

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

THESE

En vue d'obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Discipline : Evolution, Ecologie, Ressources Génétiques, Paléontologie

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

présentée et soutenue publiquement

par

Arnaud TOGNETTI

le 18 Décembre 2012

**Rôle de la sélection sexuelle dans l'évolution
des comportements coopératifs :**

Exemple de l'Homme et de la Souris glaneuse

JURY

Mme Charlotte FAURIE

Chargée de recherche, CNRS, Montpellier.

M. Michel RAYMOND

Directeur de recherche, CNRS, Montpellier.

Mme Patrizia D'ETTORRE

Professeur, Université Paris XIII.

Mme Evelyne HEYER

Professeur, Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.

Mme Claire DOUTRELANT

Chargée de recherche, CNRS, Montpellier.

M. Marc WILLINGER

Professeur, Université Montpellier I.

Mme Guila GANEM

Chargée de recherche, CNRS, Montpellier.

Directeur de Thèse

Directeur de Thèse

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Membre invité

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

THESE

En vue d'obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Discipline : Evolution, Ecologie, Ressources Génétiques, Paléontologie

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

présentée et soutenue publiquement

par

Arnaud TOGNETTI

le 18 Décembre 2012

**Rôle de la sélection sexuelle dans l'évolution
des comportements coopératifs :**

Exemple de l'Homme et de la Souris glaneuse

JURY

Mme Charlotte FAURIE

Chargée de recherche, CNRS, Montpellier.

M. Michel RAYMOND

Directeur de recherche, CNRS, Montpellier.

Mme Patrizia D'ETTORRE

Professeur, Université Paris XIII.

Mme Evelynne HEYER

Professeur, Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.

Mme Claire DOUTRELANT

Chargée de recherche, CNRS, Montpellier.

M. Marc WILLINGER

Professeur, Université Montpellier I.

Mme Guila GANEM

Chargée de recherche, CNRS, Montpellier.

Directeur de Thèse

Directeur de Thèse

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Membre invité

Rôle de la sélection sexuelle dans l'évolution des comportements coopératifs : exemple de l'Homme et de la Souris glaneuse

RESUME

Au cours des 150 dernières années, l'évolution de la coopération n'a cessé d'intriguer les biologistes de l'évolution. Les comportements coopératifs, qui procurent un avantage direct au bénéficiaire, ne peuvent être sélectionnés que si, pour le coopérateur, les bénéfices directs et/ou indirects dépassent le coût. De nombreuses observations chez l'Homme et chez d'autres espèces animales suggèrent que les comportements coopératifs pourraient être maintenus par la sélection sexuelle. Pourtant, ce champ de recherche est quasiment inexploré, que ce soit chez l'Homme ou chez les autres espèces sociales. Afin d'examiner le rôle potentiel de la sélection sexuelle sur les comportements coopératifs, deux modèles biologiques ont été utilisés : l'Homme et la Souris glaneuse (*Mus spicilegus*). Chez l'Homme, la propension à coopérer a été quantifiée dans deux populations humaines (française et sénégalaise) principalement par des méthodes empruntées à l'économie expérimentale (jeu du bien public). Chez la Souris glaneuse, l'investissement individuel dans la construction collective d'un tumulus pour l'hivernage a été mesuré en captivité. Les résultats soutiennent partiellement nos prédictions, à savoir : (i) que les individus coopèrent davantage en présence de partenaires sexuels potentiels, (ii) que les coopérateurs sont préférés comme partenaires sexuels, et que (iii) ces préférences conduisent à un appariement selon la coopérativité. De plus, ils suggèrent que des traits physiques (visuels, olfactifs, ou acoustiques) puissent être utilisés pour détecter la coopérativité d'un individu. Chez l'Homme, en particulier, des traits statiques du visage, dont au moins certains sont lisibles inter-culturellement, semblent impliqués. Enfin, une éventuelle association entre les comportements coopératifs et une hormone sexuelle, la testostérone, a été examinée. Pris dans leur ensemble, nos résultats suggèrent que la sélection sexuelle pourrait être impliquée dans l'évolution et le maintien de la coopération et ouvrent donc la voie à de nouvelles recherches, examinant son influence dans diverses populations humaines, ainsi que dans de nombreuses autres espèces sociales.

Mots clés : Coopération, Altruisme, Générosité, Investissement parental, Attractivité, Jeu du bien public, Choix de partenaire, Homogamie, signal de coopérativité et détection, Régulation hormonale, Testostérone.

Sexual selection and the evolution of cooperative behaviour in humans and the Mound-building mouse

ABSTRACT

Over the past 150 years, the evolution of cooperation has challenged evolutionary biologists. Cooperative behaviour provide a benefit to the recipient and can only be selected for if it also provides direct and/or indirect benefits to the actor that accepted the costs of the cooperative action. Many observations in humans and other animal species suggest that cooperative behaviour could be maintained by sexual selection. However, the hypothesis that sexual selection could be involved in the evolution of cooperation has not received much attention in the recent literature. In order to examine the potential role of sexual selection in cooperative behaviour, two biological models were used: humans and the Mound-building mouse (*Mus spicilegus*). In two human populations (French and Senegalese populations), cooperativeness was quantitatively measured, mainly by an economic game (the public good game). The spontaneous cooperativeness exhibited during collective mound-building for overwintering was assessed in captivity for *Mus spicilegus*. The results partly support our predictions: (i) individuals cooperativeness increase in the presence of potential sexual partners, (ii) cooperators are preferred as sexual partners, (iii) these preferences lead to assortative mating based on cooperativeness. Moreover, they suggest that physical traits (visual, olfactory, or acoustic) could be used to detect individual cooperativeness. In humans, static facial traits seem to be involved, and some of them appear to be inter-culturally readable. Finally, a potential association between cooperative behaviour and testosterone levels, a sex hormone, was examined. Together, these results suggest that sexual selection could be involved in the evolution and the maintenance of cooperation. Further studies are needed, in different human populations and in different social species, to further investigate the role of sexual selection in cooperative behaviour.

Keywords: Cooperation, Altruism, Generosity, Parental investment, Attractiveness, Public Good Game, Mate choice, Homogamy, Detection, Signaling, Hormonal regulation, Testosterone.

REMERCIEMENTS

Une page se tourne. Avec elle, les moments les plus difficiles de cette thèse se transforment et se mêlent à mes souvenirs les plus merveilleux, et ce, grâce à toutes les personnes réunies autour de moi à chaque instant de ces 3 années de thèse. Un mot, une blague, un sourire, une oreille compatissante, et même de l'aide coûteuse en termes de temps ou d'énergie m'ont toujours été adressés depuis le début de cette thèse, et ce, à n'importe quelle heure du jour ou de la nuit ! J'aurais presque pu étudier la part respective de la sélection sexuelle, de la réciprocité et de la sélection de parentèle dans ce travail qui fut une vraie activité coopérative ! Un grand merci à tous ceux qui ont contribué, de n'importe quelle manière que ce soit, à l'aboutissement de ce travail et à l'équilibre de mon état mental !

Tout d'abord, merci aux membres de mes comités de thèse et de mon jury de soutenance (Marie Charpentier, Patrizia D'Ettorre, Claire Doutrelant, Jean-Baptiste Ferdy, Guila Ganem, Evelyne Heyer, Franck Prugnolle et Marc Willinger) de m'avoir fait l'honneur d'évaluer ce travail.

Un grand merci à mes deux directeurs de thèse, Charlotte Faurie et Michel Raymond qui m'encadrent depuis mon Master 1, et qui m'ont guidé durant les différentes étapes de mon cursus (M1, M2, concours de l'ED et doctorat). Je les remercie d'autant plus qu'ils m'ont suivi et fait confiance lorsque, en dernière année de thèse, j'ai absolument voulu commencer une expérience (que je qualifierais maintenant de suicidaire) sur des souris bulgares ! S'ils avaient su ce que j'allais leur faire endurer et les limites que j'allais leur faire franchir, je ne sais pas s'ils auraient accepté !

Evidemment, je ne remercierai jamais assez Charlotte pour tout son investissement dans mon apprentissage, ni pour tout son soutien. Avant même de commencer à travailler avec elle, Charlotte m'avait déjà marqué en tant que monitrice de TP lors de mon 1^{er} semestre à l'UM2. J'ai ainsi pu côtoyer pour la première fois quelques uns de ses traits de caractère qui ne l'ont jamais quittée : son retard habituel, sa vivacité d'esprit, son intelligence et bien sûr, sa gourmandise ! Quatre ans après, lors de mon master 1, j'ai ensuite découvert son impétuosité, sa générosité, son franc-parler, son courage et son humour. Il ne fait aucun doute que l'une des choses les plus difficiles pour moi pendant mon

encadrement par Charlotte a été de faire la part entre Charlotte la directrice de thèse (qui des fois me remontait les bretelles), et Charlotte Gloute, l'amie. Je pense que c'est l'une des personnes pour laquelle j'ai le plus d'admiration et qui m'a le plus influencé scientifiquement. Je pense que dans l'avenir nous continuerons à collaborer étroitement.

Merci à tous les acteurs de mon expérience et de ma mission au Sénégal. Outre les personnes qui ont participé aux nombreuses réflexions et réunions au sujet de mon expérience (Charlotte Faurie, Michel Raymond, Claire Berticat, membres du comité de thèse...), je tiens plus particulièrement à remercier Claire et Michel, qui m'ont accompagné sur le terrain et qui ont subi les toutes premières galères de ma thèse. Merci à Michel de m'avoir aidé pendant 2 jours entiers à réaliser une version plus adaptée de notre questionnaire et à en produire à la main une centaine d'exemplaires ! Merci à Claire de m'avoir épaulé lors de situations rocambolesques avec Dethie ; de m'avoir aidé pendant des heures à numérotter, regrouper et classer des centaines de tubes de salive, et ce malgré l'odeur qui s'en dégageait. Cette mission nous aura grandement rapprochés et elle m'aura permis de trouver une confidente pour les deux années qui suivirent. Cette mission n'aurait pas été possible sans Dethie, Elhadj, Adama, les trois Fatou, Mariama, Sokhna, Wangué, Faye, Ndieng, Pape et tous les participants, je leur en suis donc extrêmement reconnaissant. Enfin, un petit clin d'œil à Arnaud Berthomieu, Benoite Cazaux, Patrick Makoundou, Anusha Ramdarshan et Antony Ravel pour avoir accepté de devenir mes cobayes en testant pour la toute première fois cette manip' dans notre petite salle de réunion et qui sont repartis au final avec seulement 1kg de riz chacun !

Merci à Pierre-Yves Biba-Nkouka que j'ai eu la chance de co-encadrer et qui a contribué à une partie de ce travail. Merci à Charlotte Faurie, Dimitri Dubois et Marc Willinger de s'être investis dans mes expériences réalisées au LAMETA et ce deux fois de suite, en M2 et lors de ma dernière année de thèse.

Je ne remercierai jamais assez tous ceux qui m'ont épaulé pendant cette année de galères avec mon expérience sur les souris glaneuses. Merci à Charlotte Albinet/Gertrude/Tortuga qui a accepté de partir à l'aventure avec moi jusqu'en Bulgarie. Merci de m'avoir parlé des heures pour ne pas que je m'endorme au volant ; de m'avoir fait rire alors que j'étais consterné par l'absence de tumulus alors que l'on venait de parcourir 2211 km ; d'avoir patienté des heures dans un

champ bulgare au milieu de rien ou sur une autoroute lorsque la voiture est tombée en panne ; et surtout d'avoir supporté l'odeur de nos 85 souris qui imprégnait nos affaires, notre peau, nos cheveux et qui parfumait délicatement l'habitacle de notre voiture. Merci à Daniela Simeonovska et à son mari de nous avoir permis de rencontrer les fameuses souris des steppes. Un grand merci à Guila Ganem, Yasmin Latour et Marco Perriat-Sanguinet qui m'ont aidé dès mon arrivée de Bulgarie. Il y avait tant de choses à apprendre ! Merci de votre patience, de votre investissement, de vous être rendus disponibles à n'importe quel moment et de m'avoir accueilli rapidement comme un étudiant faisant partie de votre équipe et comme un ami. Merci à Guila de son énorme soutien et à Yasmin pour avoir pris du temps pour vérifier, entre autres, mes lames de frottis vaginaux. Cet accueil et ce soutien a contribué en grande partie à ma persévérance et au maintien de mon moral qui était au plus bas. Je vous en serai éternellement reconnaissant. Merci à Annie Orth, Suzanne Jiquel et Anne-lise Charruault pour leur prêt de matériel et leur aide. Enfin, un grand merci à Charlotte Albinet, Julien Barthes, Jeanne Bovet, Laure Danilo, Maxime Derex, Valérie Durand, Loïc Etienne, Charlotte Faurie, Aida Nitsch, Anthony Ravel, Jonathan Romiguier et Zita Groó pour avoir participé à un moment ou à un autre à la mise en place et au bon déroulement de cette expérience, que ce soit pour baguer les oreilles de mes souris, pour réparer les enclos, pour pelleter 2 m³ de terre, pour remplir les enclos avec celle-ci, les vider rapidement après pour les déplacer dans un autre bâtiment, à nouveau les remplir, et enfin les vider à la fin de l'expérience, pour mettre en place des bâches et recréer une atmosphère 'Dexterienne', ou pour s'occuper de mes souris en mon absence... Cette expérience a été un vrai challenge et je ne m'en serais jamais sorti sans vous ! Merci !

Je dois également beaucoup à Valérie Durand, pivot de notre équipe, qui a été là depuis mon M1 pour m'écouter, me conseiller et me comprendre. Elle a dû supporter mes plaintes, mes joies, mes exultations, mes soucis et mes sursauts d'énergie de fin de journée... Nos pas de danse sur la musique d'Heidi sur le parquet de notre bureau resteront à jamais gravés dans ma mémoire !

Merci aussi à Claire Barbera, Fabienne Justy, Jöelle Lopez et Fadela Tamoune pour nos franches parties de rigolade dans les couloirs de l'ISEM qui me permettaient pendant quelques minutes d'oublier mon stress !

Je voudrais également remercier toutes les personnes que j'ai pu rencontrer lors de mes trois ans de monitorat, et plus particulièrement Pierrick Labbé et Agnès

Mignot, qui ont été mes deux modèles en tant qu'enseignant. Merci à Colin et Olivier du Bâtiment de TP de biologie, pour leur disponibilité mais aussi pour leur capacité à rendre l'atmosphère du bâtiment 4 si conviviale et sympathique.

Merci à tous les enseignants-chercheurs, moniteurs, superviseurs, collègues ou amis, qui par leurs cours, leurs recherches, nos discussions, ou leurs encouragements, ont éveillé ma curiosité sur les sciences de l'évolution, m'ont donné envie de continuer d'apprendre, d'enseigner et de faire de la recherche, et ont ainsi influencé sans le savoir ce parcours académique qui est le mien : Arnaud Grégoire, Bernard Godelle, Sylvie Hurtrez, Pierrick Labbé, Agnès Mignot, Christophe Petit, Marc-André Sélosse, Mélanie Roy, Charlotte Faurie, Isabelle Olivieri, Michel Raymond, Alexandra Alvergne, Julio Benavides, Alexandre Courtiol, Pierre-André Crochet et Violaine Llaurens. Merci également à Claire Berticat, Pierre-André Crochet, Pierrick Labbé, Clément Mettling, Agnès Mignot, Carole Smadja et Mylène Weill pour avoir assisté à mes répétitions de soutenance de thèse.

Un grand merci à Laure Danilo, Jonathan Romiguier, Laurana Serres-Giardi, Anthony Ravel, Anusha Ramdarshan et à tous les autres membres de notre association de vulgarisation scientifique « des pois et des girafes » que j'ai eu le plaisir de fonder avec eux. Nos nuits passées à bosser sur la création de notre site internet, sur nos ateliers pour les JPO de l'UM2, pour les demandes de financement, etc..., sont inoubliables. Merci pour tous ces fous rires !

Je remercie également tous mes amis qui, par les appels, les repas et les sorties m'ont obligé à conserver une vie sociale, à ne pas m'abandonner complètement dans le boulot et donc à conserver un certain équilibre mental ! Merci à Laure, Julien/Jambon, Gertrude/Tortuga, Mag/Magalaï, Pitch/Psssit, Audrey/½déesse et Simon, Vivien, Tony, Anna/PtiverOyeuxbleus, Marinoo, Jon, Marion V., Adeline et Laurent, Amélie et Pascal, PAC et Matt, de votre bonne humeur et de votre soutien ! Merci à ceux qui sont arrivés un peu plus tard mais qui n'en sont pas moins importants : merci Aïda/Heidi/Aïcha d'avoir supporté mes râleries quotidiennes, Alice d'avoir remplacé Aïda après son départ, et Yaya, ma fournisseuse officielle de drogue : le chocolat!

Spéciale dédicace à Laure, ma sœur jumelle de galères et d'épuisement, ma partenaire de week-ends et de soirées nocturnes passés au boulot, mon amie et confidente. On s'est soutenus jusqu'au bout ! Quand l'un n'allait pas bien, l'autre lui remontait le moral, et inversement ! Combien d'emails, de textos, de coup de fils,

on s'échangeait par jour ? Juste pour partager en 'live' nos résultats, le rejet ou l'acception d'un article, les critiques et remarques de nos directeurs, nos excitantes et révolutionnaires idées à tester ! Ces 3 ans ont été l'occasion de se connaître, de se respecter et de renforcer notre amitié au travers d'une grande palette de situations et d'émotions. Merci de simplement avoir été toi, et d'avoir été là.

Enfin, je souhaite remercier chaleureusement mes proches : merci à ceux qui se sont intéressés à mes travaux et qui m'ont posé des dizaines de questions, à ceux qui m'ont félicité à maintes reprises, et bien sûr, aux courageux qui se sont déplacés de loin pour me soutenir lors de la soutenance. Ma plus sincère gratitude est adressée à mes parents et à Marion qui ont suivi de façon approfondie les hauts et les bas de mon moral pendant ces 3 ans, mais aussi des années précédentes ! Merci de toujours avoir été optimistes, de m'avoir réconforté tout en m'encourageant (si, tu vas y arriver !), de toujours avoir été fiers, et plus particulièrement à Marion, d'avoir supporté mon sale caractère au quotidien (ce qui n'a pas dû être facile tous les jours... !), et d'avoir été si attentionnée et compréhensive. Ce travail est, d'une certaine façon, un peu le sien.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION.....	1
I. LE PARADOXE DE LA COOPERATION	1
II. LA COOPERATION : BENEFICES INDIRECTS.....	3
II.1 La sélection de parentèle.....	3
II.2 L'effet barbe verte.....	7
II.3 La sélection de parentèle : une importance surestimée ?.....	9
III. LA COOPERATION : BENEFICES DIRECTS.....	11
III.1 L'augmentation de la taille du groupe.....	11
III.2 La manipulation et la punition	13
III.3 La réciprocité directe	15
III.4 La réciprocité indirecte	16
IV. SELECTION SEXUELLE ET THEORIE DU SIGNAL HONNETE.....	18
IV.1 Indices de l'influence potentielle de la sélection sexuelle sur la coopérativité.....	18
IV.2 Coopérativité comme signal de qualité	20
IV.3 Signaler sa qualité : les mâles les premiers concernés.....	20
IV.4 Variabilité interculturelle chez l'Homme.....	22
V. APPARIEMENT SELON LA COOPERATIVITE : SIGNALER ET DETECTER.....	24
V.1 L'appariement : un mécanisme favorisant la coopération	24
V.2 Signal et détection de la coopérativité	27
VI. LES MECANISMES PROXIMAUX : FACTEURS HORMONAUX	30
VI.1 L'exemple de l'ocytocine	30
VI.2 L'exemple d'une hormone sexuelle : la testostérone.....	31
VII. EN RESUME... ..	37
VIII. OBJECTIFS ET PLAN DE LA THESE	38
CHAPITRE I : ESPECES ETUDIEES ET METHODES UTILISEES	40
I. ESPECES ETUDIEES	40
I.1 L'espèce humaine.....	40
I.2 La Souris glaneuse <i>Mus spicilegus</i>	42
II. METHODES UTILISEES	44
II.1 Questions éthiques	44
II.2 Mesure de la coopérativité chez l'Homme.....	44
II.3 Mesure de la coopérativité chez <i>Mus spicilegus</i>	49

II.4 Mesure des préférences sexuelles.....	50
II.5 Détection et signal de la coopérativité	52
II.6 Données hormonales.....	54
II.7 Données personnelles et socio-économiques récoltées.....	56
 CHAPITRE II : LA COOPERATIVITE INFLUENCEE PAR LA PRESENCE DE PARTENAIRES SEXUELS POTENTIELS ? ROLE DU SEX-RATIO DANS UN JEU DU BIEN PUBLIC, EN FRANCE (ARTICLE 1)	57
 CHAPITRE III : LA COOPERATIVITE EST-ELLE INFLUENCEE PAR LA PRESENCE D'OBSERVATEURS DU SEXE OPPOSE ? EXPERIENCES DANS UNE POPULATION SENEGALAISE (ARTICLE 2).....	76
 CHAPITRE IV : HOMOGAMIE VIS-A-VIS DE LA COOPERATIVITE CHEZ L'HOMME : LA COOPERATIVITE COMME CRITERE DE CHOIX DE PARTENAIRE ? (ARTICLE 3)	97
 CHAPITRE V : LES COOPERATEURS PREFERES EN TANT QUE PARTENAIRES SEXUELS DANS UNE ESPECE ANIMALE NON-HUMAINE ? EXEMPLE DE LA SOURIS GLANEUSE <i>MUS SPICILEGUS</i> (ARTICLE 4)	110
 CHAPITRE VI : EVALUER LA COOPERATIVITE SANS AVOIR OBSERVE LE COMPORTEMENT ? LES TRAITS STATIQUES DU VISAGE COMME SIGNAL DE COOPERATIVITE (ARTICLE 5)	137
 CHAPITRE VII : INFLUENCE DES HORMONES SEXUELLES SUR LES COMPORTEMENTS COOPERATIFS ? L'EXEMPLE DE LA TESTOSTERONE.....	159
 CONCLUSION ET PERSPECTIVES	164
I. LA SELECTION SEXUELLE ET LE PARADOXE DE LA COOPERATION.....	164
II. L'HOMME ET LES AUTRES ANIMAUX... ..	169
III. ESPECE HUMAINE, SELECTION SEXUELLE ET PARADOXES DARWINIENS.....	171
 REFERENCES.....	174

ANNEXES 206

AI. INSTRUCTIONS DU JEU DU BIEN PUBLIC REALISE EN FRANCE (CHAP. II, ARTICLE 1) 207

**AII. TABLES DES MODELES ANALYSANT L'INFLUENCE DU TAUX DE TESTOSTERONE MATINAL ET CELUI DE L'APRES-MIDI
SUR LA COOPERATIVITE DES HOMMES SENEGALAIS (CHAP. VII) 212**

AII.1 Modèles Tobit examinant l'influence du taux de testostérone matinal (a) et celui de l'après-midi (b) sur la coopérativité des hommes pour la première période du jeu du bien public. 213

AII.2 Modèles Tobit examinant l'influence du taux de testostérone matinal (a) et celui de l'après-midi (b) sur la coopérativité des hommes pour les périodes 2 à 5 du jeu du bien public. 214

AII.3 GLMM examinant l'influence du taux de testostérone matinal (a) et celui de l'après-midi (b) sur la probabilité des hommes à faire un don à la cantine de l'école. 215

AII.4 LMM examinant l'influence du taux de testostérone matinal et celui de l'après-midi sur le montant donné à la cantine de l'école par les hommes 216

AIII. ARTICLE SUPPLÉMENTAIRE 217

Encadré 1. Altruisme ou coopération ?

Au sein de la biologie évolutive, les comportements sociaux sont classés selon les conséquences en termes de valeur sélective (augmentation ou diminution) de l'acteur et du receveur. La valeur sélective est l'espérance de la contribution relative aux générations ultérieures d'une classe, telle qu'un allèle, un génotype ou même un comportement (Thomas et al., 2010). Un comportement qui est bénéfique pour l'acteur et coûteux pour le receveur (+/-) est qualifié d'égoïste, celui qui est bénéfique pour les deux (+/+) est un comportement mutuellement bénéfique, celui qui est coûteux pour l'acteur et bénéfique pour le receveur (-/+) est altruiste, et celui qui est coûteux pour les deux (-/-) est malveillant (Hamilton, 1964; West et al., 2011).

La coopération est définie comme un comportement par lequel un individu (l'acteur) perd temporairement des ressources au profit d'un autre individu (le receveur). Un tel comportement ne peut être sélectionné que lorsque les bénéfices qu'il engendre pour l'acteur dépassent le coût de cet acte. Cette définition de la coopération inclut donc tous les comportements altruistes (-/+) mais aussi les comportements mutuellement bénéfiques (+/+) (West et al., 2011; West et al., 2007).

INTRODUCTION

I. Le paradoxe de la coopération

Au cours des 150 dernières années, l'évolution de la coopération n'a cessé d'intriguer les biologistes de l'évolution. La coopération peut être définie comme tout comportement qui bénéficie à d'autres (Encadré 1). Darwin reconnaissait le paradoxe que soulevaient les comportements coopératifs entre individus de la même espèce, puisque les individus rivalisent pour survivre et se reproduire. Il considérait les comportements coopératifs comme « *one special difficulty which first appeared to me insuperable, and actually fatal to my theory* » (Darwin & Wallace, 1859). En effet, la sélection naturelle devrait, *a priori*, sélectionner les individus se comportant égoïstement plutôt que de façon coopérative, parce qu'ils devraient ainsi être les plus compétitifs (Figure 1). Le paradoxe de la coopération peut être expliqué en prenant, par exemple, le cas de l'élaboration d'un bien public. Les mécanismes favorisant la coopération au sein d'un groupe procurent des bénéfices à chacun de ses membres par l'élaboration d'un bien public. L'effet d'un seul individu du groupe sur la réussite de la coopération est négligeable, mais pour l'individu le coût de sa contribution ne l'est pas. Le bien public bénéficie à tous les membres du groupe, même à ceux qui ne participent pas à son élaboration et ne paient donc aucun coût. Pourquoi chaque membre participerait à ces activités collectives coûteuses, alors qu'il peut avoir accès au bien public indépendamment de sa contribution ? Cette possibilité de « tricher » devrait, en principe, empêcher le maintien d'une coopération stable au sein d'un groupe (Boyd, 2006; Fehr, 2004; Fehr & Gächter, 2002; Fehr & Gächter, 2003).

Pourtant, la coopération se rencontre dans la plupart des groupes d'animaux comme les insectes (p. ex. : Hastings et al., 1998 ; Queller & Strassmann, 1998), les oiseaux (p. ex. : Cockburn, 1998; Hatchwell, 2009), les poissons (p. ex. : Bergmuller & Taborsky, 2005; Bruintjes & Taborsky, 2008; Stiver et al., 2005) ou les mammifères (p. ex. : Clutton-Brock, 1989 ; Reeve et al., 1990), mais elle est aussi observée chez des organismes unicellulaires tels que les amibes (p. ex. : Ennis et al., 2000; Strassmann et al., 2000 ; Mehdiabadi et al., 2006) et les bactéries (p. ex. : Diggle et al., 2007; Griffin et al., 2004). Chez ces organismes, les comportements coopératifs s'observent essentiellement entre individus apparentés (Griffin et al., 2004; Lukas & Clutton-Brock, 2012; Mehdiabadi et al., 2006), et malgré plusieurs

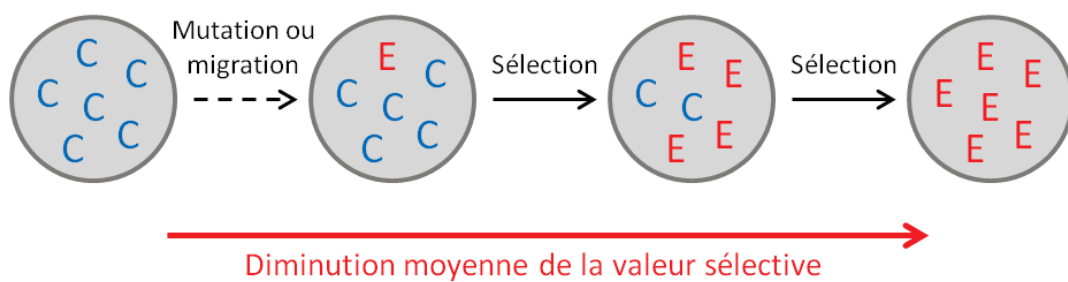


Figure 1. Le paradoxe de la coopération.

Sans aucun mécanisme favorisant la coopération, la sélection naturelle favorise les individus égoïstes qui ne coopèrent pas. Considérons une population de coopérateurs (C) dans laquelle un individu égoïste (E) apparaît par mutation ou migration. Dans une telle population mixte, l'égoïste reçoit alors des bénéfices via les interactions qu'il entretient avec les coopérateurs, sans payer aucun coût. Par conséquent, l'égoïste a une meilleure valeur sélective que les coopérateurs, et ses gènes augmentent en fréquence dans la population, malgré le fait que cela diminue la valeur sélective moyenne de la population (modifiée d'après West et al., 2007).

décennies de recherche, les observations de comportements coopératifs avec des individus non-apparentés sont rares (Clutton-Brock, 2009). L'Homme exprime également des comportements coopératifs au sein du domaine familial (p. ex. : Euler & Weitzel, 1996; Lahdenperä et al., 2004). Cependant, contrairement aux autres espèces, les comportements coopératifs entre des individus non-apparentés sont fréquents, comme par exemple, les services rendus à un voisin, le soutien aux amis, ou la coopération dans une activité professionnelle. L'Homme participe également à l'élaboration de biens publics en donnant une partie de ses ressources comme par exemple du sang ou de l'argent. Des sociétés de chasseurs-cueilleurs - qui pratiquent des formes sophistiquées d'échanges, de partages et de conservations de ressources, de chasses et de guerres collectives, - aux états-nations, la coopération au sein de larges groupes et entre individus non-apparentés, font de la coopération humaine une force puissante et unique dans le monde animal (Fehr & Fischbacher, 2003).

Chez l'Homme, d'importantes variations inter-individuelles dans les comportements coopératifs sont observées (Fehr & Fischbacher, 2003), une part étant liée au génotype (entre 20 et 40%), et une autre, plus importante, à l'environnement (Cesarini et al., 2008; Wallace et al., 2007). Des modèles théoriques montrent que cette hétérogénéité est cruciale pour le maintien de la coopération (Fishman et al., 2001; Lotem et al., 1999; McNamara et al., 2004). Selon l'environnement, une minorité d'individus coopératifs peut forcer une majorité d'individus égoïstes à coopérer ou, inversement, quelques individus égoïstes suffisent pour induire un grand nombre d'individus coopératifs à ne plus coopérer (Fehr & Fischbacher, 2003). Etudier expérimentalement ces variations est donc essentiel pour comprendre l'évolution de la coopération humaine (Zahavi, 2003). Toutefois de telles investigations sont encore rares. Comprendre l'évolution de la coopération chez l'espèce humaine reste donc un défi pour les biologistes de l'évolution (Boyd, 2006; Fehr & Fischbacher, 2003).

Les explications théoriques de l'évolution de la coopération peuvent être classées en deux catégories : celles permettant d'augmenter la valeur sélective de l'individu coopérant via des bénéfices directs, et celles augmentant sa valeur sélective inclusive (somme de la valeur sélective directe et indirecte) via des bénéfices indirects.

II. La coopération : bénéfices indirects

II.1 La sélection de parentèle

Un comportement altruiste peut être expliqué par l'obtention de bénéfices indirects, si les actes coopératifs sont dirigés vers des apparentés (Lehmann & Keller, 2006; West et al., 2007). En effet, la théorie de la sélection de parentèle (Hamilton, 1964 ; Maynard Smith, 1964) prédit qu'un comportement coûteux pour un individu peut être sélectionné s'il fournit suffisamment d'effets bénéfiques pour la valeur sélective des individus qui lui sont génétiquement proches (c.-à-d. en augmentant sa valeur sélective inclusive). Puisque les individus génétiquement proches sont susceptibles de posséder une copie des gènes propres à un individu, augmenter la survie et la reproduction de ses apparentés est un moyen de disséminer ses propres gènes de manière indirecte.

Le concept de la sélection de parentèle est décrit dans une formule connue comme la 'règle d'Hamilton' : $b > c/r$. Elle prédit que la coopération sera favorisée par la sélection si les bénéfices du receveur (b), pondérés par le coefficient d'apparentement entre le receveur et l'acteur (r), compense le coût (c) subi par l'acteur (c.-à-d. $rb - c > 0$).

Les explications basées sur la sélection de parentèle nécessitent un fort degré d'apparentement entre les individus interagissant. Le coefficient d'apparentement décrit la similarité génétique entre deux individus relative à la similarité moyenne des individus d'une population. Hamilton suggère deux mécanismes à partir desquels il pourrait y avoir un fort niveau d'apparentement entre individus : le fait de faiblement disperser et la capacité à discriminer ses apparentés.

Dispersion

Lorsque la dispersion est limitée, du fait de ses coûts élevés par exemple, les individus apparentés restent dans un environnement spatialement proche (Hamilton, 1972; Hamilton, 1964). Par exemple, chez *Pseudomonas aeruginosa*, une bactérie opportuniste pathogène, les individus communiquent par des molécules qu'ils émettent dans l'environnement. Ces molécules représentent une forme de bien public. En effet, la détection de ces molécules les renseigne sur la densité de leur population, qui à partir d'un certain seuil va provoquer la coordination de

comportements coopératifs de la population (mécanisme nommé « détection du quorum »). Cette détection du quorum est cruciale pour le succès et la virulence de cette bactérie, parce que ce quorum contrôle des comportements tels que le développement de biofilm, la production de facteurs virulents extracellulaires, l'invasion de la circulation sanguine, et par conséquent la dissémination systémique (Ruimy & Andremont, 2004). Cependant, certains mutants présents dans les populations naturelles n'émettent pas ou très peu de molécules nécessaires à la détection du quorum (Schaber et al., 2004). Ces mutants ne payant pas le coût de la production de ces molécules, mais les détectant, devraient envahir la population. Néanmoins, dans des conditions expérimentales où l'apparementement entre les bactéries coopératrices est élevé, leur exploitation par des mutants est évitée : les bactéries apparentées forment des sous-populations distinctes de celles des mutants (Diggle et al., 2007). La formation de sous-populations composées d'individus apparentés est probable en milieu naturel en raison de la reproduction clonale et d'une dispersion limitée de ces bactéries (West et al., 2006).

Des indices suggèrent qu'une faible dispersion jouerait également un rôle important dans le maintien de la coopération chez des espèces à reproduction coopérative. La reproduction coopérative est un système social dans lequel certains membres du groupe, communément appelés « helpers », aident à élever des enfants qui ne sont pas les leurs (Solomon & French, 1997). Dans la plupart des espèces où la reproduction coopérative est observée, les helpers ont atteint la maturité sexuelle, et donc pourraient se reproduire (Koenig et al., 1992). Néanmoins, ils aident généralement à élever les petits de couples reproducteurs avec lesquels ils sont génétiquement apparentés, soit parce que la dispersion est trop coûteuse, soit parce que, leur propre reproduction ayant échoué, ils sont retournés dans leur groupe natal (Braude, 2000; Ciszek, 2000; Cockburn, 1998; Hatchwell, 2009; Hatchwell et al., 2001; Reeve et al., 1990; Russell & Hatchwell, 2001). Par exemple, les Rats taupes glabres (*Heterocephalus glaber*) forment des colonies de 75 individus en moyenne (Ciszek, 2000), dans lesquelles une seule femelle se reproduit avec un petit nombre de mâles. Le reste des membres de la colonie participe à la construction et au maintien de galeries sous-terraines, à la recherche de nourriture, à la défense de la colonie, et à l'élevage des petits. Les populations locales de ce mammifère eusocial sont hautement consanguines (le plus fort taux de consanguinité connu au sein des mammifères) (Faulkes et al., 1990; Reeve et al., 1990). Le coût élevé de la dispersion pour ces animaux glabres et

presque aveugles (prédation, quantité limitée de nourriture, températures extrêmes, et/ou faible probabilité de rencontrer un partenaire de sexe opposé) semble être un facteur clé dans le maintien de ce fort taux d'apparentement, et par conséquent de la reproduction coopérative (Braude, 2000; Ciszek, 2000; Faulkes et al., 1990; Faulkes et al., 1997a; Faulkes et al., 1997b; Reeve et al., 1990).

Cependant, bien qu'une dispersion faible semble favoriser la coopération entre apparentés, cela pourrait également favoriser la compétition entre ces mêmes individus. Cette compétition entre apparentés pourrait réduire, voire supprimer, la sélection favorisant la coopération (Hamilton, 1972; Kümmerli et al., 2009; Taylor, 1992a; Taylor, 1992b; West et al., 2002). Néanmoins, l'expansion de la population grâce à la coopération (comme c'est le cas avec la détection du quorum chez les bactéries), et la tendance d'individus apparentés à disperser en petits groupes ou à disperser après une période d'interactions, sont des facteurs qui permettraient de limiter la compétition. Chez l'Homme, la dispersion est souvent biaisée en faveur de l'un des deux sexes (Bolnick et al., 2006; Perez-Lezaun et al., 1999; Seielstad et al., 1998; Hamilton et al., 2005; Lawson Handley & Perrin, 2007). La coopération entre apparentés pourrait donc être plus importante pour les individus du sexe philopatrique. Dans les sociétés patrilocales par exemple, le lieu de résidence de la famille est le village du père. Les hommes restent donc généralement dans leur village natal, contrairement aux femmes. Dans ces sociétés, la coopérativité des hommes pourrait être plus importante que celle des femmes (à condition que la compétition ne soit pas trop forte). Cependant, cette possibilité n'a toujours pas été examinée.

Reconnaissance des apparentés

Le second mécanisme qui permet un fort niveau d'apparentement entre partenaires est la capacité à détecter ses apparentés et à diriger préférentiellement ses comportements coopératifs vers eux (Hamilton, 1964). Ce mécanisme a été montré chez de nombreuses espèces de vertébrés pratiquant la reproduction coopérative (Griffin & West, 2003; Komdeur & Hatchwell, 1999; Russell & Hatchwell, 2001; Sharp et al., 2005), et même chez des organismes unicellulaires tels que les amibes (Mehdiabadi et al., 2006 ; Ostrowski et al., 2008). Quand la source de nourriture de ces amibes devient limitée, elles s'agrègent pour former un organisme pluricellulaire composé d'un pédicelle surmonté d'une capsule contenant des

amibes enkystées (spores). Contrairement aux spores qui disperseront, toutes les amibes formant le pédicelle mourront (Gadagkar & Bonner, 1994). Différents clones peuvent se mélanger pour former la structure pluricellulaire, et certains peuvent tricher en évitant de contribuer à la formation du pédicelle (Ennis et al., 2000; Strassmann et al., 2000). Néanmoins, un fort degré d'apparentement au sein de groupes d'amibes prélevés dans le milieu naturel a été trouvé (Gilbert et al., 2007), et en laboratoire, quand différents clones sont mélangés, les amibes tendent à former ces structures pluricellulaires préférentiellement avec des apparentés (Mehdiabadi et al., 2006).

Deux types de traits semblent être impliqués dans la capacité à évaluer l'apparentement : des traits environnementaux et des traits génétiques. Par exemple, chez plusieurs espèces, dont l'Homme et la Mésange à longue queue (*Aegithalos caudatus*), les individus se basent sur le temps qu'ils ont passé avec un individu pendant leur enfance pour estimer l'apparentement (Lieberman et al., 2007; Lieberman et al., 2003; Russell & Hatchwell, 2001; Sharp et al., 2005). Cette reconnaissance peut également se faire sur la base de traits olfactifs (Homme : Alvergne et al., 2007; Wedekind & Furi, 1997; Weisfeld et al., 2003; Mammifères : Mateo, 2003; Porter et al., 1991; lézards : Cooper, 1996; Léna et al., 1998; insectes : Dani et al., 2005 ; Howard & Blomquist, 2005) ou faciaux (Homme : Alvergne et al., 2007; Dal Martello & Maloney, 2006; Maloney & Dal Martello, 2006; autres primates : Parr & de Waal, 1999; Parr et al., 2010; Insectes : Tibbetts, 2002).

La dispersion limitée ou la capacité à discriminer ses apparentés sont donc deux mécanismes potentiels qui permettraient à la sélection de parentèle de fonctionner. Chez l'Homme, l'apparentement est un prédicteur important de la propension à coopérer. La sélection de parentèle est impliquée dans les comportements coopératifs que prodiguent les grands-parents à leurs enfants et petits-enfants. Par exemple en Gambie rurale, la présence d'une grand-mère améliore la condition nutritionnelle de ses petits-enfants et augmente leurs probabilités de survie (Sear & Mace, 2008; Sear et al., 2000). Chez les chasseurs-cueilleurs Hadza de Tanzanie, le poids de l'enfant est positivement corrélé avec le temps que la grand-mère passe à rechercher de la nourriture (Hawkes et al., 1997). Pour les populations finlandaises et canadiennes du 18^{ème} et 19^{ème} siècle, les

femmes, en présence de leur mère, avaient une période de reproduction plus longue, avec une fréquence de naissances plus élevée, et de meilleures chances de survie des petits-enfants (Lahdenperä et al., 2004). Les grands-parents maternels sont également plus enclins à s'investir dans les soins prodigués à leurs petits-enfants que les grands-parents paternels en raison de l'incertitude de paternité, qui implique une probabilité d'apparement plus faible pour ces derniers (Euler & Weitzel, 1996; Laham et al., 2005). Enfin, les individus apparementés sont généralement plus enclins à former des coalitions lors de conflits (Chez les Yanomamö : Chagnon & Bugos Jr, 1979; dans la royauté anglaise : Johnson & Johnson, 1991; chez les Vikings : Dunbar et al., 1995), à se transmettre de l'argent (Bowles & Posel, 2005), à coopérer en période de crise (McCullough & Barton, 1991), et à accepter de souffrir physiquement pour le bien de l'autre (Madsen et al., 2007).

Tout comme chez les animaux non-humains, la sélection de parentèle semble donc expliquer la coopération entre individus apparementés dans l'espèce humaine. Cependant, une des spécificités de la coopération humaine est la fréquence élevée de comportements coopératifs réalisés entre individus non-apparementés. La sélection de parentèle ne semble donc pas suffisante pour expliquer l'ensemble des comportements coopératifs que l'on observe chez l'Homme.

II.2 L'effet barbe verte

Quelques années après qu'Hamilton ait formulé sa théorie de 'valeur sélective inclusive' (Hamilton, 1964), il souligne que celle-ci est plus générale que la théorie de la sélection de parentèle, ayant été renommée ainsi par Maynard-Smith (Maynard Smith, 1964). La valeur sélective inclusive représente la sélection qui s'opère grâce aux bénéfices engendrés en coopérant avec n'importe quel individu génétiquement proche. Il existe ainsi deux possibilités pour augmenter sa valeur sélective inclusive via des bénéfices indirects : la première en aidant les individus apparementés (c.-à-d. sélection de parentèle), et l'autre, en aidant des individus non-apparementés, mais qui possèdent le même gène codant pour l'altruisme (effet 'barbe verte').

Cet effet 'barbe verte' présuppose (i) l'existence d'un gène ou d'un lot de gènes (situés sur le même chromosome et suffisamment proches pour être

transmis ensemble) codant pour l'altruisme, (ii) qu'un trait observable signale la présence de ce gène, et (iii) que les comportements altruistes soient dirigés vers les individus arborant ce trait et donc possédant ce même gène. Ce mécanisme d'appariement par la reconnaissance d'un gène fut illustré par Dawkins en proposant qu'un gène codant pour l'altruisme puisse être signalé par un trait morphologique comme une barbe verte (Dawkins, 1976). Néanmoins, ce mécanisme d'appariement ne nécessite pas obligatoirement l'existence d'un trait observable. Il suffit, par exemple, que le gène codant pour l'altruisme influence également un rapprochement spatial des individus qui en sont porteurs, en induisant par exemple une préférence d'habitat (par pléiotropie par exemple), pour que les altruistes interagissent avec d'autres altruistes (West et al., 2007). Par conséquent, bien que ce mécanisme soit couramment nommé l'effet barbe verte, il représente un mécanisme d'appariement plus général, qui nécessite seulement l'existence d'un gène (ou lot de gènes liés) à la fois codant pour l'altruisme et induisant une association entre altruistes (Gardner & West, 2010; Lehmann & Keller, 2006; West et al., 2007; West et al., 2011). Cet appariement entre altruistes pourrait être un mécanisme potentiel pour l'évolution de la coopération entre individus non-apparentés. En effet, les altruistes coopérant entre eux, les égoïstes n'auraient pas d'autre choix que de rester ensemble, et l'avantage des égoïstes pourrait alors être surpassé par les bénéfices que procurerait la coopération mutuelle entre altruistes. Ce processus a premièrement été formulé en tant que mécanisme prodiguant des bénéfices indirects aux altruistes. Cependant, de nombreux bénéfices directs peuvent également résulter de cette association, accentuant la sélection favorisant la coopération.

Bien que cet effet 'barbe verte' ait été montré chez deux espèces sociales (fourmi : Keller & Ross, 1998; Ross & Keller, 2002; amibe : Queller et al., 2003) dont les comportements coopératifs sont dirigés vers des apparentés, son importance est probablement faible dans l'évolution de la coopération entre non-apparentés (Gardner & West, 2010). En effet, l'apparition de tricheurs serait suffisante pour faire disparaître les comportements coopératifs d'une population. Imaginons que, par hasard, un mutant arborant une barbe verte, mais néanmoins égoïste, apparaisse dans une population d'altruistes à barbe verte ; situation probable dans le cas où les gènes qui codent pour la barbe verte et pour le fait que les individus à barbe verte dirigent leurs actes coopératifs vers les individus à barbe verte, ne sont pas assez liés. Les individus possédant une barbe verte interagissant ensemble, la

sélection naturelle favorisera les mutants à barbe verte qui exploiteront les altruistes. Les mutants envahiront alors rapidement la population d'altruistes jusqu'à les faire disparaître (Dawkins, 1976; Okasha, 2002). Ce mécanisme d'appariement de barbes vertes ne semble donc pas évolutivement stable afin de maintenir la coopération dans un groupe. De tels appariements pourraient néanmoins favoriser l'évolution de la coopération lorsque les traits impliqués pour signaler la coopérativité sont honnêtes (*cf.* V).

II.3 La sélection de parentèle : une importance surestimée ?

Au cours des quarante dernières années, de nombreuses preuves concernant l'implication de la sélection de parentèle dans le maintien de la coopération ont été trouvées. Dans certains cas, l'importance de ces bénéfices dans l'évolution et le maintien de la coopération est incontestée, tel que pour les insectes eusociaux et leurs castes stériles (Hastings et al., 1998; Queller & Strassmann, 1998). La sélection de parentèle semble également une force importante dans le maintien de la reproduction coopérative chez de nombreuses espèces d'oiseaux et de mammifères (Hatchwell, 2009 ; Lukas & Clutton-Brock, 2012).

Néanmoins, bien que l'apparentement entre les membres d'un groupe facilite l'évolution de la coopération, l'idée que la sélection de parentèle suffise à expliquer les comportements coopératifs, en particulier chez les vertébrés pratiquant la reproduction coopérative, apparaît moins pertinente qu'il y a 30 ans (Clutton-Brock, 2002; Cockburn, 1998; Griffin & West, 2002; Heinsohn & Legge, 1999; Ridley & Sutherland, 2002). En effet, la plupart des animaux sociaux forment des groupes qui sont constitués d'individus apparentés, et en excluant les espèces haplodiploïdes, il n'existe toujours pas de données prouvant que le degré d'apparentement des groupes soit plus important dans les espèces pratiquant la reproduction coopérative que dans celles qui ne la pratiquent pas (Clutton-Brock, 2002). De plus, dans de nombreuses espèces de vertébrés et d'invertébrés, l'investissement dans les soins aux jeunes ne semble pas varier avec le degré d'apparentement des helpers (Clutton-Brock et al., 2000; Cockburn, 1998; Creel & Waser, 1994; Queller & Strassmann, 1998; Strassmann et al., 1997). Par exemple, chez les Suricates (*Suricata suricatta*), la variation inter-individuelle de la quantité d'aide fournie par les helpers dépend plus de leur âge, de leur sexe et de leur poids, que de leur degré d'apparentement avec les jeunes (Clutton-Brock et al., 2000;

Clutton-Brock et al., 2001). La présence de helpers non-apparentés a également été observée dans plusieurs espèces d'oiseaux et de mammifères, et aucune différence d'investissement avec des helpers apparentés n'a été trouvée (Clutton-Brock et al., 2000; Dunn et al., 1995; Magrath & Whittingham, 1997). De plus, les coûts de la compétition pour les ressources ou pour les partenaires sexuels entre les individus apparentés ont souvent été négligés face aux bénéfices indirects de la coopération (Griffin & West, 2002; West et al., 2001; West et al., 2002). Enfin, des comportements coopératifs entre individus non-apparentés ont aussi été observés dans de nombreuses espèces ne pratiquant pas la reproduction coopérative, comme par exemple, l'échange de nourriture chez le Vampire d'Azara (*Desmodus rotundus*) (Wilkinson, 1988; Wilkinson, 1984), l'épouillage et le partage de nourriture chez les primates (Gilby, 2006; Majolo et al., 2012; Mitani & Watts, 2001; Schino & Aureli, 2010; Stevens & Gilby, 2004) ou la chasse collective chez les carnivores et certains primates (Creel, 1997; Mitani & Watts, 2001).

Tout comme dans l'espèce humaine, où les comportements coopératifs entre individus non-apparentés sont fréquents, l'influence de la sélection de parentèle ne suffit pas à expliquer la coopération chez les animaux. Son influence semble avoir été surestimée au détriment d'autres mécanismes comme ceux permettant de recevoir des bénéfices directs en terme de valeur sélective (Clutton-Brock, 2002; Griffin & West, 2002). Les bénéfices directs potentiels générés par les comportements coopératifs sont donc devenus l'objet d'un grand intérêt depuis quelques années (Bergmuller & Taborsky, 2005; Clutton-Brock, 2002; Cockburn, 1998; Kokko et al., 2002; Komdeur, 2006).

Encadré 2. Exemple de mutualisme inter-spécifique

Les interactions mutualistes inter-spécifiques - c'est-à-dire entre des individus d'espèces différentes - seraient maintenues car elles génèreraient des bénéfices immédiats aux deux partenaires. Au sein de chacune des espèces impliquées, ces bénéfices permettraient ainsi aux individus impliqués dans un mutualisme interspécifique d'augmenter leur valeur sélective par rapport à leurs congénères ne l'étant pas.

Un des exemples de mutualisme inter-spécifique les plus connus est celui entre le Labre nettoyeur (*Labroides dimidiatus*) et son client le Happeur à deux lignes (*Scolopsis bilineatus*). Les poissons nettoyeurs sont de petits poissons qui enlèvent et consomment le mucus et les ectoparasites de poissons de plus grande taille. Ces 'clients' bénéficient ainsi d'une réduction de leur charge parasitaire (Grutter, 1999). En plus de la nourriture qu'ils obtiennent en nettoyant leurs clients, les poissons nettoyeurs bénéficient également d'une immunité à la prédation (Cote, 2000) : ils utilisent des stimulations tactiles comme une stratégie manipulant les décisions de leur partenaire afin d'éviter d'être mangé par leurs clients piscivores (Bshary & Würth, 2001; Cheney et al., 2008; Grutter, 2004). En laboratoire, ces simulations tactiles réduisent également l'agressivité des clients piscivores envers les proies à proximité des stations de nettoyage (Cheney et al., 2008). Des phénomènes de "réputation" pourraient également être impliqués dans ces interactions mutualistes inter-spécifiques. En effet, il a été expérimentalement montré que les clients passent plus de temps à côté des poissons nettoyeurs dont ils ont pu observer l'efficacité avec d'autres clients, plutôt qu'à côté des poissons nettoyeurs dont ils ne connaissent pas l'efficacité (Bshary & Grutter, 2006). De plus, les poissons nettoyeurs semblent se nourrir de façon plus favorable au client lorsque leur réputation auprès d'autres clients potentiels est en jeu (Pinto et al., 2011).

Certains mécanismes formulés initialement pour expliquer la coopération entre individus de la même espèce, comme la réciprocité indirecte, pourraient donc également expliquer certaines facettes des mutualismes inter-spécifiques.

III. La coopération : bénéfices directs

L'évolution de la coopération ne dépend pas seulement de la sélection de parentèle et des bénéfices indirects ; la coopération peut aussi fournir des bénéfices directs à l'individu qui coopère. Un comportement coopératif produit directement des bénéfices en termes de valeur sélective quand le succès reproducteur de l'acteur, c'est-à-dire de celui qui réalise l'acte de coopération, est augmenté (West et al., 2007). Dans ce cas, le comportement n'est plus qualifié d'altruiste (Encadré 1). Dans certains cas, les individus peuvent recevoir des bénéfices immédiats et automatiques par la seule présence d'autres membres du groupe (Sachs et al., 2004; West-Eberhard, 1975) (p. ex. : augmentation de la taille du groupe – cf. III.1). Les interactions coopératives peuvent également être une conséquence de stratégies de manipulation, comme lorsqu'un dominant utilise des stratégies coercitives, forçant les subordonnés à coopérer (cf. III.2). Enfin, les individus peuvent échanger des ressources ou des services en subissant un coût temporaire en termes de valeur sélective ; coût qui sera compensé ultérieurement par les bénéfices qu'ils recevront en étant aidé par les individus avec lesquels ils ont précédemment coopérés (phénomène de réciprocité directe – cf. III.3) ou par des individus connaissant leur réputation de coopérateur (phénomène de réciprocité indirecte – cf. III. 4). Tous ces mécanismes ne sont pas mutuellement exclusifs, et plusieurs d'entre eux peuvent être impliqués dans le maintien de la coopération au sein d'une même espèce. D'ailleurs la distinction entre ces mécanismes est souvent floue : l'augmentation de la taille du groupe, ou la manipulation, peuvent aussi faire intervenir des mécanismes de réciprocité par exemple.

