based mechanisms in human in recognition and inbreeding avoidance. *Journal of Experimental Child Psychology* 85, 279-295.
- Westermann. 2004 Determination of cortisol in saliva and serum by a luminescence-enhanced enzyme immunoassay. *Clinical laboratory* 50, 11-24.
- Westneat, D. F., Clark, A. B. & Rambo, K. C. 1995 Within-brood patterns of paternity and paternal behavior in red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37, 349-356.
- Westneat, D. F. & Sargent, R. C. 1996 Sex and parenting: the effects of sexual conflict and parentage on parental strategies. *Trends in Ecology & Evolution* 11, 87-91.
- Westneat, D. F. & Sherman, P. W. 1993 Parentage and the evolution of parental behavior. *Behavioral Ecology* 4, 66-77.
- Whittingham, L. A., P.D. Taylor and R.J Robertson. 1992 Confidence of paternity and male parental care. *American naturalist* 139, 1115-1125.
- Whittingham, L. A. & Lifjeld, T. J. 1995 High paternal investment in unrelated young: extra-pair paternity and male parental care in house martins. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37, 103-108.
- Widdig, A. 2007 Paternal kin discrimination: the evidence and likely mechanisms. *Biological Reviews* 82, 319-334.
- Wilkinson, R. 2000 *Mind the gap: hierarchies, health and evolution*. Paris: Weindenfeld & Nicolson Ltd.

- Wingfeld, J. C., Hegner, R. E., M., D. A. & Ball, G. F. 1990 The "challenge hypothesis": theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *American Naturalist* 136, 829-846.
- Wynne-Edwards, K. E. & Reburn, C. J. 2000 Behavioral endocrinology of mammalian fatherhood. *Trends in Ecology & Evolution* 15, 464-468.
- Ziegler, T. E. 1996 Hormonal responses to parental and non parental conditions in male cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*, a New World primate. *Hormones and behavior* 30, 287-297.