Bien que je me restreigne aux comportements coopératifs intra-spécifiques et aux mécanismes qui les maintiennent, il est important de noter que des comportements mutuellement bénéfiques peuvent être observés entre individus d'espèces différentes (Encadré 2).

III.1 L'augmentation de la taille du groupe

L'hypothèse de l'augmentation de la taille du groupe suggère que les individus survivent et se reproduisent mieux dans de grands groupes d'individus. Ainsi, tous les comportements permettant d'augmenter la taille du groupe peuvent être sélectionnés par les bénéfices directs 'automatiques' que reçoivent les

coopérateurs qui permettent cette augmentation, tout comme, par conséquence secondaire, les autres membres du groupe. Des modèles théoriques montrent que si les membres d'un groupe partagent automatiquement ces bénéfices, (i) les comportements coopératifs peuvent être maintenus uniquement par l'augmentation du groupe ; (ii) qu'en association avec la sélection de parentèle, cette augmentation de taille peut produire un niveau élevé de coopération au sein d'un groupe ; (iii) et que la tricherie n'est pas favorisée tant que les coûts de la coopération ne sont pas trop élevés (Kokko et al., 2001). Toutefois, ces modèles ne prennent pas en compte les coûts associés à l'augmentation de la taille du groupe, tels que l'augmentation de la compétition pour les ressources ou pour les partenaires sexuels (Alexander, 1974; Hoogland & Sherman, 1976; Jakob, 1991; Majolo et al., 2008; Molvar & Bowyer, 1994), ou encore l'augmentation de la transmission des maladies et des parasites (Cote & Poulin, 1995; Davies et al., 1991; Moller et al., 2001); la réalité pourrait donc s'avérer différente.

Dans les sociétés animales, de nombreux faits confortent l'idée que la survie et le succès reproducteur de tous les membres d'un groupe augmentent avec la taille de celui-ci. En effet, la taille du groupe augmente la capacité à produire, amasser et défendre la nourriture (Courchamp & Macdonald, 2001; Creel, 1997; Creel & Creel, 2001), élever les jeunes (Clutton-Brock et al., 2001; Courchamp & Macdonald, 2001), détecter et se défendre des prédateurs (Clutton-Brock et al., 1999; Queller & Strassmann, 1998), gagner les conflits avec d'autres groupes (Bernasconi & Strassmann, 1999; Carneiro, 1967), ou à se disperser en grands sous-groupes (Courchamp et al., 2000; Ligon & Ligon, 1978). Le partage de nourriture ou l'aloparentalité (aide fournie aux petits d'autres individus), deux comportements que l'on retrouve chez l'Homme (Sear & Mace, 2008) et d'autres espèces sociales (Clutton-Brock, 2002; Cockburn, 1998), peuvent donc être sélectionnés par le mécanisme d'augmentation de la taille du groupe.

De plus, dans le cas de l'aloparentalité, en augmentant la survie des jeunes du groupe, un helper augmente également la probabilité qu'une partie de ces jeunes soient présents ultérieurement pour nourrir ses propres petits (réciprocité). Pour l'instant, il n'a pas encore été montré, chez l'Homme, que les individus qui aident à élever des petits qui ne sont pas les leurs reçoivent des bénéfices de ce genre. Par exemple, nous ne savons pas si les enfants qui reçoivent des soins de leurs oncles et tantes s'investissent plus tard dans la survie de leurs cousins.

Néanmoins, en pratique, les effets de l'augmentation de la taille du groupe et de la sélection de parentèle sont difficiles à distinguer (Clutton-Brock, 2002). En effet, puisque certains individus d'un groupe sont apparentés, l'augmentation de la taille du groupe peut fournir des bénéfices à tous les individus apparentés aux coopérateurs, ce qui augmenterait la valeur sélective inclusive de ces derniers. De plus, les coopérateurs peuvent préférentiellement aider leurs apparentés à se reproduire, ce qui leur permettrait de recevoir des bénéfices indirects par sélection de parentèle, mais aussi des bénéfices directs par l'augmentation de la taille du groupe.

III.2 La manipulation et la punition

Dans de nombreuses sociétés animales, certains individus du groupe utilisent des stratégies coercitives afin d'augmenter leur valeur sélective, en obligeant d'autres individus à agir de façon coopérative (Cant & Johnstone, 2006; Clutton-brock & Parker, 1995). Dans certains cas, les individus harcèlent les autres membres du groupe jusqu'à ce qu'ils coopèrent. Par exemple, le partage de la nourriture chez les Chimpanzés (*Pan troglodytes*) est davantage dû au harcèlement par les autres membres du groupe qu'à des phénomènes de réciprocité (Gilby, 2006). Les dominants peuvent également forcer des subordonnés à coopérer. Par exemple, une expérience conduite chez le Nestor kéa (*Nestor notabilis*), une espèce de perroquet, a montré que dans un jeu de coordination, où un individu doit se percher sur un levier pour permettre à un autre individu de se nourrir, le dominant agresse le subordonné pour que ce dernier se perche sur le levier, le dominant ne réciproquant pas une seule fois (Tebbich et al., 1996).

Des phénomènes de punition des individus tricheurs permettraient également de maintenir la coopération. En effet, si les tricheurs sont systématiquement punis par les autres membres du groupe, cela constitue alors une incitation à coopérer. Par exemple, chez le Macaque Rhésus (*Macaca mulatta*), le dominant punit les subordonnés qui ne donnent pas l'alerte quand ils découvrent un site possédant de bonnes ressources alimentaires (Hauser, 1992). Chez les espèces à reproduction coopérative, les couples reproducteurs peuvent également punir les helpers « paresseux » pour les encourager à aider. En effet, en restant sur le territoire des couples reproducteurs, les helpers leur imposent un coût. La tolérance envers les helpers peut s'expliquer par les avantages qu'engendre l'aide de ces

Encadré 3. Les jeux d'économie et leurs prédictions rationnelles

Le développement des jeux d'économie permet d'explorer la variabilité inter-individuelle grâce aux mesures quantitatives des comportements coopératifs qu'ils fournissent (Fehr & Gächter, 2003). Ces jeux sont basés sur la théorie des jeux, qui tente de décrire mathématiquement le comportement des individus lors de situations stratégiques, dans lesquelles le succès d'un individu dépend de son choix, mais également de celui des autres. Un jeu se compose d'un ensemble d'acteurs, d'une série de stratégies mises à leur disposition, et de gains spécifiques pour chacune de leurs combinaisons. Il existe de très nombreux jeux, chacun mesurant une facette particulière de la coopération. Parmi les jeux les plus connus, citons le jeu de l'ultimatum (p. ex. : Gintis et al., 2003; Güth et al., 1982; Henrich et al., 2005; Wallace et al., 2007), le jeu du dictateur (p. ex. : Pradel et al., 2009; Andreoni & Vesterlund, 2001; Henrich et al., 2005; Benz & Meier, 2008), et le jeu du bien public (p. ex. : Cadsby et al., 2007; Cadsby & Maynes, 1998; Henrich et al., 2005; Keser & Van Winden, 2000; Willinger & Ziegelmeyer, 1999; Willinger & Ziegelmeyer, 2001).

Jeu de l'ultimatum

Ce jeu implique deux joueurs. Le joueur A reçoit un montant de jetons et en propose une proportion de son choix (entre la totalité et rien) au joueur B. Le joueur B accepte ou refuse la proposition. Si B accepte, les deux joueurs se répartissent les jetons tel que le joueur A l'a proposé ; si B refuse, les deux joueurs ne reçoivent rien du tout. Dans ce jeu, la rationalité économique, fondée sur l'hypothèse de la maximisation des gains individuels, prédit que le joueur A devrait envoyer la plus petite offre non nulle possible, et que le joueur B devrait toujours l'accepter. Par exemple, si un montant de 20€ est donné au joueur A en pièces de 1€, alors il devrait offrir 1€ au joueur B et garder les 19€ pour lui. Puisque le joueur B doit choisir entre 0€ et l'offre du joueur A, il devrait accepter n'importe quelle offre non-nulle. Cependant, ce n'est pas ce qui est observé expérimentalement (Gintis et al., 2003). Dans les pays industrialisés par exemple, le mode (valeur la plus représentée dans une distribution) des offres du joueur A est de 50% du montant initial, et la moyenne varie entre 40 et 50%. Les joueurs B acceptent les offres moyennes, mais rejettent souvent les offres inférieures à 30% de la somme totale (Camerer & Thaler, 1995; Gintis et al., 2003; Henrich, 2000; Roth et al., 1991).

(Encadré 3 suite – page suivante)

derniers dans l'élevage des petits. L'aide fournie peut donc être vu comme une forme de 'loyer' payé aux individus reproducteurs afin d'être autorisés à rester sur le territoire ('pay-to-stay hypothesis' : Bergmueller et al., 2007; Bergmuller & Taborsky, 2005; Gaston, 1978), ce qui s'apparenterait à de la réciprocité. Les observations soutenant cette hypothèse sont rares, mais existent chez le Rat-taupe glabre *Heterocephalus glaber* (Reeve, 1992), le Mérion superbe *Malurus cyaneus* (Mulder & Langmore, 1993), et commencent à s'accumuler chez un poisson cichlidé *Neolamprologus pulcher* (Balshine-Earn et al., 1998; Bergmuller & Taborsky, 2005; Bruintjes & Taborsky, 2008; Stiver et al., 2005).

Cependant, il n'a toujours pas été montré que la coopérativité des subordonnés augmente après qu'ils aient été punis, que ce soit chez le Macaque Rhésus (*Macaca mulatta*) ou chez les espèces pour lesquelles des observations étayaient l'hypothèse du 'pay-to-stay'. D'autre part, chez les Suricates (*Suricata suricatta*), les agressions des dominants suppriment la reproduction des subordonnés (Young et al., 2006). L'agressivité des individus reproducteurs envers les subordonnés pourrait ainsi être principalement utilisée pour diminuer la reproduction de ces derniers, plutôt que pour augmenter leurs contributions aux activités coopératives (Raihani et al., 2012).

La coopération humaine, au sein de grands groupes, entre des individus non-apparentés, serait également permise par l'existence de phénomènes de punition des individus tricheurs, qui établissent et maintiennent des normes sociales (Fehr, 2004; Fehr & Fischbacher, 2003; Fehr & Gächter, 2002; Nowak, 2006). Fehr et Gächter (2002) ont d'ailleurs montré expérimentalement, par l'utilisation de jeux d'économie (Encadré 3), que donner la possibilité aux individus de payer un coût pour punir les égoïstes permet d'établir et de maintenir une coopération stable au sein du groupe. Cependant, la punition est un comportement coûteux pour l'individu qui la réalise, sans aucun avantage en retour, donc elle ne peut pas être sélectionnée au niveau individuel. Certains individus peuvent également tricher en ne punissant pas les individus qui ne coopèrent pas. Ces individus non-punisseurs, ne payant pas le coût de la punition, mais bénéficiant de la punition instaurée par d'autres, pourraient envahir la population. Enfin, la punition est aussi utilisée par les non-coopérateurs contre les coopérateurs comme acte de vengeance (Denant-Boemont et al., 2007; Dreber et al., 2008; Herrmann et al., 2008; Nikiforakis, 2008). La punition ne semble donc pas être un mécanisme pouvant maintenir une

Encadré 3. Les jeux d'économie et leurs prédictions rationnelles (suite)

Jeu du dictateur :

Ce jeu implique deux joueurs. Le joueur A reçoit un montant de jetons et en propose une proportion de son choix (entre la totalité et rien) au joueur B. Le joueur B ne joue pas. Dans ce jeu, la rationalité économique prédit que le joueur A ne devrait rien donner au joueur B, et repartir avec la totalité du montant initial. Les participants des sociétés occidentales font des offres au joueur B qui ont un mode à 0, ce qui est en accord avec la théorie de la rationalité économique, cependant un deuxième mode est observé à 50% du montant initial (Henrich et al., 2005).

Jeu du bien public – jeu utilisé pendant ma thèse (Article 1 et 2 – Chapitre I & II)

Ce jeu implique en général quatre joueurs. Chaque joueur choisit secrètement, parmi les jetons qui lui ont été initialement remis, la proportion qu'il veut mettre dans un pot commun. Le nombre de jetons mis dans le pot commun est multiplié par un facteur fixe. Chacun des joueurs garde les jetons qui n'ont pas contribué au bien public, et tous reçoivent, à part égale, une partie des jetons du pot commun. Dans ce jeu, la rationalité économique, fondée sur l'hypothèse de la maximisation des gains individuels, prédit une contribution nulle au compte collectif de la part de tous les joueurs (en raison du risque que les autres joueurs aient une contribution nulle). Le fait d'effectuer des placements sur le compte collectif, allant à l'encontre de la rationalité économique, est interprété comme un comportement coopératif. En effet, le compte collectif rapporte plus au groupe dans son ensemble que le compte individuel. Comme pour les deux autres type de jeu, les individus coopèrent beaucoup plus que ce qui est attendu selon la rationalité économique. Une méta-analyse de 12 expériences du jeu du bien public indique que la contribution moyenne varie entre 40% et 60% dans les premières périodes du jeu, mais qu'à la période finale 73% des individus ne contribuent pas, et le reste des participants ont une contribution proche de 0 (Fehr & Schmidt, 1999).

L'utilisation de ces trois types de jeux dans divers pays de quatre continents différents (Afrique, Amérique du sud, Océanie et Asie), montre également que les prédictions théoriques basées sur la rationalité ne sont vérifiées dans aucune des 15 sociétés étudiées, et pour aucun des trois jeux utilisés (Henrich et al., 2005).

coopération évolutivement stable. De plus, la mise en évidence de la puissance des effets bénéfiques de la récompense matérielle ou symbolique, comparés aux effets négatifs de la punition sur les relations interpersonnelles (Fehr & Rockenbach, 2003; Lowe et al., 1996; Stajkovic & Luthans, 2003), met en doute le fait que la menace d'une punition coûteuse soit un mécanisme approprié pour maintenir la coopération. D'ailleurs lors d'un jeu du bien public, la récompense des coopérateurs est aussi efficace que la punition des tricheurs pour maintenir un fort niveau de coopération, et elle permet d'obtenir des gains plus importants (Rand et al., 2009).

III.3 La réciprocité directe

Les comportements coopératifs peuvent également être favorisés dans des interactions réciproques (Trivers, 1971). Ce mécanisme n'est pas restreint aux individus apparentés. La coopération réciproque procure des bénéfices directs dans le cas de rencontres répétées entre les mêmes individus, permettant des interactions bilatérales à long terme (Nowak, 2006; Trivers, 1971). En effet, ces interactions réciproques sont favorisées si le coût à court terme de l'acteur (au moment où il coopère avec un autre individu) est compensé par les bénéfices qu'il recevra en interagissant de façon répétée et bilatérale avec ce même individu : « si je coopère maintenant, tu coopéreras la prochaine fois, et ainsi de suite ». Dans le cadre de la théorie des jeux, la réciprocité directe est décrite par la répétition du dilemme du prisonnier. A chaque période de ce jeu, deux joueurs peuvent choisir de coopérer ou de ne pas coopérer. Si les deux coopèrent, ils gagnent plus que si les deux refusent de coopérer. Cependant, si l'un des deux refuse de coopérer tandis que l'autre choisit de coopérer, alors celui qui a refusé obtient le gain le plus important. Axelrod et Hamilton (1981) ont démontré que le principe du « tit-for-tat » (c.-à-d. la réponse à un comportement coopératif est un autre comportement coopératif, la réponse à un refus de coopérer est un autre refus de coopérer) est la stratégie la plus efficace dans ce type de jeu. En effet, en commençant par coopérer, puis en adoptant le même comportement que celui adopté par son partenaire dans l'interaction précédente, les gains obtenus sont plus importants que les gains obtenus par n'importe quelle autre stratégie. Depuis, la réciprocité directe a été examinée dans de nombreuses études théoriques utilisant le principe du « tit-for-tat » ou des extensions de ce principe (Axelrod & Hamilton, 1981; Imhof et al., 2007; Nowak & Sigmund, 1993; Nowak & Sigmund, 1992).

Chez les animaux, la réciprocité directe basée sur la stratégie du « tit-for-tat », a été observée pour des comportements concernant la défense contre les prédateurs, l'échange de nourriture, l'épouillage, et les coalitions (Cheney et al., 2010; de Waal, 1997; Majolo et al., 2012; Olendorf et al., 2004; Rutte & Taborsky, 2008). Par exemple, chez le Gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*), certains individus se joignent à leurs voisins afin de mener un assaut pour tenter de repousser un prédateur. Il a été montré expérimentalement que le Gobemouche noir aide un voisin à repousser un prédateur quand celui-ci a coopéré avec lui antérieurement, mais n'aide pas celui qui n'est pas venu l'aider quand cela était nécessaire (Krams et al., 2008). La réciprocité directe a également été mise en évidence en laboratoire chez le Capucin à houppe noir (*Cebus apella*) (Hattori et al., 2005) et chez le Rat brun (*Rattus norvegicus*) (Rutte & Taborsky, 2008). Chez le Chimpanzé (*Pan troglodytes*), des observations de terrain montrent également la présence de réciprocité directe (de Waal, 1997; Mitani, 2006), contrairement aux résultats en laboratoire (Melis et al., 2008; Yamamoto & Tanaka, 2009). Chez l'Homme, l'influence de la réciprocité directe dans les comportements coopératifs a largement été établie : lors de jeux du dilemme du prisonnier par exemple, les participants réciproquent avec leurs partenaires et établissent de fructueuses relations coopératives (p. ex. : Andreoni & Miller, 1993; Axelrod, 1980; Dawes, 1980; Kiesler et al., 1996; Milinski & Wedekind, 1998).

La réciprocité directe pourrait donc expliquer la coopération entre individus non-apparentés chez de nombreuses espèces animales. Cependant, les preuves expérimentales chez les animaux non-humains restent encore rares (Clutton-Brock, 2009; mais voir Schino & Aureli, 2010). De plus, des simulations suggèrent que les stratégies réciproques ne peuvent permettre le maintien d'un fort degré de coopération que dans les interactions entre un nombre restreint d'individus (Boyd & Richerson, 1988). La coopération humaine, au sein de grands groupes d'individus, entre individus-non apparentés, et dans des situations où la réciprocité est rare, nécessite d'autres explications.

III.4 La réciprocité indirecte

En 1987, Alexander étend la théorie de la réciprocité directe de Trivers (1971), en postulant que la réciprocité procurerait des bénéfices directs lorsque des individus, parce qu'ils ont déjà coopéré dans le passé, ont acquis une réputation et

un statut social qui leur permet d'obtenir des alliés pour coopérer (Alexander, 1987; Fehr, 2004). Dans ce contexte de réciprocité indirecte, la réputation d'un individu est sans cesse évaluée et réévaluée par les autres individus du groupe, et sera utilisée pour les interactions sociales futures (Wedekind & Braithwaite, 2002). D'ailleurs de nombreuses preuves théoriques et expérimentales soutiennent cette théorie. En effet, des modèles analytiques et des simulations informatiques ont montré que la réciprocité indirecte est évolutivement stable (Lotem et al., 1999; Nowak & Sigmund, 1998; Panchanathan & Boyd, 2004). Chez les animaux, bien qu'il y ait peu d'observations de sa présence (Covas et al., 2007), des exemples ont été trouvés chez des espèces d'oiseaux dans lesquelles les individus ajustent leur coopérativité en fonction de la présence d'une audience (Akçay et al., 2010; Doutrelant & Covas, 2007; Reyer, 1984; Reyer, 1990). Chez l'Homme, lors de jeux d'économie, les individus les plus coopératifs et les plus généreux obtiennent une meilleure réputation, et reçoivent plus d'actes coopératifs en retour (King-Casas et al., 2005; Ostrom, 2003; Wedekind & Braithwaite, 2002; Wedekind & Milinski, 2000). Enfin, chez les Ache du Paraguay, les chasseurs produisant et partageant le plus, sont ceux qui reçoivent le plus de nourriture dans les périodes difficiles (Gurven et al., 2000).

Si les individus les plus coopératifs sont préférentiellement choisis comme partenaires pour coopérer, les bénéfices de la coopération peuvent alors entraîner une compétition entre les individus afin d'être le plus coopératif (hypothèse de l'altruisme concurrentiel : Noe & Hammerstein, 1995; Noe & Hammerstein, 1994; Roberts, 1998). Cette sélection sociale constitue potentiellement une force évolutive importante pour expliquer la coopération entre individus non-apparentés (Flinn & Alexander, 2007; West-Eberhard, 1984; West-Eberhard, 1979; West-Eberhard, 1983). Par exemple, chez le Cratérope écaillé (*Turdoides squamiceps*), un oiseau à reproduction coopérative, les helpers rentrent en compétition pour être plus coopératifs que les autres (Carlisle & Zahavi, 1986). Chez l'Homme, une compétition pour la coopérativité survient dans des jeux d'économie, les participants les plus coopératifs y gagnent un statut plus élevé et sont plus fréquemment choisis comme partenaire de coopération (Barclay & Willer, 2007; Hardy & Van Vugt, 2006; Rege & Telle, 2004; Sylwester & Roberts, 2010). La sélection sociale, et la théorie de l'altruisme concurrentiel qui lui est sous-jacente, possède le potentiel d'améliorer significativement notre compréhension de l'évolution et du maintien de la coopération. Pourtant, ce concept n'a suscité que très peu de recherches (Amundsen, 2000; Nesse, 2007; Nesse, 2010).

IV. Sélection sexuelle et théorie du signal honnête

IV.1 Indices de l'influence potentielle de la sélection sexuelle sur la coopération

Un cas particulier de sélection sociale est la sélection sexuelle : la compétition pour accéder aux partenaires sexuels pourrait induire une sélection positive des comportements coopératifs. Des observations comportementales, essentiellement chez les oiseaux, mais aussi chez certains primates, fournissent un grand nombre d'exemples où les comportements coopératifs augmenteraient l'accès aux opportunités de reproduction. Par exemple, chez les Chimpanzés (*Pan troglodytes*), le dominant concède des accouplements aux mâles contre leur soutien politique. En effet, le mâle dominant tolère davantage les événements de reproduction entre les femelles et les mâles qui l'ont soutenu lors de conflits et ces mâles copulent plus souvent que les autres (Duffy et al., 2007). Chez les espèces à reproduction coopérative, les helpers peuvent réaliser des copulations hors-couple avec les individus reproducteurs (Baglione et al., 2002; Li & Brown, 2000; Mulder et al., 1994; Webster et al., 2004; Whittingham et al., 1997). Par exemple, chez le Mériion superbe (*Malurus cyaneus*) les relations hors-couple sont plus communes dans les couples reproducteurs avec helpers que sans helpers (Mulder et al., 1994). Chez le Mériion splendide (*Malurus splendens*), les couples reproducteurs avec plusieurs helpers sont deux fois plus susceptibles de contenir des petits issus de relations hors-couple que les couples reproducteurs sans ou avec un seul helper (Webster et al., 2004). Des analyses génétiques montrent que 25% des petits issus de copulations hors-couple proviennent de la reproduction entre une femelle reproductrice et un helper ; et environ la moitié représente des cas dans lesquels les petits sont issus d'un helper de son propre couple. De plus, les femelles reproductrices sont aussi de potentielles partenaires pour les helpers dans le futur, et aider à nourrir leurs petits pourrait augmenter leurs chances de se reproduire avec elles. Par exemple le plus dominant des helpers pourrait remplacer le mâle reproducteur après son décès, ou le destituer à la prochaine saison de reproduction (Fessl et al., 1996; Reyer, 1984; Reyer, 1990; Sloane, 1996). Dans ces cas, l'accès aux partenaires est facilité par la position spatiale et sociale de l'individu ; aider au lieu de disperser permet à un individu de rester sur un territoire de bonne qualité, et à partir de cette position, cet individu a de meilleures chances de trouver un partenaire.

Néanmoins, le fait d'aider pourrait aussi être utilisé directement pour attirer les partenaires sexuels. Par exemple, chez le Manakin lancéolé (*Chiroxuphia lanceolata*) certains mâles coopèrent par paires pour élaborer des chants et des danses en duo facilitant l'accès aux partenaires (DuVal, 2007). Chez le Chimpanzé, les femelles s'accouplent plus fréquemment avec les mâles qui ont été généreux en partageant de la viande avec elles (Gomes & Boesch, 2009). Cependant de telles observations sont encore rares ; examiner en détail l'influence de la coopérativité sur le choix de partenaire reste nécessaire.

Chez l'Homme, de nombreux indices suggèrent également que la coopérativité peut être influencée par la sélection sexuelle. La générosité et la coopérativité semblent être des traits renforçant la réputation et le statut social (Gurven et al., 2000; Hardy & Van Vugt, 2006; King-Casas et al., 2005; Ostrom, 2003; Sylwester & Roberts, 2010; Wedekind & Braithwaite, 2002). Or, ce sont des composantes importantes de l'attractivité dans les populations humaines (Dunbar, 1995; Kniffin & Wilson, 2004; Rucas et al., 2006), les femmes étant plus influencées que les hommes par ces deux facteurs dans la sélection de leurs partenaires. Chez les femmes Tsimanes de Bolivie, par exemple, les informations échangées entre elles concernant la réputation des hommes du groupe prédisent significativement les rangs d'attractivité de ces derniers, les caractéristiques les plus importantes étant l'intelligence sociale, l'honnêteté, et la loyauté (Rucas et al., 2006). Enfin, une expérience utilisant une série de jeux d'économie suggère que les individus coopératifs sont perçus comme plus attractifs physiquement. Les partenaires de jeu étaient des personnes virtuelles représentées par des photos de visages sur l'écran. Les résultats indiquent que les partenaires coopératifs étaient perçus comme plus attractifs après le jeu qu'à son début (Farrelly et al., 2007). De plus, la coopération semble impliquée dans le choix de partenaires sexuels : les préférences pour un individu coopératif (évaluées par questionnaire) sont plus prononcées chez les femmes, et celles-ci trouvent les hommes coopératifs plus attractifs (Barclay, 2010; Phillips et al., 2008). La réputation sociale, acquise au travers des comportements coopératifs, pourrait ainsi être un des traits importants dans le choix de partenaires sexuels. Néanmoins, une approche à la fois quantitative et utilisant des interactions entre joueurs réels reste nécessaire.

IV.2 Coopérativité comme signal de qualité

Les individus coopératifs pourraient recevoir des bénéfices directs en étant préférentiellement choisis comme partenaires sexuels. La théorie des signaux coûteux suggère que certains traits évoluent parce qu'ils confèrent une information « honnête » concernant les qualités sous-jacentes d'un individu, en raison des coûts qu'ils représentent. Selon cette théorie, plus le trait est coûteux, plus le signal est digne de confiance (Zahavi, 1995). La coopération représente un comportement coûteux et risqué (Clutton-Brock et al., 1998; Heinsohn & Legge, 1999). En investissant beaucoup d'énergie, de temps, (et d'argent) dans la coopération, les individus pourraient ainsi signaler leur qualité et leur capacité à accéder aux ressources. Ce signal de qualité génétique ou culturelle pourrait être pris en compte lors du choix de partenaires sexuels car cette qualité peut être transmise aux descendants. Par exemple, les chasseurs les plus généreux en termes de partage de viande de tortue chez les Meriam, dont la chasse est coûteuse en terme de temps, d'énergie, et de risque, commencent plus tôt leur reproduction, et obtiennent plus de partenaires sexuels que les autres hommes (Smith et al., 2003; Smith & Bird, 2000). Coopérer pourrait également signaler la qualité parentale d'un individu : sa coopérativité pourrait être utilisée par des partenaires sexuels potentiels comme indice de son futur investissement parental (Farrelly et al., 2007; Miller, 2007). En effet, l'investissement parental est une forme de comportement coopératif impliquant un coût pour l'individu qui coopère (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 (Clutton-Brock, 1991; Trivers, 1974)), et des bénéfices indirects (via l'augmentation de la survie et du succès reproducteur de ses descendants (Trivers, 1972)). Cette hypothèse implique un lien positif entre la coopérativité avec des individus non-apparentés et l'investissement parental, mais cette possibilité n'a pas encore été examinée.

IV.3 Signaler sa qualité : les mâles les premiers concernés

L'investissement biparental est retrouvé dans environ 4 à 6% des espèces de mammifères, dont l'Homme, et il est observé chez la plupart des espèces d'oiseaux (environ 90%) (Clutton-Brock, 1991). Chez ces espèces, les deux sexes peuvent donc être sensibles à la coopérativité de partenaires sexuels potentiels. Néanmoins, l'investissement maternel est physiologiquement obligatoire (grossesse, lactation) et

en moyenne plus important que l'investissement paternel (Clutton-Brock, 1989; Geary, 2000). En outre, l'investissement paternel présente de plus fortes variations inter-individuelles que l'investissement maternel. Les femelles, comparées aux mâles, ont donc tendance à être plus sélectives dans leur choix de partenaire. Dans l'espèce humaine par exemple, les femmes ont des préférences plus marquées pour les partenaires sexuels signalant une meilleure qualité parentale (Brase, 2006; Waynforth & Dunbar, 1995). La coopérativité comme critère de choix de partenaire devrait donc être plus importante pour les femelles, et le comportement des mâles devrait être plus influencé par la présence de partenaires sexuels potentiels.

Cette idée est soutenue par de nombreuses observations collectées principalement chez l'Homme, et d'autres, plus rares, chez des espèces à reproduction coopératives dont les helpers sont en majorité des mâles. Par exemple, chez le Martin-pêcheur pie (*Ceryle Rudis*), les helpers attendent avant de nourrir les petits que la femelle reproductrice soit présente (Reyer, 1984; Rey, 1990), et chez le Lusciniole à moustaches (*Acrocephalus melanopogon*), les helpers réalisent la plupart de leurs comportements coopératifs en présence de femelles (Fessl et al., 1996). Enfin, chez les Tisserins sociaux (*Philetairus socius*), les helpers passent plus de temps que les parents à tenir leurs proies avant de les donner aux petits; ils attendent et nourrissent les petits quand le nombre d'individus présents dans l'auditoire est plus important ; et le temps d'attente dans la colonie avant de donner la nourriture aux oisillons est d'autant plus important que les proies sont grosses ou coûteuses à attraper (Doutrelant & Covas, 2007). En augmentant leur chance d'être vu en train de coopérer, les helpers peuvent augmenter leur réputation afin d'être préférentiellement choisis plus tard par les femelles. L'hypothèse 'payer-pour-rester' pourrait également expliquer l'ensemble de ces observations (cf. III.2). Cependant, le fait que les femelles martin-pêcheur pie et lusciniole à moustaches choisissent préférentiellement des mâles qui se sont le plus investis dans l'élevage des jeunes (Fessl et al., 1996; Rey, 1984; Rey, 1990), et le fait que le comportement d'attente des Tisserins helpers soit indépendant de la présence dans l'auditoire du couple reproducteur qu'ils aident (Doutrelant & Covas, 2007), rendent cette hypothèse alternative peu probable.

Chez l'Homme, de nombreuses observations faites dans les sociétés occidentales indiquent également que les hommes sont plus généreux et plus coopératifs en présence de femmes. Par exemple, au restaurant, les hommes

donnent des pourboires d'un montant plus élevé aux serveuses (Lynn & Simons, 2000), et plus particulièrement à celles qui sont maquillées (Jacob et al., 2010). Dans la rue, ils donnent plus d'argent aux mendiants femmes qu'aux mendiants hommes (Goldberg, 1995), et quand ils sont accompagnés d'une femme, les hommes offrent plus d'argent aux mendiants des deux sexes (Latané, 1970). Ce comportement a également été observé en conditions expérimentales. Par exemple, les hommes (et non les femmes) sont plus généreux lors de dons et coopèrent plus entre eux lors de l'élaboration d'un bien public, lorsqu'ils sont observés par un individu de sexe opposé (Iredale et al., 2008; Van Vugt & Iredale, 2012). Enfin, la coopération entre hommes lors de l'élaboration d'un bien public augmente au cours du temps, contrairement à ce qui est typiquement observé dans ce type de jeu (Chaudhuri, 2011), et ce, uniquement lorsque des femmes sont présentes (Van Vugt & Iredale, 2012). Cette augmentation au cours du temps témoignerait d'une compétition intra-sexuelle pour la coopérativité.

IV.4 Variabilité interculturelle chez l'Homme

La coopérativité semble donc être préférentiellement utilisée par les mâles comme stratégie pour attirer des partenaires sexuels potentiels. Néanmoins, l'influence de la sélection sexuelle dans les comportements coopératifs chez l'Homme a uniquement été examinée dans des sociétés occidentales. Or, de fortes variations inter-individuelles et interculturelles des comportements coopératifs sont observées dans les populations humaines. Les canadiens semblent par exemple plus coopératifs lors d'un jeu du bien public que les japonais (Cadsby et al., 2007). De plus, dans des jeux de l'ultimatum, une grande variation dans la moyenne des offres réalisées dans 15 sociétés non-occidentales a été mise en évidence (Henrich, 2000; Henrich et al., 2005). Chez les Torguts (Chine) et les Mapuches (Chili), les offres réalisées lors de ce jeu constituaient entre 30 et 40% du montant de la somme d'argent initiale. Chez les amérindiens Achuar (Equateur), les Sangus (Tanzanie) et les Achés (Paraguay), les offres étaient similaires à celles des participants de plusieurs pays industrialisés comme les USA (Henrich, 2000) ou le Japon (Roth et al., 1991), et constituaient entre 40% et 50% du montant initial. Enfin les Lamaleras (Indonésie) faisaient des offres supérieures à 50% du montant. Les données suggèrent que ces différences entre sociétés sont le produit d'interactions sociales et économiques qui façonnent la vie quotidienne des individus. Par exemple, chez

les Lamaleras, une forte coopération pendant la chasse aux baleines et dans le partage de la viande est observée : lorsqu'une baleine est attrapée, une personne spécialement choisie divise méticuleusement la proie en parties pré-désignées qui seront allouées au harponneur, aux membres de l'équipage, ainsi qu'aux autres membres de la communauté qui n'ont pas directement contribué à la chasse. Les comportements coopératifs sont donc susceptibles de varier suivant les contextes culturels. Cependant les études interculturelles sont encore rares, et aucune ne s'est intéressée au rôle potentiel de la sélection sexuelle.

Un facteur culturel susceptible de faire varier la coopérativité est le régime de reproduction. En effet, la sélection sexuelle semble une force évolutive plus forte dans les régimes de reproduction polygames que dans les régimes monogames (Moorad et al., 2011). Par exemple, on observe en régime polygyne un fort investissement des hommes dans l'accès aux partenaires (Draper, 1988). Puisque les individus semblent rentrer en compétition pour la coopérativité lors de l'élaboration d'un bien public en présence de partenaires sexuels potentiels (Van Vugt & Iredale, 2012), cette compétition devrait être d'autant plus forte que l'accès aux partenaires est difficile. Une plus forte coopérativité de la part des hommes en présence de femmes, et de la part des femmes en présence d'hommes, devrait donc être observée, respectivement, dans des cultures polygynes et polyandres. Or, à notre connaissance l'influence du régime de reproduction sur les comportements coopératifs entre non-apparentés n'a toujours pas été évaluée.

Plus généralement, la compétition pour la coopérativité devrait être influencée par le sex-ratio de la population ou du groupe d'individus que l'on côtoie. En effet, lorsque le sex-ratio est biaisé en faveur des hommes, une augmentation des agressions et de la violence masculine a été observée (Barber, 2003; Dreze & Khera, 2000; Hudson & Den Boer, 2002). Les individus des deux sexes s'attendent à ce que les hommes soient plus généreux envers les femmes lorsqu'ils perçoivent que le sex-ratio est biaisé en faveur des hommes (Griskevicius et al., 2012). Le sex-ratio, en intensifiant la compétition intra-sexuelle, pourrait donc augmenter la coopérativité des individus du sexe le plus fréquent.

La prise en compte de la sélection sexuelle pourrait significativement améliorer notre compréhension des mécanismes impliqués dans l'évolution et le maintien de la coopération. Pourtant, ce champ de recherche est quasiment

inexploré que ce soit chez l'Homme (Nesse, 2007; Nesse, 2010) ou chez les autres espèces animales sociales (Putland, 2001). Evaluer son rôle dans de nombreuses espèces coopératives, pratiquant des formes de coopération diverses, et dans de nombreuses populations humaines, est grandement nécessaire. Il semble donc crucial de tester expérimentalement les prédictions sous-jacentes à l'influence de la sélection sexuelle à savoir : (i) la coopérativité est un critère de choix de partenaire, (ii) la coopérativité est influencée par la présence de partenaires sexuels potentiels, et (iii) il y a de la compétition pour la coopérativité.

V. Appariement selon la coopérativité : signaler et détecter

V.1 L'appariement : un mécanisme favorisant la coopération

Toutes les théories actuelles qui tentent d'expliquer l'évolution de la coopération entre individus non-apparentés, telles que la réciprocité indirecte (Nowak & Sigmund, 1998), l'altruisme concurrentiel (Noe & Hammerstein, 1995; Roberts, 1998), ou la sélection sexuelle (Miller, 2007), sont basées sur l'hypothèse que les individus coopératifs peuvent être distingués des égoïstes, ce qui est une condition nécessaire pour que, lors des interactions sociales, il soit possible de choisir un partenaire en fonction de sa coopérativité (Wilson & Dugatkin, 1997). Cet appariement préférentiel pourrait en effet conduire à l'évolution de la coopération entre individus non-apparentés, si l'avantage des égoïstes est compensé par les bénéfices de la coopération mutuelle entre coopératifs.

Observations et études expérimentales

Chez les animaux non-humains, aucun exemple solide d'appariement sur la base de la coopérativité, que ce soit au niveau social ou sexuel, n'a été observé. Néanmoins, l'existence d'un choix de partenaire social a été mise en évidence chez de nombreuses espèces parmi les rongeurs (Weidt et al., 2008), les primates (Schino & Aureli, 2009; Schino et al., 2009; Schino et al., 2007), et les poissons (Croft et al., 2006; Croft et al., 2005). Par exemple, chez la Souris domestique (*Mus domesticus*), des femelles peuvent s'associer pour prendre soin ensemble de leur petits ('communal nursing'), et elles semblent avoir des préférences concernant

leur partenaire social (Weidt et al., 2008), qui ne sont pas sans conséquence pour leur succès reproducteur : les femelles associées expérimentalement avec une femelle préférée ont une probabilité plus importante de se reproduire et d'établir entre elles une relation coopérative égalitaire que les femelles associées avec une femelle non préférée (Weidt et al., 2008). En laboratoire, les Chimpanzés (*Pan troglodytes*) choisissent, sur la base de leur expérience passée, le partenaire le plus efficace disponible pour coopérer (Melis et al., 2006). Chez le Capucin à houppe noire (*Cebus apella*), les femelles préfèrent épouiller les femelles qui les ont le plus épouillées dans le passé (Schino et al., 2009). Savoir si les coopérateurs (par exemple les femelles qui épouillent le plus en général) sont préférés, et s'associent préférentiellement avec d'autres coopérateurs reste toutefois à déterminer.

Au contraire, chez l'Homme, un appariement entre coopérateurs a été montré de nombreuses fois. Par exemple, à l'école, les élèves coopératifs sont amis avec plus d'élèves coopératifs que les élèves égoïstes (Pradel et al., 2009). A l'université, les étudiants coopératifs ont tendance à sélectionner d'autres étudiants coopératifs pour jouer à un jeu d'économie (Sheldon et al., 2000). De plus, les individus coopératifs sont plus fréquemment préférés comme partenaires de coopération dans des jeux d'économie (Barclay & Willer, 2007; Chiang, 2010; Sylwester & Roberts, 2010). Cet appariement entre coopérateurs ne se limite pas aux partenaires sociaux mais se retrouve également entre partenaires sexuels. En effet, une relation positive entre la coopérativité des partenaires de couples a été trouvée dans plusieurs pays (Buss, 1984; Guttman & Zohar, 1987; Luo & Klohnen, 2005; Price & Vandenberg, 1980). Cependant, la coopérativité n'a été mesurée que sur la base de questionnaires, et la recherche d'une telle association a été réalisée majoritairement et uniquement dans des pays occidentaux et industrialisés, ne permettant pas de généraliser les résultats. De plus, cette homogamie sur la base de la coopérativité n'indique pas nécessairement une préférence de choix de partenaire. En effet, une préférence pour un partenaire sexuel coopératif n'est pas le seul mécanisme pouvant engendrer de l'homogamie. Par exemple, si le choix de partenaire est réalisé au sein des classes sociales (Dribe & Lundh, 2009; Hartung et al., 2011; Solis et al., 2007), il générera automatiquement de l'homogamie pour tous les traits spécifiques à chaque classe. Or, la coopérativité est distribuée différemment selon les classes sociales en Grande-Bretagne (Nettle et al., 2011), bien que la généralité de ce phénomène demeure inconnue. De plus, il se pourrait que les partenaires d'un couple convergent au fil du temps (Guttman & Zohar,

1987; Little et al., 2006; mais voir aussi Luo & Kohnen, 2005), ou qu'il y ait attrition des couples hétérogames. Enfin, dans l'hypothèse où les préférences sont impliquées dans cet appariement, une homogamie sur la base de la coopérativité pourrait résulter soit d'une préférence de partenaires sexuels de coopérativité similaire, soit d'une préférence générale dans la population pour les individus les plus coopératifs (Courtiol et al., 2010). En effet, s'il y a de la compétition dans l'accès aux partenaires sexuels, les coopérateurs pourraient choisir de s'apparier avec d'autres coopérateurs, ne laissant pas d'autres choix aux égoïstes que de s'apparier entre eux, et ce, malgré le fait que tous les individus préfèrent les individus coopératifs (Miller & Todd, 1998).

Les actes coopératifs : signaux honnêtes de la coopérativité générale d'un individu ?

L'appariement entre individus de coopérativité similaire suggère que les coopérateurs peuvent être distingués des égoïstes par de potentiels partenaires sociaux ou sexuels. Un individu pourrait estimer la coopérativité d'un tiers en se basant sur la réputation que celui-ci aurait acquis au travers de ces comportements coopératifs. Par exemple, chez l'Homme, les élèves de classes de secondaire sont capables d'estimer les décisions des autres élèves de leur classe dans un jeu du dictateur, plus précisément que ce que l'aurait prédit le hasard (Pradel et al., 2009). La réputation d'un individu est sans cesse évaluée et réévaluée par les autres individus du groupe (Wedekind & Braithwaite, 2002) et les observations des actes coopératifs réalisés par celui-ci doit être une source cruciale d'information lors de cette évaluation. Cette idée est étayée par le fait que les individus semblent signaler leur coopérativité en agissant préférentiellement de façon coopérative en présence d'une audience, et par le fait que les membres de cette audience modifient leurs comportements en fonction de ce qu'ils ont observé (Chez l'Homme : Barclay, 2010; Chiang, 2010; Hardy & Van Vugt, 2006; Iredale et al., 2008; Rege & Telle, 2004; Sylwester & Roberts, 2010; Chez les animaux : Akçay et al., 2010; Doutrelant & Covas, 2007). Néanmoins, bien que les actes en apparence coopératifs soient coûteux, ils pourraient ne pas représenter un signal honnête. Par exemple, chez plusieurs espèces à reproduction coopérative, comme par exemple chez le Corbicrave leucoptère (*Corcorax melanoramphos*) ou le Méliphage à sourcils noirs (*Manorina melanophrys*), les helpers ont souvent été observés en train de transporter de la nourriture jusqu'au nid puis la consommer eux-mêmes (Boland et

al., 1997; Poiani, 1993 ; voir aussi Clutton-Brock et al., 2005). Les helpers pourraient ainsi augmenter leur réputation de coopérateur au travers de ce signal sans payer l'ensemble des coûts qui y sont en principe associés. Or, il est essentiel que les traits impliqués dans la détection soient honnêtes pour que le signal soit évolutivement stable et que des tricheurs ne puissent pas envahir la population. La détection de la coopérativité des individus pourrait alors utiliser des moyens complémentaires aux observations des actes et plus fiables.

De plus, chez l'Homme, de nombreuses actions coopératives sont réalisées entre partenaires sociaux non-apparentés et non-familiers, dans de grands groupes où la réciprocité est peu probable (Fehr & Gächter, 2003). Et dans une grande majorité d'espèces, les individus dispersent avant de se reproduire (Homme : Bolnick et al., 2006; Perez-Lezaun et al., 1999; Seielstad et al., 1998; Hamilton et al., 2005; Mammifères : Wolff, 1994; Oiseaux : Clarke et al., 1997 ; pour revue voir : Lawson Handley & Perrin, 2007). En plus d'une plus grande précision dans la détection, ces signaux multiples pourraient permettre de détecter la coopérativité d'un individu non-familier. Les coopérateurs pourraient ainsi choisir d'autres coopérateurs, non seulement sur la base des interactions passées après une période de familiarisation, mais aussi sur la base de traits honnêtes observables lors d'une première rencontre. Ces signaux pourraient être des traits physiques ou comportementaux corrélés à la coopérativité.

V.2 Signal et détection de la coopérativité

Chez les animaux non-humains, la recherche de traits signalant la coopérativité ou la tricherie a été principalement étudiée chez les insectes sociaux. Par exemple, chez les fourmis, les ouvrières distinguent les coopérateurs des tricheurs au sein de leurs colonies via des hydrocarbures présents sur leur cuticule (Cuvillier-Hot et al., 2004a; Cuvillier-Hot et al., 2004b; D'Ettorre et al., 2004; Dietemann et al., 2005; Endler et al., 2004; Liebig et al., 2000; Liebig et al., 1999; Peeters et al., 1999; Smith et al., 2009; Smith et al., 2008). Ces hydrocarbures sont un mélange complexe de composés (principalement d'alcane et d'akènes) et leurs compositions varient qualitativement et quantitativement entre les individus. Ces hydrocarbures ont plusieurs rôles : ils fournissent une meilleure résistance à la dessiccation et sont impliqués dans la discrimination entre congénères et étrangers. De plus, ils signalent la fertilité de la reine et protègent ses œufs de la destruction

par les ouvrières (Chapuisat, 2009; Endler et al., 2004). Chez la Fourmi du désert (*Aphaenogaster cockerelli*) ces hydrocarbures sont absents chez les ouvrières non reproductrices, mais présents chez les ouvrières reproductrices (Smith et al., 2008). En effet, en absence de reine, certaines ouvrières produisent des mâles dont les œufs ont une composition en hydrocarbures très similaire à ceux des œufs produits par une reine, et ils ne sont pas détruits par les autres ouvrières (Smith et al., 2008). Cependant, dans le cas où une de ces ouvrières reproductrices se retrouve (expérimentalement) dans un nid dans lequel une reine est présente, elle est attaquée (Hoelldobler & Carlin, 1989; Smith et al., 2008), ce qui a une action inhibante sur le développement des ovaires (Gobin et al., 1999; Liebig et al., 1999). Le rôle d'un alcane, le pentacosane, semble être crucial dans cette détection des tricheurs (Smith et al., 2009; Smith et al., 2008). Un des moyens qui permettrait à ces ouvrières de se reproduire sans se faire détecter serait de produire ces hydrocarbures sur leurs œufs, pour qu'ils ne se fassent pas détruire, mais de ne pas en produire sur leurs cuticules. Cependant un tel mécanisme semble peu probable, parce que ces hydrocarbures sont synthétisés par des glandes spécialisées répandues dans la cavité corporelle, et ils sont transportés par l'hémolymphe aux autres parties de leurs corps incluant leur cuticule et les ovaires. Les ouvrières pourraient ainsi être contraintes de révéler leur statut reproducteur ; cette contrainte physiologique ainsi que la coercition exercée dans ce type de société rendraient ce signal honnête (Chapuisat, 2009; Smith et al., 2009; Smith et al., 2008).

Les traits signalant la coopérativité ou la tricherie ont été très peu recherchés chez d'autres espèces coopératives. Néanmoins, une corrélation entre la coloration du plumage et la générosité a été trouvée chez l'Effraie des clochers (*Tyto alba*) (Roulin et al., 2012). Les individus des deux sexes avec un plumage de coloration foncée partagent plus de nourriture avec leurs apparentés que les individus avec un plumage plus clair. De plus, les individus de coloration foncée semblent voler moins de proies à leurs apparentés, ce comportement ayant été observé dans 81% des nids étudiés. La coloration du plumage varie en fonction de la concentration d'eumélanine et de phéomélanine, dont l'expression est contrôlée génétiquement, et est très peu influencée par les facteurs environnementaux (Jawor & Breitwisch, 2003). Chez de nombreuses espèces de vertébrés, la quantité de mélanine produite est corrélée avec de nombreux traits comportementaux comme l'agressivité, l'activité sexuelle et la résistance au stress (Ducrest et al., 2008). La coloration du

plumage ou du pelage pourrait donc signaler la propension d'un individu à coopérer.

Des traits olfactifs et physiques honnêtes, permettant de distinguer les coopérateurs des tricheurs, sont donc présents chez les animaux, du moins chez les fourmis et l'Effraie des clochers. Cependant, il reste à déterminer si de tels traits sont retrouvés dans d'autres espèces sociales, notamment celles dans lesquelles des individus non-apparentés coopèrent. De plus, dans l'hypothèse où la coopérativité serait un critère de choix de partenaire sexuel, il serait crucial d'examiner si ces signaux physiques ou olfactifs sont exprimés chez les deux sexes et s'ils induisent des préférences entre les partenaires sexuels potentiels.

Chez l'Homme, il a été suggéré que les individus sont capables d'estimer la coopérativité d'individus non-familiers. Par exemple, lors d'un jeu de dilemme du prisonnier, les participants étaient capables de prédire les décisions de leurs partenaires s'il leur était permis de communiquer pendant une brève période de temps avant le jeu (Brosig, 2002). De plus, la capacité de prédire plus précisément que le hasard, la coopérativité d'un individu, sur la base d'un film (sans son) de son visage en train de parler de lui-même, a été montrée de nombreuses fois (Brown et al., 2003; Fetchenhauer et al., 2010; Oda et al., 2009a; Oda et al., 2009b). Ces résultats suggèrent l'implication de traits non-verbaux dans la détection de la coopérativité. L'expressivité faciale semble être un de ses traits : les coopérateurs exhibent un plus grand nombre d'expressions liées aux émotions (positives ou négatives) que les égoïstes (Mehu et al., 2007a; Mehu et al., 2007b; Schug et al., 2010). De plus, les coopérateurs semblent produire plus d'expressions qui ne sont pas contrôlées volontairement, tel que le sourire de Duchenne qui est caractérisé par l'activité du muscle orbiculaire de l'œil (Brown et al., 2003; Oda et al., 2009b). Néanmoins, bien que certains traits dynamiques du visage tels que le sourire de Duchenne semblent honnêtes, beaucoup d'autres traits dynamiques peuvent être falsifiés.

Des traits statiques pourraient aussi être impliqués dans la détection de la coopérativité, bien que très peu de recherches aient examiné cette possibilité. En effet, des indices montrent que les décisions concernant la confiance accordée aux autres sont influencées par de tels traits, comme l'attractivité (Wilson & Eckel, 2006), ou la ressemblance physique à des apparentés (DeBruine, 2002). De plus, les hommes avec une mâchoire plus large sont plus enclins à exploiter les autres lors de jeux d'économie, et les autres participants, plus particulièrement les femmes, ont

moins tendance à leur faire confiance (Stirrat & Perrett, 2010). Ces résultats confortent l'existence de traits statiques signalant la coopérativité, du moins chez les hommes, et suggèrent que la capacité à détecter ou à signaler la coopérativité pourrait dépendre du sexe des individus. Les traits statiques semblent moins falsifiables que les traits dynamiques ; ils pourraient représenter des signaux honnêtes importants dans la détection de la coopérativité. Considérer l'existence possible de différences entre les hommes et les femmes, et entre les cultures, dans la capacité à signaler et à détecter la coopérativité, reste toutefois nécessaire.

VI. Les mécanismes proximaux : facteurs hormonaux

Contrairement aux recherches sur les facteurs ultimes qui essaient de comprendre *pourquoi* un comportement coopératif se produit, celles qui ont examiné les mécanismes proximaux, pour comprendre *comment* il se produit, sont rares (Soares et al., 2010). Cependant les processus physiologiques sont essentiels pour comprendre pleinement la coopération. Un des mécanismes physiologiques le plus étudié chez les mammifères, bien qu'il n'ait induit encore que peu de recherches, est celui de l'influence potentielle des hormones et des neuro-hormones dans la régulation de l'expression des comportements coopératifs.

VI.1 L'exemple de l'ocytocine

L'ocytocine est synthétisée par l'hypothalamus ; elle agit sur le système nerveux central et est libérée dans la circulation sanguine. Chez les mammifères, l'ocytocine joue un rôle clé dans la parturition et la lactation. L'ocytocine est également associée aux soins parentaux et alloparentaux, particulièrement l'investissement paternel, et elle est impliquée dans le lien affectif entre mâles et femelles dans les espèces monogames (Francis et al., 2000; Francis et al., 2002; Insel & Shapiro, 1992; Olazabal & Young, 2006; Pedersen & Prange, 1979). Par exemple, le comportement alloparental chez les mâles des Campagnols des prairies (*Microtus ochrogaster*) diminue significativement par l'injection d'un antagoniste à l'ocytocine (Bales et al., 2004). Chez la Souris domestique (*Mus domesticus*), une injection d'ocytocine réduit le taux d'infanticides perpétrés contre des petits non-apparentés, en agissant directement sur le système nerveux central des femelles (McCarthy,

1990). De plus, chez les Suricates (*Suricata suricatta*), les individus traités avec de l'ocytocine augmentent leurs activités coopératives (creusage de terriers, garde et nourrissage des petits), et diminuent leur interactions agressives (Madden & Clutton-Brock, 2011). Chez l'Homme, l'ocytocine apparaît jouer un rôle important dans le lien affectif mère-enfant (Galbally et al., 2011). De plus, la libération d'ocytocine endogène augmente quand les individus reçoivent des signaux sociaux positifs, cette augmentation étant associée avec des comportements coopératifs incluant la loyauté et la réciprocité (Morhenn et al., 2008; Zak, 2005; Zak et al., 2005). L'administration d'ocytocine par voie nasale augmente également la confiance accordée aux autres et la générosité dans des jeux d'économie (Kosfeld et al., 2005; Mikolajczak et al., 2010; Zak, 2005; Zak et al., 2005; Zak et al., 2007), ou dans le montant des dons alloués à des œuvres caritatives (Barraza et al., 2011).

D'autres hormones, telles que la prolactine ou le cortisol, semblent également être impliquées dans la modulation des comportements coopératifs (pour une revue voir : Soares et al., 2010). Dans le cadre de l'étude de l'influence de la sélection sexuelle sur les comportements coopératifs, examiner l'existence d'une association potentielle entre les comportements coopératifs et les hormones sexuelles serait nécessaire. Puisque la coopérativité semble préférentiellement être utilisée par les mâles pour attirer les partenaires sexuels potentiels, une des hormones qui semble un bon candidat pour tester ce lien est la testostérone - l'hormone sexuelle mâle.

VI.2 L'exemple d'une hormone sexuelle : la testostérone

Testostérone et comportement

La testostérone est une hormone impliquée dans le développement et le maintien des caractères sexuels chez les mâles de nombreuses espèces, ainsi que dans la modulation de leur comportement (Mazur & Booth, 1998). Elle est impliquée dans la compétition intra-sexuelle et dans les comportements de dominance chez de nombreuses espèces animales. Son rôle dans le statut et l'agressivité a été mis en évidence chez de nombreuses espèces de vertébrés et d'invertébrés (Chimpanzé : Muller & Wrangham, 2004; souris : Oyegbile & Marler, 2005; lézard : Sinervo et al., 2000; poissons : Oliveira et al., 2009}. Par exemple, chez les Chimpanzés (*Pan troglodytes*) (Muller & Wrangham, 2004) ou les Macaques

rhésus (*Macaca mulatta*) (Rose et al., 1971), les individus dominants ont un taux de testostérone plus élevé et sont plus agressifs que les individus de plus faible rang. Chez les oiseaux et les rongeurs, la castration des mâles provoque une diminution de la fréquence des combats et un ajout de testostérone rétablit ou augmente cette fréquence (Arnold, 1975; Beeman, 1947; Harding, 1981; Hume & Wynne-Edwards, 2005). La testostérone serait plus impliquée dans les agressions associées à la reproduction, telle que l'établissement et la protection / défense d'un territoire de reproduction, ou un comportement de surveillance des partenaires sexuels, que dans les agressions qui n'y sont pas associées comme la défense d'un territoire alimentaire (Schwabl & Kriner, 1991; Wingfield, 2005; Wingfield et al., 1990).

Chez les espèces où l'on observe des soins parentels, le compromis entre l'investissement à chercher un partenaire et l'investissement dans les soins parentaux semble en partie influencé par le taux de testostérone. 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. Chez les oiseaux, une élévation du taux de testostérone des mâles, par des implants sous cutanés, augmente leur propension à entrer en compétition avec d'autres mâles et diminue les soins parentaux (Lynn & Simons, 2000; Lynn et al., 2005; McGlothlin et al., 2007; Van Duyse et al., 2000; Van Duyse et al., 2002). De plus, chez de nombreuses espèces, le fait de devenir père est associé à une diminution du taux d'androgènes (poissons : Knapp et al., 1999; oiseaux : McGlothlin et al., 2007; mammifères : Wynne-Edwards & Reburn, 2000; primates : Nunes et al., 2000; Ziegler et al., 1996). Cependant, l'influence de la testostérone sur ce compromis peut être différente selon les espèces. Par exemple, chez la Souris de Californie (*Peromyscus californicus*), on observe un patron opposé à celui des oiseaux. La castration chez cette souris diminue l'investissement paternel, puis est rétablie avec un traitement de testostérone (Gleason & Marler, 2010; Trainor & Marler, 2001). Cet effet est expliqué par la conversion de la testostérone en œstradiol dans le cerveau (Trainor & Marler, 2002). Cependant, savoir si cet effet positif de la testostérone dans les comportements parentaux existe chez d'autres espèces nécessite de plus amples investigations.

Dans l'espèce humaine, la testostérone est principalement produite par les cellules de Leydig des testicules des hommes, et par les ovaires chez les femmes,

mais aussi, pour les deux sexes, par les glandes surrénales (Apicella et al., 2008; Coates & Herbert, 2008). Son taux est environ sept fois plus élevé chez les hommes que chez les femmes (Mazur & Booth, 1998). Tout comme chez les autres espèces de vertébrés, la testostérone chez l'Homme est impliquée dans la compétition intra-sexuelle et dans les comportements de dominance (Gladue et al., 1989; Mazur & Booth, 1998; Wagner et al., 2002). Son rôle dans le statut social et l'agressivité est indéniable, que ce soit chez les hommes ou chez les femmes (Archer, 2006; Archer et al., 1995; Bateup et al., 2002; Book et al., 2001; Dabbs et al., 1988; Gladue, 1991; Harris et al., 1996; Mazur & Booth, 1998; Wagner et al., 2002). Les individus des deux sexes produisant beaucoup de testostérone tendent à être plus vigilants à leur statut et semblent socialement plus dominants que les individus en produisant moins (Archer, 2006; Archer et al., 1995; Cashdan, 1995; Grant & France, 2001; Mazur & Booth, 1998).

Le fait d'entrer en compétition pour la dominance affecte le taux de testostérone des hommes et des femmes de deux manières : tout d'abord, son taux augmente face au défi, puis, après la compétition, le taux de testostérone augmente chez les gagnants et diminue chez les perdants (Bateup et al., 2002; Booth et al., 1989; Gladue et al., 1989; Mazur & Booth, 1998; Mazur et al., 1992). Il existe ainsi une interaction entre le taux de testostérone et le comportement de dominance, chacun affectant l'autre. L'augmentation de testostérone en prévision de la compétition induit une augmentation de la persévérance (Andrew & Rogers, 1972), de la prise de risque (Booth et al., 1999; Coates & Herbert, 2008), et de l'impulsivité (Daitzman & Zuckerman, 1980), mais également d'une diminution du sentiment de peur (Hermans et al., 2006). Le taux de testostérone aurait par exemple une influence sur la prise de risque lors d'investissements financiers : les hommes à fort taux de testostérone sont plus téméraires dans ce type de situation expérimentale (Apicella et al., 2008). L'influence de cette hormone a été également observée chez les traders de sexe masculin pendant leurs journées de travail (Coates & Herbert, 2008) : les résultats suggèrent que leur taux de testostérone matinal est significativement corrélé avec leurs profits nets de la journée, ce qui semble confirmer l'influence positive de la testostérone sur la prise de risque. De plus, il a été montré que les individus à fort taux de testostérone sont perçus comme ayant des comportements plus dominants, moins amicaux et moins honnêtes (Dabbs, 1997, perret et al 1998), mais aussi comme plus attractifs sexuellement (Johnston et al., 2001; Mazur & Booth, 1998). En outre, le nombre de

partenaires sexuels semble positivement corrélé au taux de testostérone (Peters et al., 2008; Van Anders & Watson, 2007).

Le taux de testostérone semble donc refléter la variabilité inter-individuelle des stratégies de reproduction. Les hommes qui produisent une grande quantité de testostérone semblent investir davantage dans l'accès aux partenaires sexuels, et ceux qui en produisent moins, dans les soins parentaux et dans des relations stables (Alvergne et al., 2009b; Archer, 2006; Gray, 2002; Gray et al., 2007; Gray et al., 2006; Muller et al., 2009). Pour les hommes produisant beaucoup de testostérone, ils ont en moyenne plus de relations extraconjugales et de conflits maritaux (Booth & Dabbs, 1993; Mazur & Booth, 1998). Au contraire, les hommes qui produisent une quantité plus faible de testostérone offrent un meilleur soutien moral et financier à leur partenaire (Gray, 2002), expriment en moyenne plus de sympathie en réponse à des cris d'enfants (Fleming et al., 2002) et fournissent plus de soins à leurs enfants (Alvergne et al., 2009a).

Testostérone et coopération envers des non-apparentés

Le lien entre testostérone et coopération entre individus non-apparentés est peu connu chez l'Homme, et inconnu chez les autres animaux. En mesurant plusieurs traits comportementaux chez des étudiants hommes et femmes par des questionnaires, Harris (1996) a mis en évidence que le taux de testostérone était corrélé positivement à l'agressivité et négativement à la coopérativité chez les deux sexes. Lors d'un jeu de l'ultimatum, il a été montré que les hommes rejetant les petites offres avaient un taux de testostérone significativement plus élevé que ceux qui les acceptaient (Burnham, 2007). Les faibles offres semblent être perçues comme un défi, auquel les hommes avec un taux de testostérone élevé répondent plus agressivement. Ce résultat a été également observé en utilisant des augmentations artificielles de testostérone : les hommes prenant un traitement à base de testostérone faisaient des offres d'un montant en moyenne 27% plus faible que celles qu'ils faisaient sous placebo, et ils utilisaient plus de leur gain pour punir les individus qui n'avaient pas été généreux envers eux (Zak et al., 2009). Cependant, dans un jeu du dilemme du prisonnier, cet effet de la testostérone sur la coopérativité des hommes n'a pas été trouvé (Sanchez-Pages & Turiegano, 2010). L'influence de la testostérone dans les comportements coopératifs chez les femmes a également été examinée. Cependant, des résultats inverses ont été mis en

évidence : les femmes avec une administration sublinguale de testostérone faisaient des offres dans un jeu de l'ultimatum significativement plus élevées que les femmes sous placebo, et aucune différence n'a été trouvée dans le taux de rejet des offres (Eisenegger et al., 2010). Aucun effet de l'augmentation artificielle de testostérone sur le comportement des femmes n'a toutefois été trouvé dans une autre série d'expériences, lors de l'utilisation de plusieurs jeux d'économie, incluant les jeux du dictateur et de l'ultimatum (Zethraeys et al., 2009). Analyser l'influence de la testostérone sur les comportements coopératifs chez les femmes reste donc nécessaire pour comprendre plus amplement les influences sexe-spécifiques de cette hormone.

Dans l'ensemble, ces résultats semblent indiquer que les hommes produisant beaucoup de testostérone sont plus agressifs et moins coopératifs que ceux en produisant moins. Il a été suggéré que les hommes produisant beaucoup de testostérone ont une meilleure qualité génétique due à l'influence immunodépressive de la testostérone (Folstad & Karter, 1992; Muehlenbein & Bribiescas, 2005). La prééminence des caractères sexuels secondaires signifierait ainsi leur qualité génétique auprès des femmes, qualité qui pourrait être transmise à leurs descendants (Zahavi, 1977). Ces hommes sont d'ailleurs perçus comme physiquement plus attractifs par les femmes (Johnston et al., 2001; Mazur & Booth, 1998), et ont un succès reproducteur plus important (Mazur et al., 1994; Peters et al., 2008; Van Anders & Watson, 2007). Le fait que les hommes de moins bonne qualité génétique (c.-à-d. produisant peu de testostérone) coopèrent plus pourrait donc être une stratégie reproductive alternative, signalant leur qualité parentale. En effet, les femmes ont également des préférences pour les partenaires sexuels qui signalent une meilleure capacité et volonté à s'occuper d'elles et de leurs enfants (Barclay, 2010; Brase, 2006; Phillips et al., 2008). Cette idée est étayée par de nombreuses autres observations indiquant que les hommes de meilleure qualité génétique, comme les hommes avec un visage plus masculinisé (Stirrat & Perrett, 2010), ou ayant une symétrie corporelle ou faciale plus importante (Sanchez-Pages & Turiegano, 2010; Zaatari & Trivers, 2007) – deux traits signalant la qualité génétique – sont moins coopératifs que ceux de moins bonne qualité ; et que les femmes ont tendance à moins leur faire moins confiance (Stirrat & Perrett, 2010). Néanmoins, des études supplémentaires sont nécessaires pour confirmer cette hypothèse.

Enfin, l'influence de la testostérone sur la coopérativité dans un jeu du bien public n'a pas été examinée; or ce jeu est plus similaire aux situations naturelles dans lesquelles l'Homme coopère (telle que le partage de nourriture, la chasse collective, le don du sang, etc...), que les jeux dyadiques (Burnham, 2007; Zak et al., 2009) ou les questionnaires (Harris et al., 1996) qui ont été utilisés jusqu'ici. Il serait intéressant d'analyser l'influence de cette hormone dans un tel jeu, où une compétition pour la coopérativité peut survenir. En effet, la testostérone étant impliquée dans la compétition intra-sexuelle et dans les comportements de dominance (Gladue et al., 1989; Mazur & Booth, 1998; Wagner et al., 2002); elle pourrait influencer la compétition intra-sexuelle pour la coopérativité qui a été observée chez les hommes (Van Vugt & Iredale, 2012) et chez les helpers de certaines espèces à reproduction coopérative (Carlisle & Zahavi, 1986). La coopérativité semble être un trait renforçant le statut et la réputation (p. ex. : King-Casas et al., 2005; Sylwester & Roberts, 2010; Wedekind & Braithwaite, 2002; Wedekind & Milinski, 2000), et dans de nombreuses espèces dont l'Homme, les comportements visant à accéder, maintenir ou augmenter son statut ont été observés principalement chez des individus produisant beaucoup de testostérone (Josephs et al., 2003; Josephs et al., 2006; Kraus et al., 1999). Dans ce type de jeu, il est donc difficile de formuler une prédiction sur l'influence de la testostérone. En effet, il a été montré que les individus produisant peu de testostérone sont plus coopératifs que ceux en produisant beaucoup. Néanmoins, les individus produisant beaucoup de testostérone pourraient être plus enclins à coopérer afin de gagner ou de maintenir leur statut. Ce phénomène pourrait être d'autant plus important en présence de partenaires sexuels potentiels. En effet, les hommes exposés à une forte concentration de testostérone *in utero*, sont plus enclins à rejeter les faibles offres au jeu de l'ultimatum dans un contexte neutre, mais plus enclins à les accepter dans des contextes liés au sexe ; par exemple quand ils regardent des photographies de femmes attirantes avant le jeu (Van den Bergh & Dewitte, 2006). Analyser l'influence de la testostérone sur la coopérativité, lors de la construction d'un bien public, et en présence de partenaires sexuels potentiels, est nécessaire pour améliorer notre compréhension de l'influence de la sélection sexuelle dans les comportements coopératifs chez l'Homme, mais aussi chez les autres espèces animales.

VII. En résumé...

De nombreuses forces semblent être impliquées dans l'évolution et le maintien de la coopération. Cependant, que ce soit la sélection de parentèle ou les phénomènes de réciprocité, aucune théorie ne suffit à expliquer pleinement le paradoxe de la coopération. La prise en compte de la sélection sexuelle pourrait significativement améliorer notre compréhension des mécanismes impliqués dans l'évolution et le maintien de la coopération chez l'Homme, mais aussi chez les autres espèces sociales. Pourtant très peu d'investigations ont porté sur l'influence potentielle de la sélection sexuelle dans les comportements coopératifs. Or, chez de nombreuses espèces, les comportements coopératifs semblent être utilisés, préférentiellement par les mâles, comme stratégie pour favoriser l'accès aux partenaires sexuels. Les préférences des femelles pour un partenaire sexuel coopératif pourrait être une stratégie adaptative, parce que la coopérativité d'un individu pourrait être un indice de sa qualité. Néanmoins, des tricheurs peuvent arborer certains signaux non honnêtes. Estimer la coopérativité d'un individu devrait donc reposer sur des signaux non falsifiables, comme des traits physiques ou olfactifs, corrélés à la coopérativité réelle. En plus d'une plus grande précision dans la détection, ces signaux multiples pourraient également être utilisés pour détecter la coopérativité d'un individu non-familier. L'existence de tels traits, ainsi que de la capacité à les utiliser pour évaluer la coopérativité, reste toutefois à vérifier. Enfin, il semble que la testostérone, l'hormone sexuelle mâle, influence la coopérativité des deux sexes dans l'espèce humaine. Cependant, les investigations de ce genre sont encore rares, et examiner l'existence d'une régulation hormonale des comportements coopératifs chez d'autres espèces sociales est également nécessaire.

VIII. Objectifs et plan de la thèse

Au cours de ce travail de thèse, nous nous sommes particulièrement intéressés à l'influence potentielle de la sélection sexuelle dans les comportements coopératifs, pour deux populations humaines (française et sénégalaise) ainsi que chez un rongeur, la Souris glaneuse *Mus spicilegus* (Chapitre I). Les questions traitées, soulevées lors de la précédente partie, sont les suivantes :

1 – Les individus coopèrent-ils plus en présence de partenaires sexuels potentiels ?

Cette question a été traitée dans des populations humaines française et sénégalaise. En France, nous avons étudié l'influence du sex-ratio des groupes sur la coopérativité (Article 1, Chapitre II). Au Sénégal, nous avons étudié l'influence de la présence d'individus de sexe opposé sur la coopération entre individus de même sexe (Article 2, Chapitre III).

2 – Les individus coopératifs sont-ils préférés comme partenaires sexuels ?

Nous avons tout d'abord testé si la coopération d'un individu conduit à une augmentation de son attractivité perçue par des individus du sexe opposé (Sénégal) (Article 2, Chapitre III). Ensuite, nous avons examiné si la coopérativité était similaire entre les partenaires d'un couple (Sénégal) (Article 3, Chapitre IV). Enfin, chez la Souris glaneuse, nous avons analysé le lien entre les préférences des femelles et la coopérativité des mâles (Article 4, Chapitre V).

3 – Peut-on détecter la coopérativité d'un individu sans avoir pu observer son comportement ?

Chez l'Homme, nous avons testé si des traits statiques du visage permettaient de signaler la coopérativité d'un individu, et si certains de ses traits étaient lisibles inter-culturellement (Article 5, Chapitre VI). Chez la Souris glaneuse, nous avons d'une part voulu examiner si les actes coopératifs en eux-mêmes étaient une information utilisée par les femelles les ayant observés, et d'autre part si des traits physiques liés à la coopérativité (signaux visuels et/ou olfactifs) pouvaient également être utilisés (Article 4, Chapitre V).

4 – Existe-t-il une association entre les comportements coopératifs et les hormones sexuelles ?

Nous avons étudié l'association entre les taux de testostérone et la coopérativité, chez les hommes sénégalais. Nous avons ainsi cherché à savoir si les variations inter-individuelles de la coopérativité pouvaient être expliquées au niveau proximal par des variations hormonales entre individus (Chapitre VII).

CHAPITRE I : Espèces étudiées et méthodes utilisées

Afin de tester l'influence potentielle de la sélection sexuelle sur les comportements coopératifs, deux espèces ont été utilisées lors de cette thèse : l'espèce humaine, et une espèce de rongeur, la Souris glaneuse (*Mus spicilegus*).

I. Espèces étudiées

I.1 L'espèce humaine

Aucune étude n'a testé si la sélection sexuelle influence les comportements coopératifs dans des sociétés non-occidentales. Or, les comportements coopératifs sont susceptibles de varier suivant les contextes culturels et le régime de reproduction (Henrich, 2000; Henrich et al., 2005). Au cours de ma thèse, les investigations ont donc été menées dans deux contextes socio-écologiques différents, en France et au Sénégal. Ces deux populations ont été choisies car elles représentent deux grands systèmes de reproduction, la monogamie socialement imposée, et la polygamie. Des réponses différentes des comportements coopératifs à la présence de partenaires sexuels potentiels pourront donc éventuellement être observées.

I.1A La population française étudiée (Article 1 et 5)

Pour l'étude sur l'influence de la présence de partenaires sexuels potentiels sur la coopérativité, les participants ont été recrutés par courrier électronique à partir de la base de données du Laboratoire Montpelliérain d'Economie Théorique et Appliquée (Université Montpellier I), dans lequel les expériences ont été menées (Article 2). La majorité des participants recrutés était étudiante ($N_{\text{Etudiants}} = 275$, $N_{\text{Total}} = 320$). Pour l'étude sur la détection de la coopérativité via les traits du visage (Article 5), les participants ont été recrutés au sein de l'Université Montpellier 2 (cafétéria, bibliothèque universitaire et Institut des Sciences de l'Evolution), ainsi qu'à la Serre Amazonienne de Montpellier ($N_{\text{Etudiants}} = 237$, $N_{\text{Total}} = 365$).

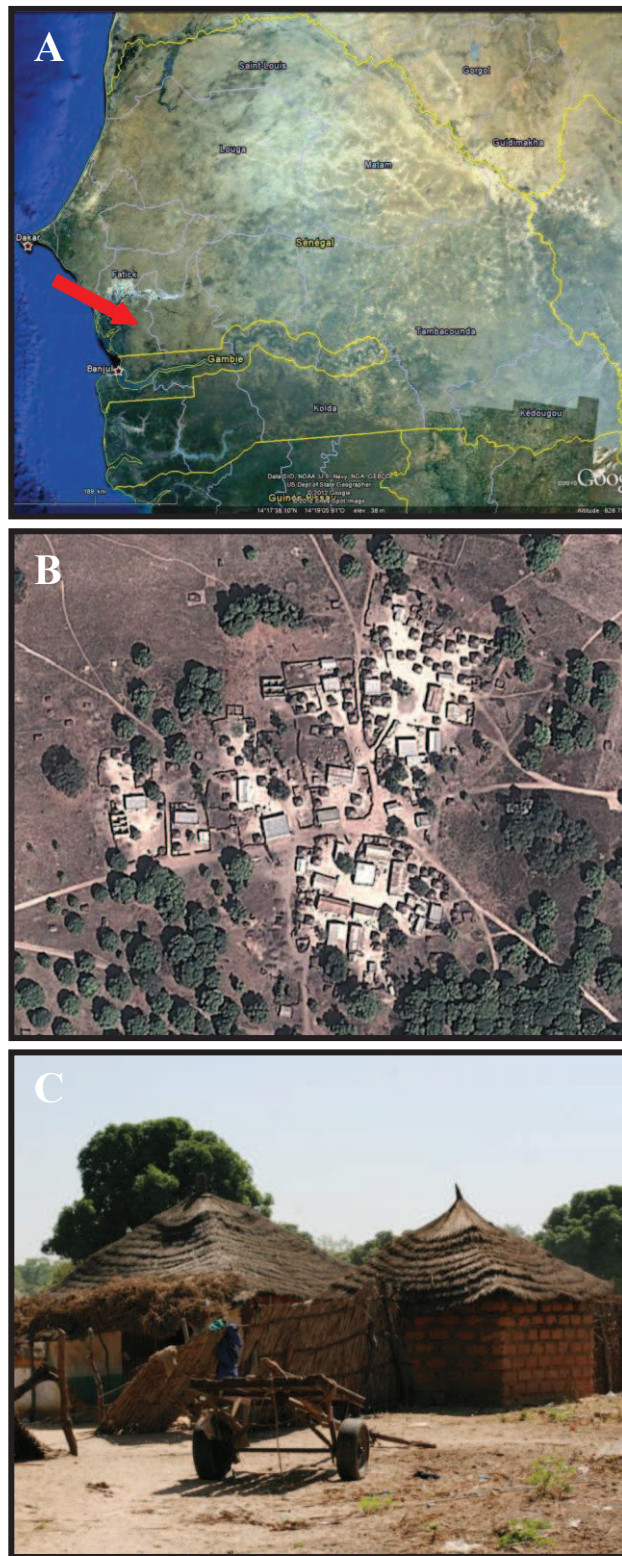


Figure 2. Site d'étude au Sénégal.

A. Localisation générale et zone géographique étudiée (flèche).

B. Vue aérienne d'un village étudié.

C. Exemple d'habitations.

I.1B La population sénégalaise étudiée (Article 2, 3, 5)

Les études ont été conduites dans 5 villages traditionnels situés dans une zone rurale du Sine Saloum (Article 2, 3 et 5). Les participants étaient recrutés sur la base du volontariat. Ces villages d'environ 300 habitants sont situés autour de la ville de Sokone, ville de petite taille (12 000 habitants environ) (Figure 2). Dans les villages échantillonnés, les groupes ethniques les plus fréquemment rencontrés sont les Sereer (plus de 55%), les Bambara (environ 20%), les Socé (environ 13%), et les Peuls (environ 7%). Le système social des populations échantillonnées est patrilocal (le lieu de résidence de la famille est celui du père), et le mode de transmission de l'héritage est patrilinéaire. L'Islam est la religion pour 94% des Sénégalais (Agence Nationale de la Statistique et de la Démographie de la République du Sénégal : <http://www.ansd.sn>). Le nombre de femmes pour un homme est limité à quatre par le Coran. Une étude précédente, réalisée au sein de la même population, observe que les hommes sont mariés à $1,5 \pm 0,8$ femmes, et que l'accès à la polygamie dépend du niveau de ressources, qui augmente généralement avec l'âge (Alvergne et al., 2009b).

L'économie de la zone étudiée est principalement basée sur les cultures telles que l'arachide, le mil, l'anacardier, et l'oseille, et dans une moindre mesure, sur la pêche. La proportion d'agriculteurs est supérieure à 60% dans les villages étudiés. Les hommes sont en charge de pêcher, travailler aux champs, et construire les maisons et les édifices communs du village, comme les mosquées et les infirmeries. Les femmes sont généralement en charge des tâches ménagères (p. ex. : aller au marché, préparer le repas, nettoyer, puiser l'eau aux puits, s'occuper des enfants, ramasser du bois) et aident les hommes aux champs. La plupart des décisions au sein du domaine familial et au niveau du village sont prises par les hommes. Toutefois, les femmes d'un quartier se rassemblent régulièrement pour former le Conseil des femmes, pendant lequel elles discutent des décisions à prendre et des projets communs pour améliorer leurs conditions de vie.

-  Graines et épis
-  Terre arable
-  Terre arable rapportée sur le tumulus
-  Limon

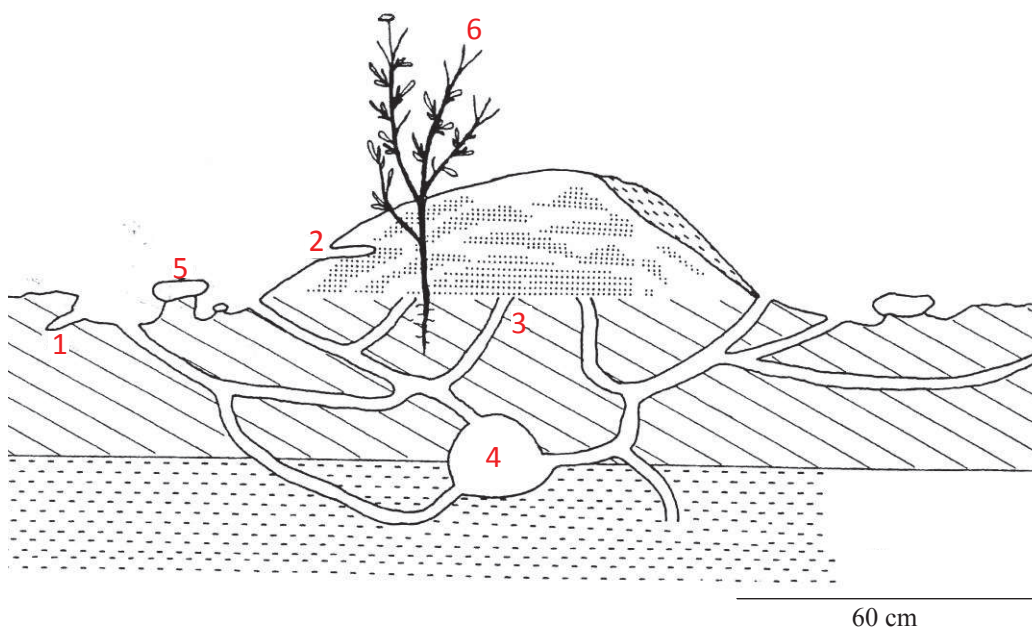


Figure 3. Coupe schématique d'un tumulus montrant certaines caractéristiques de sa construction et de son utilisation (modifiée d'après Orsini, 1982).

1. Galerie aveugle ayant servi à extraire de la terre.
2. Galerie extérieure d'accès aux réserves alimentaires.
3. Galerie intérieure d'accès aux réserves alimentaires.
4. Chambre de nidification.
5. Galet déchaussé montrant l'ancien niveau du sol.
6. Plante dont les inflorescences ont été sectionnées.

I.2 La Souris glaneuse Mus spicilegus (Article 4)

I.2A Choix du modèle biologique

La Souris glaneuse possède un comportement coopératif unique au sein des espèces du genre *Mus* (Baudoin et al., 2005; Mitsainas et al., 2009; Simeonovska-Nikolova & Mehmed, 2009). En automne, des groupes de plusieurs individus construisent de grands tumulus en amassant puis en ensevelissant des graines et des végétaux (Mitsainas et al., 2009; Muntyanu, 1990) (Figure 3). Des chambres de nidifications construites sous le tumulus permettent à une quinzaine d'individus d'y passer l'hiver. Plusieurs hypothèses (non exclusives) ont été formulées quant aux rôles de ces tumulus, incluant : le stockage de nourriture (Festetics, 1961, cité dans Holzl et al., 2009), l'isolation thermique (Holzl et al., 2011; Szenczi et al., 2011; Szenczi et al., 2012) et hydrique (Szenczi et al., 2011; Szenczi et al., 2012) et la protection contre les prédateurs (Bihari, 2004; cité dans Holzl et al., 2009; Szenczi et al., 2011). Cette construction représente un bien public pour l'ensemble des individus du groupe. Des analyses génétiques ont mis en évidence que les comportements coopératifs dans la construction du tumulus sont en partie maintenus par sélection de parentèle : les individus d'un même tumulus proviennent de plusieurs couples monogames dont les femelles sont apparentées (Garza et al., 1997; Poteaux et al., 2008). Néanmoins, les mâles de ces couples ne sont pas apparentés, et certains individus au sein d'un tumulus sont moins apparentés que des cousins (Garza et al., 1997; Poteaux et al., 2008). Bien que l'apparentement entre les membres du groupe facilite probablement l'évolution de la coopération, d'autres explications sont nécessaires pour expliquer le maintien de ce comportement. Nous avons alors voulu tester l'hypothèse selon laquelle la sélection sexuelle pourrait être impliquée dans le maintien de ce comportement (Article 4).

I.2B Répartition géographique et cycle de vie

La Souris glaneuse, *Mus spicilegus*, occupe les plaines et les steppes d'Europe centrale. Son aire de répartition s'étend de l'Est de l'Autriche à la Russie en passant par la Hongrie, la Roumanie, l'Ukraine et par la partie Nord de la Serbie et de la Bulgarie (Figure 4). De nouvelles populations ont également été découvertes en Albanie et en Grèce (Mitsainas et al., 2009). Cette souris est



Figure 4. La Souris glaneuse : répartition, lieu et méthode de capture.

A. Aire de répartition et lieu de capture (flèche).

B & C. Tumulus et méthode de capture.

D. Souris glaneuse capturée.

caractérisée par un système de reproduction monogame, avec un fort niveau d'investissement paternel (Baudoin et al., 2005; Feron & Gouat, 2007; Gouat & Feron, 2005; Gouat et al., 2003; Patris & Baudoin, 1998; Patris & Baudoin, 2000). La saison de reproduction commence au début du printemps et se termine au début de l'automne. Les couples produisent plusieurs portées durant cette période et passent la totalité du printemps et de l'été dans des terriers de conception simple. Deux cohortes de juvéniles sont observées durant cette période : des juvéniles à courte durée de vie, nés au début du printemps, qui commencent leur reproduction en juillet et qui meurent au début de l'hiver, et des juvéniles à longue durée de vie, nés à la fin de l'été/début d'automne, et qui retardent leur période de reproduction en hivernant dans des tumulus (Milishnikov et al., 1998; Poteaux et al., 2008). Ces derniers passent la saison hivernale dans des tunnels et des chambres de nidification construits sous le tumulus. Aucune reproduction n'a lieu pendant cette saison (Canady et al., 2009; Duryadi, 1993; Garza et al., 1997; Muntyanu, 1990; Orsini et al., 1983). Au printemps suivant, ces souris alors âgées de 6 mois, quittent le tumulus, dispersent et se reproduisent (Gouat et al., 2003; Milishnikov et al., 1998; Poteaux et al., 2008; Simeonovska-Nikolova, 2012). La durée de vie de ces souris n'excède pas 10 mois : même les individus à longue durée de vie meurent après une saison de reproduction, au début de leur second hiver.

I.2C Lieu de capture

Pour l'étude examinant l'influence de la coopérativité sur le choix de partenaire (Article 4), les souris utilisées provenaient d'une session de piégeage effectuée dans le Nord de la Bulgarie en septembre 2011 (Figure 4). Les souris ont été attrapées dans un champ céréalière, situé à plus de 2km du plus proche village. A cette période de l'année, les tumulus étaient déjà construits. Des pièges ont été disposés autour de 17 tumulus, et toutes les souris capturées autour d'un tumulus ont été considérées comme provenant d'un même groupe (Figure 4) et placées dans une même cage (26 X 16 X 14 cm).

II. Méthodes utilisées

II.1 Questions éthiques

Chez l'Homme, les méthodes utilisées pour le recrutement des participants et la gestion des données récoltées (photographies des visages, dosages hormonaux, participation aux jeux d'économie, et questionnaires sur des informations personnelles et socio-économiques) ont été validées par deux organisations : la Commission Nationale de l'Informatique et des Libertés en France (CNIL) et le Comité National d'Éthique pour la Recherche en Santé (CNER) au Sénégal. Tous les participants étaient volontaires, libres de ne pas participer, ou de se retirer du programme de recherche à tout moment. Toutes les données sont confidentielles et anonymes.

Les expériences examinant le comportement coopératif de la Souris glaneuse ont été réalisées sous la direction de Guila Ganem qui est habilitée à expérimenter sur des animaux vertébrés vivants. Les souris étaient maintenues au Centre d'Élevage et de Conditionnement Expérimental des Modèles Animaux (CECEMA) de l'Université Montpellier 2, établissement agréé pour la réalisation d'expériences sur les animaux vivants.

II.2 Mesure de la coopérativité chez l'Homme

Le jeu du bien public (Encadré 3) a été utilisé en France et au Sénégal pour mesurer quantitativement la coopérativité des participants. Ce jeu a été choisi car il est plus similaire aux situations naturelles dans lesquelles l'Homme coopère, que les jeux dyadiques (Farrelly et al., 2007) ou les questionnaires (Phillips et al., 2008), qui ont été utilisés dans la plupart des études examinant l'influence de la sélection sexuelle jusqu'ici. Des groupes de 4 individus, qui n'étaient pas de proches apparentés, étaient constitués pour participer à plusieurs périodes de ce jeu (France : N = 20, Sénégal : N = 5). Les répétitions permettent aux joueurs de modifier leur stratégie selon la contribution des autres membres du groupe. La composition des groupes restait la même tout au long du jeu. Au Sénégal, une seconde mesure de coopérativité a été utilisée : la générosité des participants dans le contexte d'une œuvre caritative au profit d'enfants.



Figure 5. Salle expérimentale du LAMETA.

II.2A Expérience en France (Article 1)

Description du protocole expérimental

Pour chacune des 16 sessions dans la salle expérimentale du LEEM, 20 personnes (10 hommes et 10 femmes) participaient à l'expérience et étaient installées dans des isolements contenant un ordinateur relié à un réseau informatique (Figure 5). Au total, 160 hommes et 160 femmes, âgés de 18 à 61 ans (moyenne $\pm$ s.d. : 24 ± 4 pour les hommes et 24 ± 5 pour les femmes) ont participé.

Au début de chaque session, les instructions du jeu étaient lues à haute voix. Les participants pouvaient les consulter simultanément sur le fascicule qui leur était fourni (Annexe AI). Cette procédure permet aux participants d'être assurés que tous reçoivent les mêmes instructions.

Formation des groupes

A chaque session, les 20 personnes étaient réparties en cinq groupes de quatre. Étant installés dans des isolements, les joueurs ne pouvaient ni communiquer, ni se voir ; ceci est important car, par exemple, des études ont montré que l'on fait plus confiance aux personnes qui nous ressemblent (DeBruine, 2002).

Afin de tester l'hypothèse selon laquelle la coopération d'un individu varie en fonction du sexe des individus avec lesquels il interagit, 5 types de groupes de 4 joueurs ont été constitués à chaque session : sex-ratio de 0, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, $\frac{3}{4}$, et 1. Cette procédure permettait d'avoir à chaque session autant d'individus des deux sexes dans la salle informatique (10 hommes et 10 femmes), et donc d'obtenir une composition identique d'une session à l'autre afin de limiter l'effet session. Huit sessions ont été effectuées pour chacune des deux conditions expérimentales : soit les joueurs étaient informés, au début du jeu, du sexe des membres de leur groupe, soit ils ne l'étaient pas.

Description du jeu

Une session de jeu comportait 20 périodes. À chacune des périodes, chaque joueur était doté d'un budget de 20 jetons. Les quatre joueurs d'un groupe devaient chacun choisir secrètement la quantité de jetons qu'ils souhaitaient garder sur leur compte individuel, et la quantité de jetons qu'ils souhaitaient placer sur le compte

collectif (commun aux quatre membres du groupe). Les joueurs devaient répartir sur ces deux comptes, à chaque période, la totalité de leur budget (20 jetons). Les joueurs disposaient donc de deux sources de gain : le gain du compte individuel, qui dépendait uniquement de leurs propres décisions, et le gain du compte collectif, qui dépendait aussi des décisions prises par les autres membres de leur groupe. Les décisions d'investissement que prenaient les joueurs se traduisaient par un gain en points. Le gain en points variait en fonction du compte dans lequel les jetons étaient alloués. Chaque jeton placé dans le compte individuel rapportait 1 point. Chaque jeton placé dans le compte collectif rapportait 0.5 point à chacun des membres du groupe (soit 2 points à l'ensemble du groupe).

A chaque période, tous les membres d'un groupe prenaient leur décision de placement simultanément. Dès que tous les membres du groupe avaient pris leur décision, l'ordinateur leur communiquait le nombre total de jetons placé sur le compte collectif par l'ensemble du groupe, ainsi que les gains qu'ils avaient obtenus pour chacun des deux placements à la période en cours.

A la fin de l'expérience, le gain en points de chaque participant, cumulé au fil des 20 périodes, était converti en euros et le montant correspondant lui était délivré. Le taux de conversion était de 10 euros pour 300 points. La rémunération permet de s'assurer de la motivation des joueurs (Cameron, 1999; Slonim & Roth, 1998).

II.2B Expérience au Sénégal (Articles 2, 3, 5)

Description du protocole expérimental

A chaque session, 4 hommes ou 4 femmes étaient recruté(e)s pour participer à l'expérience. Un total de 39 groupes d'hommes et 41 groupes de femmes, âgés de 16 à 78 ans (moyenne $\pm$ s.d. : 39 ± 16 pour les hommes et 38 ± 14 pour les femmes) ont été recrutés dans 5 villages différents, contenant tous une école. Au début de chaque session, les instructions du jeu du bien public étaient expliquées par un interprète local dans la langue native des participants. Lors de l'explication des règles, l'interprète était supervisé par un enquêteur afin de vérifier que chaque point essentiel à la compréhension des règles avait été donné. Chaque participant prenait ses décisions concernant le jeu dans un camion, afin que les autres membres de son groupe, ainsi que les autres habitants du village, ne puissent

pas l'observer en train de jouer. Pendant le temps passé par un joueur dans le camion, les trois autres membres du groupe, à l'extérieur du camion, pouvaient se voir. Cependant il leur était demandé de ne pas discuter. Pour limiter la communication entre eux, les deux enquêteurs les isolaient pour collecter des informations individuelles (âge, taille, poids, rang de naissance, statut marital, nombre d'enfants) et socio-économiques. Ainsi, un participant était donc soit dans le camion, soit en dehors avec un enquêteur, soit tout seul.

Afin de tester l'hypothèse selon laquelle la coopération entre individus de même sexe est influencée par la présence d'observateurs de sexe opposé, des observateurs locaux ont été recrutés dans un village éloigné afin qu'ils ne soient pas familiers avec les participants. Ces observateurs étaient présentés aux participants comme des assistants de recherche et étaient présents tout au long de l'expérience dans le camion avec les participants. Trois catégories d'observateurs ont été constituées. Dans la première condition, les observateurs et les participants étaient de sexe opposé. Dans le traitement contrôle, les observateurs étaient de même sexe que les participants. Un second traitement contrôle a également été utilisé pour les participants hommes, dans lequel les observateurs étaient des femmes ménopausées (> 50 ans). Puisque, dans cette population, les hommes âgés sont des partenaires sexuels potentiels, même pour les jeunes-femmes, un traitement contrôle impliquant des hommes âgés n'a pas été réalisé. Pour maximiser les chances qu'au moins un des observateurs soit considéré comme physiquement attractif pour les participants du sexe opposé, (i) trois observateurs par catégories étaient recrutés ; (ii) les trois observateurs masculins étaient d'âge différents (environ 25, 35 et 45 ans) ; et (iii) les observatrices de la catégorie "jeunes femmes" étaient célibataires et n'avaient eu aucun enfant.

Le jeu du bien public

Une session du jeu du bien public était composée de 5 périodes. A chaque période, chaque joueur recevait 200g de riz. L'utilisation du riz, au lieu de jetons par exemple, a été choisie parce que cela permettait d'obtenir une variable continue, et parce que la plupart des joueurs étaient illettrés, ce qui aurait rendu les calculs et les conversions problématiques. De plus, le riz est une ressource de grande valeur. La plupart des familles en consomment quotidiennement, et il est préféré aux



Figure 6. Description du jeu du bien public au Sénégal.

Pour chacune des 5 périodes, les participants recevaient 200g de riz puis montait un à un dans un camion (A) dans lequel des observateurs étaient présents (B). Chacun devait ensuite répartir cette quantité de riz entre une boîte collective appartenant aux 4 membres du groupe (C) et sa boîte personnelle (D) de la même couleur que son étiquette. A la fin des 5 périodes, la quantité de riz présente dans la boîte collective était doublée et répartie en quatre parts égales à chaque membre du groupe. A ce quart était ajoutée la quantité de riz de la boîte personnelle. Chaque participant rentrait ensuite dans le camion où il se voyait remettre ses gains en riz. Il pouvait alors faire un don facultatif pour la cantine de l'école de son village. Puis, il repartait avec son gain en riz qui était disposé dans des sacs opaques (E). Toutes les boîtes étaient pesées par les observateurs à la fin de chaque période ainsi que la quantité de riz donnée à la cantine de l'école (F).

autres céréales, comme le mil. De plus, son prix ayant fortement augmenté depuis 2008, il est devenu très peu abordable pour beaucoup de familles.

A chaque période du jeu, chaque participant devait décider comment allouer le montant en riz qui lui était initialement donné, entre son compte individuel et un compte collectif appartenant à tous les membres du groupe. Pour cela, durant chacune des périodes, les joueurs entraient un à un dans un camion, où les observateurs étaient déjà présents (Figure 6). Durant toute l'expérience, un seul participant était à l'intérieur du camion et seuls les observateurs pouvaient voir ses décisions. Une fois à l'intérieur, chaque joueur allouait la totalité de son riz entre son compte individuel et le compte collectif, qui étaient matérialisés par des boîtes opaques, afin que ses décisions soient anonymes (les autres membres du groupe ne pouvaient ainsi pas voir la quantité de riz disposée à l'intérieur de chaque boîte) (Figure 6). Chaque joueur possédait une étiquette de la même couleur que sa boîte individuelle. Le participant sortait alors du camion, et un autre membre de son groupe montait dans le camion pour procéder à la même tâche. A la fin de chaque période, les participants étaient informés de la quantité totale de riz investie par le groupe dans le compte collectif durant cette période. Les participants étaient informés que le jeu ne comprenait que 5 périodes.

A la fin du jeu du bien public, la quantité totale de riz allouée dans le compte collectif était doublée, puis divisée en quatre parties égales pour les quatre participants. La quantité de riz de leur compte individuel était ensuite ajoutée à ce quart.

Le gain pour chaque joueur était alors :

$$\text{Riz}_{\text{compte individuel}} + (\sum \text{Riz}_{\text{compte collectif}} \times 2)/4$$

Le don pour la cantine de l'école

Quand un participant recevait ses gains dans le camion, les observateurs l'informaient de la possibilité de donner une partie de ses gains en riz à la cantine de l'école de son village. Les observateurs précisaient que ce don était facultatif et que n'importe quelle quantité de riz serait acceptée. Ce don représente un comportement coopératif envers des enfants, que le participant pourrait utiliser comme signal de sa qualité, et/ou comme indice de son potentiel d'investissement parental. De plus, cette mesure de coopérativité est probablement plus réaliste que



Figure 7. Illustration de l'expérience mesurant la coopérativité des mâles *Mus spicilegus*.

A. Salle expérimentale contenant dix enclos de 1 m².

B. Des bâches épaisses séparaient les enclos pour limiter le transfert d'odeurs et les interactions entre individus d'enclos adjacents (bâches relevées pour les nécessités de la photographie).

C. Enclos contenant environ 0,2 m³ de terre.

D. Tumulus en cours de construction.

E. Mâle bagué.

celle évaluée par le jeu du bien public. En effet, les participants n'étaient au départ pas informés du fait qu'ils allaient pouvoir donner une partie de leur gain jusqu'à la fin du jeu. De plus, ils en étaient informés par les assistants locaux, contrairement aux règles du jeu du bien public qui leurs étaient expliquées en partie par les enquêteurs. Enfin, la charité est un comportement courant dans cette population, et n'implique pas de règles compliquées telles que celles du jeu du bien public, dans lequel des calculs sont nécessaires.

A la fin de l'expérience, le gain en riz de chaque joueur, moins la quantité donnée à l'école, lui était donné par les assistants, en privé. Puis le joueur sortait du camion avec son riz dans un sac opaque, pour conserver l'anonymat de la quantité gagnée (Figure 6).

Les données collectées

A la fin de chaque période du jeu du bien public, les observateurs pesaient secrètement le compte individuel de chaque joueur, ainsi que le compte collectif. Ils pesaient également la quantité de riz donnée à la cantine de l'école à la fin de l'expérience (Figure 6).

*II.3 Mesure de la coopérativité chez *Mus spicilegus* (Article 4)*

L'investissement de chaque mâle dans la construction d'un tumulus a été utilisé comme mesure de coopérativité, en captivité (Article 4). Dix groupes de 3 mâles et 2 femelles étaient constitués. La composition de ces groupes est basée sur le sex-ratio des populations observées en milieu naturel dans le Nord de la Bulgarie au début de l'automne, c'est-à-dire lors de la période de construction des tumulus (Simeonovska-Nikolova & Gerasimov, 2000; Simeonovska-Nikolova & Mehmed, 2009). Toutes les souris utilisées étaient sexuellement immatures. Chaque groupe était placé dans un grand enclos (1 m de longueur x 1 m de largeur x 0,8 m de hauteur) contenant environ 0,2 m³ de terre et de graviers (Figure 7). Les souris étaient maintenues à 21/23°C en laboratoire sous un cycle jour/nuit de 12 : 12 h (correspondant à la photopériode observée sur le terrain en septembre/novembre). La période lumineuse commençait à 21h. De l'eau était fournie *ad libitum* et des graines de blé et de tournesol étaient données une fois par semaine. La Souris glaneuse étant une espèce nocturne, toutes les observations comportementales

étaient recueillies durant la phase nocturne sous lumière rouge, entre 10h et 12h (le début de la nuit correspondant à leur période d'activité maximale (Simeonovska-Nikolova & Mehmed, 2009)). Chaque groupe a été observé durant 5 sessions de 1h chacune, espacées d'environ 1 semaine. Les mâles portaient des bagues aux oreilles. Dans chaque enclos, le nombre de bagues (1 ou 2), et le côté où était portée cette bague (oreille gauche, oreille droite, ou les deux) permettait de reconnaître les souris individuellement sans avoir à les manipuler (Figure 7).

Au début de chaque session d'observation, en plus de la terre et des graviers déjà présents, des graines et de la paille étaient fournies comme matériel de construction. Pour chaque mâle, 5 catégories de comportement ont été enregistrées à l'aide d'un ordinateur et du logiciel Observer : le nombre de fois qu'il creusait, qu'il transportait une graine, de la paille, un gravier, et le nombre de fois où il entrait dans le tumulus. Sur la base de ces observations comportementales, un indice de coopérativité globale a été calculé pour chacun des mâles. Pour cela, la moyenne du comptage de chaque catégorie de comportement, enregistré durant les 5 sessions d'observations, a été calculée pour chaque mâle. Puis une Analyse en Composante Principale (ACP) a été utilisée pour extraire un seul facteur reflétant la propension de chaque mâle à s'investir dans la construction du tumulus. Sur la base de cette mesure, les coopérateurs étaient discriminés des non-coopérateurs, et des tests de préférences des femelles ont été réalisés afin d'évaluer si la coopérativité peut influencer le choix de partenaire sexuel (*cf.* II.4B).

II.4 Mesure des préférences sexuelles

II.4A Chez l'Homme, au Sénégal (Article 2 et 3)

Afin d'examiner si la coopérativité peut être un critère de choix de partenaire, nous avons testé si les individus coopératifs étaient perçus comme plus attractifs. Au début et à la fin de l'expérience, quand les observateurs et les participants étaient de sexe opposé, les observateurs devaient évaluer l'attractivité physique de chaque participant sur une échelle de 1 (peu attractif) à 4 (très attractif). De plus, une éventuelle association entre la coopérativité des partenaires d'un couple a été testée (bien que l'homogamie peut ne pas résulter de l'existence de préférences vis-à-vis de la coopérativité – *cf.* Introduction V.1).

II.4B Chez *Mus spicilegus* (Article 4)

Afin de tester si la coopérativité des mâles peut influencer le choix de partenaire des femelles, les préférences relatives des femelles ont été mesurées dans un labyrinthe en Y présentant à la femelle une paire de mâles de coopérativité connue. Cette méthode a été validée précédemment chez la Souris domestique (*Mus domesticus*) où un lien entre les préférences mesurées dans un labyrinthe en Y et le choix de partenaire réel a été établi (Smadja & Ganem, 2002). Le choix de partenaire de cette espèce, en milieu naturel, est peu connu. Les préférences des femelles ont donc été mesurées dans deux conditions différentes : 1) les paires de mâles présentées dans le labyrinthe en Y provenaient du même tumulus d'origine que les femelles (par commodité le terme 'apparenté' sera utilisé pour ces mâles) et 2) les mâles provenaient d'un tumulus différent de celui de la femelle ('non-apparenté').

Pour contrôler pour un éventuel effet du groupe, les deux mâles composant une paire provenaient du même enclos. De plus, afin de maximiser l'amplitude de la différence de coopérativité, le mâle le plus coopératif et le mâle le moins coopératif d'un groupe étaient utilisés pour chaque paire. Chaque femelle était confrontée uniquement avec une seule paire de mâles. Au total, 20 des 28 femelles capturées lors de la session de capture de septembre 2011 ont été utilisées.

Un mois avant que les tests de préférences ne débutent, les souris étaient maintenues en laboratoire sous un cycle jour/nuit de 13,5 : 10,5 h (jour à 18h30) correspondant à la photopériode de la saison de reproduction (printemps) observée en milieu naturel. Toutes les souris avaient été séparées par sexe. Cette séparation était importante pour éviter que des couples ne se forment (*pair-bonding*) (Baudoin et al., 2005; Patris & Baudoin, 1998) et modifient le comportement des femelles testées. Tous les tests de préférences ont été réalisés au début de la période nocturne (entre 9h30 et 12h), quand l'activité des souris était maximale, et ont été conduits de mi-mars à mi-mai. Les souris étaient alors âgées de plus de 6 mois, et étaient sexuellement matures. Pour optimiser l'expression des préférences sexuelles, les femelles ont toutes été testées lorsqu'elles étaient sexuellement réceptives (œstrus ou pré-œstrus/œstrus). Pour cela, des frottis vaginaux ont été réalisés entre 3 heures et 15 heures avant le test.

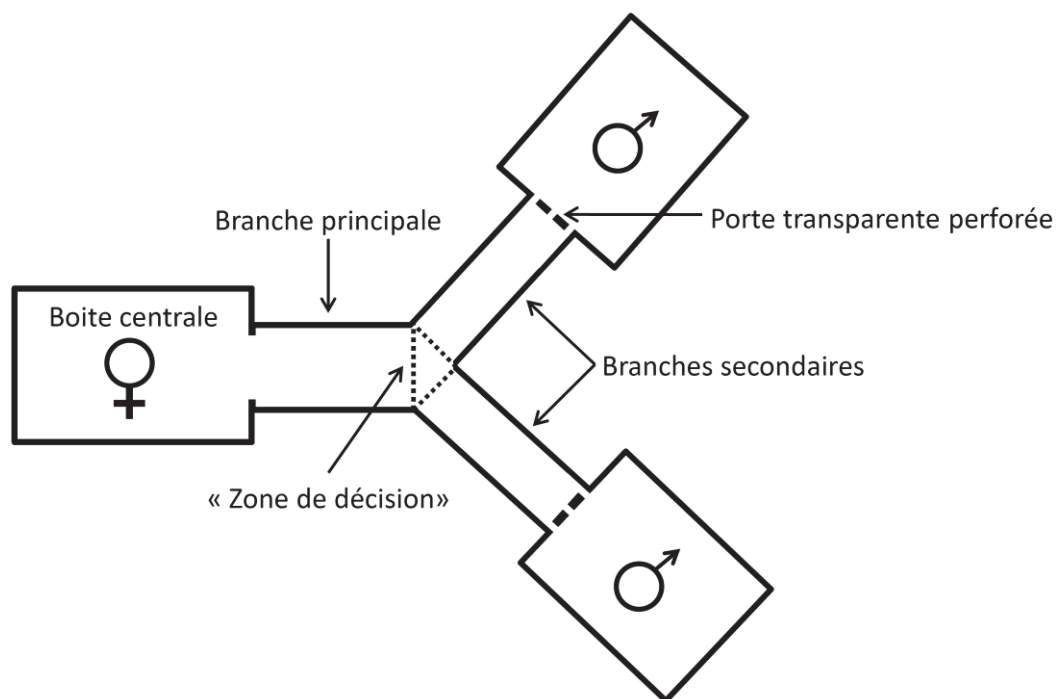


Figure 8. Description du labyrinthe en Y utilisé lors des tests de préférences.

Une boîte centrale contenant la femelle était connectée à la branche centrale du labyrinthe en Y, et deux boîtes périphériques, contenant les mâles, étaient placées aux extrémités des branches secondaires. Les interactions entre la femelle et les mâles s'effectuaient au travers d'une porte transparente perforée (modifiée d'après Smadja & Ganem, 2002).

Deux mâles étaient présentés à la femelle testée à l'aide d'un labyrinthe en Y. Cet appareil en plexiglas est constitué d'une branche principale (5 cm de diamètre et de 35 cm de long) suivie de deux branches secondaires (5 cm de diamètre et 25 cm de long). Des boîtes (35 cm de long x 23 cm de large x 13 cm de hauteur) avec des portes transparentes perforées sont rattachées à chacune des extrémités des branches (Figure 8). Une semaine avant le début des tests, les femelles étaient placées dans le dispositif durant 15 min pour les habituer au labyrinthe en Y.

Au début de chaque test, une femelle était placée dans la boîte centrale (celle rattachée à la branche principale), et les deux mâles dans les boîtes rattachées aux branches secondaires (Figure 8). Après quelques minutes d'habituation, la porte connectant la boîte centrale au labyrinthe était enlevée. Dès que la femelle franchissait la porte, les observations comportementales commençaient. Dans tous les tests, les femelles sont rentrées dans les deux branches secondaires du labyrinthe. Durant les 15 minutes suivant l'entrée de la femelle, trois catégories d'observations ont été enregistrées : 1) le temps passé dans chacune des branches secondaires, 2) le temps passé à renifler ou à lécher la porte transparente perforée quand le mâle était juste derrière, et 3) le temps en contact avec la porte quand le mâle n'était pas derrière. Toutes les observations ont été réalisées avec le logiciel *Observer*.

II.5 Détection et signal de la coopérativité

II.5A Chez l'Homme (Article 5)

Nous avons voulu tester si la coopérativité d'un individu pouvait être détectée via des traits statiques de son visage. Pour cela, au cours de l'expérience conduite au Sénégal, des photographies du visage de tous les participants (hommes : N = 156, femmes : N = 172) ont été réalisées. Les participants ont été photographiés de face, à une distance d'environ 1 mètre, avec le même appareil photo (Canon EOS 20D), et en utilisant une longueur focale de 50 mm. Les participants devaient garder une expression neutre (sans sourire), et regarder droit dans l'objectif. Les photographies ont toutes été recadrées, et le fond colorisé en blanc.

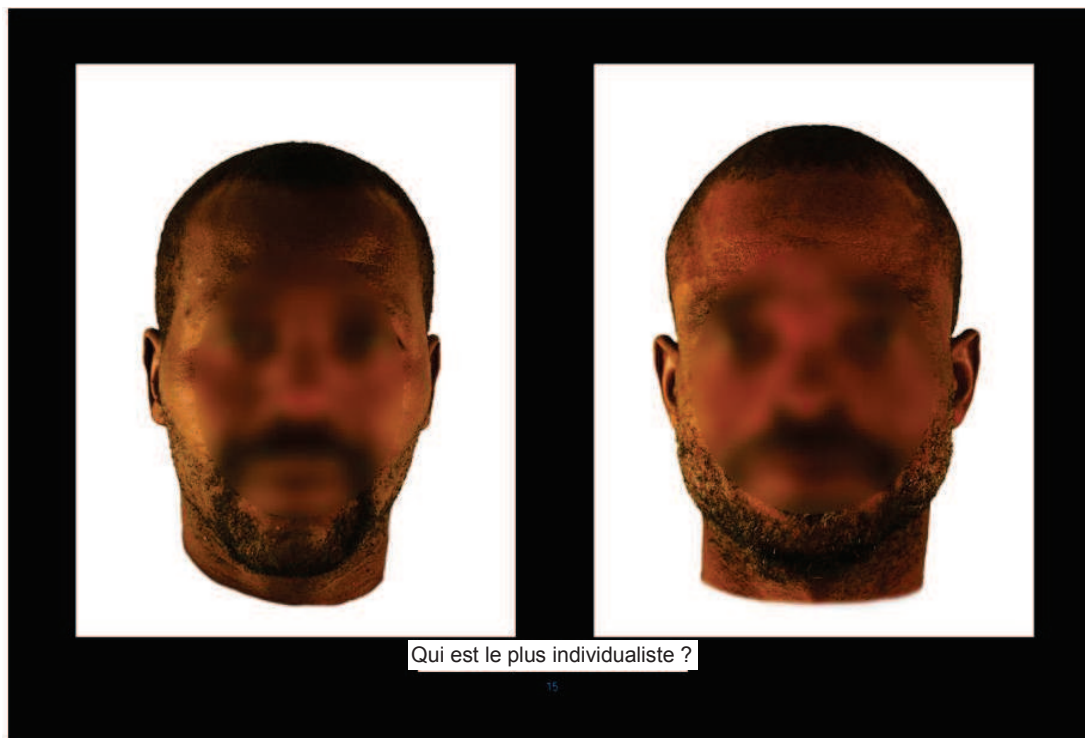


Figure 9. Test de détection de la coopérativité via les traits statiques du visage.

Parmi les deux individus présentés les juges devaient cliquer sur le visage de la personne qu'ils percevaient comme la plus individualiste (les images ont été floutées ici pour conserver l'anonymat). Pour chaque paire de photos, le succès de la détection correspond au nombre de choix correcte réalisé par un grand nombre de juges. Ce score varie théoriquement entre 50% (pas de détection, taux attendu par le hasard) et 100% (détection parfaite).

Pour évaluer la capacité à détecter la coopérativité, 194 hommes et 171 femmes de 18 à 69 ans (moyenne $\pm$ s.d. : 27 ± 7 pour les hommes et 27 ± 11 pour les femmes), recrutés en France, étaient confrontés à des paires de visages sénégalais, présentées sur un écran d'ordinateur (Figure 9), et devaient dire lequel des deux était le plus individualiste. Afin de contrôler pour d'éventuels effets du sexe et du groupe de joueurs, les paires de photos présentaient uniquement les visages des participants sénégalais qui appartenaient à un même groupe lors du jeu du bien public (et donc de même sexe). De plus, afin de maximiser l'amplitude des différences de coopérativité, le visage du plus coopératif (c.-à-d. celui qui avait alloué la quantité de riz la plus importante dans le compte collectif) et du moins coopératif, au sein de chaque groupe, étaient utilisés pour constituer une paire. La première période du jeu du bien public a été utilisée comme critère pour évaluer la coopérativité des participants parce que cette période avait la variance inter-individuelle la plus importante dans le montant des contributions, et que les contributions des individus n'étaient pas encore influencées par celles des autres membres du groupe.

Pour diminuer la durée du test afin que la concentration des juges reste optimale jusqu'au bout, l'une de deux séries de photos a été présentée à chaque juge : une série de 39 paires de visage d'hommes, et une série de 41 paires de visages de femmes (2 paires ont été exclues – cf. Article 5). L'ordre d'apparition des paires de photos, ainsi que la position de chaque photo (à gauche ou à droite de l'écran) étaient aléatoires. Le temps de réponse était libre. Le score de chaque comparaison était enregistré : 0 pour un échec, et 1 pour un succès (c.-à-d. quand l'individu qui avait le moins contribué dans la boîte collective était choisi comme le plus individualiste). Afin de vérifier la cohérence du choix des juges, cinq paires de photos étaient proposées deux fois. Les données des juges qui ne faisaient pas le même choix dans trois de ces cinq paires dupliquées, ou plus, ont été éliminées des analyses statistiques (N = 51 sur 365).

II.5B Chez la Souris glaneuse (Article 4)

Plusieurs types de signaux sont impliqués dans la communication, tels que des signaux acoustiques, olfactifs, ou visuels. Tous ces signaux peuvent être potentiellement utilisés dans la détection de la coopérativité. De plus, chez la Souris glaneuse, les femelles hivernantes pourraient également utiliser comme critère de



Figure 10. Tubes et pailles utilisés pour la collecte de salive au Sénégal.

Chaque participant recevait un kit contenant 4 tubes numérotés avec son numéro d'anonymat et un identifiant concernant le jour et le moment où la salive était collectée (1^{er} ou 2^{ème} jour, matin ou après-midi). Une paille était également fournie.

choix parmi les mâles de leur tumulus leur investissement dans la construction du tumulus, qu'elles ont observé 6 mois avant. Afin de déterminer si les observations passées et/ou des traits physiques corrélés à la coopérativité sont utilisés par les femelles comme critère de choix de partenaire, les préférences des femelles ont été mesurées dans deux sous-conditions : 1) les mâles présentés dans le labyrinthe en Y étaient présents dans l'enclos avec elles lors de la construction du tumulus (par commodité le terme 'familier' sera utilisé pour ces mâles), 2) les mâles étaient inconnus (mâles non-familiers). Au total, 9 femelles ont testé des mâles apparentés et familiers, 4 des mâles apparentés et non-familiers, et 7 des mâles non-apparentés et non-familiers. Aucun test avec des mâles non-apparentés et familiers n'a pu être réalisé. En effet, dans quatre des cinq enclos où les femelles avaient été placées en présence de mâles non-apparentés, elles sont mortes durant la 1^{ère} semaine de leur cohabitation. Les deux souris restantes ont alors été enlevées de l'enclos et placées dans une cage pour éviter qu'elles ne se fassent tuer.

II.6 Données hormonales

II.6A Chez l'Homme

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, et de ne mesurer que la fraction libre, c'est-à-dire active, de l'hormone. Seuls les dosages hormonaux des hommes sénégalais ont pour l'instant été réalisés, mais tous les participants français et sénégalais, hommes et femmes, ont fourni des échantillons de salive.

Des tubes numérotés ainsi que des pailles (Figure 10) étaient mis à disposition des participants pour la collecte de leur salive (Salicaps, IBL-Hamburg). En France, un seul échantillon était recueilli auprès de chaque participant. Comme les variations du taux de testostérone sont les plus faibles en début d'après-midi (Dabbs, 1990), l'heure de la collecte de salive était fixée à 14h. Au Sénégal, les échantillons ont été recueillis deux fois par jour (le matin au lever et en début d'après-midi), pendant deux jours consécutifs.

Avant la collecte de salive, les participants devaient se rincer la bouche et attendre 5 minutes (afin de permettre une sécrétion des glandes salivaires). Dès

réception, les échantillons étaient conservés dans un sac réfrigérant pendant quelques heures le temps d'accéder à un congélateur.

II.6B Chez *Mus spicilegus*

Une prise de sang rétro-orbitale (60-120 μ l) a été effectuée sur chaque mâle afin de réaliser des dosages hormonaux. Les échantillons ont été collectés pendant la période de construction des tumulus en captivité. La Souris glaneuse étant une espèce nocturne, tous les échantillons ont été collectés au début de la nuit (entre 10h et 12h). Après collecte, les échantillons de sang étaient laissés à température ambiante pendant 1 heure, afin que le sang coagule. Ils étaient ensuite centrifugés à 3000 rpm pendant 10 min afin de séparer le sérum qui était stocké à -20°C.

II.6C Dosage d'une hormone stéroïde : la testostérone

Les concentrations salivaires de testostérone ont été dosées par immunoluminescence (LIA) à l'aide de kits (LIA testosterone kits ; IBL, Hamburg). Cette technique est 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. Une solution contenant un substrat de luminescence est ensuite ajoutée ; le substrat est transformé en produit lumineux par l'enzyme. La lumière émise par cette solution est ensuite mesurée à l'aide d'un luminomètre. La quantité à mesurer d'antigènes (la testostérone) est inversement proportionnelle à la quantité de lumière détectée. Les résultats sont déterminés en utilisant une courbe-étalon réalisée avec des échantillons standards fournis dans le kit. Le dosage de chaque échantillon a été répliqué deux fois ; seules ont été conservées les mesures dont le coefficient de variation entre réplicats était inférieur à 10%.

II.7 Données personnelles et socio-économiques récoltées

Des informations sur le sexe, l'âge, le poids, la taille, le statut marital, le nombre d'enfants, le rang de naissance, le métier et le nombre d'années d'études ont été recueillies. Le statut socio-économique a également été noté : en France le montant du salaire mensuel net a été demandé, au Sénégal, un indice économique a été calculé à partir des possessions, notamment le nombre d'hectares agricoles, le nombre de têtes de bétail, et le nombre de véhicules.

CHAPITRE II : La coopérativité influencée par la présence de partenaires sexuels potentiels ? Rôle du sex-ratio dans un jeu du bien public, en France (Article 1)

Afin de tester l'hypothèse selon laquelle la coopération d'un individu variait en fonction du sexe des individus avec lesquels il interagit, des participants ont été recrutés à Montpellier pour participer à un jeu du bien public dans des groupes de quatre joueurs, dont la composition variait: 4 hommes, 3 hommes et 1 femme, 2 hommes et 2 femmes, 1 homme et 3 femmes, ou 4 femmes. Deux conditions expérimentales ont été comparées : soit les joueurs étaient informés du sexe des membres de leur groupe, soit ils ne l'étaient pas. Puisque la coopérativité semble préférentiellement être utilisée par les hommes pour attirer les partenaires sexuels potentiels (Iredale et al., 2008; Phillips et al., 2008; Smith et al., 2003; Smith & Bird, 2000; Van Vugt & Iredale, 2012), nous prédisions que les hommes seraient plus coopératifs dans les groupes contenant au moins une femme que dans les groupes de 4 hommes, et que cet effet serait d'autant plus important dans les groupes de 3 hommes et 1 femme, en raison de la compétition intra-sexuelle amplifiée dans ce contexte.

Les hommes contribuaient davantage au compte collectif dans la condition où le sexe est affiché. De plus, dans cette condition, les hommes dans les groupes de 3 hommes et 1 femme étaient plus coopératifs que dans les groupes de 4 hommes, ou que dans les groupes avec 3 femmes. En revanche, ni l'affichage du sexe des membres de leur groupe, ni la composition de leur groupe ne modifiait le comportement des femmes.

Les hommes coopèrent davantage dans les situations où leur réputation sociale leur semble être en jeu. L'affichage du sexe des membres du groupe pourrait modifier leur perception du jeu, en les plaçant dans un contexte plus réaliste, et induire une prise de conscience plus importante du fait qu'ils vont interagir avec des joueurs réels, présent dans la même salle. Il est également possible que ce ne soit pas la connaissance du sexe des autres membres du groupe qui conduise un homme à augmenter sa contribution au compte collectif, mais le fait que les trois autres joueurs du groupe connaissent le sien, ce qui diminue l'anonymat de l'expérience. Dans ces deux cas, cela serait par souci de leur

réputation que les hommes coopéreraient plus. En effet, la coopérativité pourrait être un trait comportemental renforçant le statut et la réputation (Gurven et al., 2000), et il pourrait ainsi être utilisé comme une stratégie de reproduction. De plus, la réputation d'un individu influence la perception de son attractivité, les femmes étant plus influencées que les hommes par ce type de critère comportemental pour la sélection de leurs partenaires (Kniffin & Wilson, 2004). Les hommes pourraient donc utiliser leur réputation vis-à-vis de leur coopérativité pour attirer des partenaires sexuels. Ils seraient donc plus sensibles au réalisme des interactions sociales qu'ils pourraient avoir avec les personnes présentes dans la même salle, à la réputation qu'ils pourraient acquérir auprès d'elles, et qu'elles pourraient transmettre à d'autres ultérieurement. Cet effet de la réputation sur les futures interactions sociales est d'ailleurs soutenu par de nombreuses études expérimentales utilisant des jeux d'économie (Fehr, 2004; King-Casas et al., 2005; Nowak & Sigmund, 1998; Wedekind & Braithwaite, 2002).

Enfin, il semble que les hommes coopèrent plus lorsque qu'ils sont majoritaires dans un groupe contenant aussi des femmes. Il a été montré que lorsque le sex-ratio est biaisé en leur faveur, la compétition intra-sexuelle s'intensifie (Barber, 2003; Dreze & Khera, 2000; Hudson & Den Boer, 2002). De plus, des recherches ont montré que les hommes coopèrent plus entre eux, et sont plus généreux, lorsqu'ils sont observés par des femmes mais non par d'autres hommes (Iredale et al., 2008; Tognetti et al., 2012; Van Vugt & Iredale, 2012). Les futures investigations devraient s'intéresser à savoir si un tel comportement est associé avec une augmentation de testostérone chez les hommes. En effet, en présence de femmes, quand le statut social d'un homme est menacé par d'autres hommes, son taux de testostérone augmente (Saad & Vongas, 2009). Une augmentation de testostérone pourrait être ainsi liée à une sur-contribution des hommes dans ce type de jeu d'économie.

ARTICLE 1

**Tognetti, A., Dubois, D., Willinger, M., Raymond, R.,
& Faurie, C. The influence of sex-ratio in the
elaboration of a public good**

En préparation

1. INTRODUCTION

Cooperative behavior provides a benefit to the recipient and can only be selected for if it also provides direct or indirect benefits to the actor that accepted the costs (Lehmann & Keller, 2006; West et al., 2007). Understanding the evolution of human cooperation remains a challenging problem for economists (Fehr & Fischbacher, 2003) and evolutionary biologists (Boyd, 2006; Boyd & Richerson, 2009), and the potential role of sexual selection (Andersson & Iwasa, 1996; Andersson & Simmons, 2006) has been poorly explored.

Sexual selection could possibly be implicated in maintaining cooperation, as indicated by some observations in animal species. In Lance-tailed Manakins (*Chiroxiphia lanceolata*), cooperative efforts are performed by male pairs for achieving duet songs and dances, increasing their chances to mate with females (DuVal, 2007; McDonald, 1989a; McDonald, 1989b). In chimpanzees (*Pan troglodytes*), males exchange political support toward the dominant male for mating opportunities (Duffy et al., 2007): the dominant male selectively tolerates males who supported him most frequently in conflicts, so that they copulate more often than other males (independently of their rank in hierarchy).

Some studies suggested that generosity could be used in humans as a signaling strategy (e.g: Gurven et al., 2000). The idea that cooperative behavior could have been favored during human evolution because it provided a better social status to helpers, and specifically because it allowed them to obtain reciprocity partners, is suggested by experimental studies using economic games where reputational effects are made possible (Fehr, 2004; King-Casas et al., 2005; Nowak & Sigmund, 1998; Ostrom, 2003; Wedekind & Braithwaite, 2002). Besides, social status and cooperativeness are important components of attractiveness in human populations (Dunbar, 1995). For example, in the Tsimane of Bolivia, characteristics surrounding trustworthiness and social intelligence were among the most influential on attractiveness (Rucas et al., 2006). The reproductive success is not independent from such characteristics. For example, Meriam hunters sharing costly turtle meat have an earlier onset of reproduction, gain more mates and higher quality mates than other men (Smith et al., 2003; Smith & Bird, 2000). Furthermore, there is some experimental evidence that cooperative individuals are perceived as more attractive physically. In a Western country, participants were recruited to play

a series of dyadic economic games with a series of partners presented as facial photographs. They had to rate the attractiveness of these photographs before and after each game. The results showed that the most cooperative partners were rated as the most attractive (Farrelly et al., 2007). Moreover, self-reports indicated that cooperative traits are implicated in mate choice, and that preference for cooperative individuals is more pronounced in women (Phillips et al., 2008). Finally, studies showed that men (and not women) make more generous donations, and contribute more in a public good, when they are observed by an opposite sex individual than by a same sex individual or when nobody observed them (Iredale et al., 2008; Van Vugt & Iredale, 2012). Social reputation acquired by cooperative behavior could thereby play a major role in mate choice. Moreover, cooperativeness seems to be preferentially used, as a display to attract mates, by men.

We therefore suggest that, at least in some situations, cooperation could constitute a mating effort, enhancing the attractiveness of the cooperator, and that cooperative behavior with non-kin individuals evolved partly by increasing access to mates. Altruistic acts represent costly and risky behaviour, and they could therefore be used to indicate a potential mate's qualities (Gintis et al., 2001; Zahavi, 1995), which may be transmitted to offspring (Farrelly et al., 2007; Miller, 2007). Cooperative behavior could also be used by potential mates as a proxy for potential future parental investment. Indeed parental investment is a form of cooperative behavior (implying a cost for the cooperator and indirect benefits through an improvement of offspring fitness). In humans, investment is biparental, so that both sexes could be sensitive to the cooperativeness of potential mates. However, maternal investment is physiologically obligate (pregnancy, lactation) and, on average, larger than paternal investment (Clutton-Brock, 1989; Geary, 2000). It is therefore likely that cooperativeness as a choice criterion will be most important for women.

In order to estimate cooperativeness in a context more similar to natural situations (sharing of food, collective hunting, blood donation ...) than dyadic games (used in Farrelly et al., 2007) or self-reports (used in Phillips et al., 2008), we chose to use the Public Good Game (Andreoni, 1988). Sequential games were played in groups of four players of all possible sex compositions. Our aim was thus to investigate potential differences in cooperativeness between men and women as a

function of the sex of other group members. We predicted that the increase in cooperativeness when reputation is potentially involved will be more salient in men.

2. METHOD

The protocols used to recruit participants and to collect data were approved by the French national committee of informatics and liberties (CNIL declaration # 1321739).

2.1 Protocol

The experiment was conducted in 2012 at the laboratory of experimental economics at the University of Montpellier (LAMETA). The participants were recruited by email from a data base managed by the laboratory, containing about 85% of students. No detailed information about the experiment was given to the subjects. The mean age of participants was 24.1 ± 4.7 years.

The experiment was run on a computer network. 16 sessions were organized, in which 20 participants (10 men and 10 women) were isolated in an individual cubicle containing a computer terminal. Participants could not see each other, and communication was not allowed. At the beginning of each session, the instructions for the game were read aloud by a research assistant in order to implement common knowledge of the game. Participants simultaneously read their written copy (available upon request). Then, participants' understanding of the instructions was checked by a questionnaire. Questions were allowed and answered privately. To guarantee experimenter-subject and subject-subject anonymity, a subject number was assigned to each participant.

2.2 Groups

In order to test the hypothesis that behavior is influenced by the sex of the cooperation partners, 5 groups of 4 participants that varied in sex composition were constituted in each session: one group of 4 men, one of 3 men and 1 woman, one of 2 men and 2 women, one of 1 man and 3 women, and one of 4 women. Group

composition did not vary during the session. The sessions were divided in two treatments: in eight sessions, participants were informed about the sex of other group members, whereas in the eight others, no information was given.

2.3 Experimental design

In each session, participants performed 20 periods of a public good game. At the beginning of each period, players independently decided how to allocate their initial endowment of 20 tokens into a private good and a public good. Investment decisions taken by the players provided payoff in points. Each token allocated by a player in his/her private good yielded him/her 1 point. The public good was doubled and then divided into four equal parts, for each member of the group (even for the members who had not participated to the public good).

At the end of each period, players were informed about their individual payoffs and about the total amount of tokens invested by the group in the public good in the current period and in each of the previous periods. Players knew that the game would end after 20 periods.

The total payoff of the 20 periods was calculated as the sum of the payoffs in each period, and was then converted into euros: the conversion rate was 10 euros for 300 points. Each subject was paid in private.

2.4 Demographic data

Information was collected on the age, socio-economic status, birth order, and occupational category of each participant. Marital status (single versus in a couple, either married or not) of participants was also collected.

2.5 Statistical analysis

Censored regression models (Tobit models) were used for each sex separately (censReg function of the censReg package in R). The response variable was the number of tokens invested in the public good (as a measure of cooperativeness). The endowment allocated to each player at the beginning of each period being 20 tokens, the investment in the public good is left-bounded at 0 and right-bounded at 20. Two models were used for each sex: one in which the response

variable was the number of tokens invested in the public good in the first period, representing the spontaneous contribution to the public good (independently of the other group members' contributions), and one for the 2nd through 20th periods, which was a censored regression model for panel data (Tobit random effects models), to account for the fact that a player contribution in a period t would be influenced by the group's contribution (total amount of tokens invested by the group) in period $t-1$.

Firstly, we assessed whether cooperativeness was influenced by the display of other players' sex, by testing the explanatory variable *display* ('sex displayed' or 'sex not displayed'), controlling for *group composition* (0, 1, 2, 3, or 4 women in the group). Then, in the case where the players were informed about other players' sex (sex displayed), we assessed whether cooperativeness was influenced by the composition of the group. In all analyses, we controlled for the player's birth order (firstborn or not), because firstborns were less trustful and reciprocated less than later-born and only children in a previous study (Courtiol et al., 2009). Three models were built in each analysis, controlling either for age, for socio-economic status, or for marital status, because these three variables were correlated with each other (Spearman's correlation tests, all $0.15 < \rho < 0.22$, $p < 0.01$)

For each analysis, a full model was built and was not submitted to stepwise simplification. This procedure was used to decrease the number of false positives, and thus to provide conservative results (Whittingham et al., 2006). The significance of the terms was evaluated by χ^2 tests. All statistical analyses were carried out using R software (R Development Core Team, 2010).

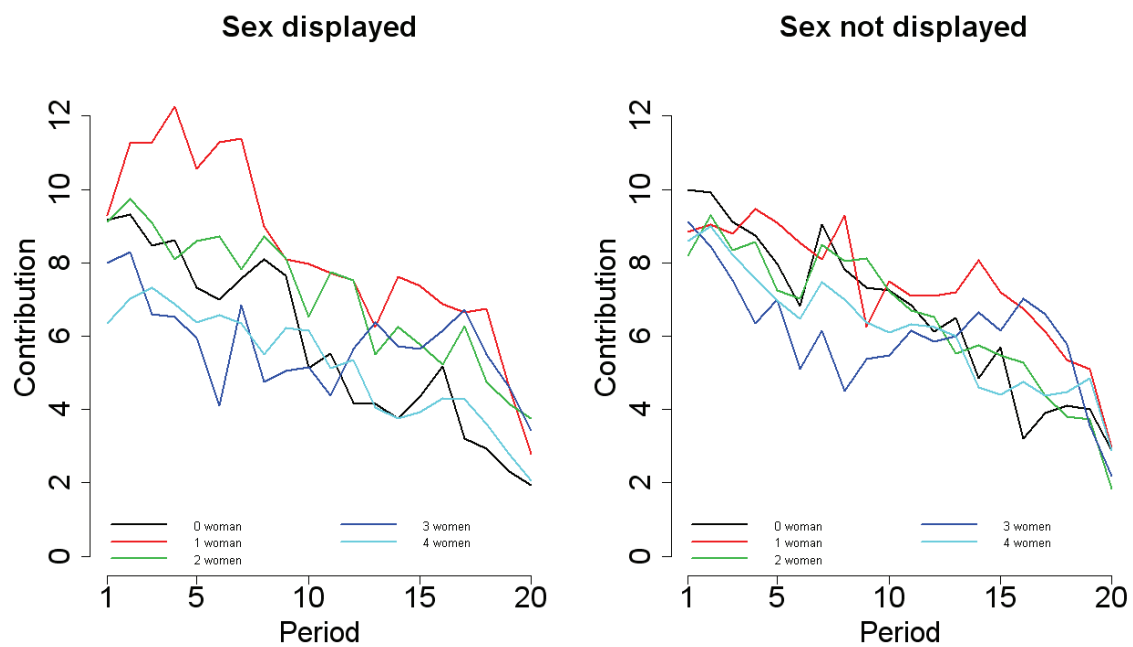


Figure 1. Contribution in tokens invested in the public good in each period of the game for each category of group composition, when the sex was displayed (left), and not displayed (right) (raw data).

3. RESULTS

Group contribution to the public good during the 20 periods, in the five types of groups and in the two conditions (sex displayed or not), is represented on figure 1.

3.1 Sex difference in cooperativeness

Globally, men tended to cooperate more than women (Wilcoxon test: $W = 14273$, $p = 0.07$): men average contributions in the public good during the 20 periods of the game were higher (mean $\pm$ s.d.: 6.9 ± 4.2) than women's contributions (6.1 ± 3.8). A significant sex effect was found in the condition where the sex of other group members was displayed (Wilcoxon test: $W = 3803$, $p = 0.04$), but not when it was not ($W = 3336.5$, $p = 0.64$).

3.2 Sex displayed or not

Controlling for marital status, group composition and birth order, no effect of displaying the sex of group members was found, for either male or female players, either for the first period (men: $\chi^2 = 0.13$, $df = 1$, $p = 0.72$; women: $\chi^2 = 2.30$, $df = 1$, $p = 0.13$) or for the following periods of the game (men: $\chi^2 = 2.10$, $df = 1$, $p = 0.15$; women: $\chi^2 = 0.84$, $df = 1$, $p = 0.36$) (Table S1 & S2). The effect of displaying the sex of group members could be different for players single or in couple, however, the interaction between display and marital status could not be included in these models, due to the small proportion of individuals in a couple, which was unbalanced across group compositions. We therefore performed additional models, only for single individuals. Single men were more cooperative when the sex of other group members was displayed, than when it was not (Figure 2), in both the first period ($\chi^2 = 4.90$, $df = 1$, $p = 0.03$) and the subsequent periods ($\chi^2 = 7.00$, $df = 1$, $p < 0.01$) (Table S3). No such effect was found for single women (first period: $\chi^2 = 2.50$, $df = 1$, $p = 0.12$; periods 2 to 20: $\chi^2 = 0.09$, $df = 1$, $p = 0.76$) (Table S3).

The results of the models using as a control either age or socio-economic status, instead of marital status, with all players (both single and in couple), were not qualitatively different concerning the effect of the variable display (results available upon request). Cooperativeness was higher in younger men in both the

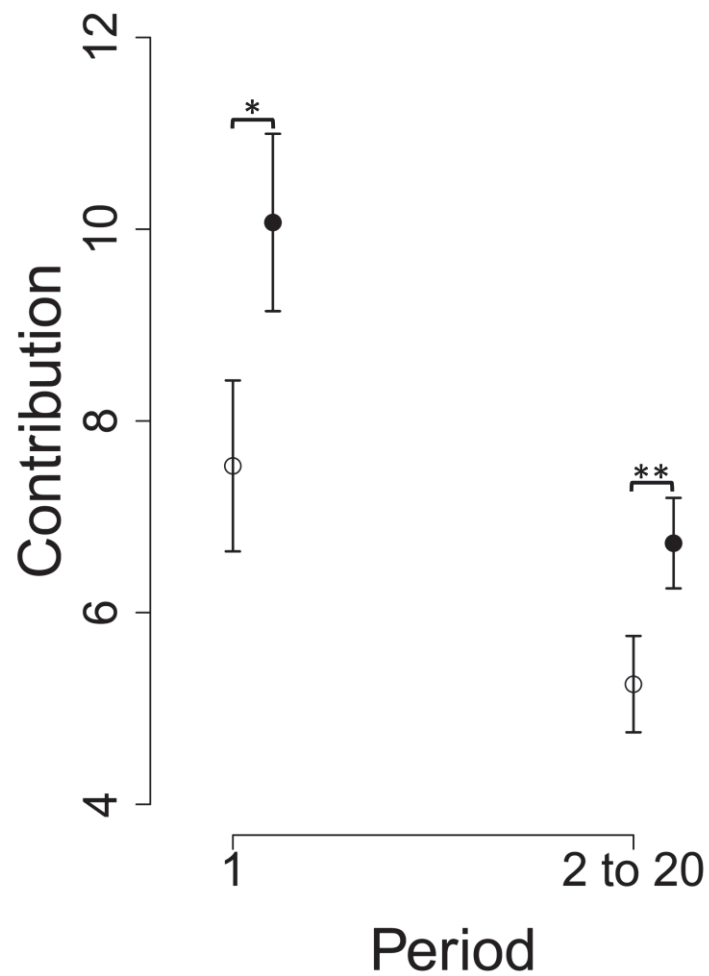


Figure 2. The influence of displaying the sex composition of the group (filled circle) or not (empty circle) on single men's contribution to the public good, as measured by the average amount of tokens invested in the first period and during the subsequent periods (2 through 20) (raw data). Censored regression models showed that single men were significantly more cooperative when the sex was displayed ($n = 57$) than when it was not ($n = 49$). *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$.

first ($\chi^2 = 5.80$, $df = 1$, $p = 0.02$) and the periods 2 to 20 ($\chi^2 = 5.90$, $df = 1$, $p = 0.02$). In addition, at least in the first period, cooperativeness was significantly higher in wealthy women (first period: $\chi^2 = 3.80$, $df = 1$, $p = 0.05$; periods 2 to 20: $\chi^2 = 1.10$, $df = 1$, $p = 0.29$). No significant effect of group composition was found in any models (Table S1, S2 & S3; for models with age or socio-economic status, results available upon request).

3.3 Sex composition of the group (when displayed)

To investigate a potential effect of the sex composition of the group on cooperativeness, specific analyses were performed within the treatment 'sex displayed', the only treatment where players were informed of the composition of their group. Non-parametric analysis suggested that differences existed, as observed in the raw data (see Figure 1 and 3). Kruskal-Wallis tests revealed that men average contributions during the periods 2 to 20 varied significantly across group compositions (Kruskal-Wallis test: $H = 11.81$, $df = 3$, $p = 0.008$). Two-by-two comparisons using Wilcoxon tests showed that men in groups of three men and one women were significantly more cooperative than men in groups of four men (Wilcoxon test: $W = 197.5$, $p = 0.002$), or three women and one men ($W = 146$, $p = 0.03$) but not significantly different from men in groups of two men and two women ($W = 242.5$, $p = 0.17$).

In censored regression models, using marital status as a control, no effect of group composition was however found during the first period of the game, or during the subsequent periods, in both male (first period: $\chi^2 = 0.67$, $df = 3$, $p = 0.88$; periods 2 to 20: $\chi^2 = 1.90$, $df = 3$, $p = 0.60$) and female players (first period: $\chi^2 = 0.51$, $df = 3$, $p = 0.92$; periods 2 to 20: $\chi^2 = 0.36$, $df = 3$, $p = 0.95$) (Table S1 & S2). The results of the models using either age or socio-economic status were not qualitatively different concerning the effect of the variable *group composition* (available upon request). Younger men were more cooperative than older men (first period: $\chi^2 = 3.80$, $df = 1$, $p = 0.05$; periods 2 to 20: $\chi^2 = 3.50$, $df = 1$, $p = 0.06$). In addition, at least in the first period of the game, cooperativeness was higher for wealthy ($\chi^2 = 9.20$, $df = 1$, $p = 0.002$) and later born women ($\chi^2 = 5.80$, $df = 1$, $p = 0.01$) (Table S1).

In all the models, both when analyzing the effect of display and when

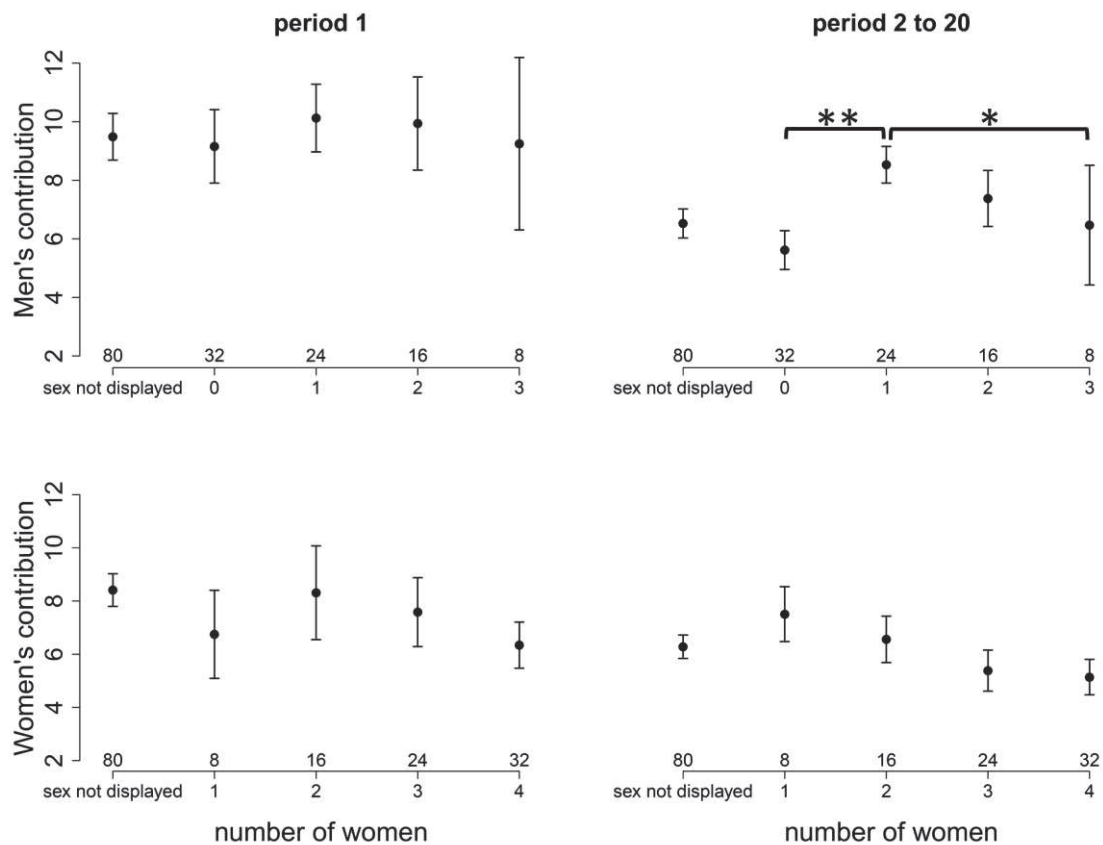


Figure 3. The influence of group composition, when the sex was displayed, on the contribution to the public good, as measured by the average amount of tokens invested in the first period (left side) and during the subsequent periods (right side) by male (top) and female (below) players (raw data). Non parametric Kruskal-Wallis tests indicated that the average contributions varied in function of the group's category only for male players during the periods 2 to 20. Two-by-two comparisons, using Wilcoxon tests, showed that men in groups of three men and one women were significantly more cooperative than men in groups of four men, or four women and one men, but not different than men in groups of two men and two women. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$.

analyzing the effect of group composition, the cooperativeness of both men and women in a current period was positively linked with the average group cooperativeness at the previous period (Tables S2 & S3).

4. DISCUSSION

A number of interesting results emerge from this public good game experiment. First, we found that displaying the sex ratio of the group has a sex-specific effect: men tend to cooperate more when they are aware of the proportion of men and women in their group than when they are not. In this context (sex displayed), men cooperate significantly more than women. This adds to the corpus of studies showing sex differences in behavior (Andersen et al., 2008; Andreoni & Vesterlund, 2001; Cadsby et al., 2007; Cadsby & Maynes, 1998; Eckel & Grossman, 2001; Saad & Vongas, 2009; Sell, 1997; Solnick, 2001). Second, we found that this trend was exacerbated in single men as compared to men in a couple, but investigations are needed to explore more precisely this effect. However, we did not clearly find the expected effect of the proportion of women in a group on men's contribution to the public good: although global group's cooperativeness is affected by its sex-ratio, when considering individual men's behaviour, the effect is significant in the non-parametric tests (men being more cooperative when they belong to groups of 3 men/1 woman) but not in the Tobit models.

Two hypotheses can be formulated to explain the effect of the display of the sex-ratio. It is known that men are more cooperative in situations where their reputation is involved (Iredale et al., 2008; King-Casas et al., 2005; Latané, 1970; Lynn & Simons, 2000; Wedekind & Braithwaite, 2002; Wedekind & Milinski, 2000). First, displaying the sex of other group members could modify how men perceive the game, by making the situation appear as more realistic. It would make them realize that they are interacting with real players, who are present in the same room as them. Second, it is possible that this display make a male player realize that other group members are aware of his sex, thereby reducing the anonymity of the experiment. These hypotheses are not mutually exclusive: in both cases men would cooperate more because of their willingness to improve their reputation. Indeed, studies have shown that generosity increases social status (Gurven et al., 2000), and

that reputation as a cooperator positively impacts on attractiveness (Kniffin & Wilson, 2004), women being more influenced than men by this behavioural trait during mate choice. Experimental evidence for the importance of reputation for future social interactions has been found repeatedly (Fehr, 2004; King-Casas et al., 2005; Nowak & Sigmund, 1998; Wedekind & Braithwaite, 2002).

Finally, men tend to be more cooperative when they are in majority in a group containing also women. Some studies showed that when the sex-ratio is biased in favor of males, intrasexual competition increases (Barber, 2003; Dreze & Khera, 2000; Hudson & Den Boer, 2002). Moreover, men are more cooperative and more generous between them when they are observed by women, but not by other men (Iredale et al., 2008; Tognetti et al., 2012; Van Vugt & Iredale, 2012). Future investigations should examine if this behaviour is linked with a surge of testosterone in men. Indeed, in the presence of women, when a man's social status is threatened by other men, his testosterone level increases (Saad & Vongas, 2009). An increase in testosterone could thus be linked to men's over-contributions in this kind of economic game.

Our results open an interesting route for further studies of the importance of mate choice for cooperative behaviour. The Public good game is classically considered as a good method to estimate cooperative skills and tendencies (Cadsby & Maynes, 1998; Gintis et al., 2003; Keser, 1996; Keser & Van Winden, 2000; Lamba & Mace, 2011; Willinger & Ziegelmeyer, 2001). Several alternative protocols could however be used to improve the understanding of the role of sexual selection in the evolution of cooperation.

REFERENCES

- Andersen, S., Bulte, E., Gneezy, U. & List, J. A. 2008. Do Women Supply More Public Goods than Men? Preliminary Experimental Evidence from Matrilineal and Patriarchal Societies. *The American Economic Review*, 98, 376-381.
- Andersson, M. & Iwasa, Y. 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 53-58.
- Andersson, M. & Simmons, L. W. 2006. Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 296-302.
- Andreoni, J. 1988. Why free ride? Strategies and learning in public goods experiments. *Journal of Public Economics*, 37, 291-304.
- Andreoni, J. & Vesterlund, L. 2001. Which is the fair sex? Gender differences in altruism. *Quarterly Journal of Economics*, 116, 293-312.
- Barber, N. 2003. The sex ratio and female marital opportunity as historical predictors of violent crime in England, Scotland, and the United States. *Cross-Cultural Research*, 37, 373-392.
- Boyd, R. 2006. The puzzle of human sociality. *Science*, 314, 1555-1556.
- Boyd, R. & Richerson, P. J. 2009. Culture and the evolution of human cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 364, 3281-3288.
- Cadsby, C. B., Hamaguchi, Y., Kawagoe, T., Maynes, E. & Song, F. 2007. Cross-national gender differences in behavior in a threshold public goods game: Japan versus Canada. *Journal of Economic Psychology*, 28, 242-260.
- Cadsby, C. B. & Maynes, E. 1998. Gender and free riding in a threshold public goods game : experimental evidence. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 34, 603-620.
- Clutton-Brock, T. H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 236, 339-372.
- Courtiol, A., Raymond, M. & Faurie, C. 2009. Birth order affects behaviour in the investment game: firstborns are less trustful and reciprocate less. *Animal Behaviour*, 78, 1405-1411.
- Dreze, J. & Khera, R. 2000. Crime, gender, and society in India: Insights from homicide data. *Population and Development Review*, 26, 335-+.
- Duffy, K. G., Wrangham, R. W. & Silk, J. B. 2007. Male chimpanzees exchange political support for mating opportunities. *Current Biology*, 17, R586-R587.
- Dunbar, R. I. M. 1995. Human reproductive decisions. Biological and social perspectives: *Proceedings of the Thirtieth annual symposium of the Galton Institute*, London, 1993. pp. 307. New York: St Martin's Press & The Galton Institute.

- DuVal, E. H. 2007. Cooperative display and lekking behavior of the lance-tailed manakin (*Chiroxiphia lanceolata*). *The Auk*, 124, 1168-1185.
- Eckel, C. C. & Grossman, P. J. 2001. Chivalry and solidarity in ultimatum games. *Economic Inquiry*, 39, 171-188.
- Farrelly, D., Lazarus, J. & Roberts, G. 2007. Altruists Attract. *Evolutionary Psychology*, 5, 313-329.
- Fehr, E. 2004. Don't lose your reputation. *Nature*, 432, 449-450.
- Fehr, E. & Fischbacher, U. 2003. The nature of human altruism. *Nature*, 425, 785-791.
- Geary, D. C. 2000. Evolution and proximate expression of human paternal investment. *Psychological Bulletin*, 126, 55-77.
- Gintis, H., Bowles, S., Boyd, R. & Fehr, E. 2003. Explaining altruistic behavior in humans. *Evolution and Human Behavior*, 24, 153-172.
- Gintis, H., Smith, E. A. & Bowles, S. 2001. Costly signaling and cooperation. *Journal of Theoretical Biology*, 213, 103-119.
- Gurven, M., Allen-Arave, W., Hill, K. & Hurtado, M. 2000. "It's a wonderful life": signaling generosity among the Ache of Paraguay. *Evolution and Human Behavior*, 21, 263-282.
- Hudson, V. M. & Den Boer, A. 2002. A surplus of men, a deficit of peace - Security and sex ratios in Asia's largest states. *International Security*, 26, 5-38.
- Iredale, W., Van Vugt, M. & Dunbar, R. 2008. Showing off in humans : male generosity as a mating signal. *Evolutionary Psychology*, 6, 386-392.
- Keser, C. 1996. Voluntary contributions to a public good when partial contribution is a dominant strategy. *Economics Letters*, 50, 359-366.
- Keser, C. & Van Winden, F. 2000. Conditional cooperation and voluntary contributions to public goods. *Scandinavian Journal of Economics*, 102, 23-39.
- King-Casas, B., Tomlin, D., Anen, C., Camerer, C. F., Quartz, S. R. & Montague, P. R. 2005. Getting to know you: reputation and trust in a two-person economic exchange. *Science*, 308, 78-83.
- Kniffin, K. M. & Wilson, D. S. 2004. The effect of nonphysical traits on the perception of physical attractiveness, three naturalistic studies. *Evolution and Human Behavior*, 25, 88-101.
- Lamba, S. & Mace, R. 2011. Demography and ecology drive variation in cooperation across human populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 14426-14430.
- Latané, B. 1970. Field studies of altruistic compliance. *Representative Research in Social Psychology*, 1, 49-61.

- Lehmann, L. & Keller, L. 2006. The evolution of cooperation and altruism. A general framework and classification of models. *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 1365-1378.
- Lynn, M. & Simons, T. 2000. Predictors of Male and Female Servers' Average Tip Earnings¹. *Journal of Applied Social Psychology*, 30, 241-252.
- McDonald, D. B. 1989a. Cooperation under Sexual Selection - Age-Graded Changes in a Lekking Bird. *American Naturalist*, 134, 709-730.
- McDonald, D. B. 1989b. Correlates of Male Mating Success in a Lekking Bird with Male Male Cooperation. *Animal Behaviour*, 37, 1007-1022.
- Miller, G. F. 2007. Sexual selection for moral virtues. *Quarterly Review of Biology*, 82, 97-125.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K. 1998. Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature*, 393, 573-577.
- Ostrom, E. 2003. Toward a behavioral theory linking trust, reciprocity, and reputation. In: *Trust and reciprocity: Interdisciplinary lessons from experimental research* (Ed. by Ostrom, E. & Walker, J.), pp. 19–79. New York: Russell Sage Foundation.
- Phillips, T., Barnard, C., Ferguson, E. & Reader, T. 2008. Do humans prefer altruistic mates ? Testing a link between sexual selection and altruism towards non-relatives. *British Journal of Psychology*, 99, 555-572.
- R Development Core Team. 2010. R: a language and environment for statistical computing. (Ed. by R Foundation for Statistical Computing). Vienna.
- Rucas, S. L., Gurven, M., Kaplan, H., Winking, J., Gangestad, S. & Crespo, M. 2006. Female intrasexual competition and reputational effects on attractiveness among the Tsimane of Bolivia. *Evolution and Human Behavior*, 27, 40-52.
- Saad, G. & Vongas, J. G. 2009. The effect of conspicuous consumption on men's testosterone levels. *Organizational Behavior and Human Decision Processes*, 110, 80-92.
- Sell, J. 1997. Gender, strategies, and contributions to public goods. *Social Psychology Quarterly*, 60, 252-265.
- Smith, E. A., Bird, R. B. & Bird, D. W. 2003. The benefits of costly signaling: Meriam turtle hunters. *Behavioral Ecology*, 14, 116-126.
- Smith, E. A. & Bird, R. L. B. 2000. Turtle hunting and tombstone opening: public generosity as costly signaling. *Evolution and Human Behavior*, 21, 245-261.
- Solnick, S. J. 2001. Gender differences in the ultimatum game. *Economic Inquiry*, 39, 189-200.
- Tognetti, A., Berticat, C., Raymond, M. & Faurie, C. 2012. Sexual selection of human cooperative behaviour: an experimental study in rural Senegal. *PLoS ONE*, 7, e44403.

- Van Vugt, M. & Iredale, W. 2012. Men behaving nicely: Public goods as peacock tails. *British Journal of Psychology*.
- Wedekind, C. & Braithwaite, V. A. 2002. The long-term benefits of human generosity in indirect reciprocity. *Current Biology*, 12, 1012-1015.
- Wedekind, C. & Milinski, M. 2000. Cooperation through image scoring in humans. *Science*, 288, 850-852.
- West, S. A., Griffin, A. S. & Gardner, A. 2007. Evolutionary explanations for cooperation. *Current Biology*, 17, 661-672.
- Whittingham, M. J., Stephens, P. A., Bradbury, R. B. & Freckleton, R. P. 2006. Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *Journal of Animal Ecology*, 75, 1182-1189.
- Willinger, M. & Ziegelmeyer, A. 2001. Strength of the social dilemma in a public goods experiment : an exploration of the error hypothesis. *Experimental Economics*, 4, 131-144.
- Zahavi, A. 1995. Altruism as a handicap - the limitations of kin selection and reciprocity. *Journal of Avian Biology*, 26, 1-3.

Table S1. Tobit regression models of men's and women's contributions to the public good in the first period, using the explanatory variable display (a) and sex composition of the group when the sex was displayed (b). For each variable, the estimates, standard error of the mean (SE), χ^2 statistic, degrees of freedom (df), and p -value of the χ^2 test are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term). The results of the models controlling for age or socio-economic status instead of marital status were not qualitatively different (available upon request).

<i>a - with display</i>						
<i>Men players (n = 159)</i>						
<i>Response variable</i>	<i>Predictor variables</i>	<i>Estimate</i>	<i>S.E</i>	<i>χ^2</i>	<i>df</i>	<i>p value</i>
Contribution to the public good	(Intercept)	9.11	1.92			
	Display	0.58	1.59	0.13	1	0.72
Group composition	Displayed/ <u>Not displayed</u>					
		0.58	1.59	0.13	1	0.72
	Group composition			0.24	3	0.97
	1Women3Men/ <u>4Men</u>	0.20	1.91			
	2Women2Men/ <u>4Men</u>	-0.39	2.18			
Marital status	3Women1Men/ <u>4Men</u>	1.11	2.91			
	In couple/ <u>single</u>	2.99	1.75	2.90	1	0.09
	Birth order	-0.83	1.63	0.26	1	0.61
	later born/ <u>firstborn</u>					
		-0.83	1.63	0.26	1	0.61
	Log-likelihood	-447				
<i>b - with group composition</i>						
<i>Men players (n=79)</i>						
<i>Response variable</i>	<i>Predictor variables</i>	<i>Estimate</i>	<i>S.E</i>	<i>χ^2</i>	<i>df</i>	<i>p value</i>
Contribution to the public good	(Intercept)	9.26	2.15			
	Group composition			0.67	3	0.88
	1Women3Men/ <u>4Men</u>	1.24	2.48			
	2Women2Men/ <u>4Men</u>	1.89	2.91			
	3Women1Men/ <u>4Men</u>	-0.67	3.70			
	In couple/ <u>single</u>	-2.40	2.39	1.00	1	0.32
	Birth order	1.65	2.13	0.60	1	0.44
	Log-likelihood	-224				
<i>Women players (n = 160)</i>						
<i>Response variable</i>	<i>Predictor variables</i>	<i>Estimate</i>	<i>S.E</i>	<i>χ^2</i>	<i>df</i>	<i>p value</i>
Contribution to the public good	(Intercept)	7.38	1.93			
	Display	-1.66	1.09	2.30	1	0.13
Group composition	Displayed/ <u>Not displayed</u>					
		-1.66	1.09	2.30	1	0.13
	Group composition			0.49	3	0.92
	2Women2Men/ <u>1Women3Men</u>	0.70	2.07			
	3Women1Men/ <u>1Women3Men</u>	1.09	1.95			
Marital status	4Women/ <u>1Women3Men</u>	0.33	1.89			
	In couple/ <u>single</u>	1.52	1.13	1.80	1	0.18
	Birth order	1.14	1.09	1.10	1	0.29
	later born/ <u>firstborn</u>					
		1.14	1.09	1.10	1	0.29
	Log-likelihood	-466				
<i>Women players (n=80)</i>						
<i>Response variable</i>	<i>Predictor variables</i>	<i>Estimate</i>	<i>S.E</i>	<i>χ^2</i>	<i>df</i>	<i>p value</i>
Contribution to the public good	(Intercept)	3.99	2.55			
	Group composition			0.51	3	0.92
	2Women2Men/ <u>1Women3Men</u>	0.78	2.94			
	3Women1Men/ <u>1Women3Men</u>	-0.03	2.80			
	4Women/ <u>1Women3Men</u>	-0.68	2.68			
	In couple/ <u>single</u>	2.47	1.66	2.20	1	0.14
	Birth order	3.80	1.58	5.80	1	0.02
	Log-likelihood	-228				

Table S2. Random Tobit regression models of men's and women's contributions to the public good in the periods 2 through 20 of the public good game using the explanatory variable display (a) and sex composition of the group (b) when the sex was displayed. For each variable, the estimates, standard error of the mean (SE), χ^2 statistic, degrees of freedom (df), and p-value of the χ^2 test are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term). The results of the models controlling for age or socio-economic status instead of marital status were not qualitatively different (available upon request).

<i>a - with display</i>						
<i>Men players (n=3021)</i>						
Response	Predictor variables	Estimat	S.E	χ^2	d	p value
Contribution to the public good	(Intercept)	-6.07	1.3			
	Display	1.51	1.1	1.80	1	0.17
	Group composition			2.30	3	0.51
	1Women3Men/4Men	1.51	1.2			
	2Women2Men/4Men	2.14	1.7			
	3Women1Men/4Men	0.52	1.8			
	In couple/single	2.74	1.2	4.80	1	0.03
	Birth order	1.20	1.3	0.79	1	0.37
	Group contribution t-	0.28	0.0	893.4	1	<0.000
	Log-likelihood	-7076				
<i>Women players (n=3040)</i>						
Response	Predictor variables	Estimat	S.E	χ^2	d	p value
Contribution to the public good	(Intercept)	0.39	1.0			
	Display	-0.55	0.6	0.84	1	0.36
	Group composition			0.15	3	0.99
	2Women2Men/1Women3Me	-0.41	1.1			
	3Women1Men/1Women3Me	-0.37	1.1			
	4Women/1Women3Men	-0.39	1.0			
	In couple/single	0.86	0.5	2.20	1	0.14
	Birth order	0.19	0.6	0.09	1	0.77
	Group contribution t-	0.20	0.0	1306.0	1	<0.000
	Log-likelihood	-7598				
<i>b - with group composition</i>						
<i>Men players (n=1501)</i>						
Response	Predictor variables	Estimat	S.E	χ^2	d	p value
Contribution to the public good	(Intercept)	-4.24	1.5			
	Group composition			1.90	3	0.6
	1Women3Men/4Men	1.97	1.8			
	2Women2Men/4Men	2.36	2.5			
	3Women1Men/4Men	2.01	2.3			
	In couple/single	0.45	1.4	0.09	1	0.76
	Birth order	1.45	1.5	0.88	1	0.35
	Group contribution t-	0.27	0.0	373.0	1	<0.000
	Log-likelihood	-3670				
<i>Women players (n=1520)</i>						
Response	Predictor variables	Estimat	S.E	χ^2	d	p value
Contribution to the public good	(Intercept)	-0.18	2.2			
	Group composition			0.36	3	0.95
	2Women2Men/1Women3Me	-0.20	2.2			
	3Women1Men/1Women3Me	-0.83	2.0			
	4Women/1Women3Men	-0.43	2.0			
	In couple/single	0.48	1.0	0.22	1	0.64
	Birth order	0.30	1.0	0.08	1	0.78
	Group contribution t-	0.21	0.0	692.00	1	<0.000
	Log-likelihood	-3775				

Table S3. Tobit regression models of men's and women's contributions to the public good in the first period (a) and Random Tobit regression models of men's and women's contributions to the public good in the periods 2 through 20 of the public good game using the explanatory variable display, only for single individuals. For each variable, the estimates, standard error of the mean (SE), χ^2 statistic, degrees of freedom (df), and p-value of the χ^2 test are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term). The results of the models controlling for age or socio-economic status were not qualitatively different (available upon request).

<i>a - Period 1</i>						
<i>Men players (n=106)</i>						
Response	Predictor variables	Estimat	S.E	χ^2	d	p value
Contribution to the public good	(Intercept)	7.20	2.1			
	Display	4.09	1.8	4.90	1	0.03
	Group composition			1.30	3	0.72
	1Women3Men/4Men	-0.28	2.2			
	2Women2Men/4Men	2.46	2.5			
	3Women1Men/4Men	-0.52	2.9			
Birth order	later born/firstborn	-1.14	1.8	0.38	1	0.54
Log-likelihood		-300				
<i>Women players (n=102)</i>						
Response	Predictor variables	Estimat	S.E	χ^2	d	p value
Contribution to the public good	(Intercept)	7.26	2.4			
	Display	-2.17	1.3	2.50	1	0.12
	Group composition			0.68	3	0.88
	2Women2Men/1Women3Me	-0.35	2.6			
	3Women1Men/1Women3Me	-0.22	2.5			
	4Women/1Women3Men	0.90	2.4			
Birth order	later born/firstborn	1.38	1.3	0.98	1	0.32
Log-likelihood		-294				
<i>b - Periods 2 to 20</i>						
<i>Men players (n=2014)</i>						
Response	Predictor variables	Estimat	S.E	χ^2	d	p value
Contribution to the public good	(Intercept)	-6.21	1.3			
	Display	2.96	1.1	7.00	1	0.008
	Group composition			4.20	3	0.24
	1Women3Men/4Men	0.28	1.1			
	2Women2Men/4Men	3.54	1.9			
	3Women1Men/4Men	-1.13	2.1			
Birth order	later born/firstborn	1.51	1.1	1.80	1	0.18
Group contribution t-		0.26	0.0	396.9	1	<0.000
Log-likelihood		-4733				
<i>Women players (n=1938)</i>						
Response	Predictor variables	Estimat	S.E	χ^2	d	p value
Contribution to the public good	(Intercept)	1.13	1.3			
	Display	-0.29	0.9	0.09	1	0.76
	Group composition			0.71	3	0.87
	2Women2Men/1Women3Me	-0.87	1.3			
	3Women1Men/1Women3Me	-1.08	1.3			
	4Women/1Women3Men	-0.77	1.3			
Birth order	later born/firstborn	0.05	0.9	0.03	1	0.96
Group contribution t-		0.19	0.0	715.5	1	<0.000
Log-likelihood		-4794				

CHAPITRE III : La coopérativité est-elle influencée par la présence d'observateurs du sexe opposé ? Expériences dans une population sénégalaise (Article 2)

Plusieurs indices suggèrent un lien entre coopération et sélection sexuelle chez l'Homme. Dans les pays occidentaux, les participants qui coopèrent le plus dans des jeux d'économie ont une augmentation de leur attractivité physique (Farrelly et al., 2007) ; la coopération semble être un critère de choix de partenaire, particulièrement de la part des femmes (Phillips et al., 2008) ; et les hommes semblent plus généreux en présence de femmes (Iredale et al., 2008; Latané, 1970). Toutefois, ces résultats se basent soit sur des interactions fictives entre les joueurs (partenaires virtuels représentés uniquement par des photos de visage), soit sur des mesures non-quantitatives de la coopérativité (questionnaire ou observations). L'utilisation d'interactions réelles entre joueurs, avec des estimations quantitatives et objectives de la coopérativité était donc nécessaire. De plus, le lien potentiel entre coopération et sélection sexuelle n'avait pas été examiné dans des sociétés non-occidentales. Or, les comportements coopératifs sont susceptibles de varier selon les contextes culturels (Henrich et al., 2005). Enfin, l'influence d'observateurs du sexe opposé sur la coopérativité entre individus de même sexe, dans un jeu du bien public (qui est le plus proche des situations réelles dans lesquelles l'Homme coopère, et qui fait intervenir de la compétition pour la coopérativité), n'avaient toujours pas été réalisées au moment où cette expérience a été conduite (cf. Chapitre I pour détails).

Puisque la coopérativité semble préférentiellement utilisée par les hommes comme stratégie pour augmenter leurs opportunités de reproduction (Iredale et al., 2008; Phillips et al., 2008; Smith et al., 2003; Smith & Bird, 2000; Van Vugt & Iredale, 2012), nous prédisions que la coopérativité, comme critère de choix de partenaire, serait plus importante pour les femmes, et que le comportement des hommes serait donc plus influencé par la présence d'observateurs de sexe-opposé que celui des femmes. Par ailleurs, nous nous attendions à ce que l'attractivité perçue par les observateurs de sexe opposé (seuls les observateurs jeunes femmes ou hommes ont évalués l'attractivité des participants) augmente, entre le début et la fin d'expérience, lorsque les joueurs s'étaient montrés coopératifs. En effet, un

lien entre coopérativité et attractivité avait été observé précédemment (Farrelly et al., 2007).

Contrairement à nos prédictions, les hommes ne semblent pas plus coopératifs entre eux en présence de jeunes-femmes qu'en présence d'hommes, et nous n'avons pas observés d'augmentation de l'attractivité suite à un comportement coopératif dans notre expérience.

Toutefois, les contributions des hommes tendaient à augmenter au cours des 5 périodes du jeu en présence de jeunes femmes, tandis qu'elles diminuaient en présence d'hommes, ou de femmes âgées. Cette diminution au cours des périodes est typiquement observée dans les jeux du bien public (Chaudhuri, 2011). Une augmentation, en présence des jeunes femmes uniquement, pourrait donc potentiellement indiquer un effet de la sélection sexuelle.

De plus, la probabilité que les hommes fassent un don à la cantine de l'école était significativement plus importante en présence de jeunes femmes. Les comportements coopératifs pourraient donc être utilisés par les hommes comme stratégie pour indiquer leur qualité en tant que partenaire sexuel, qualité pouvant être transmise aux descendants (Zahavi, 1995), et ainsi attirer les partenaires sexuels. La coopérativité d'un individu pourrait aussi être utilisée par des partenaires sexuels potentiels comme un indice de son investissement paternel futur. En effet, l'investissement paternel étant plus variable que l'investissement maternel, les préférences des femmes pour un homme coopératif pourraient donc être une stratégie adaptative (l'existence de telles préférences a été abordée dans les articles 3 et 4). Notre étude ne permet pas de distinguer entre ces deux explications, qui ne sont pas mutuellement exclusives. Néanmoins, dans une étude précédente, réalisée dans la même population sénégalaise, un niveau d'investissement paternel important était le second trait le plus cité par les femmes (le premier étant un important investissement marital) quand on leur demandait de classer les caractéristiques les plus importantes lors de leurs choix de partenaire (Llaurens et al., 2009). Examiner un lien potentiel entre la coopérativité avec des individus non-apparentés et l'investissement parental est néanmoins nécessaire afin de tester cette possibilité.

En présence de femmes âgées, les hommes étaient plus coopératifs dans le jeu du bien public, et plus généreux envers les enfants, qu'en présence d'observateurs hommes. Nous avons inclus ce second contrôle (en plus du premier

contrôle, c.-à-d., condition où les observateurs étaient de même sexe que les participants), en supposant que les femmes âgées ne peuvent pas être perçues comme des partenaires sexuels potentiels. Notre prédiction était que la coopérativité des hommes serait similaire pour les deux traitements contrôles (en présence d'hommes et de vieilles femmes). Or, l'opinion des femmes âgées semble être importante pour ces hommes, probablement parce qu'elles jouent un rôle clé dans l'établissement et le maintien de la réputation des individus dans cette population. Les vieilles femmes ont en effet une position sociale importante dans ces villages et influencent les décisions de mariage. Les hommes pourraient également être enclins à améliorer leur réputation de coopérateurs en présence de femmes de tous les âges, peut-être parce qu'elles ont plus tendances à échanger des informations entre elles à propos du comportement des hommes. L'ensemble de ces observations pourrait donc refléter une action indirecte de la sélection sexuelle, à travers les décisions parentales par exemple. Analyser plus précisément l'influence de l'interaction entre le sexe et l'âge des observateurs, en incluant des hommes âgés, est nécessaire afin d'améliorer notre compréhension de ces résultats.

Les femmes, quant à elles, contribuent plus dans le compte collectif, et sont plus généreuses lors d'une donation pour des enfants, quand elles sont observées par des femmes que par des hommes. La sélection sexuelle ne semble donc pas affecter les comportements coopératifs des femmes. Cela pourrait s'expliquer par le fait que l'investissement maternel est en général moins variable que l'investissement paternel, faisant de la coopérativité un critère de choix moins important pour les hommes. Les femmes semblent plus concernées par leur réputation de coopératrice perçue par les autres femmes. La sélection sociale non-sexuelle (c.-à-d. la sélection survenant comme une conséquence des interactions entre individus, sans inclure la compétition pour l'accès aux partenaires sexuels (Flinn & Alexander, 2007; West-Eberhard, 1984; West-Eberhard, 1979; West-Eberhard, 1983)), apparaît donc influencer davantage le comportement des femmes dans cette population. D'ailleurs, de nombreuses observations de terrain indiquent l'importance de la coopération entre femmes dans cette population : au sein du foyer polygame, les femmes coopèrent dans les soins aux enfants, pour cuisiner, et pour toutes les tâches ménagères ; au sein d'un quartier, elles coopèrent pour puiser l'eau du puits et travailler dans les champs. Elles se rassemblent également en Conseil pour élaborer des projets permettant d'améliorer leur vie quotidienne.

De plus, dans cette population, ce sont les femmes qui dispersent. Elles vivent généralement dans le village de leur mari, et ne peuvent donc plus compter sur leurs réseaux d'apparentés pour coopérer. Coopérer avec des femmes non-apparentées semble donc un comportement vital dans la vie de ces femmes ; ces observations permettent d'expliquer les résultats de notre expérience.

L'importance relative de la sélection sexuelle et de la sélection sociale non-sexuelle est donc différente pour les hommes et pour les femmes de la population étudiée : la sélection sexuelle semble influencer la coopérativité des hommes, tandis que la sélection sociale non-sexuelle apparaît être la force principale agissant sur les comportements coopératifs des femmes. Cette étude est la première mettant en perspective l'importance relative de ces deux forces. Une étude similaire, effectuée en Grande-Bretagne, a également mis en évidence l'influence de la sélection sexuelle dans le comportement coopératif des hommes (Van Vugt & Iredale, 2012). Mais le rôle de la sélection sociale non-sexuelle chez les femmes n'a pas été observé. Les patrons d'interactions sociales des femmes, différents entre ces deux cultures, pourraient en partie expliquer la discordance entre les résultats de ces deux études. Cette différence souligne l'importance d'examiner l'importance relative entre la sélection sexuelle et la sélection sociale non-sexuelle dans diverses populations.

ARTICLE 2

Tognetti, A., Berticat, C., Raymond, M. & Faurie, C. 2012. Sexual selection of human cooperative behaviour: an experimental study in rural Senegal. *PLoS ONE* 7(9): e44403.

Sexual Selection of Human Cooperative Behaviour: An Experimental Study in Rural Senegal

Arnaud Tognetti¹, Claire Berticat^{1,2}, Michel Raymond^{1,2}, Charlotte Faurie^{1,2*}

¹ University of Montpellier 2, Montpellier, France, ² Institute of Evolutionary Sciences, Centre National de la Recherche Scientifique, Montpellier, France

Abstract

Human cooperation in large groups and between non-kin individuals remains a Darwinian puzzle. Investigations into whether and how sexual selection is involved in the evolution of cooperation represent a new and important research direction. Here, 69 groups of four men or four women recruited from a rural population in Senegal played a sequential public-good game in the presence of out-group observers, either of the same sex or of the opposite sex. At the end of the game, participants could donate part of their gain to the village school in the presence of the same observers. Both contributions to the public good and donations to the school, which reflect different components of cooperativeness, were influenced by the sex of the observers. The results suggest that in this non-Western population, sexual selection acts mainly on men's cooperative behaviour with non-kin, whereas women's cooperativeness is mainly influenced by nonsexual social selection.

Citation: Tognetti A, Berticat C, Raymond M, Faurie C (2012) Sexual Selection of Human Cooperative Behaviour: An Experimental Study in Rural Senegal. PLoS ONE 7(9): e44403. doi:10.1371/journal.pone.0044403

Editor: Alex Mesoudi, Durham University, United Kingdom

Received: March 8, 2012; **Accepted:** August 2, 2012; **Published:** September 12, 2012

Copyright: © 2012 Tognetti et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: This study was supported by the CNRS - France (<http://www.cnrs.fr>) and by the Region Languedoc-Roussillon "Chercheur(se)s d'Avenir". The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: charlotte.faurie@univ-montp2.fr

Introduction

Cooperative behaviour provides a benefit to the recipient at the expense of the actor and can therefore only be selected for if it also provides benefits to the actor who suffered the costs [1,2]. Therefore, cooperation can evolve and spread in a population provided that it entails either direct or indirect benefits to the actors. In animals, cooperative behaviour is almost exclusively restricted to kin groups, apart from rare and specific cases of repeated encounters between pairs of individuals [3]. In humans, individuals cooperate in large groups involving non-relatives, in situations where no direct reciprocity is possible. Understanding the evolution of human cooperation in large groups and between unrelated individuals thus remains a challenging problem for economists [3] and evolutionary biologists [4,5].

Theoretical and experimental studies show that the reputation acquired by cooperators is salient for future social interactions because it allows them to obtain future reciprocating partners [6,7,8,9,10]. For example, among the Ache in Paraguay, those hunters who share more also receive more food during hard times [11]. If cooperative individuals are most often chosen as partners due to the benefits they confer, then competition to be more cooperative than others can result (*competitive altruism hypothesis* [12,13,14]). In other words, individuals may behave altruistically for reasons related to their reputation because selective benefits (associated with status) accrue to the generous [15]. These benefits may include increased reproductive success.

Social selection, i.e. selection occurring as a consequence of interactions among individuals of the same species, is thus an evolutionary force that could potentially explain cooperation between non-kin individuals [16,17,18]. This is supported by

several experimental studies using economic games. For example, in dyadic games, people actively compete to be more generous than others when they can benefit from being chosen for cooperative partnerships, and generous people are chosen more often as cooperative partners [19,20]. Moreover, in a public good game followed by an opportunity to select a partner for a second game, cooperators are more often selected as partners [21]. Social selection thus appears to be a relevant evolutionary explanation of human cooperation in large groups of unrelated individuals, but this concept has induced surprisingly little empirical research [15,22,23].

A particular case of social selection is sexual selection: competition for access to mates could induce positive selection for cooperative behaviour. Some observations in animal species indeed indicate that sexual selection could be implicated in maintaining cooperation. In lance-tailed manakins (*Chiroxiphia lanceolata*), cooperative efforts are made by male pairs to engage in duet songs and dances for the purpose of mating with females [24,25,26]. In chimpanzees (*Pan troglodytes*), males exchange political support for mating opportunities [27]: the dominant male selectively tolerates males who have supported him most frequently in conflicts, so they copulate more often than other males (independent of their rank in the hierarchy).

In humans, there is some evidence that cooperative individuals are more attractive. In one study in a Western country, participants were recruited to play a series of dyadic economic games with a series of partners presented as facial photographs. They had to rate the attractiveness of their partners before and after each game. The results indicated that cooperating increased one's attractiveness [28]. Moreover, self-reports suggested that cooperative traits are implicated in mate choice and that the

preference for cooperative individuals is more pronounced in women [29]. Finally, a study showed that men (and not women) made more generous donations when they were observed by an individual of the opposite sex than by a same-sex individual or when nobody observed them [30]. The social reputation and prestige acquired through cooperative behaviour could thereby play a major role in mate choice. Moreover, cooperativeness appears to be preferentially utilised by men as a display to attract mates.

We therefore suggest that at least in some situations, cooperation involving non-kin individuals evolved partly due to increased access to mates. Several studies have shown that the presence of women elevates testosterone levels [31,32] and physical risk taking in men [33]. Altruistic acts represent costly and risky behaviour, and they could therefore be used to indicate a potential mate's qualities (*theory of costly signalling* [34,35]), which may be transmitted to offspring [28,36,37]. For example, Meriam hunters who share costly turtle meat exhibit an earlier onset of reproduction, gain more mates of higher quality, and have more co-resident sexual partners than other men [38,39]. Alternatively, cooperative behaviour could be used by potential mates as a proxy for potential future parental investment. Indeed, parental investment is a form of cooperative behaviour (implying a cost for the cooperator as well as benefits in the form of improved offspring fitness). This hypothesis implies a positive link between cooperativeness with non-kin individuals and parental investment, but no study performed thus far has investigated this link. In humans, investment is biparental; thus, both sexes might be sensitive to the cooperativeness of potential mates.

Surprisingly, the hypothesis that sexual selection could shape human cooperation has not received much attention in the recent literature, perhaps due to the difficulty of investigating this question [15,23]. In addition, to our knowledge, no study has tested whether there is an effect of sexual selection using economic games in a non-Western culture. As human populations vary substantially in their level of individual cooperation [40,41], the potential influence of sexual selection for cooperative behaviour could be culture-dependent. The aim of our study was therefore to test whether there are effects of sexual selection on cooperativeness and to possibly extend previous conclusions to another culture, rural Senegal in this case.

We used two measures of cooperativeness. The first is a public good game (PGG), which is more similar to natural situations (such as sharing of food, collective hunting, and collective building) than dyadic games (used in [28]) or self-reports (used in [29]). A previous study showed that the presence of an audience increases contributions to a public good, but a potential sex effect was not investigated [42], and a study using a different game suggested that male and female players could react differently to different types of audiences [43]. Groups of four men or four women who were not direct kin were recruited to play in the presence of non-familiar observers, either of the same sex or of the opposite sex. Because several studies showed that males could have evolved motivations to display cooperative behaviour to coalitionary partners (e.g. [31]), out-group observers were used to prevent such potential effects that could confound the influence of sexual selection.

Our second measure of cooperative behaviour is a more naturalistic evaluation that involves a charitable contribution aimed at children, in a real-world context. At the end of the game, participants could donate part of their gain from the game to the village school in the presence of the same observers. As well as contributions to a public good, generosity is a costly behaviour, and therefore it can be used by men to signal their mate quality. Our two measures may reflect different components of cooperative

behaviour. Indeed, although the PGG is widely used in experimental studies, mainly in Western societies but also in non-Western societies [41,44,45], studies examining the relationship between behaviour in a PGG and in real life are scarce [45,46,47,48]. Our donation test is likely to be a more realistic situation than the PGG. Indeed, participants were not informed about the fact that they could donate part of their payoff until the end of the game. It was the local observers who suggested making a donation, as opposed to the rules of the game that were given by the experimenters at the beginning of the experiment. Moreover, charity is common in this population and the donation test does not involve complicated rules such as those of the PGG, where calculations are necessary. Finally, because these donations were for children, they are directly relevant in the context of our hypothesis that cooperative behaviour may be used as a signal of potential parental investment (for an indirect indication see the discussion section).

Because cooperativeness seems preferentially used by men as a mating effort [28,29,30,38,39], and because paternal investment shows larger inter-individual variations than maternal investment [49,50], we predicted that cooperativeness as a mate choice criterion would be most relevant for women, such that male behaviour should be more influenced by the presence of opposite-sex observers than female behaviour.

Methods

The protocols used to recruit participants and to collect data were approved by the French National Commission on Informatics and Liberties (CNIL) and the Senegalese National Council on Ethics in Health Research (CNERES). Written informed consent was obtained from all subjects or from a parent if subject was younger than 18 ($n = 3$).

Study Population

The study was conducted in five rural villages located in the Sine Saloum area of Senegal, close to the west coast of Africa. Villages are distributed around a small city of approximately 12,000 inhabitants, and there are approximately 300 individuals in each village. The average distance between the five villages is 8 km. The mode of subsistence is mainly agricultural and is based on subsistence crops, such as millet as well as on cash crops, such as peanuts, cashew nuts, and sorrel. In the present study, the proportion of farmers exceeded 60%. The social system in the area is patrilocal, and the inheritance mode is patrilineal. Polygynous marriages are common, with a maximum of four wives, as permitted by the local interpretation of Islam, which most people practice. Generally, women are in charge of all household chores (e.g., buying food, cooking, cleaning, fetching water, taking care of children, gardening, and collecting wood), whereas men are in charge of fishing, working in the fields, and building houses. Most of the important decisions at the house and the village levels are made by the men.

Demographic Data

A total of 39 groups of men and 30 groups of women, aged 16–78 years (mean $\pm$ s.d.: 39 ± 16 for men and 38 ± 14 for women), were recruited from the five villages, which were chosen because they each contained a school. The participants were recruited on a voluntary basis. Information was collected on their age, marital status, number of offspring, birth order, and socio-economic status. Socio-economic status was estimated by recording the land area, number of cattle, number and type of vehicles, and houses, and all of these factors were weighted by their average cost.

Protocol

In each session, four men or four women were recruited to participate in a PGG. To guarantee experimenter-subject anonymity, a subject number was assigned to each participant. No detailed information about the aim of the experiment was given to the participants, and they were not told that the game would be followed by an invitation to make a donation aimed at children. At the beginning of each session, the instructions for the game were explained by a local research assistant in the native language of the participants. Decision-making took place inside a van, so that group members and other villagers could not observe the participants: only one participant was inside the van at a time, and only the observers, who stayed inside the van throughout the experiment, could see the participant's decision. While one of the group members was in the van, the three others, outside the van, could see each other, but they were asked not to converse. To limit communication between the participants, the two experimenters isolated them at a private location to collect other information (height, weight, SES, and so on); most of the time, a player was either in the van with the observers, or outside with one of the experimenters, or alone.

The observers were recruited from a distant village, so that they would not be familiar to the players. The observers were presented to the participants as research assistants. To test the hypothesis that cooperation between same-sex partners in the game and generosity towards children are influenced by sexual selection, three groups of local observers were constituted. In the first condition, the participants and observers were of the opposite sex. In a control condition, the observers were of the same sex as the participants. We added a second control condition only for male participants in which the observers were post-reproductive women (over 50 years of age). Because old men are also potential mates in this population, even for young women, no control condition involving old men was implemented. To maximise the probability that at least some of the observers would be considered attractive by opposite-sex participants, (i) three observers were recruited in each category (men, young women, and old women); (ii) the three male observers were of different ages (approximately 25, 35, and 45 years of age); and (iii) the young female observers were not married. The attractiveness of the male observers and young female observers was rated by female and male players, respectively, at the end of the experiment on a scale of 1 (low attractiveness) to 4 (high attractiveness). The average attractiveness (mean $\pm$ s.d.) was 2.91 ± 0.56 for male observers as rated by female players and 2.92 ± 0.48 for young female observers as rated by male players.

The Public Good Game

A PGG session included five periods (sequential game); the repetitions allowed the players to modify their strategies depending on how other group members played, and thereby including aspects of reciprocity in our evaluation of cooperative behaviour. In each period, each player received 200 g of rice. We used rice instead of, e.g., coins to obtain continuous rather than incremental data and because most participants were illiterate, which would have made calculations and conversions problematic. Moreover, rice is consumed daily in most families, and it is shared on a common plate during family meals. Food sharing is extremely important in the Senegalese culture. Finally, rice is particularly valued, as its taste is often considered to be better than any other cereal. Rice imported from Asia is preferred and is more expensive. When the prices dramatically increased in 2008, it became scarcely affordable for many families and therefore even more valued.

The participants had to decide how to allocate their initial endowment of rice to an individual good and a collective good. To this end, during each period, the players entered the van individually, where the observers were already present. Once inside, they allocated the totality of their endowment in front of the observers between their private good and the public good, which were represented by opaque boxes to ensure the anonymity of their allocations among the other players. Each player was given a tag of the same colour as his private box. The player then left the van, and another member of his group came in for the same task. At the end of each period, the players were informed about the total amount of rice invested by the group in the public good during this period. The players knew that the game would end after five periods.

The total amount of rice allocated to the public good was doubled at the end of the game and then divided into four equal gains for the four players, to which the amount of rice in their private good was added.

The payoff for each player was therefore $\text{Rice}_{\text{private good}} + (\sum \text{Rice}_{\text{public good}} \times 2) / 4$.

The payoffs were placed in opaque bags to ensure the secrecy of the amount won and given to each player by the observers in private.

The Donation Test

When a participant received his/her final payoff in the van, he/she was informed by the observers ("assistants") about the possibility of donating part of it to the school canteen of the village. It was specified that this donation was optional and that any amount of rice would be accepted. This donation represents a generous behaviour toward children, which is presumably a proxy for potential parental investment.

At the end of the game session, each player left the van with an opaque bag containing the payoff won during the public-good game minus the donation to children, if any.

Data Collection

At the end of each period of the PGG, the observers secretly weighed the private rice fund of each player and the public fund of the group. They also weighed the amount of rice donated to the school canteen at the end of the experiment. The accuracy of the scale used was 1 g.

At the beginning and end of the experiment, when the observers and participants were of opposite sexes, the observers were asked to rate the attractiveness of each participant on a scale of 1 (low attractiveness) to 4 (high attractiveness).

Statistical Analysis

Effect of the categories of observers on the contribution to the public good. To assess the potential influence of the different categories of observers on the players' contribution to the public good, we used censored regression models (Tobit models) for male and female players separately (censReg function of the censReg package in R). The response variable was the amount of rice invested in the public good, left-bounded at 0 and right-bounded at 200 (with 200 g being the amount of rice provided at the beginning of each period). Two models were used for each sex: one in which the response variable was the amount of rice invested in the public good in the first period, representing the spontaneous contribution to the public good (before knowing how other members of the group played), and one for the second through fifth periods, which was a censored regression model for panel data, to account for the fact that an individual contribution in a period t would be

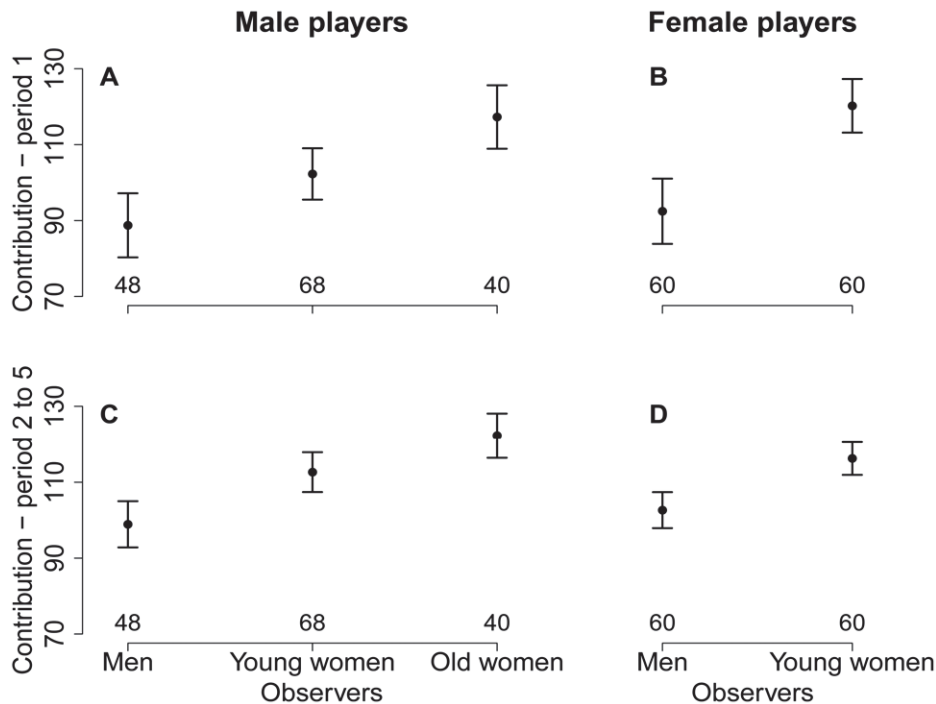


Figure 1. The influence of the categories of observers on the contribution to the public good, measured as the average amount of rice invested in the first period by (a) male and (b) female players and during the subsequent periods (2 through 5) by (c) male and (d) female players (raw data). With respect to men's contributions, censored regression models did not show a significant influence of the category of observer, either during the first period of the PGG or during the subsequent periods. In contrast, the models indicated that women contributed more in the presence of young female observers than in the presence of male observers, during both the first period and the subsequent periods.

doi:10.1371/journal.pone.0044403.g001

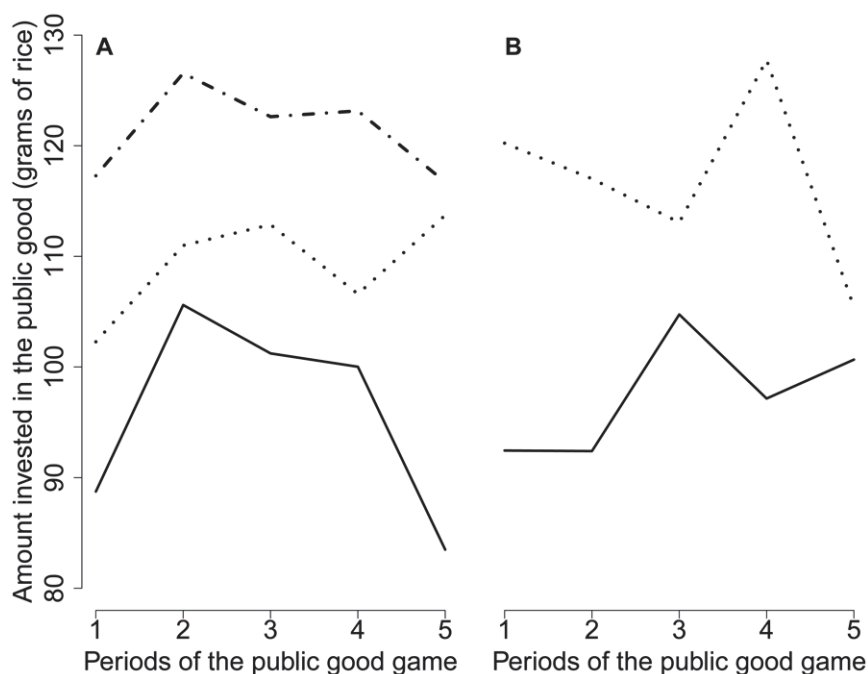


Figure 2. Contribution to the public good in each period of the PGG, made by (a) male participants and (b) female participants in presence of male observers (solid lines), young female observers (dotted lines) or old female observers (dotted-dashed lines). Men's contributions tended to increase across periods in the presence of young female observers, reaching a maximum at the last period, although the typical decreasing pattern was observed for the two types of controls. Similarly, women's contributions increased globally across the game periods in the presence of male observers and not in the presence of female observers.

doi:10.1371/journal.pone.0044403.g002

influenced by the group's contribution (total amount of rice invested by the group) in period $t-1$.

The explanatory variable tested was the category of observers (men, young women, and, for male players, old women). In addition, we controlled for the potential confounding effects of the player's age, socio-economic status, and number of offspring, as well as the village where the experiment took place. We also controlled for the player's birth order (firstborn or not) because firstborns were less trustful and reciprocated less than later-born and only children in a previous study [51]. Because age and offspring number were correlated (Spearman's correlation test, $\rho = 0.69$, $p < 0.001$), separate models were built with each of these two variables. The significance of the terms was evaluated using χ^2 tests.

Effect of the observers' sex on generosity towards children in the donation test. To investigate potential variations in the probability of donating to the school canteen as a function of the observers' category, general linear mixed models (GLMMs) were used for each sex (lmer function of the lme4 package in R), allowing us to account for the random effect of the group. Due to the high proportion of individuals who did not make any donation (104 out of 276 participants), we used a binary response variable (0 for no donation, 1 for any non-zero donation). The explanatory variable tested was the category of observer (men, young women, and, for male players, old women). For male players, differences among the three categories of observers were also contrasted. The players' age or number of offspring, socio-economic status, birth order, village, and payoff in the game were used as fixed effects. The significance of the terms was evaluated using χ^2 tests.

To investigate the potential effect of the observers' category on the amount of rice donated, linear mixed models (lme function of the nlme package in R) were applied for those participants who made a non-zero donation, fitted with a Gaussian error structure, with the same explanatory and control variables as in the previous models. For male participants, a log transformation was necessary to normalise the residuals. The significance of the terms was evaluated using F tests. Finally, for male players, differences among the three categories of observers were contrasted (glht function of the multcomp package in R).

Link between contributing to the public good and generosity in the donation test. To investigate whether cooperativeness in the PGG was linked to cooperativeness in the donation test, we used Spearman non-parametric correlation tests (cor.test function). Four tests were used for each sex: for the PGG, we either used the first period or averaged the second to fifth periods, and for the donation test, we either used the probability of donating or the amount of rice donated for those participants who made a non-zero donation.

Participants' attractiveness as rated by the observers. To investigate whether cooperativeness influenced attractiveness as rated by the opposite-sex observers, we analysed the relationship between the change in perceived attractiveness (after *versus* before the tests) and either the players' contribution to the public good (averaged across all periods) or their charitable contribution towards children (amount of rice donated). Linear regression models (lm function in R) were used for male and female players separately. The response variable was the difference between attractiveness when rated after the experiment and attractiveness when rated at the beginning of the experiment.

In all models, the player's age or number of offspring, socio-economic status and village were used as control variables. In donation models, the payoff at the end of the PGG was also

controlled for. In each analysis, a full model was built and was not subjected to stepwise simplification, which could have increased the number of false positives and, thus, provided non-conservative results [52]. The significance of the terms was evaluated using F tests. Additionally, the normality of the residuals and the homoscedasticity of the models were checked when necessary. All statistical analyses were performed using R software, version 2.10.1 [53].

Results

Effect of the Category of Observer on the Contribution to the Public Good

The contribution to the public good by men was not significantly influenced by the category of observers during the first period of the game ($\chi^2 = 3.2$, $df = 2$, $p = 0.21$, see model in Table S1) or during the subsequent periods ($\chi^2 = 5.1$, $df = 2$, $p = 0.08$, see model in Table S2), despite the trends observed in the raw data (Figure 1). Women contributed significantly more in the presence of young female observers than in the presence of male observers during both the first period ($\chi^2 = 7.2$, $df = 1$, $p < 0.01$, see model in Table S1) and the subsequent periods ($\chi^2 = 9.5$, $df = 1$, $p < 0.01$, see model in Table S2), as was observable in the raw data (Figure 1). Figure 2 shows that men's contributions to the public good tended to increase across the game periods in the presence of young female observers, reaching a maximum in the last period, although the decreasing pattern typically observed in a classical PGG [54,55,56,57] was observed for the two types of controls. Similarly, women's contributions increased globally across periods in the presence of male observers, but not in the presence of female observers.

Effect of the Observers' Sex on Generosity Towards Children in the Donation Test

Men's propensity to make a donation was significantly influenced by the category of observer present ($\chi^2 = 12.9$, $df = 2$, $p < 0.01$, see model in Table S3). As observable in the raw data (Figure 3), post-hoc two-by-two contrasts showed that the male participants were more likely to give in the presence of young female observers than in the presence of male observers ($\chi^2 = 7.5$, $df = 1$, $p < 0.01$), but not more than in the presence of old female observers ($\chi^2 = 1.1$, $df = 1$, $p = 0.29$). The amount donated was also significantly influenced by the category of observer ($F_{2,27} = 4.5$, $p = 0.02$, see model in Table S4): men were more generous in the presence of young female observers than in the presence of old female observers ($z = 3.03$, $p < 0.01$), but not more than in the presence of male observers ($z = 0.05$, $p > 0.99$) (Figure 3).

Women were more likely to make a donation in the presence of young female observers than in the presence of male observers ($\chi^2 = 4.5$, $df = 1$, $p = 0.03$, see model in Table S3), but no difference was found in the amount donated ($F_{1,15} = 0.9$, $df = 1$, $p = 0.35$, see model in Table S4) (Figure 3).

Link between Contributing to the Public Good and Generosity in the Donation Test

We did not find a correlation between the contribution to the public good (either for the first period or for the subsequent periods) and charitable contribution (either for the probability to donate or for the amount donated) for either male or female players (ρ coefficients ranging from -0.18 to 0.01 ; p -values from 0.07 to 0.99).

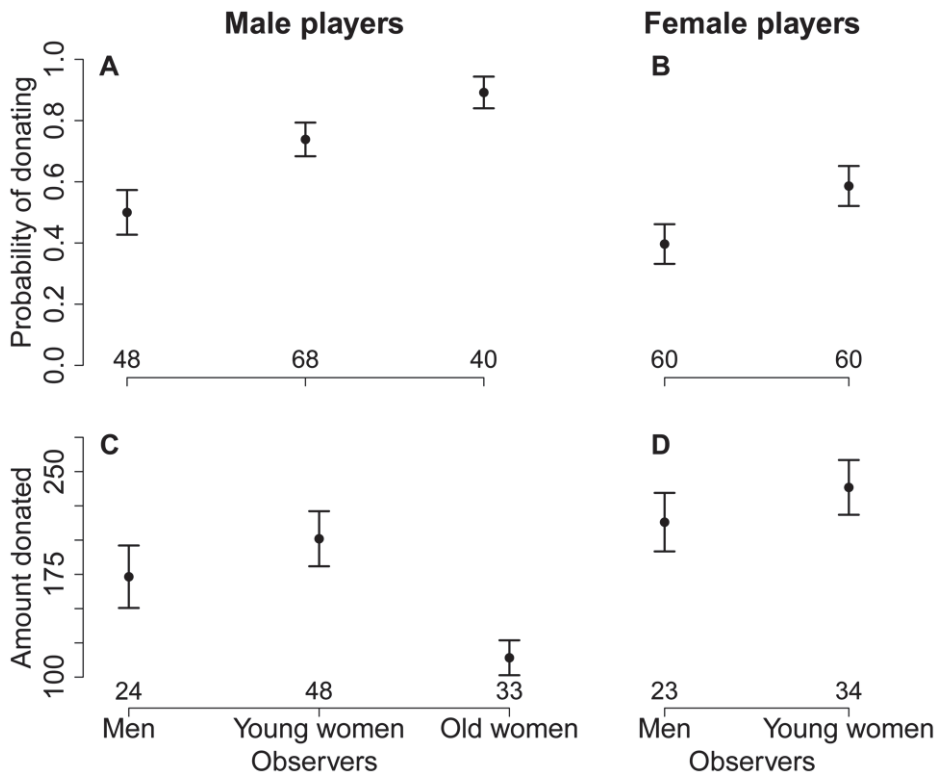


Figure 3. The influence of the categories of observers on generosity towards school children. Generosity was measured as the probability of donating among (a) male and (b) female participants, and as the amount donated by (c) male and (d) female participants who made a non-zero donation (raw data). Logistic regression models showed that men's propensity to make a donation in the presence of young female observers was significantly higher than in the presence of male observers, but not significantly different from their probability of making a donation in the presence of old female observers. For the female participants, logistic regression models showed that they were more likely to donate in the presence of female observers than in the presence of male observers. Among the participants who made a non-zero donation, linear mixed models showed that men were more generous in the presence of young female observers than in the presence of old female observers, but not significantly more than in the presence of male observers. No significant difference was found in the amounts donated by women. doi:10.1371/journal.pone.0044403.g003

Participants' Attractiveness as Rated by the Observers

We did not find any relationship between contributing to the public good or generosity towards children in the donation test and the change in the participants' attractiveness following the tests (see model in Table S5 for men and S6 for women), whether controlling for attractiveness as rated before the game (F ranging from 0.001 to 3.01; p -values from 0.09 to 0.97) or not (F ranging from 0.01 to 2.87; p -values from 0.10 to 0.90).

Discussion

Our results show that cooperativeness within groups of same-sex individuals and generosity towards children are uncorrelated components of cooperative behaviour and are both influenced by the sex of observers. However, the relative importance of sexual selection and nonsexual social selection appears to be different for men and women.

Although the observers' sex did not influence men's contribution to the public good, men's charitable contribution increased in the presence of young women in the donation test. Charitable contributions could be used by men as a display to attract mates, and apparently, they do not represent the same component of cooperative behaviour as contributions to the public good. Although we designed the public-good game to make it as realistic as possible (rice was used instead of tokens, and the players were not anonymous to each other), the donation experiment is more

similar to real-life situations. Indeed, this kind of behaviour is usual in this culture. Moreover, it does not involve complicated rules such as those of the PGG. Finally, as opposed to the PGG, this part of the experiment was presented by local observers and at the end of the experiment. It appears to be important that future studies use the production of real public goods as a measure of cooperativeness.

Nevertheless, men's contribution tended to increase across the five periods of the PGG in the presence of female observers, although it decreased in the presence of male or old female observers (Figure 2), as is typically observed in a PGG [54]. This is potentially an indication that men's contribution to the public good is also influenced by sexual selection. Indeed, men's cooperative behaviour has previously been positively linked with their attractiveness to female raters [28]. We did not find a similar relationship between cooperativeness and attractiveness in our experiment. The small sample of attractiveness raters (three observers in each category) combined with the fact that field conditions were not optimal to focus on ratings, and not standardised (as in a lab), could partly explain this discrepancy.

Cooperative behaviour, such as charity donations in the present study, could be used by men to indicate a potential mate's qualities, which may be transmitted to offspring [35]. Alternatively, it could also be used by potential mates as a proxy for future paternal investment. Indeed, as paternal investment is more variable than maternal investment, the inclination of women's

preferences towards cooperative men could be an adaptive strategy. Our study does not allow weighting the relative importance of these two explanations (which are not mutually exclusive). Nevertheless, in a previous study in the same Senegalese population, a high level of paternal investment was the second most cited trait (the first being a high level of men investment in his wife) by women who were asked to report the relevant characteristics when choosing a partner [58]. Besides, we have an indirect indication that generosity towards the school is linked to parental investment: after the experiment, observers had to evaluate the parental investment that each participant could potentially provide (“do you think that this person would be a good father/mother”). The results showed, for both male and female participants, that their generosity in the donation test was positively associated with their parental quality, as perceived by all categories of observers: male observers (male participants: $F_{1,38} = 19.8$, $p < 0.0001$; female participants: $F_{1,35} = 36.0$, $p < 0.0001$), young female observers (male participants: $F_{1,49} = 27.4$, $p < 0.0001$; female participants: $F_{1,45} = 21.7$, $p < 0.0001$) and old female observers (male participants: $F_{1,28} = 4.2$, $p = 0.05$). Although this evaluation was performed after the tests and therefore does not constitute a “guess”, these results suggest that generous individuals are likely to be viewed as good parents. However, only a proper empirical test could support this explanation.

As can be seen in Figures 1, 2 and 3 (left panels), men’s cooperativeness and probability of donating tended to be positively influenced by the presence of old female observers, but surprisingly, these effects were not significantly different from the effects associated with young female observers in any model, despite our large sample size (over 150 male participants). We included this second control in our experimental design (in addition to the first control, i.e., the same-sex condition) to further test the sexual selection hypothesis (assuming that post-reproductive women would not be regarded as potential mates by male participants). Our prediction was that men’s cooperativeness would be similar for both controls. Because the raw data exhibited different patterns between the two control treatments (male observers and old female observers), we compared them statistically. The results indicate that the presence of old female observers significantly increased men’s contributions to the public good during periods 2 through 5 ($\chi^2 = 5.4$, $df = 1$, $p = 0.02$) and their probability of donating ($\chi^2 = 9.4$, $df = 1$, $p < 0.01$). This suggests that old women’s opinions were important to these men, most likely because old women play a key role in establishing an individual’s reputation in this population. Indeed, old women hold an important social position in these villages and strongly influence marriage decisions. In addition, men could be willing to improve their reputation as cooperators in the presence of women of all ages, perhaps because women are more likely to exchange information about men with each other. Future studies will investigate the influence of the interaction between sex and age of observers more precisely, including with old male observers.

Women contributed more to the public good and were more generous when observed by women than by men. Therefore, sexual selection does not seem to affect women’s cooperative behaviour. This could be because maternal investment is generally less variable than paternal investment, making cooperativeness a less relevant criterion when men choose a partner. Nonsexual social selection appears to have more influence on women’s cooperative behaviour in this population. Women seem to be more concerned with their reputation as cooperators among other women. Indeed, several observations made in the field indicate the importance of cooperation among women: within households, co-

wives cooperate in child care, cooking, and chores; within neighbourhoods, they cooperate to fetch water from the well and work in the fields. They also gather in women’s councils to counterbalance men’s power, discuss common decisions and projects, resolve everyday problems, and improve their living conditions. Moreover, as women are the dispersing sex, they generally do not live in their natal village and cannot rely on their kin network. Cooperativeness with non-kin same-sex individuals therefore seems to be a vital component of women’s lives and livelihoods, and the results of our experiments are consistent with these observations.

Nevertheless, women’s contributions increased across the five periods of the public-good game in the presence of male observers (and not in the presence of female observers, see Figure 2). This pattern could potentially reflect involvement of sexual selection in women’s cooperative behaviour. In addition, in our study population, women who contributed more to the public good and who were more generous to the school canteen had more surviving offspring (see model in Table S1, S2 & S4). No effect of women’s socio-economic status was found in any of the examined models, which suggests that the observed link between cooperativeness/generosity and offspring number is not confounded by the level of resources. Cooperative women could have higher reproductive success through improved access to high quality mates and better offspring survival. Additionally, in this population, in which offspring from different co-wives are raised in the same household, choosing women who are cooperative toward non-kin could increase a man’s fitness. The positive relationship between women’s cooperativeness and their number of offspring could result from a positive influence of living in a globally cooperative household. Moreover, because intra-sex cooperation is crucial for the reputation and social status of women, choosing a cooperative woman could improve a man’s offspring status and access to resources at the household level. Further studies should examine whether cooperative women are indeed preferred by men as mates and whether the presence of cooperative co-wives is beneficial for children’s survival and success at the household level. Multi-level inter-group selection mechanisms [59] or ecological and demographic differences [45] could explain the considerable variations in cooperation levels observed between villages. This finding stresses the need to investigate the potential link between the average cooperativeness of a village’s inhabitants as measured by economic games and the efficiency of public goods management (e.g., of collective wells, mosques, infirmaries, fences, schools) in this village, controlling for relevant ecological variables (e.g., village wealth, social network size, frequency of market contact) and demographic variables (e.g., village population sizes or migration levels).

Conclusions

Determining the relative importance of sexual selection and nonsexual social selection represents an empirical question [23], and to our knowledge, no study performed thus far has attempted to estimate the relative importance of these two mechanisms in selecting for cooperative behaviour. Our study population appears to be appropriate for distinguishing between these two mechanisms because the sex of social partners is different from the sex of sexual partners: cooperation during daily activities and tasks is mainly intra-sex, as indicated by our field observations. Our results show that the relative importance of sexual selection and nonsexual social selection is different for men and women: sexual selection appears to mainly influence men’s cooperativeness, whereas nonsexual social selection appears to be the main force for women. Nevertheless, these conclusions may be restricted to

experiments with out-group observers such as in the present study: with in-group observers, male behaviour appears to be influenced by nonsexual social selection also [31].

Moreover, because human populations vary substantially in their levels of individual cooperation [40,41], the relative importance of sexual and nonsexual social selection for cooperative behaviour could be culture dependent. Evaluating the relative importance of these two forms of selection in other cultures should provide significant insights into the evolution of human cooperation.

Supporting Information

Table S1 Tobit regression models of (1) men's and (2) women's contributions to the public good in the first period of the PGG. For each variable, the estimate, standard error of the mean (SE), χ^2 statistic, degrees of freedom (df), and p -value of the χ^2 test are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term). The results of the models controlling for age instead of the number of offspring were not qualitatively different (available upon request). (PDF)

Table S2 Random Tobit regression models of (1) men's and (2) women's contributions to the public good in periods 2 through 5 of the PGG. For each variable, the estimate, standard error of the mean (SE), χ^2 statistic, degrees of freedom (df), and p -value of the χ^2 test are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term). The results of the models controlling for age instead of the number of offspring were not qualitatively different (available upon request). (PDF)

Table S3 GLMMs of (1) men's and (2) women's probability of donating to the school canteen. For each variable, the estimate, standard error of the mean (SE), χ^2 statistic, degrees of freedom (df), and p -value of the likelihood ratio test of the comparison between the full model and the model without the factor, are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term). The results of the models controlling for age instead of the number of offspring were not qualitatively different (available upon request). (PDF)

Table S4 LMMs of the amounts donated by (1) men and (2) women to the school canteen for individuals who made a non-zero donation. For each variable, the estimate, standard error of the mean (SE), F statistic, numerator degrees of freedom (df),

denominator degrees of freedom (dfden), and p -value of the likelihood ratio test of the comparison between the full model and the model without the factor, are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term). The results of the models controlling for age instead of number of offspring were not qualitatively different (available upon request).

(PDF)

Table S5 General linear regression of the change in men's attractiveness as rated by (1) young female and (2) old female observers as a function of the men's (a) contributions to the public good and (b) generosity towards children. For each factor, the estimate, standard error of the mean (SE), degrees of freedom (df), F statistic, and p -value of the likelihood ratio test of the comparison between the full model and the model without the factor, are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term). (PDF)

Table S6 General linear regression of the change in women's attractiveness as rated by male observers as a function of the women's (a) contributions to the public good and (b) generosity towards children. For each factor, the estimate, standard error of the mean (SE), degrees of freedom (df), F statistic and p -value of the likelihood ratio test of the comparison between the full model and the model without the factor, are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term). (PDF)

Acknowledgments

We are very grateful to all participants in our study (and to the observers) for their kindness and patience. We also thank D. Sarr and E. Corr for their work as local guides; A. Berthomieu, B. Cazaux, P. Makoundou, A. Ramdarshan and A. Ravel for help in preparing for the experiment; O. Gimenez for advice on statistical analyses; Mareme Niang for helpful advice and insights about the Senegalese culture; and the anonymous reviewers for helpful comments. Finally, we thank the members of the Senegalese ethical committee for their recommendations. This is contribution ISEM 2012-069 of the Institute of Evolutionary Science of Montpellier.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: AT CB MR CF. Performed the experiments: AT CB MR. Analyzed the data: AT. Wrote the paper: AT CF.

References

- Lehmann L, Keller L (2006) The evolution of cooperation and altruism. A general framework and classification of models. *J Evol Biol* 19: 1365–1378.
- West SA, Griffin AS, Gardner A (2007) Evolutionary explanations for cooperation. *Curr Biol* 17: 661–672.
- Fehr E, Fischbacher U (2003) The nature of human altruism. *Nature* 425: 785–791.
- Alexander RD (2006) The challenge of human social behavior. *Evol Psychol* 4: 1–28.
- Boyd R, Richerson PJ (2009) Culture and the evolution of human cooperation. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 364: 3281–3288.
- Fehr E (2004) Don't lose your reputation. *Nature* 432: 449–450.
- King Casas B, Tomlin D, Anen C, Camerer CF, Quartz SR, et al. (2005) Getting to know you: reputation and trust in a two-person economic exchange. *Science* 308: 78–83.
- Nowak MA, Sigmund K (1998) Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature* 393: 573–577.
- Ostrom E (2003) Toward a behavioral theory linking trust, reciprocity, and reputation. In: Ostrom E, Walker J, editors. *Trust and reciprocity: Interdisciplinary lessons from experimental research*. New York: Russell Sage Foundation. 19–79.
- Wedekind C, Braithwaite VA (2002) The long-term benefits of human generosity in indirect reciprocity. *Curr Biol* 12: 1012–1015.
- Gurven M, Allen Arave W, Hill K, Hurtado M (2000) "It's a wonderful life": signaling generosity among the Ache of Paraguay. *Evol Hum Behav* 21: 263–282.
- Noe R, Hammerstein P (1995) Biological Markets. *Trends Ecol Evol* 10: 336–339.
- Noe R, Hammerstein P (1994) Biological Markets - Supply-and-Demand Determine the Effect of Partner Choice in Cooperation, Mutualism and Mating. *Behav Ecol Sociobiol* 35: 1–11.
- Roberts G (1998) Competitive altruism: from reciprocity to the handicap principle. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 265: 427–431.
- Nesse RM (2007) Runaway social selection for displays of partner value and altruism. *Biol Theory* 2: 143–155.
- Flinn MV, Alexander RD (2007) Runaway social selection. In: Gangestad SW, Simpson JA, editors. *The evolution of mind*. New York: Guilford Press. 249–255.

17. West Eberhard MJ (1979) Sexual selection, social competition, and evolution. *Proc Am Philos Soc* 123: 222–234.
18. West Eberhard MJ (1983) Sexual selection, social competition, and speciation. *Q Rev Biol* 58: 155–183.
19. Barclay P, Willer R (2007) Partner choice creates competitive altruism in humans. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274: 749–753.
20. Chiang YS (2010) Self-interested partner selection can lead to the emergence of fairness. *Evol Hum Behav* 31: 265–270.
21. Sylwester K, Roberts G (2010) Cooperators benefit through reputation-based partner choice in economic games. *Biol Lett* 6: 659–662.
22. Amundsen T (2000) Why are female birds ornamented? *Trends Ecol Evol* 15: 149–155.
23. Nesse RM (2010) Social selection and the origins of culture. In: Schaller M, Norenzayan A, Heine SJ, Yamagishi T, Kameda T, editors. *Evolution, culture, and the human mind*. New-York: Psychology Press.
24. DuVal EH (2007) Cooperative display and lekking behavior of the lance-tailed manakin (*Chiroxiphia lanceolata*). *Auk* 124: 1168–1185.
25. McDonald DB (1989) Cooperation under Sexual Selection - Age-Graded Changes in a Lekking Bird. *Am Nat* 134: 709–730.
26. McDonald DB (1989) Correlates of Male Mating Success in a Lekking Bird with Male Male Cooperation. *Anim Behav* 37: 1007–1022.
27. Duffy KG, Wrangham RW, Silk JB (2007) Male chimpanzees exchange political support for mating opportunities. *Curr Biol* 17: R586–R587.
28. Farrelly D, Lazarus J, Roberts G (2007) Altruists Attract. *Evol Psychol* 5: 313–329.
29. Phillips T, Barnard C, Ferguson E, Reader T (2008) Do humans prefer altruistic mates ? Testing a link between sexual selection and altruism towards non-relatives. *Br J Psychol* 99: 555–572.
30. Iredale W, Van Vugt M, Dunbar R (2008) Showing off in humans : male generosity as a mating signal. *Evol Psychol* 6: 386–392.
31. Flinn MV, Ponzi D, Muehlenbein MP (2012) Hormonal Mechanisms for Regulation of Aggression in Human Coalitions. *Hum Nat* 23: 68–88.
32. Roney JR, Mahler SV, Maestripieri D (2003) Behavioral and hormonal responses of men to brief interactions with women. *Evol Hum Behav* 24: 365–375.
33. Ronay R, Von Hippel W (2010) The presence of an attractive woman elevates testosterone and physical risk taking in young men. *Soc Psychol Personal Sci* 1: 57–64.
34. Gintis H, Smith EA, Bowles S (2001) Costly signaling and cooperation. *J Theor Biol* 213: 103–119.
35. Zahavi A (1995) Altruism as a handicap - the limitations of kin selection and reciprocity. *J Avian Biol* 26: 1–3.
36. Miller GF (2007) Sexual selection for moral virtues. *Q Rev Biol* 82: 97–125.
37. Van Vugt M, Iredale W (2012) Men behaving nicely: Public goods as peacock tails. *Br J Psychol*. doi: 10.1111/j.2044-8295.2011.02093.x.
38. Smith EA, Bird RB, Bird DW (2003) The benefits of costly signaling: Meriam turtle hunters. *Behav Ecol* 14: 116–126.
39. Smith EA, Bird RLB (2000) Turtle hunting and tombstone opening: public generosity as costly signaling. *Evol Hum Behav* 21: 245–261.
40. Henrich J (2000) Does culture matter in economic behavior? Ultimatum game bargaining among the Machiguenga of the Peruvian Amazon. *Am Econ Rev* 90: 973–979.
41. Henrich J, Boyd R, Bowles S, Camerer C, Fehr E, et al. (2005) “Economic man” in cross-cultural perspective: Behavioral experiments in 15 small-scale societies. *Behav Brain Sci* 28: 795–855.
42. Rege M, Telle K (2004) The impact of social approval and framing on cooperation in public good situations. *J Public Econ* 88: 1625–1644.
43. Charness G, Rustichini A (2011) Gender differences in cooperation with group membership. *Games Econ Behav* 72: 77–85.
44. Greig F, Bohnet I (2009) Exploring gendered behavior in the field with experiments: Why public goods are provided by women in a Nairobi slum. *J Econ Behav Organ* 70: 1–9.
45. Lamba S, Mace R (2011) Demography and ecology drive variation in cooperation across human populations. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108: 14426–14430.
46. Benz M, Meier S (2008) Do people behave in experiments as in the field? evidence from donations. *Experimental Economics* 11: 268–281.
47. Fehr E, Leibbrandt A (2011) A field study on cooperativeness and impatience in the Tragedy of the Commons. *J Public Econ* 95: 1144–1155.
48. Rustagi D, Engel S, Kosfeld M (2010) Conditional Cooperation and Costly Monitoring Explain Success in Forest Commons Management. *Science* 330: 961–965.
49. Clutton Brock TH (1989) Mammalian mating systems. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 236: 339–372.
50. Geary DC (2000) Evolution and proximate expression of human paternal investment. *Psychol Bull* 126: 55–77.
51. Courtiol A, Raymond M, Faurie C (2009) Birth order affects behaviour in the investment game: firstborns are less trustful and reciprocate less. *Anim Behav* 78: 1405–1411.
52. Whittingham MJ, Stephens PA, Bradbury RB, Freckleton RP (2006) Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *J Anim Ecol* 75: 1182–1189.
53. R Development Core Team (2010) R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
54. Chaudhuri A (2011) Sustaining cooperation in laboratory public goods experiments: a selective survey of the literature. *Experimental Economics* 14: 47–83.
55. Fischbacher U, Gächter S (2010) Social Preferences, Beliefs, and the Dynamics of Free Riding in Public Goods Experiments. *Am Econ Rev* 100: 541–556.
56. Keser C (1996) Voluntary contributions to a public good when partial contribution is a dominant strategy. *Econ Lett* 50: 359–366.
57. Keser C, Van Winden F (2000) Conditional cooperation and voluntary contributions to public goods. *Scand J Econ* 102: 23–39.
58. Llaurens V, Raymond M, Faurie C (2009) Ritual fights and male reproductive success in a human population. *J Evol Biol* 22: 1854–1859.
59. Bowles S (2006) Group competition, reproductive leveling, and the evolution of human altruism. *Science* 314: 1569–1572.

Table S1. Tobit regression models of (1) men's and (2) women's contributions to the public good in the first period of the PGG. For each variable, the estimate, standard error of the mean (SE), χ^2 statistic, degrees of freedom (df), and p -value of the χ^2 test are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term). The results of the models controlling for age instead of the number of offspring were not qualitatively different (available upon request).

1. Men ($n = 136$)

Predictor variables	Estimate	(SE)	χ^2	df	p value
(Intercept)	120.5	21.0	33	1	<0.0001
Category of observers			3.2	2	0.21
	Young women / <u>Men</u>	9.9 10.7			
	Old women / <u>Men</u>	20.2 11.4			
Villages			43.8	4	<0.0001
	Village A / <u>B</u>	-45.1 17.5			
	Village C / <u>B</u>	-1.4 18.6			
	Village D / <u>B</u>	-74.6 18.1			
	Village E / <u>B</u>	-6.8 17.2			
SES		-4.1 4.4	0.9	1	0.36
Number of offspring		-0.7 1.3	0.3	1	0.60
Birth order	Other children / <u>Firstborn</u>	4.5 10.8	0.2	1	0.67
Wald χ^2			56.1	9.00	<0.0001
Log-likelihood	-734.7				

2. Women ($n = 90$)

Predictor variables	Estimate	SE	χ^2	df	p value
(Intercept)	136.4	32.0	18.2	1	<0.0001
Category of observers	Young women / <u>Men</u>	34.9 13.0	7.2	1	0.007
Villages			15.8	4	0.003
	Village A / <u>B</u>	-82.6 31.0			
	Village C / <u>B</u>	-84.6 31.9			
	Village D / <u>B</u>	-111.4 30.5			
	Village E / <u>B</u>	-69.8 31.6			
SES		-1.3 5.8	0.05	1	0.82
Number of offspring		6.0 2.2	7.4	1	0.006
Birth order	Other children / <u>Firstborn</u>	7.6 14.6	0.3	1	0.60
Wald χ^2			36.7	8	<0.0001
Log-likelihood	-498.2				

Table S2. Random Tobit regression models of (1) men's and (2) women's contributions to the public good in periods 2 through 5 of the PGG. For each variable, the estimate, standard error of the mean (SE), χ^2 statistic, degrees of freedom (df), and p -value of the χ^2 test are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term). The results of the models controlling for age instead of the number of offspring were not qualitatively different (available upon request).

1. Men ($n=541$)

Predictor variables	Estimate	(SE)	χ^2	df	<i>p</i> value	
(Intercept)	129.5	(17.4)	55.5	1	<0.0001	
Category of observers			5.1	2	0.078	
Young women / <u>Men</u>	8.1	(7.0)				
Old women / <u>Men</u>	19.8	(8.8)				
Villages			66.1	4	<0.0001	
Village A / <u>B</u>	-34.0	(14.8)				
Village C / <u>B</u>	6.4	(14.5)				
Village D / <u>B</u>	-64.5	(15.1)				
Village E / <u>B</u>	-0.9	(14.4)				
SES	0.4	(3.1)	0.02	1	0.9	
Number of offspring	-1.3	(0.9)	2.2	1	0.14	
Birth order	Other children / <u>Firstborn</u>	2.9	(7.0)	0.2	1	0.68
Group contribution t-1	-0.01	(0.01)	1.9	1	0.17	
Log-likelihood	-2839.9					

2. Women ($n = 374$)

Predictor variables		Estimate	(SE)	χ^2	df	<i>p</i> value
(Intercept)		79.6	(19.5)	16.6	1	<0.0001
Category of observers	Young women / <u>Men</u>	17.4	(5.7)	9.5	1	0.002
Villages				27.3	4	<0.0001
	Village A / <u>B</u>	-3.2	(14.9)			
	Village C / <u>B</u>	-11.9	(16.2)			
	Village D / <u>B</u>	-47.3	(16.2)			
	Village E / <u>B</u>	-19.4	(14.7)			
SES		0.4	(2.6)	0.02	1	0.88
Number of offspring		3.1	(1.2)	6.9	1	0.009
Birth order	Other children / <u>Firstborn</u>	9.1	(9.8)	0.9	1	0.36
Group contribution t-1		0.03	(0.01)	5.5	1	0.02
Log-likelihood		-1973.4				

Table S3. GLMMs of (1) men's and (2) women's probability of donating to the school canteen. For each variable, the estimate, standard error of the mean (SE), χ^2 statistic, degrees of freedom (df), and p -value of the likelihood ratio test, indicating the comparison of the full model and the model without the factor, are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term). The results of the models controlling for age instead of the number of offspring were not qualitatively different (available upon request).

1. Men ($n = 138$)

Predictor variables		Estimate	SE	χ^2	df	p value
(Intercept)		1.1	1.3			
Category of observers				12.9	2	0.002
	Young women / <u>Men</u>	1.2	0.6			
	Old women / <u>Men</u>	2.5	0.7			
Villages				18.0	4	0.001
	Village A / <u>B</u>	-1.6	1.2			
	Village C / <u>B</u>	-3.2	1.2			
	Village D / <u>B</u>	0.01	1.3			
	Village E / <u>B</u>	-0.5	1.2			
SES		0.4	0.3	2.8	1	0.1
Number of offspring		0.002	0.1	<0.0001	1	1.0
Birth order	Other children / <u>Firstborn</u>	-0.01	0.6	<0.0001	1	1.0
Payoff		0.2	0.3	0.5	1	0.5
Random term		Variance	SE			
ID groups		<0.0001	<0.0001	14.1	1	0.0002

2. Women ($n = 98$)

Predictor variables		Estimate	SE	χ^2	df	p value
(Intercept)		18.1	2797.3			
Category of observers	Young women / <u>Men</u>	1.2	0.6	4.5	1	0.03
Villages				27.7	4	<0.0001
	Village A / <u>B</u>	-18.8	2797.3			
	Village C / <u>B</u>	-20.1	2797.3			
	Village D / <u>B</u>	-16.7	2797.3			
	Village E / <u>B</u>	-16.5	2797.3			
SES		0.3	0.3	0.8	1	0.4
Number of offspring		-0.02	0.1	0.1	1	0.8
Birth order	Other children / <u>Firstborn</u>	-1.0	0.7	1.9	1	0.2
Payoff		-0.2	0.3	0.3	1	0.6
Random term		Variance	SE			
ID groups		<0.0001	<0.0001	10.7	1	0.001

Table S4. LMMs of the amounts donated by (1) men and (2) women to the school canteen for individuals who made a non-zero donation. For each variable, the

estimate, standard error of the mean (SE), *F* statistic, numerator degrees of freedom (df), denominator degrees of freedom (dfden), and *p*-value of the likelihood ratio test of the comparison between the full model and the model without the factor, are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term). The results of the models controlling for age instead of number of offspring were not qualitatively different (available upon request).

1. Men (*n* = 98)

Predictor variables	Estimate	SE	F value	df	dfden	p value	
(Intercept)	5.2	0.4	245.7	1	60	<0.0001	
Category of observers			4.5	2	27	0.02	
Young women / <u>Men</u>	0.03	0.2			27		
Old women / <u>Men</u>	-0.5	0.2			27		
Villages			1.7	4	27	0.18	
Village A / <u>B</u>	-0.1	0.3		1	27		
Village C / <u>B</u>	-0.6	0.4		1	27		
Village D / <u>B</u>	-0.5	0.3		1	27		
Village E / <u>B</u>	-0.5	0.3		1	27		
SES	0.02	0.1	0.1	1	60	0.74	
Number of offspring	0.02	0.02	0.6	1	60	0.43	
Birth order	Other children / <u>Firstborn</u>	0.2	0.1	1.9	1	60	0.17
Payoff		0.01	0.1	0.0	1	60	0.85
Random term				χ^2	df	p value	
ID groups				17.6	1	<0.0001	

2. Women (*n* = 52)

Predictor variables		Estimate	SE	F value	df	dfden	p value
(Intercept)		96.4	92.2	1.1	1	27	0.31
Category of observers	Young women / <u>Men</u>	-32.2	33.6	0.9	1	15	0.35
Villages				4.2	4	15	0.02
	Village A / <u>B</u>	136.7	84.8			15	
	Village C / <u>B</u>	126.5	104.9			15	
	Village D / <u>B</u>	23.2	84.7			15	
	Village E / <u>B</u>	168.4	78.6			15	
SES		8.0	12.7	0.4	1	27	0.53
Number of offspring		13.7	5.5	6.1	1	27	0.02
Birth order	Other children / <u>Firstborn</u>	-26.8	34.7	0.6	1	27	0.45
Payoff		-24.8	17.5	2.0	1	27	0.17
Random term					χ^2	df	p value
ID groups					2.2	1	0.1

Table S5. General linear regression of the change in men's attractiveness as rated by (1) young female and (2) old female observers as a function of the men's (a) contributions to the public good and (b) generosity towards children. For each factor, the estimate, standard error of the mean (SE), degrees of freedom (df), *F* statistic, and *p*-value of the likelihood ratio test of the comparison between the full model and the model without the factor, are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term).

1. Men as rated by young female observers

Change in perceived attractiveness		Estimate	SE	<i>F</i> value	df	<i>p</i> value
(a) (n = 57)	Intercept	2.0	0.6			
	Contribution to the public good	-0.0001	0.003	0.001	1	0.97
	Attractiveness before	-0.6	0.1	21.6	1	<0.0001
	Village			0.3	4	0.86
	Village A/ <u>B</u>	0.01	0.3			
	Village C/ <u>B</u>	-0.01	0.3			
	Village D/ <u>B</u>	-0.0003	0.3			
	Village E/ <u>B</u>	-0.2	0.3			
	Age	-0.01	0.01	7.3	1	0.01
	SES	0.3	0.1	13.5	1	<0.01
(b) (n = 54)	Intercept	2.0	0.5			
	Donation towards children	-0.0002	0.001	0.1	1	0.73
	Attractiveness before	-0.6	0.1	20.1	1	<0.0001
	Village			0.7	4	0.60
	Village A/ <u>B</u>	-0.1	0.3			
	Village C/ <u>B</u>	-0.3	0.4			
	Village D/ <u>B</u>	0.2	0.4			
	Village E/ <u>B</u>	-0.2	0.3			
	Age	-0.01	0.01	4.9	1	0.03
	SES	0.3	0.1	10.6	1	<0.01
	Payoff of the PGG	0.2	0.1	2.2	1	0.14

Table S5 (suite).**2. Men as rated by old female observers**

Change in perceived attractiveness		Estimate	SE	F value	df	p value
(a) (<i>n</i> = 39)	Intercept	1.0	1.0			
	Contribution to the public good	0.01	0.005	3.0	1	0.09
	Attractiveness before	-0.7	0.2	17.3	1	<0.001
	Village			2.2	4	0.09
	Village A/B	-0.1	0.5			
	Village C/B	-0.6	0.6			
	Village D/B	1.3	0.7			
	Village E/B	0.1	0.4			
	Age	0.002	0.01	0.05	1	0.83
	SES	0.1	0.2	0.3	1	0.56
(b) (<i>n</i> = 36)	Intercept	2.2	0.8			
	Donation towards children	0.003	0.002	1.7	1	0.21
	Attractiveness before	-0.6	0.2	10.1	1	<0.01
	Village			1.2	4	0.32
	Village A/B	-0.7	0.5			
	Village C/B	-0.7	0.6			
	Village D/B	0.1	1.0			
	Village E/B	0.002	0.5			
	Age	-0.004	0.01	0.1	1	0.72
	SES	0.1	0.2	0.2	1	0.67
	Payoff of the PGG	-0.3	0.2	1.8	1	0.19

Table S6. General linear regression of the change in women's attractiveness as rated by male observers as a function of the women's (a) contributions to the public good and (b) generosity towards children. For each factor, the estimate, standard error of the mean (SE), degrees of freedom (df), *F* statistic and *p*-value of the likelihood ratio test of the comparison between the full model and the model without the factor, are given. For categorical variables, the estimates are for one category compared to the reference category (underlined term).

Change in perceived attractiveness		Estimate	SE	<i>F</i> value	df	<i>p</i> value
(a) (<i>n</i> = 38)	Intercept	1.8	0.7			
	Contribution to the public good	0.003	0.003	0.7	1	0.40
	Attractiveness before	-0.6	0.1	25.6	1	<0.0001
	Villages			0.3	4	0.26
	Village A / <u>B</u>	0.4	0.3			
	Village C / <u>B</u>	-0.1	0.4			
	Village D / <u>B</u>	0.3	0.4			
	Village E / <u>B</u>	-0.3	0.3			
	Age	-0.02	0.01	0.1	1	0.06
	SES	-0.03	0.1	0.8	1	0.77
(b) (<i>n</i> = 43)	Intercept	1.6	0.7			
	Donation towards children	<0.001	0.001	0.5	1	0.49
	Attractiveness before	-0.5	0.1	19.7	1	<0.0001
	Villages			1.3	4	0.29
	Village A / <u>B</u>	0.4	0.4			
	Village C / <u>B</u>	-0.05	0.4			
	Village D / <u>B</u>	0.3	0.5			
	Village E / <u>B</u>	-0.1	0.4			
	Age	-0.01	0.01	1.9	1	0.18
	SES	0.05	0.1	0.3	1	0.61
	Payoff of the PGG	0.04	0.1	0.1	1	0.74

CHAPITRE IV : Homogamie vis-à-vis de la coopérativité chez l'Homme : La coopérativité comme critère de choix de partenaire ? (Article 3)

Chez l'Homme, une homogamie (c.-à-d. une corrélation entre les caractéristiques des partenaires des couples) vis-à-vis de la coopérativité a été mise en évidence dans plusieurs pays chez des partenaires de couples mariés ou récemment formés (Buss, 1984; Guttman & Zohar, 1987; Luo & Klohn, 2005; Price & Vandenberg, 1980). Cependant, la recherche d'une telle association a été réalisée uniquement dans des pays industrialisés, ne permettant pas de généraliser les résultats.

Une étude préliminaire visant à mettre en évidence une éventuelle homogamie sur des mesures expérimentales de la coopérativité a tout d'abord été effectuée en France. 49 couples hétérosexuels habitant ensemble ont été recrutés sur la base du volontariat. Tous les participants ont joué à une période unique d'un jeu du bien public avec trois autres membres virtuels. La coopérativité (contribution au bien public) des deux partenaires d'un couple étaient positivement liées, mais cette corrélation n'était pas statistiquement significative ($p = 0,24$, $p = 0,09$).

Les données récoltées durant l'expérience conduite au Sénégal permettaient de tester une corrélation entre la coopérativité des partenaires de couples. Durant cette expérience 51 couples ont participé à un jeu du bien public et à une expérience évaluant leur générosité dans le contexte d'une œuvre caritative au profit d'enfants. Une corrélation positive et significative a été trouvée entre les contributions moyennes au compte collectif d'un mari et de sa femme durant les cinq périodes du jeu du bien public. Le montant des dons pour la cantine de l'école du village était également positivement et significativement corrélé entre les époux. Cette corrélation ne prouve pas l'existence de préférences pour un partenaire de coopérativité similaire, ou pour les partenaires les plus coopératifs. Elle pourrait résulter de facteurs confondants comme par exemple le fait que le comportement des partenaires d'un couple converge avec le temps, ou que le choix de partenaire est réalisé au sein d'une sous-partie de la population, générant ainsi automatiquement de l'homogamie pour tous les traits spécifiques à ce groupe (cf. introduction V.1, Article 3). Cependant, ni le temps passé ensemble depuis le

mariage, ni la similarité d'âge entre les partenaires, ni l'appartenance à un même village, n'expliquent la similarité de coopérativité observée dans cette étude au sein des couples.

L'ensemble de ces résultats suggère que la coopérativité est un critère de choix de partenaire sexuel, du moins pour les couples sénégalais, où certains facteurs confondants ont pu être exclus.

La sélection pour l'homogamie pourrait être basée sur un mécanisme réduisant les effets de la dépression exogamique (outbreeding) : puisque l'endogamie poussée est déjà évitée par des mécanismes biologiques et sociaux d'évitement de la consanguinité (Lieberman et al., 2007; Lieberman et al., 2003; Walter & Buyske, 2003; Bittles et al., 1991), certains degrés de préférences homogames pourraient être sélectionnés. L'exogamie peut en effet induire une diminution de la valeur sélective dans de nombreuses espèces incluant l'Homme (Edmands, 2007; Keller & Waller, 2002). Cette perte de valeur sélective a été attribuée à une rupture de certaines adaptations locales (culturelles ou génétiques), à de la sous-dominance, ou à des interactions épistatiques. Par conséquent, il devrait y avoir un apparentement optimal entre des partenaires sexuels. Ainsi, en Islande, le succès reproducteur le plus élevé a été trouvé pour les couples apparentés au troisième et quatrième degré (Helgason et al., 2008). Cette hypothèse, pour expliquer l'existence de préférences homogames, fonctionnent plus probablement sur des traits génétiques, tels que certains traits morphologiques. Néanmoins, la coopérativité étant en partie corrélée avec certains traits physiques (*cf.* Article 5), ces mécanismes pourraient aussi conduire à des préférences homogames vis-à-vis de la coopérativité.

L'homogamie vis-à-vis de la coopérativité est en outre un mécanisme possible pour l'évolution de la coopération entre individus non-apparentés. En effet, les préférences pour un partenaire de coopérativité similaire peuvent permettre le maintien de la coopération entre individus non-apparentés, si l'avantage des égoïstes est compensé par les bénéfices de la coopération mutuelle entre individus coopératifs. Cette sélection n'est possible que si les individus sont capables de distinguer les coopérateurs des égoïstes, et si les coopérateurs s'apparient avec d'autres coopérateurs, ne laissant pas d'autre choix aux égoïstes que de s'apparier entre eux. Il est donc probable que la capacité à détecter rapidement si un individu est coopératif (donc potentiellement via des traits

physiques perceptibles immédiatement) ait été sélectionnée. C'est ce que nous avons cherché à savoir dans l'article 5.

ARTICLE 3

**Tognetti, A., Berticat, C., Raymond, M. & Faurie, C.
Assortative mating based on cooperativeness and
generosity. *Soumis***

SUMMARY

Cooperative and generous acts towards non-kin represent costly and risky behaviour that has been suggested to signal mate quality. Preferences for altruistic mates are thus likely to have evolved, leading to assortative mating for those traits. Here we report a field experiment, conducted in rural villages in Senegal, showing that husbands and wives are similar with respect to their contributions to a public good and their charity donations. Further analyses suggest that this similarity is due to initial assortment rather than convergence of phenotypes.

Keywords: homogamy, public good game, donation, altruism

1. INTRODUCTION

In humans, assortative mating (or homogamy) has been found for a high number of traits in Western samples, including socio-economic, educational, psychological, and physical traits (Keller et al., 1995; Little et al., 2006; Price & Vandenberg, 1980). However, very few studies have examined whether assortative mating also occurs for altruistic behaviour. Yet, there is some evidence that assortment according to cooperativeness occurs outside mate choice. At school, altruists are friends with more altruistic classmates than are egoists (Pradel et al., 2009). At university, prosocial students tend to select other prosocial students to play a social dilemma game (Sheldon et al., 2000). Experimental studies show that if contributions are public, people are more altruistic and that the most altruistic participants are most frequently preferred as cooperative interaction partners (Hardy & Van Vugt, 2006). Individuals may behave altruistically for reputation reasons because selective benefits (associated with status) accrue to those who are generous (*competitive altruism hypothesis*). These benefits may include increased reproductive success. Indeed, an experiment in a Western sample showed that men contribute more to public goods and volunteer more for charitable causes in the presence of a female audience, supporting the idea that men compete with each other by cooperating to impress women (Van Vugt & Iredale, 2012).

Moreover, cooperativeness towards non-kin may be used as an indicator of the propensity to engage in other cooperative actions, such as child care and provisioning. Because parental investment is a crucial resource for human children (Sear & Mace, 2008), reproduction with a mate who invests in offspring is likely to be an adaptive strategy. More generally, costly signalling theory suggests that because altruistic acts represent costly and risky behaviour, these acts may be used to indicate a potential mate's qualities, which can be transmitted to offspring (Zahavi, 1995). Therefore, in a species with biparental investment, both sexes are likely to prefer cooperative mates. In this study, we examined the correlation between spouses with respect to cooperativeness (measured as the amount contributed to a public good) and generosity (measured as the amount donated to a charity).

2. METHODS

(a) *Population*

This study was conducted in the Sine Saloum area of Senegal. We recruited 156 men and 172 women (age range 16-78 years; men: 39 ± 16 ; women: 38 ± 14), from five villages, each of which had approximately 300 inhabitants and contained a school. For each participant, information was collected on their age, marital status, number of children, socio-economic status, weight, and height. Written informed consent was obtained from all subjects or from a parent if the subject was younger than 18 ($n=3$).

(b) *Measures of cooperativeness*

In each session, a group of four same-sex individuals (four men or four women) was invited to participate in a public good game (PGG). They were neither told the aim of the experiment nor that the game would be followed by an invitation to make a donation. Decision-making took place individually, inside a van (out of the view of other villagers).

The PGG

Each session included five periods. In each period, each of four participant received 200 g of rice. We used rice instead of coins to obtain continuous rather than incremental data and because most participants were illiterate, making calculations and conversions problematic. The four participants entered a van one by one and divided their endowment between a private good and a public good, represented by opaque boxes (anonymity of allocations). At the end of each period, they were told the amount of rice placed by the group in the public box. After the game, the amount of rice in the public good was doubled and divided into equal portions for the four players, to which the amount in their private good was added.

The donation test

When the players individually received their final payoff in the van, they were informed of the possibility of donating part of their rice to the village school's canteen. It was specified that this donation was optional and that any amount

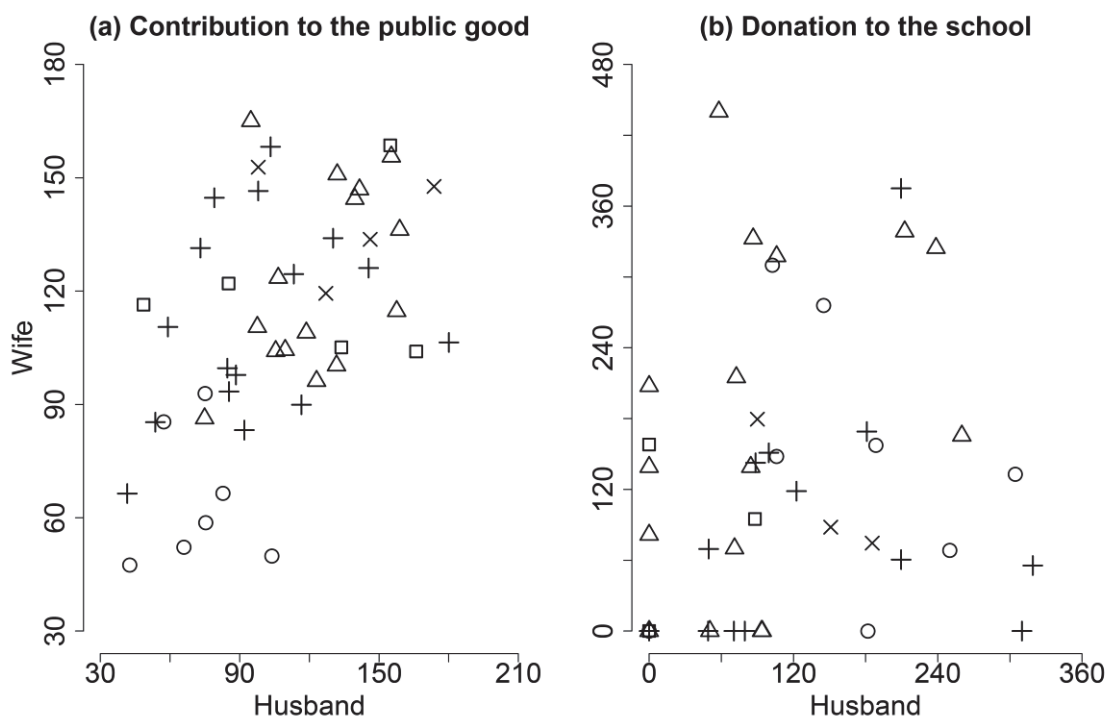


Figure 1. Illustration of the correlation between spouses (raw data in grams of rice). Different symbols represent membership in different villages.

would be accepted. Each participant left the van with an opaque bag containing the payoff won during the game minus the donation, if any.

3. RESULTS

Among the 328 participants, there were 51 couples composed of a married man and his wife (first wife when polygynous). The individuals composing these couples did not differ from the other participants (who were either married or single) in terms of either their contributions to the public good (couples: 109 ± 34 grams, others: 111 ± 41 grams, Wilcoxon test: $W = 9,953.5$, $p = 0.55$) or their donations to the school (couples: 121 ± 129 grams, others: 107 ± 119 grams, $W = 11,665.5$, $p = 0.34$). No difference was found between men's and women's contributions averaged over the five periods of the PGG (men: 108 ± 37 grams, women: 111 ± 31 grams, $W = 1101.5$, $p = 0.48$) or between men's and women's donations (men: 126 ± 139 grams, women: 116 ± 119 grams, $W = 1321$, $p = 0.75$) in the study sample (and in the whole sample, details available upon request). Similarly, no effect of age, socio-economic status, weight, height or number of children was found in the PGG (Spearman test, all $-0.17 > \rho > 0.20$, and $p > 0.17$) or the donation test (all $-0.26 > \rho > 0.08$, and $p > 0.07$). Due to missing information, a few couples were excluded from the following analyses (four couples for the PGG and one for the donations).

We found a positive correlation between husbands' and wives' average contributions over the five periods (Spearman test, $\rho = 0.51$, $p = 0.0002$) (Figure 1a). Similarly, donations to the school were positively correlated between a husband and his wife ($\rho = 0.34$, $p = 0.01$) (Figure 1b). We checked that these similarities were not explained by the fact that spouses live in the same village (permutation test with 1,000 permutations within villages: $p < 0.04$ for the PGG, and $p < 0.01$ for the donation).

Moreover, we used generalised linear models (GLMs) to determine whether similarities between spouses were linked to exposure to each other or to age similarity. We did not detect any influence of these variables on the absolute difference between spouses with respect to the contributions to the public good (time since marriage: $F_{1,45} = 0.22$, $p = 0.64$; age difference: $F_{1,45} = 0.41$, $p = 0.52$). For

the donation test, due to the high proportion of individuals who did not make a donation (13 men and 17 women out of 51 couples), two types of models were used. First, GLMs with a binary error structure, with the response representing behavioural similarity between spouses (1 when both donated or when both did not donate, 0 otherwise), did not reveal any effect of time since marriage ($\chi^2 = 1.43$, $df = 1$, $p = 0.23$) or age difference ($\chi^2 = 0.73$, $df = 1$, $p = 0.39$). Second, when at least one spouse made a non-zero donation, we examined the absolute difference between spouses with respect to the proportion of the rice gained in the PGG donated to the school, and again no effect of time since marriage ($F_{1,37} = 0.82$, $p = 0.37$) or age difference ($F_{1,36} = 2.9$, $p = 0.1$) was detected (square root transformations were used to normalise the residuals when necessary, and two extreme outliers were excluded, details available upon request). Concerning the variable time since marriage, we also tested different departures from linearity by adding squared, inverse, logarithmic, exponential, or square root transformations to the previous models; no effect was found in any of these models.

4. DISCUSSION

In the population studied, spouses cooperated similarly. The fact that this homogamy was independent of time since marriage, age similarity, or membership in a same village suggests the existence of mate preferences related to cooperative behaviour.

Selection for homogamy could be based on kin selection because homogamy translates into higher parental-offspring relatedness (genetic similarity theory, Rushton, 1989). Certain components of cooperativeness are indeed heritable (Cesarini et al., 2008). Alternatively, selection for homogamy could reflect outbreeding avoidance. Indeed, outbreeding induces a loss in fitness in several species including humans, and there is apparently an optimal relatedness between spouses (Helgason et al., 2008). Both kin selection and outbreeding avoidance are more likely to rely on traits that are primarily genetic, such as physical traits, but physical traits appear to be partly correlated with cooperativeness (e.g., Stirrat & Perrett, 2010).

Selection for homogamy could also be based on non-genetic mechanisms.

Similar spouses may get along more easily with each other, as indicated by studies showing similarity in personality among friends (McPherson et al., 2001) and by studies showing that trust is enhanced by resemblance (DeBruine, 2002). As a consequence, similar spouses may reproduce more successfully and provide better parental investment, thereby maximising their fitness. Moreover, there could be attrition of dissimilar pairs due to separation.

Mate similarity can also occur as a side effect of competition for mates, even though all individuals prefer mates belonging to the same category (Courtiol et al., 2010; Miller & Todd, 1998): attractive individuals (altruists) can pick their preferred mate from the available pool, leaving unattractive (selfish) individuals to pair with those that remain unpaired.

Nevertheless, the formation of couples does not always reflect mates' preferences. In rural Senegal, parents generally have a strong influence on marriage decisions. In particular, they most often forbid a marriage when the potential spouse is of a different cast (e.g., nobles, griots, blacksmiths, or shoemakers). The parents may thus display homogamous preferences for their offspring, perhaps for the same evolutionary reasons mentioned above. Within a cast, however, men and women are free to choose their partner, and cast endogamy has lost importance over the last few decades.

Several potentially confounding phenomena can explain homogamous pairing. First, even if similarity is based on assortment at the time of meeting, this similarity is not necessarily due to active preferences. People who are similar in personality, interests or backgrounds may be more likely to meet each other. For example, if mate choice occurs within socio-economic classes (Dribe & Lundh, 2009), it will automatically generate homogamy for traits that are specific to each class. Cooperativeness is indeed distributed differently across social classes in the United Kingdom (Nettle et al., 2011), but in our sample we found no relationship between socio-economic status, contributions to public goods, and charity donations. Second, spouses' phenotypes may be similar because they have converged across time (Little et al., 2006; but see also Luo & Klohn, 2005). In our sample, however, we did not find a significant effect of the time since marriage on couple similarity.

Preferences for a cooperatively similar mate and assortment according to altruistic behaviour are a possible mechanism for the evolution of altruism among

non-kin. Indeed, the selfish advantage of egoistic individuals can be outcompeted by the benefits of mutual cooperation and reproduction between altruists. This process requires that altruists can easily be distinguished from egoists. It is therefore probable that the ability to detect altruism from physical features was selected for. Indeed, several studies showed that, in addition to verbal cues (Oda et al., 2009), non-verbal facial traits could be used as a signal of cooperativeness, such as emotional expressivity (e.g., felt smile) (e.g., Schug et al., 2010) and male facial width (e.g., Stirrat & Perrett, 2010).

Our study therefore provides support for the idea that assortment according to altruistic behaviour has been involved in the evolution of human cooperation. It remains to be established whether these results can be confirmed in other cultures.

REFERENCES

- Cesarini, D., Dawes, C. T., Fowler, J. H., Johannesson, M., Lichtenstein, P. & Wallace, B. 2008. Heritability of cooperative behavior in the trust game. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 3721-3726.
- Courtiol, A., Picq, S., Godelle, B., Raymond, M. & Ferdy, J. B. 2010. From Preferred to Actual Mate Characteristics: The Case of Human Body Shape. *PLoS ONE*, 5.
- DeBruine, L. M. 2002. Facial resemblance enhances trust. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 269, 1307-1312.
- Dribe, M. & Lundh, C. 2009. Status Homogamy in the Preindustrial Marriage Market: Partner Selection According to Age, Social Origin, and Place of Birth in Nineteenth-century Rural Sweden. *Journal of Family History*, 34, 387-406.
- Hardy, C. L. & Van Vugt, M. 2006. Nice Guys Finish First: The Competitive Altruism Hypothesis. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 32, 1402-1413.
- Helgason, A., Snaebjörn, P., Guobjartsson, D. F., Kristjansson, P. & Stefansson, K. 2008. An association between the kinship and fertility of human couples. *Science*, 319, 813-816.
- Keller, M. C., Thiessen, D. & Young, R. K. 1995. Mate assortment in dating and married couples. *Personality and Individual Differences*, 21, 217-221.
- Little, A. C., Burt, D. M. & Perrett, D. I. 2006. Assortative mating for perceived facial personality traits. *Personality and Individual Differences*, 40, 973-984.
- Luo, S. H. & Klohnen, E. C. 2005. Assortative mating and marital quality in newlyweds: A couple-centered approach. *Journal of Personality and Social Psychology*, 88, 304-326.
- McPherson, M., Smith-Lovin, L. & Cook, J. M. 2001. Birds of a Feather: Homophily in Social Networks. *Annual Review of Sociology*, 27, 415-444.
- Miller, G. F. & Todd, P. M. 1998. Mate choice turns cognitive. *Trends in Cognitive Sciences*, 2, 190-198.
- Nettle, D., Colleony, A. & Cockerill, M. 2011. Variation in cooperative behaviour within a single city. *PLoS ONE*, 6.
- Oda, R., Naganawa, T., Yamauchi, S., Yamagata, N. & Matsumoto-Oda, A. 2009. Altruists are trusted based on non-verbal cues. *Biology Letters*, 5, 752-754.
- Pradel, J., Euler, H. A. & Fetchenhauer, D. 2009. Spotting altruistic dictator game players and mingling with them: the elective assortment of classmates. *Evolution and Human Behavior*, 30, 103-113.
- Price, R. A. & Vandenberg, S. G. 1980. Spouse similarity in American and Swedish couples. *Behavior Genetics*, 10, 59-71.
- Rushton, J. P. 1989. Genetic Similarity Theory, Human Altruism, and Group Selection. *Behavioral and Brain Sciences*, 12, 503-517.

- Schug, J., Matsumoto, D., Horita, Y., Yamagishi, T. & Bonnet, K. 2010. Emotional expressivity as a signal of cooperation. *Evolution and Human Behavior*, 31, 87-94.
- 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, K. M., Sheldon, M. S. & Osbaldiston, R. 2000. Prosocial values and group assortment - Within an N-person prisoner's dilemma game. *Human Nature-an Interdisciplinary Biosocial Perspective*, 11, 387-404.
- Stirrat, M. & Perrett, D. I. 2010. Valid Facial Cues to Cooperation and Trust: Male Facial Width and Trustworthiness. *Psychological Science*, 21, 349-354.
- Van Vugt, M. & Iredale, W. 2012. Men behaving nicely: Public goods as peacock tails. *British Journal of Psychology*.
- Zahavi, A. 1995. Altruism as a handicap - the limitations of kin selection and reciprocity. *Journal of Avian Biology*, 26, 1-3.

CHAPITRE V : Les coopérateurs préférés en tant que partenaires sexuels dans une espèce animale non-humaine ?

Exemple de la Souris glaneuse *Mus spicilegus* (Article 4)

Plusieurs observations chez les animaux non-humains suggèrent que les mâles pourraient utiliser les comportements coopératifs pour attirer les femelles (DuVal, 2007; Fessl et al., 1996; Gomes & Boesch, 2009; Reyer, 1984; Reyer, 1990). Néanmoins, aucune étude expérimentale n'a mis en évidence l'existence de telles préférences. Nous avons cherché à pallier ce manque en utilisant la Souris glaneuse et son comportement coopératif dans la construction de tumulus.

Tout d'abord, la quantification des comportements coopératifs dans un échantillon de mâles capturés en Bulgarie a été réalisée. Pour cela, leur coopérativité pendant la construction du tumulus a été évaluée en captivité. Puis, nous avons testé si la coopérativité des mâles influence le choix de partenaire des femelles. Les préférences relatives des femelles ont été mesurées dans un labyrinthe en Y dans lequel était disposé une paire de mâles de coopérativité connue. Comme le système de reproduction de *Mus spicilegus* est peu connu, les préférences ont été mesurées dans deux conditions : soit les mâles de la paire présentée à la femelle avaient été capturés dans le même tumulus que celle-ci (mâles apparentés), soit dans un tumulus différent (mâles non-apparentés). De plus, pour examiner si avoir observé la coopérativité d'un mâle influençait les préférences des femelles, deux sous-conditions ont été testées : soit les mâles étaient présents avec elles dans l'enclos pendant la construction du tumulus (mâles familiers), soit les mâles leur étaient inconnus (mâles non-familiers). Quatre catégories de mâles ont donc été utilisées, en fonction de leur apparentement (même tumulus d'origine ou non), et de leur familiarité (même enclos que la femelle ou non).

Les résultats révèlent que, globalement, les femelles préfèrent le coopérateur. Des tests confirmant que les préférences mesurées dans notre labyrinthe correspondent au choix réel de partenaire n'ont pas été conduits dans notre étude. Néanmoins, une étude avait précédemment démontré, chez la Souris domestique (*Mus domesticus*), la correspondance entre le mâle préféré dans le labyrinthe en Y et le mâle choisi pour l'accouplement (Smadja & Ganem, 2002).

Cette espèce est caractérisée par un système de reproduction principalement monogame avec un investissement paternel important (Baudoin et al., 2005; Feron & Gouat, 2007; Gouat & Feron, 2005; Gouat et al., 2003; Patris & Baudoin, 1998; Patris & Baudoin, 2000; Simeonovska-Nikolova, 2007). Choisir un mâle de bonne qualité génétique et parentale pourrait donc augmenter le succès reproducteur des femelles. La coopération étant un comportement coûteux et risqué, la coopérativité des mâles pourrait indiquer leur qualité en tant que partenaire, qualité pouvant être transmise aux descendants (Zahavi, 1995; Zahavi, 1977). La coopérativité pourrait aussi être utilisée comme indice de leur investissement paternel futur. En effet, la construction du tumulus pourrait représenter une forme de soins paternels : les tumulus sont de larges structures contenant des provisions parentales, et dans lesquels les parents y déposent leur progéniture sexuellement immature. La taille du tumulus est positivement liée avec la qualité de l'isolation thermique et hydrique, ce qui suggère que sa taille influence la probabilité de survie des juvéniles y passant l'hiver (Szenczi et al., 2011). La préférence d'une femelle pour un mâle coopératif qui s'investira dans la construction du tumulus dans lequel leurs descendants hiverneront, pourrait donc être une stratégie adaptative. De plus, ce comportement est probablement héritable génétiquement (Orsini, 1982) ; choisir un mâle coopératif pourrait alors augmenter la capacité des descendants à construire un tumulus.

Plusieurs types de traits pourraient être utilisés par les mâles comme signal de coopérativité, tels que des traits olfactifs, morphologiques ou acoustiques. Cependant, le dispositif expérimental utilisé ne nous permet pas d'identifier la part relative des types de traits impliqués. La familiarité, c.-à-d. le fait que les femelles aient vu les mâles pendant la construction du tumulus, tend à accentuer la préférence pour les plus coopérateurs. Cependant, cet effet de la familiarité n'est pas significatif, ce qui remet en doute le fait que l'observation des mâles pendant la construction du tumulus six mois plus tôt puisse être utilisée par les femelles pour évaluer leur coopérativité. Néanmoins, la faible taille de l'échantillon de femelles pourrait être un des facteurs expliquant cette absence de différence statistique.

La sélection sexuelle semble être impliquée dans le maintien des comportements coopératifs chez *Mus spicilegus*. Les mâles les plus coopératifs sont en effet préférés par les femelles, et semblent signaler leur coopérativité essentiellement par des traits physiques. Reste à déterminer plus précisément quels

sont les signaux impliqués dans la détection (visuels, olfactifs, et/ou acoustiques). Des traits olfactifs, provenant principalement des urines, semblent impliqués dans la communication chez *Mus spicilegus* (Beigneux et al., 2012; Busquet & Baudoin, 2005; Colombelli-Negrel & Gouat, 2006; Feron & Gheusi, 2003; Patris & Baudoin, 1998; Soini et al., 2009). La réalisation de tests de préférences similaires à ceux réalisés, mais en remplaçant les mâles par des échantillons de leur urine, pourrait nous indiquer si des molécules olfactives témoignant de la coopérativité existent. Si l'urine permet cette détection, la comparaison des spectres chimiques d'odeur des urines entre les coopérateurs et les non coopérateurs pourrait mettre en évidence les molécules impliquées.

De plus, dans l'hypothèse selon laquelle la coopérativité pourrait être un indice du potentiel d'investissement paternel, le lien potentiel entre l'investissement dans la construction du tumulus et les autres soins parentaux (p.ex. : protection, léchage) est à examiner. Une expérience débutera prochainement pour analyser ce lien. Pour cela, des couples reproducteurs seront formés en utilisant les mâles de coopérativité connue. Peu de temps après la naissance, le temps de latence requis par le mâle pour récupérer deux de ses nouveau-nés, précédemment déplacés à l'extérieur du nid, et à les ramener dans leur nid sera mesuré. Cette expérience nous permettra ainsi d'apporter des éléments de réponse quant au lien potentiel entre coopérativité et investissement paternel.

ARTICLE 4

Tognetti, A., Raymond, M., Ganem, G. & Faurie, C. Is sexual selection involved in the maintenance of the cooperative mound-building in *Mus spicilegus* ?

En préparation

SUMMARY

The mound-building mouse (*Mus spicilegus*) possesses a unique cooperative behaviour amongst mice. In the beginning of autumn, groups of several individuals construct large earthen mounds in which they overwinter. This building is partly explained by kin selection. However, the presence of some distant or unrelated individuals suggests that kin selection may not suffice to explain this cooperative behaviour. Some observations in animal species suggest that cooperative behaviour increases access to mates. Investigations into whether sexual selection is involved could therefore provide significant insight. Here, spontaneous cooperativeness, exhibited during mound-building in captivity, was first assessed in a sample of 30 male mice captured in the field in Bulgaria. Then, we tested whether male cooperativeness influences mate preference of 20 females captured in the same area. Females significantly preferred cooperative males over non-cooperative ones. This is the first empirical evidence for the influence of sexual selection on cooperative behaviour in another species than humans.

1. INTRODUCTION

The mound-building mouse, *Mus spicilegus*, an outdoor species from South-Eastern Europe, possesses a unique cooperative behaviour amongst *Mus* species: in late summer/early autumn, groups of several individuals build large mounds, by the accumulation of seeds and other vegetal materials covered with earth (Mitsainas et al., 2009; Muntyanu, 1990). These mounds are associated with nest chambers in which mice born in late summer overwinter without reproducing (Canady et al., 2009; Feron & Gheusi, 2003; Gouat et al., 2003a; Muntyanu, 1990). In the following spring, these mice now aged 6 months, leave the mounds, disperse and reproduce (Milishnikov et al., 1998). Genetic analyses pointed out that mound-building cooperative behaviour was partly maintained by kin selection: individuals in a mound originated from several monogamous couples of which females were genetically related (Garza et al., 1997; Poteaux et al., 2008). Nevertheless, the males of these several couples were not related, and some individuals within a mound were less related than cousins (Garza et al., 1997; Poteaux et al., 2008). Although relatedness between group members probably facilitates the evolution of cooperation, other explanations are needed to explain the evolution and maintenance of the mound-building.

There are several (non exclusive) hypotheses for the function of these mounds, including: food storage (Festetics, 1961; cited in Holzl et al., 2009); thermoregulation (Holzl et al., 2011; Szenczi et al., 2011; Szenczi et al., 2012), water insulation (Szenczi et al., 2011; Szenczi et al., 2012), and, protection against predators (Bihari, 2004; cited in Holzl et al., 2009; Szenczi et al., 2011). An important variability in mound size and composition is observed, which partly depend on the availability of building materials (Holzl et al., 2009). Mound size seems to be independent of the number of inhabitants within the mounds, which indicates that larger mounds are not constructed to shelter more individuals (Holzl et al., 2009). The lack of information concerning the process of mound-building does not allow understanding size variations. In captivity, inter-group variation was observed in mound-building: some groups built domed mound, other groups built burrows of simple design and some groups did not build any mound (Simeonovska-Nikolova & Mehmed, 2009). Information concerning how many and which categories of individuals (males or females, adults or juveniles) participate in the building is scarce and anecdotic (Holzl et al., 2009). Only one study (Serra et al., 2012)

examined experimentally between individual variation of this behaviour using cotton balls as building materials: during four days, only two mice in a group of six transported 80% of the building material. These results suggest a high inter-variability in the building. Nevertheless, studying these variations in more real conditions, and in longer period of time, is still needed to understand the evolution of cooperation in *Mus spicilegus*.

Socio-spatial associations in the field as well as behavioural experiments reveal a monogamous mating system with intense paternal care (Baudoin et al., 2005; Feron & Gouat, 2007; Gouat & Feron, 2005; Gouat et al., 2003b; Patris & Baudoin, 1998; Patris & Baudoin, 2000; Simeonovska-Nikolova, 2007). In the laboratory, paternal care increases the reproductive success of the couple: the longer a male spent inside the nest with pups, the shorter the inter-delivery latency (Feron & Gouat, 2007). However, knowledge about the behaviour of this species in the wild is scarce and the traits involved in the signaling of paternal investment remains unknown (Feron & Gouat, 2007). In order to maximize their reproductive success, females should have developed preferences towards males who exhibit the highest genetic or parental quality. Cooperative behaviour represents costly and risky behaviour. Males cooperativeness could therefore be used to indicate a potential mate's quality (theory of costly signaling: Zahavi, 1995; Zahavi, 1977), which may be transmitted to offspring. Alternatively, cooperativeness could also signal an individual parental quality by signaling its reproductive strategy such as parental investment (Miller, 2007). Moreover, mound size and its vegetal content are positively correlated with water-insulating and soil temperature inside the mound, suggesting that mound condition is a good indicator of colony success (Szenczi et al., 2011). As mound size probably influence the probability of survival during the winter, females should prefer cooperative males who will highly invest in the building of the mound where their offspring will overwinter. In this case, male investment in the mound-building could hence be considered as a form of parental investment. Furthermore, the mound-building is probably genetically heritable (Orsini, 1982). Female preferences for cooperative males could therefore improve the ability of their offspring to build a shelter in which these offspring will overwinter.

Thus, male cooperativeness could be used as a mate choice criterion by females, suggesting that sexual selection could be involved in the evolution and

maintenance of cooperation in the mound-building mouse. Female's ability to detect males cooperativeness should be probably positively selected for, but no study so far investigated this possibility. Overwintering females could also use information gathered on male investment in mound-building observed 6 months before breeding (at least for the same-mound males), as a proxy for male cooperativeness. By investing a lot of energy and time in the mound-building, cooperators could signal their genetic quality and their ability to access resources. Alternatively, cooperative behaviour exhibited during the mound-building could be used by potential mates as a proxy for potential future parental investment. This hypothesis implies a positive link between cooperativeness in the building and other parental behaviour such as huddling, licking and, retrieving pups, but no study performed thus far has investigated this link. Nevertheless, future parental investment could also include the mound-building for their offspring in case of prolonged lifespan.

The aims of this study were thus: (1) to estimate inter-individual variation in male cooperativeness; (2) to examine if male cooperativeness influences females mate choice; (3) and to investigate whether observations of male investment in mound-building can be used by females as a cue for male quality.

2. METHODS

The mound-building mice (*Mus spicilegus*) were captured from a wild population in Northern Bulgaria at the beginning of September 2011. Mice were caught in an agricultural area, at least 2 km away from a village, using live-traps. At this time of the year, mounds were already built. Live-traps were distributed around each mound. A total of 51 males and 28 females were captured in 17 mounds. The number of animals captured per mound varied from 1 to 8 (mean $\pm$ S.D.: 4.6 ± 2.2). All mice were weighed and measured from nose to base of tail. From the capture and until the beginning of the experiment, mice from the same mound were placed in the same cage.

2.1 Study species

Reproduction takes place from the beginning of spring to early autumn. A pair produces several litters during this period, and spend the entire spring-summer period in burrows of simple design. Two cohorts of juveniles are described: 'short life' juveniles, born from first spring reproduction, and which begin reproduction in July, and 'long life' juveniles born in late summer, and which delay their reproduction by overwintering in complex mounds (Milishnikov et al., 1998; Poteaux et al., 2008). Mice overwinter in tunnels and nesting chambers that they built under the mounds. No reproduction occurs during winter (Canady et al., 2009; Duryadi, 1993; Garza et al., 1997; Muntyanu, 1990; Orsini et al., 1983). In the following spring, these mice then aged 6 months, leave the mounds, and reproduce (Milishnikov et al., 1998). Lifespan does not exceed 10 months: even long-life individuals generally die after one reproductive season, at the beginning of their second winter (only a few adults were occasionally found in mounds). When mice leave the mounds, they seem to disperse before reproducing. According to genetic analyses and observational data, females are philopatric, while male disappear in spring, probably reflecting male mortality due to dispersal and competition among males for space and mates (Gouat et al., 2003b; Milishnikov et al., 1998; Poteaux et al., 2008; Simeonovska-Nikolova, 2012). Nevertheless, some observations in the field and in experimental studies suggest that male dispersal may not be compulsory, and that some males could stay near their initial mound, and might mate with familiar female (i.e. same-mound female). For example, a previous experimental study observed that females presented a sexual preference for familiar males, with whom they have been in contact during a period of familiarization of 15 days (in the same box separated by a perforated door to prevent copulation), and generally refused to copulate with an unfamiliar male (Patris & Baudoin, 1998). Moreover, a trapping session conducted in the beginning of April, when individuals leave the mound, indicated that the maximal distance between the successive trapping points of males was about 30 m, that 50% of the recaptured males were found at the same station at nearest mounds, and that some of them were captured in the same trap with a pregnant female (Simeonovska-Nikolova, 2012).

2.2 General experimental procedure

Cooperative behaviour was first quantified in a sample of male mice captured in the field in Bulgaria. For this purpose, their spontaneous cooperativeness exhibited during mound-building was assessed in captivity. Then, whether male cooperativeness influences female mate choice was tested. Female relative preference was measured in a Y maze with a pair of males of known cooperativeness. This method was previously validated in house mice, where a link between preferences in a Y maze and actual mate choice has been established (Smadja & Ganem, 2002).

As the mating system of *Mus spicilegus* remains unclear, preferences were measured in two different conditions: 1) the pair of males presented in the Y maze were from the same mound as the female (for convenience we use the term 'related' for these males) and 2) presented males were from a mound different to the female ('unrelated' males). Moreover, to examine whether past observations of the investment of males in mound-building is useful to females, female preferences were measured in two sub-conditions: 1) the males were present in the terrariums with them ('familiar' males) 2) the males were unknown to them ('unfamiliar' males). Four categories of males are therefore used, depending on relatedness (same mound as the female or not) and their familiarity (same terrarium as the female during the mound-building in captivity, or not). Note that in the 'related and unfamiliar' treatment, females were separated from the same-mound males for at least 6 months before being tested; such duration of time, without repeated interactions between individuals, was shown to be sufficient to suppress information about familiarity between individuals (Burda, 1995; Kogan et al., 2000).

2.3 Measure of male cooperativeness during mound-building

The contribution to mound construction was used as a measure of male cooperativeness. Ten Groups of three males and two females were constituted. Groups composition was based on the sex-ratio of populations observed in the wild in Northern Bulgaria in early autumn, i.e. during the mound-building period (Simeonovska-Nikolova & Gerasimov, 2000; Simeonovska-Nikolova & Mehmed, 2009). All mice in the groups were sexually immature. Each group was placed in a terrarium (1 x 1 x 0.8 m) containing approximately 0.2 m³ of earth and stones. In

five terrariums, males and females were related (i.e. captured at the same mound in the field), and in the five other terrariums, females were unrelated to the males (i.e. different mounds in the field). In four of the five terrariums where males and females were unrelated, all females ($n = 8$) died during the first week after their introduction in the terrarium, most likely killed by the males. The two remaining females, present in the fifth terrarium, were then removed from the terrarium and placed in a cage, to prevent them from being also killed. The treatment “unrelated” was hence not available for the mound-building study.

Mice were maintained at 21/23°C under a 12:12 light/dark cycle (corresponding to the photoperiod observed in the field in September/November) with lights on at 9.00 pm. Water was available *ad libitum*, and seeds of wheat and sunflower were given on a weekly basis. Mice were placed in the terrariums in mid-November 2011 and behavioural observations were conducted from the end of November until mid-January. The species being nocturnal, all behavioural observations were thus conducted, by a single observer (the principal investigator), during the dark phase under dim red light, between 10.00 am and 12.00 am (the beginning of the night corresponding to the maximal building activity (Simeonovska-Nikolova & Mehmed, 2009)). Each group was observed during 5 sessions of 1 hour each, spaced out by about one week. Males wear metallic ear tags. In each terrarium, the number of tags (1 or 2) and the side of the tag (right ear, left ear, or both) allowed recognizing individual mice without handling.

At the beginning of each observation session, in addition to earth and stones already present in the terrariums, straw and seeds were provided as building materials. For each male, five categories of behavior were recorded: the number of times it dug, carried straw, seeds, and stones, and the amount of time it entered the mound. All observations were recorded using the Observer software (Noldus Information Technology).

One month after those observations were completed, females and males of each group were separated and placed in small cages (26 X 16 X 14 cm). They were maintained in laboratory conditions, under a 13.5:10.5 light/dark cycle (light at 6.30 pm), corresponding to the photo-period of the breeding season (early spring) observed in the field. Food and water were available *ad libitum* and cotton was provided as nesting material.

2.4 Female preferences over male cooperativeness

Female preference in a Y maze was measured (procedure taken from Smadja & Ganem, 2002). Each female was presented with a choice between a pair of males for which cooperativeness in the mound-building had been previously measured. To control for a potential group effect, both males were from the same terrarium. In order to maximize the amplitude of the difference in cooperativeness, the most and the least cooperative male of a group were used for each pair.

The females who were previously in a terrarium during the mound-building period had to choose between the most and the least cooperative males of their terrarium (related and familiar males). The test of female preferences among unrelated but familiar males was not possible because the unrelated females did not survive the mound building treatment (see above). Additional females, which were not present in the terrariums (unfamiliar to all males), had to choose between two related males or between two unrelated males. Each female was presented with a single pair of males to choose between. There were therefore three conditions for the test of female preferences: 'related familiar' (n = 9 females), 'related unfamiliar' (n = 4 females), and 'unrelated unfamiliar' (n = 7 females).

All the preference tests took place at the beginning of the dark phase (between 9.30 am and 12.00 am), when mice activity is the highest, and were performed from mid-March to mid-May. At the start of the tests, the mice had spent 1 month in laboratory conditions with a constant photo-period corresponding to early spring. All mice were aged more than 6 months and were sexually mature. Females were tested while sexually receptive (estrus or proestrus/estrus) to optimize expression of sexual preference. For this purpose, vaginal smears were performed 3 hours to 15 hours before the test.

The Y maze was transparent (Plexiglas and plastic ware) and composed of a main branch (5 cm diam, 35 cm long) connected to two secondary branches (5 cm diam, 25 cm long). Boxes (35 X 23 X 13 cm) with transparent perforated doors were connected at the end of each branch (Smadja & Ganem, 2002). One week before the beginning of the experiment, and before adding the males, each female was let to explore the Y maze during 15 min for habituation.

For each test, a female was placed in the central box (the box connected to the main branch) of the apparatus. The two males were then placed in the two

boxes connected to the secondary branches. The side of the least and the most cooperative males was randomized. A few minutes were allowed before opening the door that connected the central box to the tunnel. Behavioural observations started when the female crossed the door. In all tests, the females entered both secondary branches of the Y maze. We considered that the female was in one or the other side of the maze when it had crossed the “decision zone” and entered one or the other secondary branches. During the 15 minutes spent by the female in the Y maze, three categories of observations were recorded: 1) the time spent in each branch, 2) the time spent sniffing or licking the transparent perforated door with a male just behind and, 3) the time spent in contact with the door without a male behind. All observations were recorded using the Observer software.

2.5 Statistical analysis

Male cooperativeness index

For each male, an index was calculated on the basis of the behavioural observations. For each of the five categories of behaviour recorded during mound-building activity (number of transports of straw, seeds, and stone, number of time digging and of entrance in the mound), the average of the five sessions of observations was calculated for each male. Then, a principal components analysis (PCA) was used to extract a single factor which reflected male propensity to invest in the mound-building. The KMO, an index used to evaluate the pertinence of the PCA, was 0.51, which indicate a poor but still adequate interrelation among the five variables (Kaiser, 1974).

Female preferences and male cooperativeness

Whether the females first choice was significantly more often directed toward the most cooperative male in the pair was investigated. The frequency of first choice in direction of the cooperator was compared to the null hypothesis of no preference (50%), using an exact binomial test (function *binom.test* in R).

The time spent by each female on the side of the cooperator, during the 15 min of the test, was compared with the time spent on the side of the non-cooperator, using non-parametric Wilcoxon paired tests (function *wilcox.test* in R).

This test was performed in four different ways, using: 1) the total amount of time spent on a side (either in the branch of the Y maze or at the perforated door), 2) the time spent in the branch, or 3) the time spent at the door when the male was just behind and, 4) the time spent at the door without the male behind. The experimental setting allowed the females to stay in a neutral part of the apparatus (central box and main branch) during the tests; this explains the low values of time spent in each side with the males (mean $\pm$ s.d., range: 236 $\pm$ 207 s, 23 – 726 s).

Female detection of male cooperativeness

Whether familiarity influenced female preference for male cooperators was examined. The difference in time spent with the cooperator and the non-cooperator (> 0 when more time was spent with the cooperator) was compared between familiar and unfamiliar females using non-parametric Wilcoxon test. Because females were killed by unrelated males in the terrariums, the category 'unrelated familiar' was missing. Therefore the treatments 'familiar' and 'unfamiliar' for the choices between two related males were only compared. Finally, the treatments 'related familiar' males and 'unrelated unfamiliar' males were also compared.

All the tests, comparing the time spent by females with the cooperator and the non-cooperator, were conducted in presence of the alternative hypothesis that the cooperator would be preferred, and that detection would be greater when males were familiar. The rejection limit was set at $p = .05$. All statistical analyses were performed using R software, version 2.10.1 (R Development Core Team, 2010).

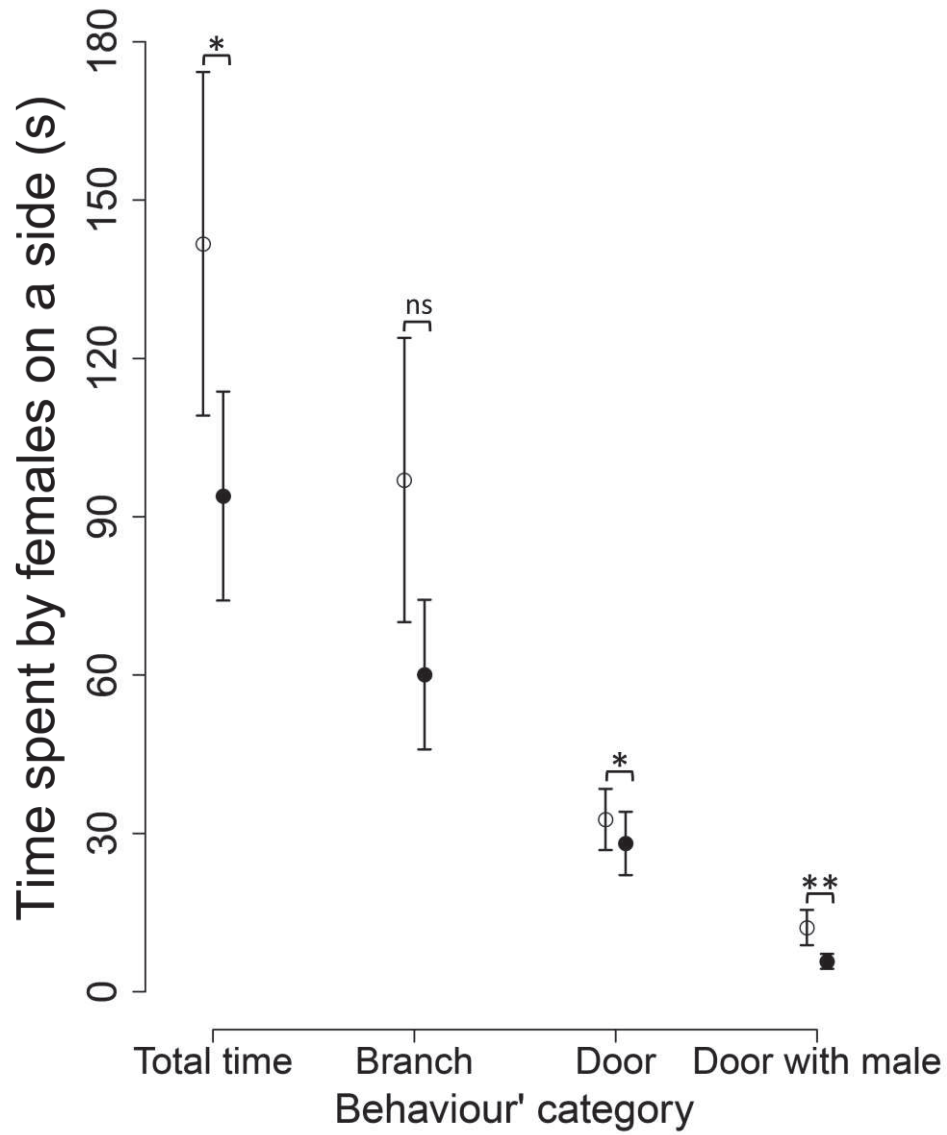


Figure 1. Female preferences (all treatments combined), between the cooperators (empty circle) and the non-cooperators (filled circle), as measured by four categories of behaviour: total time spent in the sides ('Total time'), time spent in the branches ('Branch'), and in contact with the perforated doors, either when the male was just behind ('Door with male') or not ('Door'). n.s.: non-significant, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$ (Wicoxon paired tests).

3. RESULTS

3.1 Male cooperativeness

During the five sessions of observations, each male transported between 0 to 70 pieces of straw (mean $\pm$ s.d.: 8.0 ± 19.4), 0 to 117 (14.6 ± 32.3) seeds, and 1 to 99 (20.9 ± 23.9) stones (approximately 1 cm³ of size). They dug 0 to 35 (10.1 ± 8.9) times and entered 2 to 35 (12.6 ± 9.9) times in the mound. No difference in cooperativeness was observed between the two treatments, when familiar or no females were present in the terrarium (Wilcoxon test – two-sided: $W = 136$, $p = 0.19$). Moreover, cooperativeness was not related to male weight (Spearman correlation test: $\rho = 0.04$, $p = 0.83$), nor to their body size (Spearman correlation test: $\rho = 0.04$, $p = 0.84$).

The two first axes of the PCA explained 70% of the variance. The first axis was positively correlated with the number of time that males entered the mound and the transport of seeds and straw, negatively correlated with the transport of stones and the number of time that the males dug (Table S1). The first axis seems to discriminate two classes of behaviour: the building of the underground part (tunnels and nest chambers), and food storage with seeds and straw. All five variables are positively correlated with the second axis (Table S1), suggesting that it represents a measure of global cooperativeness in the mound-building. This second axis was therefore used to discriminate between the most and the least cooperative male in each group.

3.2 Female preferences

The first choice

Among the 19 females tested, 13 firstly investigated the side of the cooperator. This proportion (68%) was marginally not significantly different from the null hypothesis of 50%, (one-sided, $p = 0.08$).

The time spent with each male

Globally, when females were out of the neutral zones, they spent significantly more time on the side of the cooperator than on the side of the non-cooperator (mean of the difference = 48 s, Wilcoxon paired test: $V = 115$, $p = 0.03$)

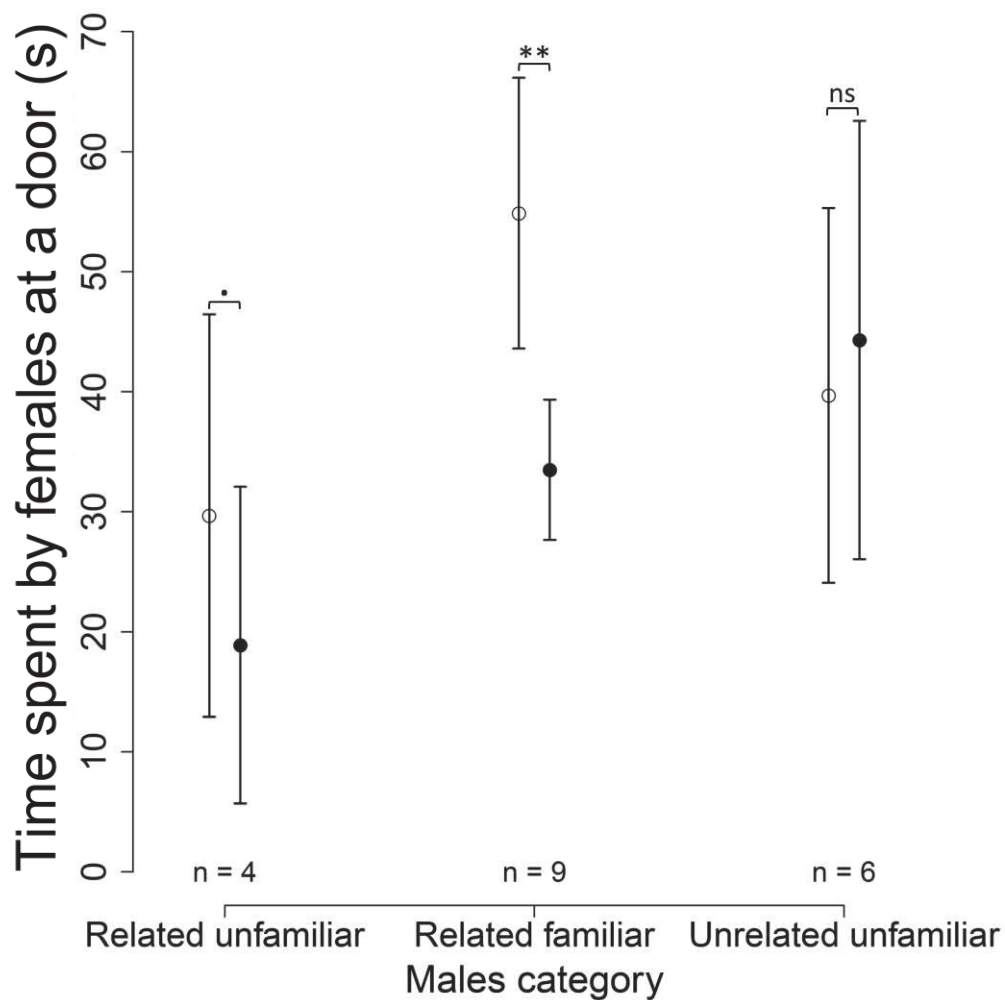


Figure 2. Female Preferences in each treatment, as represented by the time spent at the cooperator door (empty circle) and at the non-cooperator door (filled circle) ('door' and 'door with male' are pooled). n.s.: non-significant, .: $p < 0.1$, **: $p < 0.01$ (Wilcoxon paired tests).

(figure 1). Each behaviour was then analyzed separately (figure 1). A significant difference was found for the time in contact with the perforated doors: the time spent with the cooperator was greater, both when the male was just behind (mean of the difference = 6.4 s, $V = 102$, $p < 0.009$) and when he was away (mean of the difference = 4.5 s, $V = 125$, $p = 0.04$). No significant difference was found for the time spent in the branches (mean of the difference = 37 s, $V = 119$, $p = 0.18$).

To compare the different treatments, the two categories where the females were in contact with the door (figure 2) were pooled together. In the treatment 'related familiar' males, the time spent at the door on the side of the cooperator was significantly greater than on the side of the non-cooperator (mean of the difference = 21 s, $V = 43$, $p = 0.006$). In the treatment 'related unfamiliar' males, only a tendency was found (mean of the difference = 11 s, $V = 10$, $p = 0.06$). These results suggest that familiarity tends to increase the preference for a cooperator, but the difference is not significantly higher with 'related familiar' males than with 'related unfamiliar' males ($W = 22$, $p = 0.30$). No difference was found for unrelated unfamiliar males (mean of the difference = - 5 sec, $V = 10$, $p = 0.58$). The preference for the cooperator was higher in the treatment 'related familiar' than in the treatment 'unrelated unfamiliar'; but this was only marginally significant ($W = 40$, $p = 0.07$). Finally, relatedness did not significantly influence the amplitude of the preference for the cooperator (comparing the treatments 'related unfamiliar' and 'unrelated unfamiliar': $W = 18$, $p = 0.26$). Both treatments with 'unfamiliar' males were therefore pooled, and the preference for the cooperator tended to be lower than in the treatment 'familiar' males, although not significantly ($W = 62$, $p = 0.09$).

4. DISCUSSION

The aims of this study were to estimate the inter-individual variation in male cooperativeness and to examine if sexual selection could be involved in the evolution and the maintenance of cooperative behaviour in the mound-building in *Mus spicilegus*. The results show that males differ in their propensity to cooperate in mound-building, and that female prefer cooperator males when they are sexually receptive.

Although there is a great interest in the understanding of animal cooperation, very few studies examined the inter-individual variation in cooperativeness. Yet, studying these variations is crucial to understand the evolution of cooperation (Zahavi, 2003). Mound-building in *Mus spicilegus* represents a unique cooperative behaviour amongst *Mus* species, but unfortunately, information on which and how individuals participate to mound building, is scarce and anecdotic (Holzl et al., 2009; Serra et al., 2012). The measures of male global cooperativeness showed important inter-individual variations in their contribution to mound building. Moreover, males seemed to differ in their building activities: some males were more likely to dig and transport stones, probably to construct tunnels, while others were more likely to invest in food storage. It is, to our knowledge, the first observations of inter-individual variations in cooperativeness and division of labor in laboratory conditions mimicking natural habitats for this rodent, but observations in the field are needed to confirm our results.

Females were able to distinguish cooperator from non-cooperator males in our setting, and globally, they seemed to prefer cooperator as potential sexual partners. Cooperative behaviour represents costly and risky behaviour. Male cooperativeness could therefore signal quality of potential mate, which could also be heritable (Zahavi, 1995; Zahavi, 1977). Cooperativeness could also be used by potential mates as a proxy for future paternal investment. Studying the relationship between investment in mound-building and other, more direct, paternal care traits (huddling, licking and, retrieving pups) is necessary to confirm this hypothesis. Nevertheless, mound-building could represent a form of parental investment. Indeed, mounds are large structures with parental provision and in which parents raise their sexually immature offspring (Muntyanu, 1990). Besides, this behaviour could be genetically heritable; choosing a cooperative male could therefore increase their offspring abilities to build a mound to overwinter, which could influence their probability to survive during winter and could also increase their attractiveness. Indeed, juveniles participate to the mound-building in which they will overwinter, and at the next spring, they could help their offspring to build it. The inclination of females to prefer cooperative males could therefore be an adaptive strategy.

Several kinds of signals are involved in mice communication, such as olfactory, visual or acoustic cues. Our experimental design does not allow distinguishing between these different signals, all could be involved in the detection of males cooperativeness. Nevertheless, when females detections were examined in each treatment, they did not seem to distinguish the cooperator from the non cooperator for unfamiliar males. This suggests that familiarity tends to increase the detection. The investment in the mound-building exhibited 6 months earlier could therefore be used to detect the cooperativeness of a same-mound male with whom a female interact repeatedly during winter. However, the difference of time spent with each category of male is not significantly higher for familiar males than for unfamiliar ones, which raises doubts about the influence of familiarity in the detection. Female behaviour towards unrelated familiar males would be useful to clarify these results, but all females were killed by males in this treatment.

Several scenarios could explain the absence of female preference for the cooperator when unfamiliar males were tested, as the limited sample size of females, or the fact that females could explore the neutral part of the apparatus (central box) during the tests and therefore spend a relative small period of time with males. This relative small period of time might have been insufficient for females to detect male cooperativeness when they were unfamiliar with each other. Indeed, during the tests, female preferences for the cooperator increase, and appear more pronounced after 15 min (figure S1). Moreover, experimental studies showed agonistic behaviour between unfamiliar adult males and females (Patris & Baudoin, 1998; Patris et al., 2002) and observed a positive link between agonistic behaviour and sexual motivation (Busquet et al., 2009). In the field, mound-building mice may need to engage in agonistic interactions with unfamiliar mates to overcome the long-social inhibition of reproduction in overwintering mounds. Events of attacks and chasing are also observed in meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) in similar situations and usually support mating (Vaughn et al., 2011). Moreover, these agonistic interactions could give to females the opportunity to evaluate the genetic or parental quality of males. For example, in the California mouse (*Peromyscus californicus*), a positive correlation was found between aggression and paternal behavior (Trainor & Marler, 2001). The mound-building could represent a kind of paternal behaviour; aggressiveness could therefore be positively linked with cooperativeness in this species, and females could need agonistic interactions with unfamiliar males to detect their cooperativeness. During

the encounter between unfamiliar males and females in the test of preference, no agonistic behaviour was observed. The presence of the perforated door in the apparatus probably prevented this kind of behaviour and could possibly explain the absence of pronounced females preference for unfamiliar males. Further investigations are needed to support this hypothesis.

CONCLUSION

Several observations in birds and primates indicate that cooperative behaviour could increase access to mating opportunities (Duffy et al., 2007; DuVal, 2007; Fessler et al., 1996; Gomes & Boesch, 2009; Reyer, 1984; Reyer, 1990). Sexual selection could thus be a relevant evolutionary explanation for animal cooperation, but this concept has induced surprisingly little empirical research (Putland, 2001). The results of our study provide the first empirical evidence for the potential influence of sexual selection of cooperative behaviour in a non-human species (Tognetti et al., 2012; Van Vugt & Iredale, 2012). Further experiments need to determine what kinds of signals allow detecting male cooperativeness in *Mus spicilegus*. Aggression seems a behavioral trait crucial to mate choice in this species (Busquet et al., 2009). In another monogamous rodent species, aggressiveness and paternal care is positively correlated (Trainor & Marler, 2001). Examining the potential link between aggression and cooperativeness in the mound-building, a potential form of paternal care, is therefore needed to improve the understanding of the maintenance of the cooperation in this species. Moreover, testing a potential link between cooperativeness and a sexual hormone such as testosterone, hormone involved in aggressiveness and paternal behaviour in several species (Albert et al., 1986; Alvergne et al., 2009; Oyegbile & Marler, 2005; Trainor & Marler, 2002; Trainor & Marler, 2001; Van Duyse et al., 2000; Van Duyse et al., 2002; Wingfield et al., 1990), could provide significant insight into the influence of sexual selection in the evolution and maintenance of cooperative behaviour in the Mound-building mouse.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are very grateful to D. Simeonovska-Nikolova, B. Nikolovi and C. Albinet for their help for the trapping session in Bulgaria. We also thank F. Bonhomme and S. Jiquel for their equipment loan; Y. Latour, A. Orth, and M. Perriat-Sanguinet for their help and advice in mice manipulation; and J. Barthes, J. Bovet, M. Derex, L. Danilo, V. Durand, L. Etienne, A. Nitsch, and A. Ravel, to fix the large terrariums, dug and transport earth several times. Finally, we thank the Ministry of Environment and Water of Bulgaria which permitted us to catch specimen of *Mus spicilegus*.

REFERENCES

- Albert, D. J., Walsh, M. L., Gorzalka, B. B., Siemens, Y. & Louie, H. 1986. Testosterone removal in rats results in a decrease in social aggression and a loss of social dominance. *Physiology & Behavior*, 36, 401-407.
- Alvergne, A., Faurie, C. & Raymond, M. 2009. Variation in testosterone levels and male reproductive effort: Insight from a polygynous human population. *Hormones and Behavior*, 56, 491-497.
- Baudoin, C., Busquet, N., Dobson, F. S., Gheusi, G., Feron, C., Durand, J. L., Heth, G., Patris, B. & Todrank, J. 2005. Male-female associations and female olfactory neurogenesis with pair bonding in *Mus spicilegus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84, 323-334.
- Bihari, Z. 2004. A güzüegér (*Mus spicilegus*) életmódjának sajátosságai és mezőgazdasági jelentősége. *Növényvédelem*, 40, 245-250.
- Burda, H. 1995. Individual Recognition and Incest Avoidance in Eusocial Common Mole-Rats Rather Than Reproductive Suppression by Parents. *Experientia*, 51, 411-413.
- Busquet, N., Nizerolle, C. L. & Feron, C. 2009. What Triggers Reproductive Life? Effects of Adolescent Cohabitation, Social Novelty and Aggression in a Monogamous Mouse. *Ethology*, 115, 87-95.
- Canady, A., Mosansky, L. & Stanko, M. 2009. First Knowledge of Winter Ecology of the Mound-building Mouse (*Mus spicilegus* Petenyi, 1882) from Slovakia. *Acta Zoologica Bulgarica*, 61, 79-86.
- Duffy, K. G., Wrangham, R. W. & Silk, J. B. 2007. Male chimpanzees exchange political support for mating opportunities. *Current Biology*, 17, R586-R587.
- Duryadi, D. 1993. Rôle possible du comportement dans l'évolution de deux souris *Mus spicilegus* et *Mus macedonicus* en Europe centrale. Montpellier: Université Montpellier II.
- DuVal, E. H. 2007. Cooperative display and lekking behavior of the lance-tailed manakin (*Chiroxiphia lanceolata*). *The Auk*, 124, 1168-1185.
- Feron, C. & Gheusi, G. 2003. Social regulation of reproduction in the female mound-builder mouse (*Mus spicilegus*). *Physiology & Behavior*, 78, 717-722.
- Feron, C. & Gouat, P. 2007. Paternal care in the mound-building mouse reduces inter-litter intervals. *Reproduction Fertility and Development*, 19, 425-429.
- Fessler, B., Kleindorfer, S. & Hoi, H. 1996. Extra Male Parental Behaviour: Evidence for an Alternative Mating Strategy in the Moustached Warbler *Acrocephalus melanopogon*. *Journal of Avian Biology*, 27, 88-91.
- Festetics, A. 1961. Ährenmaushügel in Österreich. *Z.Saugetierkd*, 26, 112-125.

- Garza, J. C., Dallas, J., Duryadi, D., Gerasimov, S., Croset, H. & Boursot, P. 1997. Social structure of the mound-building mouse *Mus spicilegus* revealed by genetic analysis with microsatellites. *Molecular Ecology*, 6, 1009-1017.
- Gomes, C. M. & Boesch, C. 2009. Wild Chimpanzees Exchange Meat for Sex on a Long-Term Basis. *PLoS ONE*, 4.
- Gouat, P. & Feron, C. 2005. Deficit in reproduction in polygynously mated females of the monogamous mound-building mouse *Mus spicilegus*. *Reproduction Fertility and Development*, 17, 617-623.
- Gouat, P., Feron, C. & Demouron, S. 2003a. Seasonal reproduction and delayed sexual maturity in mound-building mice *Mus spicilegus*. *Reproduction Fertility and Development*, 15, 187-195.
- Gouat, P., Katona, K. & Poteaux, C. 2003b. Is the socio-spatial distribution of mound-building mice, *Mus spicilegus*, compatible with a monogamous mating system ? *Mammalia*, 67, 15-24.
- Holzl, M., Hoi, H., Darolova, A. & Kristofik, J. 2011. Insulation capacity of litter mounds built by *Mus spicilegus*: physical and thermal characteristics of building material and the role of mound size. *Ethology Ecology & Evolution*, 23, 49-59.
- Holzl, M., Hoi, H., Darolova, A., Kristofik, J. & Penn, D. J. 2009. Why do the mounds of *Mus spicilegus* vary so much in size and composition? *Mammalian Biology*, 74, 308-314.
- Kaiser, H. F. 1974. An index of factorial simplicity. *Psychometrika*, 39, 31-36.
- Kogan, J. H., Frankland, P. W. & Silva, A. J. 2000. Long-term memory underlying hippocampus-dependent social recognition in mice. *Hippocampus*, 10, 47-56.
- Milishnikov, A. N., Rafiev, A. N. & Muntianu, A. I. 1998. Genotypic variability in populations of moundbuilder mice *Mus spicilegus* Pet., 1882, at different life-cycle stages. *Genetika*, 34, 947-952.
- Miller, G. F. 2007. Sexual selection for moral virtues. *Quarterly Review of Biology*, 82, 97-125.
- Mitsainas, G. P., Tryfonopoulos, G. A., Thanou, E. G., Bisa, R., Fraguedakis-Tsolis, S. E. & Chondropoulos, B. P. 2009. New data on the distribution of *Mus spicilegus* Petenyi, 1882 (Rodentia, Muridae) and a distinct mtDNA lineage in the southern Balkans. *Mammalian Biology*, 74, 351-360.
- Muntyanu, A. I. 1990. Ecological Features of an Overwintering Population of the Hillock Mouse (*Mus-Hortulanus* Nordm) in the South-West of the USSR. *Biological Journal of the Linnean Society*, 41, 73-82.
- Orsini, P. 1982. Facteurs régissant la répartition des souris en Europe : intérêt du modèle souris pour une approche des processus évolutifs. pp. 134. Montpellier: Thesis, University of Montpellier 2.

- Orsini, P., Bonhomme, F., Brittondavidian, J., Croset, H. & Gerasimov, S. 1983. The Complex of Species of Genus *Mus* in Central and Oriental Europe .2. Criteria for Identification, Distribution and Ecological Characteristics. *Zeitschrift Fur Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology*, 48, 86-95.
- Oyegbile, T. O. & Marler, C. A. 2005. Winning fights elevates testosterone levels in California mice and enhances future ability to win fights. *Hormones and Behaviour*, 48, 259-267.
- Patris, B. & Baudoin, C. 1998. Female sexual preferences differ in *Mus spicilegus* and *Mus musculus domesticus*: the role of familiarization and sexual experience. *Animal Behaviour*, 56, 1465-1470.
- Patris, B. & Baudoin, C. 2000. A comparative study of parental care between two rodent species: implications for the mating system of the mound-building mouse *Mus spicilegus*. *Behavioural Processes*, 51, 35-43.
- Patris, B., Gouat, P., Jacquot, C., Christophe, N. & Baudoin, C. 2002. Agonistic and sociable Behaviors in the mound-building mice, *Mus spicilegus*: A comparative study with *Mus musculus domesticus*. *Aggressive Behavior*, 28, 75-84.
- Poteaux, C., Busquet, N., Gouat, P., Katona, K. & Baudoin, C. 2008. Socio-genetic structure of mound-building mice, *Mus spicilegus*, in autumn and early spring. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93, 689-699.
- Putland, D. 2001. Has sexual selection been overlooked in the study of avian helping behaviour? *Animal Behaviour*, 62, 811-814.
- R Development Core Team. 2010. R: a language and environnement for statistical computing. (Ed. by R Foundation for Statistical Computing). Vienna.
- Reyer, H. U. 1984. Investment and Relatedness - a Cost-Benefit-Analysis of Breeding and Helping in the Pied Kingfisher (*Ceryle-Rudis*). *Animal Behaviour*, 32, 1163-1178.
- Reyer, H. U. 1990. Pied Kingfishers: ecological causes and reproductive consequences of cooperative breeding. In: *Cooperative breeding in birds* (Ed. by Stacey, P. B. & Koenig, W. D.), pp. 529-557. Cambridge: Cambridge University Press.
- Serra, J., Hurtado, M. J., Le Négrate, A., Féron, C., Nowak, R. & Gouat, P. 2012. Behavioral differentiation during collective building in wild mice *Mus spicilegus*. *Behavioural Processes*, 89, 292-298.
- Simeonovska-Nikolova, D. 2012. Neighbour relationships and spacing behaviour of Mound-building mouse, *Mus spicilegus* in summer. *Acta Zoologica Bulgaria*, 64, 135-143.
- Simeonovska-Nikolova, D. & Gerasimov, S. 2000. Seasonal changes of some population characteristics of *Mus spicilegus* Petenyi in North Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgaria*, 52, 81-90.

- Simeonovska-Nikolova, D. & Mehmed, S. 2009. Behavior of mound-building mouse, *Mus spicilegus*, during autumn-winter period in captivity. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 23, 180-183.
- Simeonovska-Nikolova, D. M. 2007. Spatial organization of the mound-building mouse *Mus spicilegus* in the region of northern Bulgaria. *Acta Zoologica Sinica*, 53, 22-28.
- Smadja, C. & Ganem, G. 2002. Subspecies recognition in the house mouse: a study of two populations from the border of a hybrid zone. *Behavioral Ecology*, 13, 312-320.
- Szenczi, P., Banszegi, O., Ducs, A., Gedeon, C. I., Marko, G., Nemeth, I. & Altbacker, V. 2011. Morphology and function of communal mounds of overwintering mound-building mice (*Mus spicilegus*). *Journal of Mammalogy*, 92, 852-860.
- Szenczi, P., Kopcsó, D., Banszegi, O. & Altbacker, V. 2012. The contribution of the vegetable material layer to the insulation capacities and water proofing of artificial *Mus spicilegus* mounds. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, 77, 327-331.
- Tognetti, A., Berticat, C., Raymond, M. & Faurie, C. 2012. Sexual selection of human cooperative behaviour: an experimental study in rural Senegal. *PLoS ONE*, 7, e44403.
- Trainor, B. C. & Marler, C. A. 2001. Testosterone, paternal behavior, and aggression in the monogamous California mouse (*Peromyscus californicus*). *Hormones and Behavior*, 40, 32-42.
- Trainor, B. C. & Marler, C. A. 2002. Testosterone promotes paternal behaviour in a monogamous mammal via conversion to oestrogen. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 269, 823-829.
- Van Duyse, E., Pinxten, R. & Eens, M. 2000. Does testosterone affect the trade-off between investment in sexual/territorial behaviour and parental care in male great tits? *Behaviour*, 137, 1503-1515.
- Van Duyse, E., Pinxten, R. & Eens, M. 2002. Effects of testosterone on song, aggression, and nestling feeding behavior in male great tits, *Parus major*. *Hormones and Behavior*, 41, 178-186.
- Van Vugt, M. & Iredale, W. 2012. Men behaving nicely: Public goods as peacock tails. *British Journal of Psychology*.
- Vaughn, A. A., Ferkin, D. A., delBarco-Trillo, J. & Ferkin, M. H. 2011. The duration of sociosexual behaviors in male meadow voles *Microtus pennsylvanicus* varies before, during, and after copulation. *Current Zoology*, 57, 43-49.
- Wingfield, J. C., Hegner, R. E., Dufty, A. M. & Ball, G. F. 1990. The Challenge Hypothesis - Theoretical Implications for Patterns of Testosterone Secretion, Mating Systems, and Breeding Strategies. *American Naturalist*, 136, 829-846.

- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty. *Journal of theoretical Biology*, 67, 603-605.
- Zahavi, A. 1995. Altruism as a handicap - the limitations of kin selection and reciprocity. *Journal of Avian Biology*, 26, 1-3.
- Zahavi, A. 2003. Indirect selection and individual selection in sociobiology: my personal views on theories of social behaviour. *Animal Behaviour*, 65, 859–863.

Behaviour in the building	first axe	second axe
Digging	-0.48	0.47
Stone transport	-0.55	0.40
Seed transport	0.40	0.37
Straw transport	0.29	0.66
Entering in the mound	0.46	0.23

Table S1. Correlation between the two first axes of the PCA and the behavioural variables observed during the mound-building.

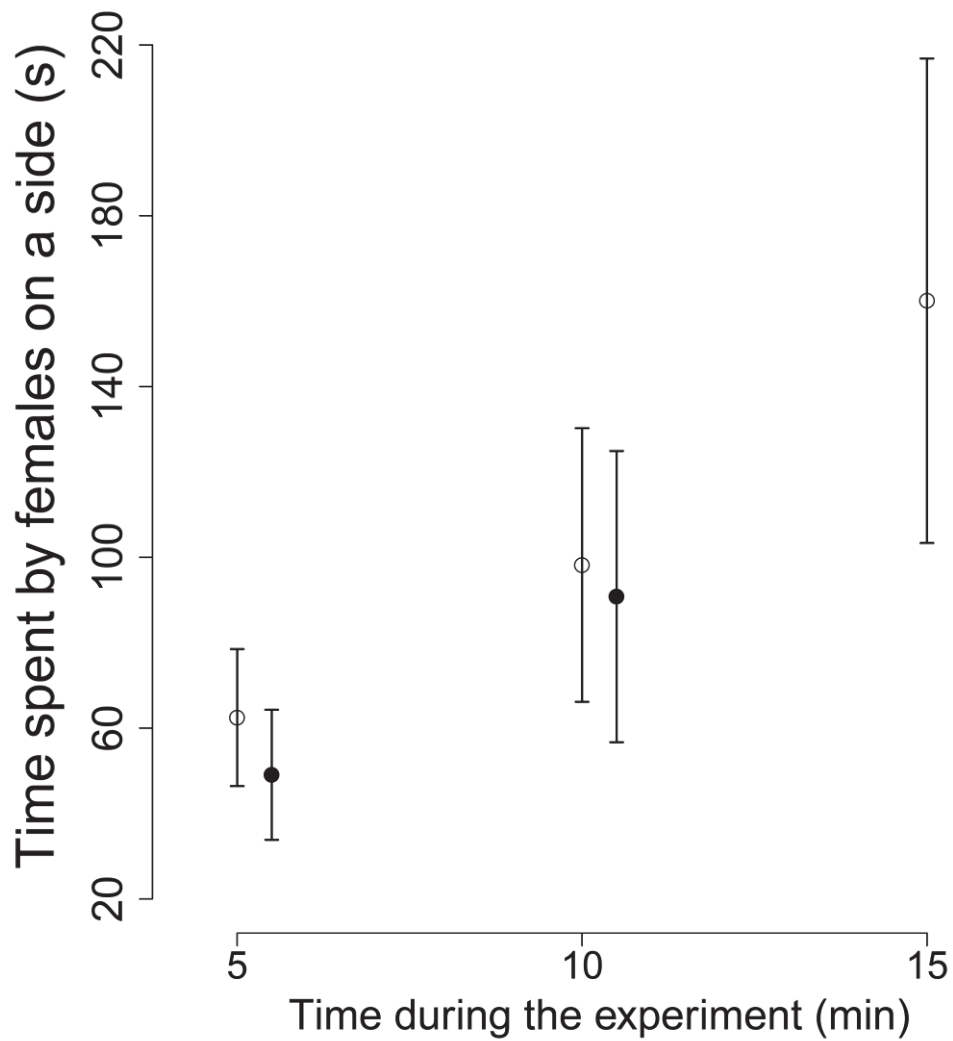


Figure S1. Female preferences for unfamiliar males over time, as represented by the total time spent in the cooperator side (empty circle) and in the non-cooperator side (filled circle) at 5, 10 and 15min of the experiment. All Wilcoxon paired tests were non-significant (all $p > 0.14$).

CHAPITRE VI : Evaluer la coopérativité sans avoir observé le comportement ? Les traits statiques du visage comme signal de coopérativité (Article 5)

Chez l'Homme, il a été montré que certains traits physiques sont utilisés pour signaler sa propension à coopérer (Brown et al., 2003; Oda et al., 2009a; Oda et al., 2009b; Stirrat & Perrett, 2010). Cependant, des recherches supplémentaires sur la capacité à estimer visuellement la coopérativité d'un individu sont nécessaires. En particulier, l'existence de traits statiques du visage signalant la coopérativité reste encore à déterminer (Verplaetse et al., 2007). De plus, analyser si des différences existent entre les hommes et les femmes, et entre les cultures, est essentiel pour améliorer notre compréhension de l'évolution de la coopération humaine.

Des juges hommes et femmes de nationalité française ont été recrutés et confrontés à des paires de visages sénégalais présentées sur un écran d'ordinateur. Ces paires représentaient des visages d'hommes ou de femmes de coopérativité connue. Pour chacune des paires, les juges devaient cliquer sur le visage de la personne qu'ils considéraient comme la plus individualiste. Deux séries de paires de photos ont été utilisées : 39 paires de visages d'hommes, et 41 paires de visages de femmes.

Les juges des deux sexes reconnaissaient l'individu le plus égoïste au sein des paires d'hommes significativement plus que le hasard l'aurait prédit, mais pas au sein des paires de femmes. Les photos représentaient des visages arborant une expression neutre. Des traits statiques signalant la coopérativité semblent donc exister, dont au moins certains sont lisibles inter-culturellement.

La capacité à signaler la coopérativité et à estimer précisément la coopérativité d'individus non-familiers via les traits statiques du visage pourrait jouer un rôle important dans le choix de partenaires sociaux ou sexuels. L'utilisation de traits honnêtes, qu'ils soient dynamiques (tels que le sourire de Duchenne (Brown et al., 2003; Oda et al., 2009b)) ou statiques, permettrait en effet de fiabiliser la détection des tricheurs. Les coopérateurs pourraient ainsi choisir d'autres coopérateurs non seulement sur la base des interactions passées, mais aussi d'après des traits visibles dès une première rencontre. Cette capacité

faciliterait l'appariement préférentiel entre coopérateurs, observé dans de nombreuses recherches (et aussi dans l'article 3), et permettant l'évolution et le maintien de la coopération.

Les traits du visage qui sont impliqués dans la détection interculturelle de la coopérativité restent à déterminer. Les juges français des deux sexes ne semblent pas capables de détecter la coopérativité des visages de femmes sénégalaises, suggérant que des traits sexe-spécifiques sont impliqués et que seuls des traits signalant la propension à coopérer des hommes sont lisibles inter-culturellement. Un de ces traits pourrait être la largeur de la mâchoire des hommes, un trait sexuellement dimorphique et lié à la testostérone. Les hommes avec une mâchoire plus large ont en effet plus tendance à exploiter la confiance d'autres individus, et les autres individus ont moins tendance à leur faire confiance (Stirrat & Perrett, 2010). Ces résultats suggèrent que les hommes produisant moins de testostérone (c.-à-d. moins masculinisés) sont plus enclins à coopérer et sont perçus comme plus altruistes. Cette hypothèse est étayée par le lien négatif entre le taux de testostérone des hommes et leur coopérativité, qui a été mis en évidence de nombreuses fois (Burnham, 2007; Harris et al., 1996; Zak et al., 2009). Toutefois, tous les autres traits faciaux liés à la testostérone (pommettes saillantes par exemple) sont également des candidats possibles. De nouvelles investigations sont en cours, avec le même jeu de photos de visages sur les traits liés à la testostérone et éventuellement impliqués dans la détection.

Contrairement aux hommes, les traits statiques du visage des femmes ne semblent pas signaler la coopérativité de façon interculturelle. Cependant, au cours d'une expérience pilote (*cf.* Article 5), des juges sénégalais étaient capables d'évaluer la coopérativité de femmes sénégalaises, suggérant que les femmes signalent aussi leur coopérativité, mais peut-être avec des traits culture-dépendants.

Les traits statiques du visage représentent probablement des signaux honnêtes et pourraient donc être essentiels dans la détection des tricheurs. Au contraire, bien que certains traits dynamiques semblent honnêtes, beaucoup sont falsifiables. De nombreuses études indiquent la présence de traits dynamiques du visage signalant la coopérativité (Brown et al., 2003; Fetchenhauer et al., 2010; Mehu et al., 2007a; Mehu et al., 2007b; Oda et al., 2009a; Oda et al., 2009b), mais aucune n'a examiné la part de la détection permise par les traits statiques. Des

investigations sur l'importance relative des signaux dynamiques et statiques devraient améliorer notre compréhension des mécanismes menant aux appariements entre coopérateurs, observés aux niveaux social et sexuel.

ARTICLE 5

Tognetti, A., Berticat, C., Raymond, M. & Faurie, C. Is cooperativeness readable in static facial features? An inter-cultural approach. *Soumis*.

SUMMARY

There is evidence that non-verbal physical features are used as signals of a propensity to cooperate. However, further studies of the human ability to visually detect cooperativeness are required. In particular, the existence of static facial cues of altruism remains questionable. Moreover, an investigation of both sex differences and cultural variations with respect to altruism detection skills is crucial for acquiring an improved understanding of the evolution of human cooperation. In this study, we initially used public good games to assess the cooperativeness of 156 men and 172 women in rural Senegal; facial photographs of these individuals with neutral expressions were obtained. The second portion of the study was conducted in France. In this aspect of the investigation, 194 men and 171 women were asked to distinguish selfish and altruistic players from a series of 80 pairs of Senegalese facial photographs. Both male and female raters were able to detect cooperativeness; however, cooperativeness could only be detected in men's faces. These results suggest that sex-specific traits are involved in the detection of cooperativeness and that only male facial traits signalling cooperative skills are inter-culturally readable. However, further work is necessary to identify which specific facial traits are involved in the signalling of cooperativeness.

Keywords: altruism; visual cues; signalling; detection; face; mate choice.

1. INTRODUCTION

All of the current theories that attempt to explain the evolution of altruism among non-kin, e.g., indirect reciprocity (Nowak & Sigmund, 1998), costly signalling (Gintis, et al., 2001), competitive altruism (Noe & Hammerstein, 1995; Roberts, 1998), and sexual selection (Miller, 2007), are based on the assumption that altruists can be distinguished from egoists by potential partners, thereby allowing for the assortment of individuals by cooperative behaviour (Wilson & Dugatkin, 1997). Preferences for a similarly cooperative partner can lead to the evolution of altruism if the advantages of selfish individuals are out-competed by the benefits of mutual cooperation between altruists. Thus, there is likely to be selection for an ability to use visual cues to quickly detect whether an individual is altruistic.

Several studies have suggested that humans are able to estimate another individual's propensity to cooperate. For instance, a study performed in secondary school classes revealed that students were able to estimate the decisions of their classmates in a dictator game more accurately than chance alone would have predicted (Pradel, et al., 2009). Another study demonstrated that players were able to predict their partners' decisions in a prisoner's dilemma game if they were allowed to communicate with their partners at the beginning of the experiment (Brosig, 2002). However, in these studies, the relative importance of verbal and non-verbal cues in the detection of cooperativeness is difficult to evaluate. Several studies used facial photographs obtained while individuals were playing an economic game (Verplaetse, et al., 2007) or silent video-clips of individuals' faces while they were talking about themselves (Brown, et al., 2003; Fetchenhauer, et al., 2010; Oda, et al., 2009a; Oda, et al., 2009b) to demonstrate that non-verbal cues are implicated in the detection of altruism; the participants in these studies were able to either differentiate cooperators from non-cooperators or predict the cooperativeness of a target individual more accurately than chance alone would dictate.

Facial emotional expressivity is likely to be among the non-verbal cues that serve as signals of cooperativeness. Previously published studies have provided evidence that cooperators display greater numbers of emotional expressions (positive or negative) than non-cooperators (Mehu, et al., 2007a; Mehu, et al., 2007b; Schug, et al., 2010). Moreover, cooperators exhibit more expressions that are under involuntary control, such as the felt smile, which is characterised by the

activity of the orbicularis oculi muscle (Brown, et al., 2003; Oda, et al., 2009b).

However, little empirical research has investigated the role of traits other than expressions and movements (i.e., static traits) in the detection of cooperativeness, despite the fact that there is evidence that individuals' decisions regarding whom to trust are biased by static traits, such as facial attractiveness (Wilson & Eckel, 2006) and similarity to kin (DeBruine, 2002). Moreover, an experimental study based on economic games demonstrated that men with greater facial widths were more likely to exploit the trust of others and that other players, particularly females, were less likely to trust males with wide faces (Stirrat & Perrett, 2010). These results emphasise the existence of static traits that signal altruism, at least in males; the previously established findings also suggest that the ability to detect cooperativeness may be dependent on the sex of the rater and the sex of the target. Therefore, the first aim of this study was to evaluate the existence of static facial cues of cooperativeness and to investigate sex differences with respect to both signals of cooperativeness and the skills for detecting cooperativeness. The second objective of this investigation was to investigate whether static facial cues of cooperativeness are culture-dependent or cross-cultural.

We initially assessed cooperativeness in a sample of men and women in rural Senegal and obtained facial photographs of the sampled individuals. A public good game was used for this purpose; compared with either dyadic games (used in Stirrat & Perrett, 2010; Verplaetse, et al., 2007) or self-reports (used in Fetchenhauer, et al., 2010; Oda, et al., 2009a; Oda, et al., 2009b), public good games are more similar to natural situations (such as food sharing, collective hunting, and collective building). The second part of the study was conducted in France; in this portion of the investigation, raters were asked to distinguish selfish and altruistic players from a series of paired photographs of Senegalese faces.

2. METHODS

2.1. A measurement of cooperativeness

The experimental measurement of cooperativeness was performed in five rural villages that are located in the Sine Saloum area of Senegal (which is close to the west coast of Africa) from October to November 2010. The participants were

recruited on a voluntary basis to play a public good game. The protocols that were used to recruit the study's participants and collect its data were approved by the French National Commission on Informatics and Liberties (CNIL declaration #1321739) and the Senegalese National Council on Ethics in Health Research. Written informed consent was obtained from all of the adult subjects and from a parent of each subject who was younger than 18 years of age ($n = 3$). The rules of the game were completely explained to the participants in their local language.

Groups of four same-sex individuals (four men or four women), who were not direct kin, were formed. A total of 39 groups of men and 43 groups of women were recruited. These individuals were between 16 and 78 years of age (the mean age $\pm$ S.D. was 39 ± 16 for men and 38 ± 14 for women). We repeated the game for five periods (a sequential game), which allowed the players to modify their strategies on the basis of how other members of their group played the game; this repetition allowed for reciprocity aspects to be included in our evaluations of cooperative behaviour. At the beginning of each period, each of the four players received 200 g of rice. We used rice instead of coins to obtain continuous rather than incremental data; rice was also used because most participants were illiterate, and this factor would have caused monetary calculations and conversions to be problematic. The players individually entered a van. The players were instructed to allocate, once inside the van, their endowment of rice between a private good and a public good. At the end of each period, the players were informed of the total amount of rice that had been invested by the group during the period. At the end of the game, the total quantity of rice that each group had invested in the public good was first doubled and then divided into four equal portions that were paid out to the four players of the group. The rice that each player had allocated to their private good was then added to their payoff. These payoffs were placed in opaque bags to ensure the secrecy of the amounts that had been won and were provided to each player in private. At the end of each period, the total quantity of rice that each player had allocated to a private good was secretly weighed (the accuracy of the scale was 1 g).

2.2. Facial photographs

Facial photographs of all of the players were obtained from a frontal perspective at a distance of approximately 1 m using a digital camera (Canon EOS 20D) with a 50 mm focal length. The subjects were asked to express a neutral face (without a smile) and look at the camera. The photographs were all cropped to identical dimensions, and Adobe Photoshop CS2 (version 9.0.2) was used to change all of the photograph backgrounds to white.

2.3. The detection of altruism from physical appearance by Senegalese raters

A preliminary test was performed *in situ* to determine whether the detection of cooperativeness was possible in this population. The local raters were asked to estimate the players' propensity to contribute to the public good. The Senegalese raters (either three men or three women) were recruited in a distant village to ensure that they had no personal knowledge of the game players. Before the beginning of the experiment, the raters were asked to "guess" the amount of rice that would be invested in the public good by each player on a scale ranging from 1 (a very small amount of rice) to 4 (a very large amount of rice). The raters had only a short duration of time to evaluate the players on the basis of physical appearance (including verbal and non-verbal cues).

2.4. The detection of altruism in France using facial photographs from Senegal

In total, 194 men and 171 women, 18-69 years old (mean ages $\pm$ S.D.: 27 ± 7 for men and 27 ± 11 for women) were recruited on a voluntary basis in various areas of Montpellier (in the south of France) in the summer of 2011; in particular, this recruitment occurred at the university, in two research laboratories, and in a public location (the zoo). The participants were shown pairs of facial photographs and were asked to choose the more selfish individual from each pictured pair of Senegalese game players. The protocols that were used to recruit the participants and collect the data were approved by the French National Commission on Informatics and Liberties (CNIL declaration #1321739). Written informed consent was obtained from all of the subjects.

The pairs of photographs contained players from the same group of players in the public good game to control for any potential group effects. Moreover, to maximise the amplitude of the difference in cooperativeness, the largest and smallest contributors to the public good from each group were used to constitute a pair. The first period of the game was used as the criterion for assessing contributions to the public good because this period of the game produced the greatest inter-individual variance in the contribution amounts.

The choices were presented using a computer program that was written in Delphi (version 7). For each of the 80 pairs of face photographs (2 pairs were excluded from the initial sample of 82 pairs; one of these exclusions occurred because a mistake in the weight measurements of the private good allocations prevented an accurate distinction between the largest and the smallest contributors of a group, whereas the second excluded pair was omitted from the sample because a woman in that pair had only one eye), the raters had to click on the individual whom they considered to be more selfish. The raters were provided with an unlimited amount of time to answer for each pair. To examine whether the detection of the cooperativeness of men and women was sex-specific, two series of pairs were used: one series of male players (39 pairs) and one series of female players (41 pairs). The order of appearance of the pairs and the relative location of each photograph (left or right) were randomised. The score for each comparison was recorded as either 0 for failure or 1 for success (i.e., the identification of the smaller contributor as the more selfish individual). Five pairs were presented twice to each rater to establish the consistency of the raters. Data from inconsistent raters (defined as raters who failed to make an identical choice in at least three out of these five duplicated pairs) were removed from the analysis.

2.5. Statistical analysis

2.5.1. The detection of altruism from physical appearance by Senegalese raters

To investigate how well Senegalese raters were able to predict the magnitude of each player's contribution to the public good, the correlations between the "guesses" and the actual behaviours were assessed with Spearman tests for each combination of the sex of the raters and the sex of the players. A general linear mixed model (GLMM) was used to examine the potential effect of the sexes of the

raters and players on the quality of the raters' estimates; the GLMM accounted for the random effects of the player and rater identities. The response variable was a binary variable that represented the success of each estimation (this variable assumed a value of 1 for a success and a value of 0 for a failure). To obtain this variable, each player's contribution to the public good was transformed into a four-category variable in accordance with the quartiles of the contribution distribution because the "guess" was on a scale ranging from 1 to 4. Subsequently, the differences between the real contributions and the "guesses" were calculated. Finally, the value of the binary response variable in each case was obtained by considering a difference of 0 or 1 to be a good estimation (producing a value of 1 for the binary variable) and regarding a difference of 2 or more as a poor estimation (producing a value of 0 for the binary variable). The explanatory variables were the raters' sex, the players' sex, and the interaction between these two factors. The socio-economic statuses of the players and the ages of both the raters and players were used as control variables.

2.5.2. The detection of altruism in France using facial photographs from Senegal

To investigate whether the French raters were able to determine the less cooperative individual in the presented pairs significantly more often than chance would dictate, the success rate of these determinations was calculated for each rater. A proportion test (the *prop. test* function in R) was used to compare the success rates with the null hypothesis of no detection (50%) for each combination of the sex of the raters and the sex of the players. A GLMM was used to quantify the potential effect of the sex of the raters and the players on the accuracy of the detection; this GLMM accounted for the random effects caused by the identities of the raters and the player pairs. The response variable was the detection score for each pair and each rater (binary variable: success versus failure). The explanatory variables were the sex of the players, the sex of the raters, the age of the players, the socio-economic status of the players, and the interaction between the players' and raters' sexes. Because of the correlation between the raters' age and socio-economic status (Spearman's rank correlation: $r_s = 0.73$, $n = 227$, $p < 0.0001$), separate models were built for each of these two variables.

All of the GLMMs were computed with the *lmer* function of the *lme4* package in R. For each analysis, a full model was built that was not subjected to stepwise simplification, which could have increased the number of false positives and provided non-conservative results (Whittingham, et al., 2006). The significance of the terms was evaluated by χ^2 tests. All of the statistical analyses were performed using the R software, version 2.10.1 (R Development Core Team, 2010).

3. RESULTS

3.1. Cooperativeness in the public good game

Globally, Senegalese participants allocated slightly more than half of their initial endowment to the public good both during the initial period (mean $\pm$ S.D.: 104 ± 58 grams of rice) and as an average over the course of all five periods of the game (mean $\pm$ S.D.: 109 ± 52 grams). Wilcoxon non-parametric tests indicated that the men's contributions did not significantly differ from the women's contributions either during the initial period (men: 102 ± 57 grams, women: 106 ± 60 grams, $W = 13761$, $p = 0.43$) or over the course of all five periods (men: 108 ± 53 grams, women: 109 ± 50 grams, $W = 327277$, $p = 0.83$).

3.2. The detection of altruism from physical appearance by Senegalese raters

Male Senegalese raters were able to predict how players would contribute to the public good (Spearman rank correlation for the male players: $r_s = 0.45$, $n = 36$, $p = 0.006$; Spearman rank correlation for the female players: $r_s = 0.43$, $n = 36$, $p = 0.009$), despite the fact that these raters lived in a different village from the players and were therefore unfamiliar with the participants. By contrast, female Senegalese raters were unable to provide these types of accurate estimations (Spearman rank correlation for the male players: $r_s = 0.01$, $n = 59$, $p = 0.92$; Spearman rank correlation for the female players: $r_s = 0.06$, $n = 59$, $p = 0.63$). The GLMM confirmed the non-parametric results (Table S1). In particular, the GLMM demonstrated that the male raters were better than the female raters at predicting the players' contributions to the public good ($\chi^2 = 4.07$, $df = 1$, $p = 0.04$); this result was independent of the players' sex, which had no significant effect ($\chi^2 = 0.001$,

df = 1, $p = 0.97$) and did not significantly interact with the raters' sex ($\chi^2 = 0.6$, df = 1, $p = 0.43$). Moreover, no effects were observed from the age of the raters ($\chi^2 = 0.51$, df = 1, $p = 0.47$), the age of the players (age: $\chi^2 = 0.81$, df = 1, $p = 0.37$), or the socio-economic status of the players ($\chi^2 = 0.05$, df = 1, $p = 0.83$). This ability of men to detect the cooperativeness of players of both sexes on the basis of appearance suggests that cooperative skills are signalled, although the specific verbal or non-verbal cues that are involved in this signalling remain unidentified. This result extends the findings of previous studies, which had been restricted to examinations of industrialized cultures (Brown, et al., 2003; Fetchenhauer, et al., 2010; Oda, et al., 2009a; Oda, et al., 2009b; Verplaetse, et al., 2007), indicating that the ability to detect cooperativeness may be shared across cultures. However, women did not appear to be able to detect these types of signals regarding cooperativeness. It is notable that because of field conditions, only one group of three male raters and one group of three female raters (a female rater was replaced during the experiment) were involved in this study; this limited number of raters precludes any generalisation and study of the inter-rater variations that were observed.

3.3. The detection of altruism in France using facial photographs from Senegal

Excluding the inconsistent raters ($n = 51$), the male and female series of player pairs were assessed by 96 and 76 male raters, respectively, and by 69 and 73 female raters, respectively.

The French raters of both sexes were able to distinguish the cooperator from the egoist among the Senegalese male pairs on the basis of the static traits in facial photographs. The observed detection rates were significantly greater than 50% for the male players (male raters: 57 %, $\chi^2 = 161$, df = 96, $p < 0.0001$; female raters: 58 %, $\chi^2 = 135$, df = 69, $p < 0.0001$) but not for the female players (male raters: 48 %, $\chi^2 = 63$, df = 76, $p = 0.85$; female raters: 50 %, $\chi^2 = 55$, df = 73, $p = 0.94$). The GLMM confirmed the non-parametric results (Table S2), and the detection rates were higher for male players in both the model with the confounding age variable ($\chi^2 = 4.9$, df = 1, $p = 0.03$) and the model with the confounding socio-economic status variable ($\chi^2 = 4.8$, df = 1, $p = 0.03$). The female raters appeared to be better than the male raters at detecting egoists (the model with age: $\chi^2 = 2.6$, df = 1, $p = 0.1$; the model with socio-economic status: $\chi^2 = 5.1$, df = 1, $p = 0.02$); this result was independent of the players' sex, as indicated by the non-significant interaction

between the sexes of the raters and the sexes of the players (models with age: $\chi^2 = 0.41$, $df = 1$, $p = 0.52$; models with socio-economic status: $\chi^2 = 2.4$, $df = 1$, $p = 0.12$). No effects of the raters' age ($\chi^2 = 0.01$, $df = 1$, $p = 0.92$) or socio-economic status ($\chi^2 < 0.01$, $df = 1$, $p > 0.98$) were observed.

Further investigations using GLMMs tested whether the detection rate of male players was influenced by the level of cooperativeness of the players as measured in the public good game, by the difference in the cooperativeness between the two examined players of each pair, or by the ages and/or socio-economic statuses of the raters and players. No significant effect was observed for any of these variables (these results are available upon request).

4. DISCUSSION

The aim of this study was to examine whether individuals were able to discriminate cooperators from non-cooperators on the basis of static facial cues. Facial traits, including static characteristics, are known to represent a component of attractiveness (through averageness, symmetry and secondary sexual traits); signalling phenotypic quality, genetic quality, and developmental health (Little, et al., 2007; Little & Hancock, 2002; Scheib, et al., 1999; Thornhill & Gangestad, 1993; Thornhill & Gangestad, 1999); revealing fertile windows (Manning, et al., 1996; Scutt & Manning, 1996); indicating an individual's diet (Whitehead, et al., 2012); and demonstrating the relatedness of individuals (Alvergne, et al., 2007; Dal Martello & Maloney, 2006; Maloney & Dal Martello, 2006).

Non-static facial traits are known to provide signals of cooperativeness, such as facial emotional expressivity (e.g., Brown, et al., 2003; Oda, et al., 2009b). However, it was unclear whether static facial features also convey this type of information (Verplaetse, et al., 2007). In this study, both male and female French raters were able to detect cooperativeness in Senegalese male faces at rates that were superior to the probabilities predicted by chance. The photographs displayed faces with a neutral expression; therefore, only static facial cues could be used to detect cooperativeness. Because the photographs represented Senegalese faces and the raters were French, certain facial cues of cooperativeness appear to be inter-

culturally readable. To our knowledge, this is the first evidence of the existence of cooperativeness cues from static faces that are shared across cultures.

The ability to signal cooperativeness and accurately estimate it among unfamiliar individuals through facial features, which are an easily visible characteristics of individuals, most likely plays an important role in the choice of a social partner or mate. This choice is frequently pivotal for the outcome of an interaction. The use of both static and dynamic facial cues likely facilitates the detection of altruists. Altruists can therefore choose other altruists not only on the basis of past interactions but also from cues that are obtained during an initial encounter. The assortment of individuals by altruistic tendencies has been observed in experimental studies, and altruistic participants are frequently preferred as partners for cooperative interactions (Barclay & Willer, 2007; Chiang, 2010; Sylwester & Roberts, 2010). This type of assortment has also been observed in real life. In particular, in school and university settings, compared with egoists, altruists befriend more altruistic classmates (Pradel, et al., 2009); in addition, prosocial students tend to select other prosocial students to play social dilemma games (Sheldon, et al., 2000). Moreover, this type of assortment also occurs with respect to mate choice; assortative mating according to cooperativeness has been observed in several countries (Buss, 1984; Guttman & Zohar, 1987; Luo & Klohnen, 2005; Price & Vandenberg, 1980). Preferences for a cooperatively similar mate can lead to the evolution of altruism if the selfish advantage of egoistic individuals is out-competed by the benefits of mutual cooperation between altruists.

However, the specific inter-cultural facial traits that are involved in detecting cooperation remain unidentified. Notably, the French raters were unable to detect cooperativeness in the female Senegalese faces, which suggests that sex-specific traits are involved and that only male facial traits that signal cooperative skills are inter-culturally readable. One of these inter-cultural traits could be the facial width-to-height ratios of males, a sexually dimorphic and testosterone-linked facial trait. Facial width appears to be used as a cue of trustworthiness; in previously published studies, men with greater facial widths were more likely to exploit the trust of others, and other players were less likely to trust these men (Stirrat & Perrett, 2010). These results provide an indirect indication that men with low testosterone levels (i.e., less masculinised men) behave more cooperatively and are considered to be

more cooperative; this conjecture is supported by the fact that based on a self-report personality scale, cooperativeness is negatively correlated with testosterone level (Harris, et al., 1996). In addition, men with high testosterone levels are more likely to reject low ultimatum game offers (Burnham, 2007). Male facial width could be one of several traits that are involved in the signalling of cooperativeness. Every testosterone-linked facial trait (e.g., larger jawbones, more prominent cheekbones, and thinner cheeks) is a likely candidate with respect to the signalling of cooperativeness.

In contrast to men, women's static traits do not appear to provide inter-cultural signals of cooperativeness. However, in our pilot study, the Senegalese male raters were able to evaluate women's cooperativeness, suggesting that women do signal their cooperativeness in certain ways. The female facial traits that are involved in this signalling could therefore be culture-dependent. Another possible scenario is that women signal their propensity to cooperate only via either dynamic facial traits (e.g., expressivity) or non-facial traits (e.g., gesture and language) that were available to the Senegalese raters but not to the French raters. A study using the identical photographs with Senegalese raters is necessary to discriminate between these hypotheses.

Our study is the first to emphasise the presence, at least in men, of inter-cultural facial static traits that signal cooperativeness. In the future, tests must be conducted to assess whether testosterone-linked traits are involved in the detection of cooperativeness and to identify which traits are cross-culturally interpretable. Static facial features represent honest signals and could therefore be crucial in the detection of cooperativeness. By contrast, although certain dynamic facial traits, such as the felt smile (characterised by orbicularis oculi muscle activity), are reliable, many dynamic traits can be falsified. Previous studies indicate the presence of dynamic altruistic facial traits, such as emotional expressivity, but did not examine the detection components that are contributed by static traits. An investigation of the relative importance of the cooperative signals that are transmitted by static and dynamic traits should provide significant insights into the evolution of human cooperation.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to all of the participants in our study. We thank D. Sarr and E. Corr for their work as local guides, Mareme Niang for helpful advice and insights regarding the Senegalese culture, and P.Y. Biba-Nkouka for his help with the experiment that was conducted in France. Finally, we thank the members of the Senegalese Ethical Committee for their recommendations. This study was supported by the CNRS of France (www.cnrs.fr) and the Region Languedoc-Roussillon 'Chercheur(se)s d'Avenir'. The funders had no role in the design, data collection, statistical analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript for this study.

REFERENCES

- Alvergne, A., Faurie, C., & Raymond, M. (2007). Differential facial resemblance of young children to their parents: who do children look like more? *Evolution and Human Behavior*, 28(2), 135-144.
- Barclay, P., & Willer, R. (2007). Partner choice creates competitive altruism in humans. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 274, 749-753.
- Brosig, J. (2002). Identifying cooperative behavior: some experimental results in a prisoner's dilemma game. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 47(3), 275-290.
- Brown, W. M., Palameta, B., & Moore, C. (2003). Are there nonverbal cues to commitment? An exploratory study using the zero-acquaintance video presentation paradigm. *Evolutionary Psychology*, 1, 42-69.
- Burnham, T. C. (2007). High-testosterone men reject low ultimatum game offers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 274, 2327-2330.
- Buss, D. M. (1984). Marital assortment for personality dispositions: Assessment with three different data sources. *Behavior Genetics*, 14(2), 111-123.
- Chiang, Y. S. (2010). Self-interested partner selection can lead to the emergence of fairness. *Evolution and Human Behavior*, 31(4), 265-270.
- Dal Martello, M. F., & Maloney, L. T. (2006). Where are kin recognition signals in the human face? *Journal of Vision*, 6(12), 1356-1366.
- DeBruine, L. M. (2002). Facial resemblance enhances trust. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 269, 1307-1312.
- Fetchenhauer, D., Groothuis, T., & Pradel, J. (2010). Not only states but traits - Humans can identify permanent altruistic dispositions in 20 s. *Evolution and Human Behavior*, 31(2), 80-86.
- Gintis, H., Smith, E. A., & Bowles, S. (2001). Costly signaling and cooperation. *Journal of Theoretical Biology*, 213(213), 103-119.
- Guttman, R., & Zohar, A. (1987). Spouse similarities in personality items: Changes over years of marriage and implications for mate selection. *Behavior Genetics*, 17(2), 179-189.
- Harris, J. A., Rushton, J. P., Hampson, E., & Jackson, D. N. (1996). Salivary testosterone and self-report aggressive and pro-social personality characteristics in men and women. *Aggressive Behavior*, 22, 321-331.
- Little, A. C., Apicella, C. L., & Marlowe, F. W. (2007). Preferences for symmetry in human faces in two cultures: data from the UK and the Hadza, an isolated group of hunter-gatherers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 274(1629), 3113-3117.
- Little, A. C., & Hancock, P. J. B. (2002). The role of masculinity and distinctiveness in judgments of human male facial attractiveness. *British Journal of Psychology*,

93, 451-464.

- Luo, S. H., & Klohnen, E. C. (2005). Assortative mating and marital quality in newlyweds: A couple-centered approach. *Journal of Personality and Social Psychology*, 88(2), 304-326.
- Maloney, L. T., & Dal Martello, M. F. (2006). Kin recognition and the perceived facial similarity of children. *Journal of Vision*, 6(10), 1047-1056.
- Manning, J. T., Scutt, D., Whitehouse, G. H., Leinster, S. J., & Walton, J. M. (1996). Asymmetry and the menstrual cycle in women. *Ethology and Sociobiology*, 17(2), 129-143.
- Mehu, M., Grammer, K., & Dunbar, R. I. M. (2007). Smiles when sharing. *Evolution and Human Behavior*, 28(6), 415-422.
- Mehu, M., Little, A. C., & Dunbar, R. I. M. (2007). Duchenne smiles and the perception of generosity and sociability in faces *Journal of Evolutionary Psychology*, 5, 183-196.
- Miller, G. F. (2007). Sexual selection for moral virtues. *Quarterly Review of Biology*, 82(2), 97-125.
- Noe, R., & Hammerstein, P. (1995). Biological Markets. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(8), 336-339.
- Nowak, M. A., & Sigmund, K. (1998). Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature*, 393, 573-577.
- Oda, R., Naganawa, T., Yamauchi, S., Yamagata, N., & Matsumoto-Oda, A. (2009a). Altruists are trusted based on non-verbal cues. *Biology Letters*, 5(6), 752-754.
- Oda, R., Yamagata, N., Yabiku, Y., & Matsumoto-Oda, A. (2009b). Altruism Can Be Assessed Correctly Based on Impression. *Human Nature-an Interdisciplinary Biosocial Perspective*, 20(3), 331-341.
- Pradel, J., Euler, H. A., & Fetchenhauer, D. (2009). Spotting altruistic dictator game players and mingling with them : the elective assortment of classmates. *Evolution and Human Behavior*, 30, 103-113.
- Price, R. A., & Vandenberg, S. G. (1980). Spouse similarity in American and Swedish couples. *Behavior Genetics*, 10(1), 59-71.
- R Development Core Team (2010). R: a language and environment for statistical computing. In R Foundation for Statistical Computing (Ed.), Vienna.
- Roberts, G. (1998). Competitive altruism: from reciprocity to the handicap principle. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 265, 427-431.
- Scheib, J. E., Gangestad, S. W., & Thornhill, R. (1999). Facial attractiveness, symmetry and cues of good genes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 266(1431), 1913-1917.
- Schug, J., Matsumoto, D., Horita, Y., Yamagishi, T., & Bonnet, K. (2010). Emotional expressivity as a signal of cooperation. *Evolution and Human Behavior*, 31(2),

87-94.

- Scutt, D., & Manning, J. T. (1996). Symmetry and ovulation in women. *Human Reproduction*, 11(11), 2477-2480.
- Sheldon, K. M., Sheldon, M. S., & Osbaldiston, R. (2000). Prosocial values and group assortment - Within an N-person prisoner's dilemma game. *Human Nature-an Interdisciplinary Biosocial Perspective*, 11(4), 387-404.
- Stirrat, M., & Perrett, D. I. (2010). Valid Facial Cues to Cooperation and Trust: Male Facial Width and Trustworthiness. *Psychological Science*, 21(3), 349-354.
- Sylwester, K., & Roberts, G. (2010). Cooperators benefit through reputation-based partner choice in economic games. *Biology Letters*, 6(5), 659-662.
- Thornhill, R., & Gangestad, S. W. (1993). Human facial beauty. Averageness, symmetry, and parasite resistance. *Human Nature*, 4, 237-269.
- Thornhill, R., & Gangestad, S. W. (1999). Facial attractiveness. *Trends in Cognitive Sciences*, 3, 452-460.
- Verplaetse, J., Vanneste, S., & Braeckman, J. (2007). You can judge a book by its cover: the sequel. A kernel of truth in predictive cheating detection. *Evolution and Human Behavior*, 28(4), 260-271.
- Whitehead, R. D., Re, D., Xiao, D. K., Ozakinci, G., & Perrett, D. I. (2012). You Are What You Eat: Within-Subject Increases in Fruit and Vegetable Consumption Confer Beneficial Skin-Color Changes. *PLoS ONE*, 7(3).
- Whittingham, M. J., Stephens, P. A., Bradbury, R. B., & Freckleton, R. P. (2006). Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *Journal of Animal Ecology*, 75(5), 1182-1189.
- Wilson, D. S., & Dugatkin, L. A. (1997). Group selection and assortative interactions. *American Naturalist*, 149(2), 336-351.
- Wilson, R. K., & Eckel, C. C. (2006). Judging a book by its cover: Beauty and expectations in the trust game. *Political Research Quarterly*, 59(2), 189-202.

Table S1. The GLMM of the detection accuracy of the Senegalese raters (n = 7*) with respect to judgements of players' cooperativeness from their physical appearance (n = 88 men and 81 women). For each variable, the estimate, the standard error of the mean (SE), the χ^2 statistic, the degrees of freedom (df), and the *p*-value of the likelihood ratio test of the comparison between the full model and the model without the factor are provided. For the categorical variables, the estimates are for the comparison between one category and the reference category (the underlined term).

Predictor variables (n = 468)		Estimate	SE	χ^2	df	<i>p</i> value
Intercept		1.6	0.73			
Player's sex	Women/ <u>Men</u>	0.008	0.24	0.001	1	0.97
Rater's sex	Women/ <u>Men</u>	-0.81	0.37	4.07	1	0.04
Rater's age		-0.01	0.02	0.51	1	0.47
Rater's socio-economic status		-0.03	0.12	0.05	1	0.83
Player's age		0.008	0.008	0.81	1	0.37
Interaction term						
Rater's sex x Player's sex	Women/ <u>Men</u>	-0.642	0.53	0.62	1	0.43
Random term		Variance	SE			
Rater		0.06	0.24	3.79	1	0.05
Players		0.39	0.63	2.57	1	0.11

*Groups of three raters (either three men or three women) were used. A female rater was replaced during the course of the experiment.

Table S2. The GLMM of the detection accuracy of the French raters (n = 314) with respect to judgements of players' cooperativeness from 80 comparisons of facial photographs. For each variable, the estimate, the standard error of the mean (SE), the χ^2 statistic, the degrees of freedom (df), and the *p*-value of the likelihood ratio test of the comparison between the full model and the model without the factor are provided. For the categorical variables, the estimates are for the comparison between one category and the reference category (the underlined term).

1. The GLMM including the rater's age

Predictor variables (n = 12,544)		Estimate	SE	χ^2	df	<i>p</i> value
Intercept		0.35	0.15			
Rater's sex	Women/ <u>Men</u>	0.06	0.04	2.6	1	0.1
Player's sex	Women/ <u>Men</u>	-0.42	0.19	4.9	1	0.03
Rater's age		-0.0002	0.002	0.01	1	0.92
Interaction term						
Rater's sex x Player's sex	Women/ <u>Men</u>	-0.05	0.08	0.4	1	0.52
Random term		Variance	SE			
Rater		$1.4 \cdot 10^{-09}$	$3.7 \cdot 10^{-05}$	1.96	1	0.16
Pair of players		0.7	0.8	1557	1	<0.0001

2. The GLMM including the rater's socio-economic status

Predictor variables (n = 9,061)		Estimate	SE	χ^2	df	<i>p</i> value
Intercept		0.3	0.13			
Rater's sex	Women/ <u>Men</u>	0.1	0.05	5.07	1	0.02
Player's sex	Women/ <u>Men</u>	-0.41	0.19	4.77	1	0.03
Rater's socio-economic status		-0.0002	0.007	<0.01	1	0.98
Rater's sex x Player's sex	Women/ <u>Men</u>	-0.14	0.09	2.42	1	0.12
Random term		Variance	SE			
Rater		$1.4 \cdot 10^{-09}$	$3.7 \cdot 10^{-05}$	1.96	1	0.16
Pair of players		0.7	0.8	1557	1	<0.0001

CHAPITRE VII : Influence des hormones sexuelles sur les comportements coopératifs ? L'exemple de la testostérone

Le lien entre testostérone et coopération entre individus non-apparentés est peu connu chez l'Homme. Toutefois, les résultats des études analysant ce lien indiquent toutes que les hommes produisant beaucoup de testostérone semblent plus agressifs et moins coopératifs que ceux en produisant moins (Burnham, 2007; Harris et al., 1996; Zak et al., 2009). Néanmoins, la coopérativité des hommes a seulement été mesurée par questionnaires (Harris et al., 1996) ou par des jeux d'économie dyadiques (Burnham, 2007; Zak et al., 2009). Il était donc nécessaire d'analyser l'influence de cette hormone dans un jeu où une compétition sur la coopérativité peut survenir, tel que le jeu du bien public. En effet, la testostérone étant impliquée dans la compétition intra-sexuelle (Gladue et al., 1989; Mazur & Booth, 1998; Wagner et al., 2002); elle pourrait influencer la compétition pour être le plus coopératif, qui a été observée chez les hommes lors de ce même jeu (Van Vugt & Iredale, 2012). Nous prédisions donc que (i) les individus produisant beaucoup de testostérone seraient plus enclins à coopérer dans le jeu du bien public, et que ce phénomène serait d'autant plus important en présence de partenaires sexuels potentiels, et que (ii) les dons seraient préférentiellement réalisés par les hommes produisant une quantité de testostérone plus faible, ces derniers s'investissant davantage dans les soins parentaux (Alvergne et al., 2009a).

I. Méthodes et analyses statistiques

Des échantillons salivaires de 117 hommes sénégalais ayant joué à un jeu du bien public et à une expérience mesurant leur générosité envers des enfants ont été recueillis (cf. Chapitre 1- II.6)

I. 1 Effet de la testostérone sur les contributions au compte collectif lors du jeu du bien public

Afin d'examiner si le taux de testostérone est lié à la coopérativité dans le jeu du bien public, des modèles de régression censurés (modèles Tobit) ont été

Table 1. Modèles Tobit examinant l'influence du taux de testostérone global sur la coopérativité des hommes pour la première période (1) et pour les périodes 2 à 5 (2) du jeu du bien public. Pour chaque variable, les coefficients, l'erreur sur la moyenne (S.E.), la statistique du χ^2 , les degrés de liberté (df), et la p -valeur du test de χ^2 sont donnés. Pour les variables catégorielles, les coefficients sont pour une catégorie comparée à la catégorie de référence (terme souligné). Les résultats des modèles utilisant le taux de testostérone matinal (moyenne des deux échantillons du matin) ou celui de l'après-midi (moyenne des deux échantillons de l'après-midi) ne sont pas qualitativement différents (Annexe AII.1 & AII.2).

(1) Période 1

(n = 96)	Coefficient	S.E.	χ^2	df	P value
(Intercept)	120,09	38,26			
Testostérone	0,16	0,20	0,62	1	0,43
Catégorie d'observateurs			0,32	2	0,85
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	-1,90	11,76		
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	5,57	13,14		
Villages			31,2	4	<0,0001
	Village A / <u>B</u>	-29,23	36,92		
	Village C / <u>B</u>	5,09	37,15		
	Village D / <u>B</u>	-70,68	36,12		
	Village E / <u>B</u>	-9,13	36,28		
Log-likelihood	-514,50				
Testostérone X catégorie d'observateurs			0,64	2	0,72
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	0,27	0,46		
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	0,46	0,62		

(2) Périodes 2 à 5

(n = 381)	Coefficient	S.E.	χ^2	df	P value
(Intercept)	98,08	59,50			
Testostérone	0,11	0,16	0,49	1	0,48
Catégorie des observateurs			0,90	2	0,64
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	2,58	8,04		
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	9,65	10,33		
Villages			39,5	0	<0,0001
	Village A / <u>B</u>	-8,82	58,73		
	Village C / <u>B</u>	30,94	58,72		
	Village D / <u>B</u>	-35,56	58,75		
	Village E / <u>B</u>	16,69	58,59		
Contribution du groupe $t-1$	<0,1	0,01	0,22	1	0,64
Log-likelihood	-1993,46				
Testostérone X catégorie d'observateurs			1,1	2	0,59
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	0,37	0,36		
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	0,27	0,51		

utilisés (comme dans l'article 2). La variable dépendante était la contribution au compte collectif. Nous avons premièrement analysé l'influence de la testostérone sur la contribution lors de la première période du jeu, puis sur les contributions des périodes 2 à 5 en prenant en compte le fait que la contribution d'un individu à la période t pouvait être influencée par la contribution du groupe à la période $t-1$. Le taux de testostérone global (moyenne sur les 4 échantillons recueillis) était utilisé comme variable explicative. Afin de tester si l'influence de la testostérone dépend de la présence ou non de partenaires sexuels potentiels, la catégorie des observateurs (hommes, jeunes femmes, femmes âgées), et son interaction avec le taux de testostérone étaient inclus dans les modèles. De plus, le village dans lequel avait eu lieu l'expérience était utilisé comme variable contrôle. La significativité des termes a été évaluée par des tests du χ^2 .

1. 2 Effet de la testostérone sur la générosité envers des enfants

Etant donné la proportion importante d'individus qui n'avaient pas fait de don, une variable réponse binaire (0 quand l'individu n'a pas fait de don, 1 pour les dons de n'importe quel montant) a été utilisée dans un premier temps, afin d'examiner si la probabilité de faire un don pour la cantine de l'école variait en fonction du taux de testostérone. Un modèle linéaire généralisé mixte (GLMM, fonction *lmer* du package *lme4* de R), permettant de contrôler pour l'effet aléatoire du groupe dans lequel un individu avait joué, a été réalisé. Les variables explicatives utilisées étaient le taux de testostérone global, la catégorie d'observateurs, et leur interaction. Le village et le montant des gains obtenus après le jeu du bien public (à partir duquel les participants pouvaient faire un don), ont été utilisés comme variables de contrôle. La significativité des termes a été évaluée par des tests du χ^2 .

Pour analyser ensuite l'effet potentiel du taux de testostérone sur le montant en riz donné, un modèle linéaire mixte (fonction *lme* du package *nlme* de R) contenant les mêmes variables explicatives et contrôles que le modèle précédant, a été réalisé uniquement pour les participants qui avait fait un don. Une transformation « racine carré » était nécessaire pour normaliser les résidus du modèle. La significativité des termes a été évaluée par des tests F .

Table 2. GLMM examinant l'influence du taux de testostérone global sur la probabilité des hommes à faire un don à la cantine de l'école. Pour chaque variable, les coefficients, l'erreur sur la moyenne (S.E.), la statistique du χ^2 , les degrés de liberté (df), et la *p*-valeur du test du ratio de vraisemblance de la comparaison entre le modèle complet et le modèle sans la variable, sont donnés. Pour les variables catégorielles, les coefficients sont pour une catégorie comparée à la catégorie de référence (terme souligné). Les résultats des modèles utilisant le taux de testostérone matinal (moyenne des deux échantillons du matin) ou celui de l'après-midi (moyenne des deux échantillons de l'après-midi) ne sont pas qualitativement différents (Annexe AII.3).

Probabilité de faire un don					
(n = 96)	<i>Coefficient</i>	<i>S.E.</i>	χ^2	<i>df</i>	<i>P value</i>
(Intercept)	14,65	2824,1			
Testostérone	0,01	0,01	0,95	1	0,33
Catégorie d'observateurs			9,56	2	<0,01
Jeunes femmes / <u>hommes</u>	1,33	0,64			
Femmes âgées / <u>hommes</u>	2,40	0,84			
Villages			17,40	4	<0,001
Village A / <u>B</u>	-15,75	2824,1			
Village C / <u>B</u>	-17,93	2824,1			
Village D / <u>B</u>	-14,08	2824,1			
Village E / <u>B</u>	-14,93	2824,1			
Gain issue du jeu du bien public	0,30	0,39	0,59	1	0,44
Interaction	<i>Coefficient</i>	<i>S.E.</i>	χ^2	<i>df</i>	<i>P value</i>
Testostérone X catégorie d'observateurs			2,65	2	0,26
Jeunes femmes / <u>hommes</u>	-0,01	0,02			
Femmes âgées / <u>hommes</u>	-0,06	0,04			
Effet aléatoire			χ^2	<i>df</i>	<i>P value</i>
Identité du groupe			14,11	1	0,0002

L'âge, le statut socio-économique, et le nombre d'enfants n'ont été inclus dans aucun de ces modèles. En effet, le taux de testostérone est corrélé avec l'âge (test de corrélation de Spearman : $p = -0,37$, $p < 0,001$), le statut socio-économique (test de corrélation de Spearman : $p = 0,23$, $p = 0,02$), et le nombre d'enfants (test de corrélation de Spearman : $p = -0,29$, $p < 0,01$), et aucune de ces trois variables n'influencent les contributions des hommes au compte collectif lors du jeu du bien public, ou leur générosité envers les enfants (*cf.* Article 2).

II. Résultats et discussion

II.1 Variations de la testostérone

Les taux de testostérone variaient de 17,2 à 117,8 pg/ml (moyenne $\pm$ SD : $55,7 \pm 24,7$). Les taux moyens (moyenne des échantillons du matin et de l'après-midi) des deux jours d'échantillonnage étaient positivement et significativement corrélés entre eux (test de corrélation de Spearman : $p = 0,69$, $p < 0,0001$). Les taux moyens matinaux étaient également corrélés avec ceux de l'après-midi (test de corrélation de Spearman : $p = 0,58$, $p < 0,0001$). Les taux de testostérone des hommes de cette population sont plus faibles que ceux observés chez des hommes de sociétés occidentales (Burnham, 2007 ; Goncharov et al., 2006), ce qui est cohérent avec les taux de testostérone observés dans d'autres populations non-occidentales (Bribiescas, 2001 ; Ellison & PanterBrick, 1996) et dans une étude précédente réalisée dans la même population sénégalaise (Alvergne et al., 2009b).

II. 2 Effet de la testostérone sur les contributions au compte collectif lors du jeu du bien public

La contribution au compte collectif des hommes n'est pas influencée par leur taux de testostérone durant la première période du jeu ($\chi^2 = 0,62$, $df = 1$, $p = 0,43$), ou durant les périodes suivantes ($\chi^2 = 0,49$, $df = 1$, $p = 0,48$) (Table 1). Aucun effet de l'interaction entre le taux de testostérone et la catégorie d'observateurs n'a été observé, que ce soit à la première période ($\chi^2 = 0,64$, $df = 2$, $p = 0,72$) ou aux suivantes ($\chi^2 = 1,1$, $df = 2$, $p = 0,59$) (Table 1).

Table 3. LMM examinant l'influence du taux de testostérone global sur le montant donné à la cantine de l'école, pour tous les hommes ayant fait une donation non-nulle (1). Même analyse en enlevant les trois hommes ayant donné des montants « extrêmes » (< 500g) (2). Pour chaque variable, les coefficients, l'erreur sur la moyenne (S.E.), la statistique du test *F*, les degrés de liberté au numérateur (df), les degrés de liberté au dénominateur (dfden), et la *p*-valeur du test du ratio de vraisemblance de la comparaison entre le modèle complet et le modèle sans la variable, sont donnés. Pour les variables catégorielles, les coefficients sont pour une catégorie comparée à la catégorie de référence (terme souligné). Les résultats des modèles utilisant le taux de testostérone matinal ou celui de l'après-midi sont consultables en Annexe All.4.

(1) Montant du don

(n = 65)		Coefficient	S.E.	F	df	dfden	P value
(Intercept)		15,3	3,9				
Testostérone		0,04	0,02	0,91	1	32	0,04
Catégorie des observateurs				0,93	2	24	0,47
Villages	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	1,23	1,57				
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	-0,83	1,83				
				0,47	4	24	0,47
	Village A / <u>B</u>	-5,14	3,77				
	Village C / <u>B</u>	-6,56	4,49				
	Village D / <u>B</u>	-6,16	3,71				
Gain issue du public good game		-0,21	0,71	0,43	1	32	0,77
Interaction		Coefficient	S.E.	F	df	dfden	P value
Testostérone X catégorie d'observateurs				0,07	2	30	0,93
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	-0,01	0,05				
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	-0,03	0,07				
Effet aléatoire				χ^2	df	P value	
Identité du groupe				17,6	1	<0,0001	

(2) Montant du don (sans les trois dons « extrêmes »)

(n = 62)		Coefficient	S.E.	F	df	dfden	P value
(Intercept)		10,5	3,8				
Testostérone		0,02	0,02	0,91	1	29	0,35
Catégorie des observateurs				0,93	2	24	0,41
Villages	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	0,97	1,36				
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	-1,04	1,56				
				0,47	4	24	0,75
	Village A / <u>B</u>	1,22	3,78				
	Village C / <u>B</u>	-0,82	4,29				
	Village D / <u>B</u>	0,61	3,77				
Gain issue du public good game		0,40	0,61	0,43	1	29	0,51
Interaction		Coefficient	S.E.	F	df	dfden	P value
Testostérone X catégorie d'observateurs				0,15	2	27	0,86
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	-0,02	0,04				
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	-0,01	0,06				
Effet aléatoire				χ^2	df	P value	
Identité du groupe				17,6	1	<0,0001	

II. 3 Effet de la testostérone sur la générosité envers des enfants

Le taux de testostérone ne semble pas influencer la probabilité de faire un don à la cantine de l'école ($\chi^2 = 0,95$, $df = 1$, $p = 0,33$) (Table 2). Toutefois, pour les participants ayant réalisés des dons non-nuls, les hommes produisant une plus forte quantité de testostérone donnent une proportion de riz plus importante à la cantine de l'école ($F_{1,32} = 4,56$, $df = 1$, $p = 0,04$) (Table 3). Néanmoins, on peut remarquer que la distribution au don de la cantine de l'école possède trois valeurs supérieures à 500g de riz, qui s'écartent du reste de la distribution (Figure 11). Ces valeurs semblent être à l'origine du lien positif entre le taux de testostérone et le montant du don. Le même modèle, sans ces trois valeurs, n'indique plus d'effet significatif du taux de testostérone sur la générosité (Table 3).

Enfin, aucun effet de l'interaction entre le taux de testostérone et la catégorie d'observateurs n'a été observé, que ce soit pour la probabilité de faire un don ($\chi^2 = 2,65$, $df = 2$, $p = 0,26$) (Table 2) ou pour le montant donné ($F_{2,30} = 0,07$, $df = 1$, $p = 0,93$) (Table 3).

Les résultats des modèles examinant l'influence du taux de testostérone matinal (moyenne des deux échantillons du matin) ou celui de l'après-midi (moyenne des deux échantillons de l'après-midi) sur la coopérativité dans le jeu du bien public (Annexe AII.1 & AII.2) ou sur la probabilité de faire un don à la cantine de l'école (Annexe AII.3), ne sont pas qualitativement différents des résultats avec le taux de testostérone global. Pour les modèles concernant le montant du don, un effet marginalement non-significatif de la testostérone matinal ($F_{1,34} = 3,30$, $df = 1$, $p = 0,08$) a été trouvé (mais qui disparaît lorsque les trois valeurs sortant de la distributions sont enlevés), mais pas pour la testostérone de l'après-midi ($F_{1,36} = 2,00$, $df = 1$, $p = 0,17$) (Annexe AII.4).

Notre étude ne permet pas de confirmer l'une ou l'autre des hypothèses formulées initialement, à savoir si le lien entre coopérativité et taux de testostérone est positif ou négatif, mais il semblerait que ce lien varie en fonction du contexte dans lequel les hommes coopèrent, de la population considérée (différences culturelles) et du type de mesure de coopérativité utilisée : en effet la coopérativité dans le jeu du bien public et dans l'expérience du don ne reflète pas les mêmes facettes de la coopération (*cf.* Article 2). Les études examinant un lien entre le taux de testostérone et la coopérativité ne sont pas suffisantes afin de pouvoir clairement interpréter ces résultats.

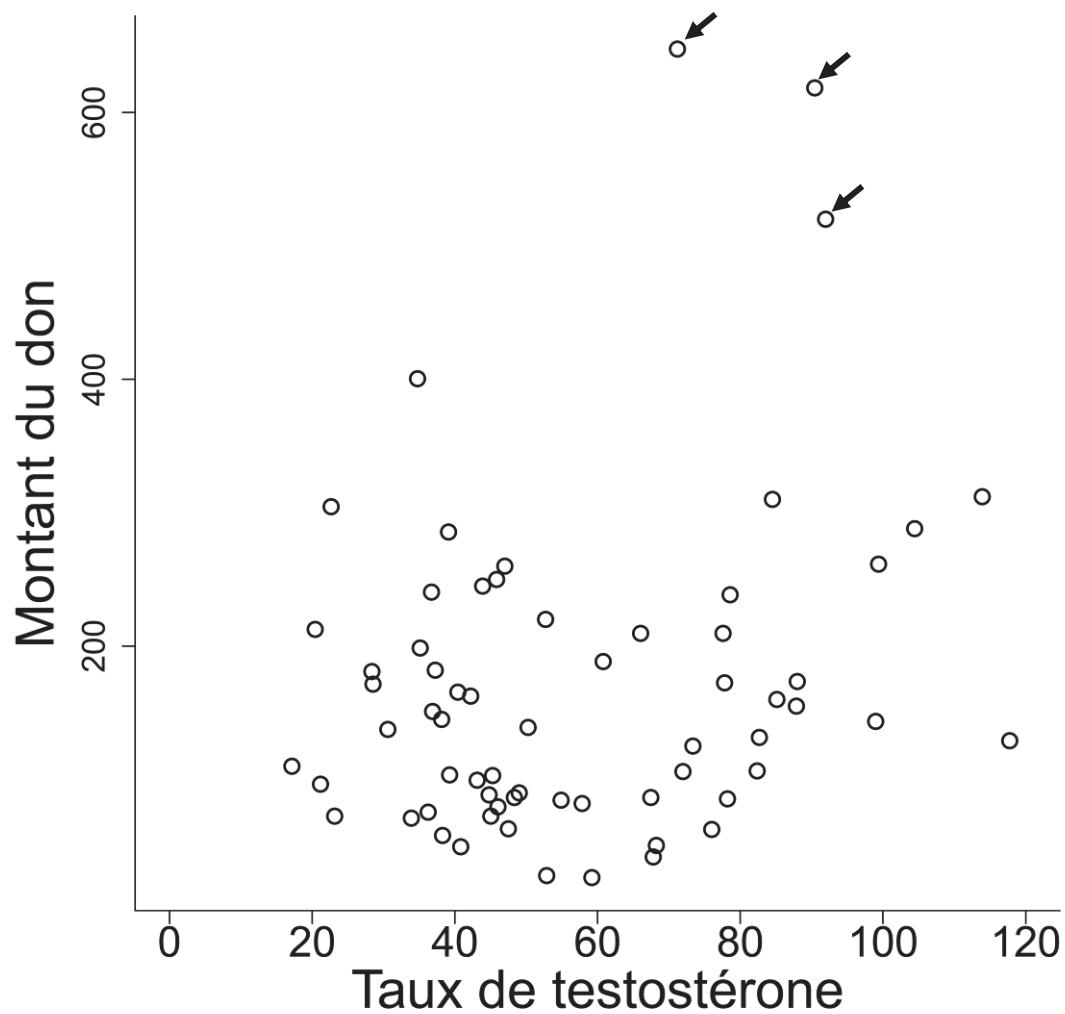


Figure 11. Illustration de la corrélation entre le taux de testostérone (pg/ml) et le montant du don en riz (g) pour les hommes ayant réalisé une contribution non-nulle à la cantine de l'école (données brutes). Les valeurs « extrêmes » sont identifiées par des flèches.

Les dosages hormonaux des échantillons recueillis lors du jeu du bien public effectué en France (Article 1) pourraient nous apporter de nouveaux éléments de réponse et améliorer notre compréhension des effets de la testostérone sur la coopérativité, du moins lors de l'élaboration d'un jeu du bien public en présence de partenaires sexuels potentiels.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

I. La sélection sexuelle et le paradoxe de la coopération

Il n'existait à ce jour que très peu d'études examinant l'influence de la sélection sexuelle sur les comportements coopératifs chez l'Homme, et aucune n'avait testé expérimentalement l'hypothèse d'une implication de la sélection sexuelle dans le maintien de la coopération dans d'autres espèces sociales. Nos recherches, effectuées sur deux populations humaines et une espèce de rongeur *Mus spicilegus*, soutiennent partiellement les prédictions associées à cette hypothèse, à savoir : que les individus coopèrent davantage en présence de partenaires sexuels potentiels, que les coopérateurs sont préférés comme partenaires sexuels, et que ces préférences conduisent à un appariement selon la coopérativité. D'autre part, nos travaux viennent étayer l'existence de traits physiques du visage permettant la détection de la coopérativité d'un individu non-familier dans l'espèce humaine, dont au moins certains sont lisibles inter-culturellement, ce qui n'avait pas encore été montré. Certains traits physiques témoignant de la coopérativité pourraient également être impliqués chez la Souris glaneuse, bien que cela reste encore à déterminer. De plus, il semblerait que le taux de testostérone soit lié à la coopérativité, du moins chez les hommes. Nos résultats fournissent des indices supplémentaires venant s'ajouter aux observations qui avaient précédemment suggéré une influence éventuelle de la sélection sexuelle dans les comportements coopératifs, et ouvrent la voie à de nouvelles recherches sur le rôle de la sélection sexuelle dans différentes populations humaines et dans diverses espèces sociales.

Plusieurs questions ont servi de lignes directrices, et pour chacune d'elle, des éléments de réponses sont proposés ci-dessous, dans différentes espèces ou populations humaines.

Les individus coopèrent-ils plus en présence de partenaires sexuels potentiels ?

Dans les deux populations humaines étudiées, seuls les hommes semblent être influencés par la présence de partenaires sexuels potentiels. Par exemple, les hommes sénégalais sont plus généreux envers des enfants en présence de femmes. De plus, la présence de femmes semble mener à une compétition intra-sexuelle

pour la coopérativité, les hommes français et sénégalais ont alors tendance à être plus coopératifs en leur présence. Nos résultats mettent également en évidence que l'augmentation de la coopérativité des hommes n'est pas restreinte aux cas dans lequel l'audience est composée de partenaires sexuels potentiels. Ils coopèrent également de façon plus importante quand leur réputation est en jeu, possiblement parce qu'elle a des conséquences sur leurs chances de reproduction future. Par exemple, au Sénégal, les hommes coopèrent plus en présence de femmes âgées, celle-ci influençant probablement les décisions de mariage, et en France, les hommes coopèrent plus lorsque leur propre sexe est affiché. Globalement, nos résultats sont en accord avec les nombreuses observations indiquant que ce sont les hommes qui amplifient leurs comportements coopératifs en présence de partenaires sexuels potentiels (Goldberg, 1995; Iredale et al., 2008; Jacob et al., 2010; Latané, 1970; Van Vugt & Iredale, 2012).

La coopérativité des femmes ne semble pas être influencée par la sélection sexuelle. Au contraire, elles sont apparues, dans l'expérience au Sénégal, plus soucieuses de leur réputation auprès d'autres femmes. La coopérativité des femmes apparaît être soumise à la sélection sociale non-sexuelle. Cet effet n'a pas été observé en France, ni dans une étude similaire effectuée en Grande-Bretagne (Van Vugt & Iredale, 2012).

Ces observations suggèrent l'existence de certains facteurs socio-écologiques associés aux variations interculturelles des comportements coopératifs, et ouvrent la voie à d'autres recherches sur l'importance relative de la sélection sexuelle et de la sélection sociale non-sexuelle en fonction de la dispersion biaisée vers l'un des deux sexes et du régime de reproduction. En effet, dans la population patrilocale étudiée, la sélection sexuelle semble influencer la coopérativité des hommes, tandis que la sélection sociale non-sexuelle influence les comportements coopératifs des femmes. Il serait alors intéressant d'examiner si cette tendance s'inverse dans une population matrilocale. De plus, contrairement aux résultats expérimentaux indiquant que les hommes sont plus compétitifs que les femmes dans des sociétés patrilocales et patrilinéaires (Gneezy et al., 2009), ainsi que dans de nombreux pays industrialisés (Gneezy et al., 2003; Niederle & Vesterlund, 2007; Niederle & Vesterlund, 2011), il a été montré dans une société matrilineaire et matrilocale que ce sont les femmes qui sont les plus compétitives (Gneezy et al., 2009). Une compétition pour la coopérativité pourrait donc être observée chez les

femmes de ces sociétés matrilineaires et matrilocales en présence d'observateurs hommes. De même, la polygamie entraîne une compétition intrasexuelle plus importante pour l'accès aux partenaires sexuels (Draper, 1988 ; Moorad et al., 2011) ; la coopérativité des hommes en présence de femmes devrait être plus intense dans les sociétés polygynes que dans les sociétés monogames. Cependant, il n'est pas évident de générer des prédictions en fonction du régime de reproduction. Ainsi, bien que le système de reproduction imposé socialement en France soit la monogamie, cela conduit dans les faits à un système de polygamie séquentielle, c'est-à-dire le remplacement d'un partenaire par un autre au cours de la vie. D'autres facteurs comme l'indépendance économique des femmes, pourrait également influencer la variance du succès reproducteur des hommes et donc le niveau de compétition intrasexuelle. De plus, il est relativement difficile de comparer les données obtenues dans diverses populations humaines. Les méthodes expérimentales utilisées doivent souvent être ajustées en fonction du contexte culturel. Pour tester l'influence du régime de reproduction sur l'importance du rôle de la sélection sexuelle dans les comportements coopératifs, il serait donc nécessaire de mener des campagnes de recherche dans de nombreuses populations humaines, et d'effectuer des études dans plusieurs sociétés monogames et polygames.

Les individus coopératifs sont-ils préférés comme partenaires sexuels ?

Plusieurs indices suggèrent que les coopérateurs sont préférés comme partenaires sexuels. Chez l'Homme, nous avons observé que la contribution moyenne au cours des 20 périodes du jeu du bien public des participants français et leur nombre de partenaires sexuels auto-évalué tendait à être positivement corrélé (Corrélation non paramétrique de Spearman : $\rho = 0.11$, $p = 0.06$). Au Sénégal, nous n'avons pas observé d'augmentation de l'attractivité suite à un comportement coopératif dans notre expérience. Toutefois, les participants les plus généreux étaient considérés comme de meilleurs parents par les observateurs de sexe opposé. Des préférences pour les partenaires sexuels signalant de meilleure qualité parentale ont été observées précédemment (Brase, 2006; Waynforth & Dunbar, 1995). Cette possibilité nécessite néanmoins d'être testée de façon expérimentale. Enfin, une corrélation positive entre la coopérativité des partenaires d'un couple a été observée dans nos deux populations étudiées. L'existence d'une telle

corrélation ne constitue pas une preuve de l'action de la sélection sexuelle, néanmoins, dans notre échantillon sénégalais, il semblerait que cette homogamie en soit une conséquence (cf. Article 3).

L'influence de la coopérativité sur les préférences sexuelles des femelles *Mus spicilegus* a été évaluée de façon plus directe, et nos résultats indiquent que les femelles préfèrent les coopérateurs. Des tests confirmant que les préférences mesurées correspondent au choix réel de partenaire n'ont pas pu être conduits dans notre étude, mais il semble toutefois important que les futures investigations de ce genre établissent un tel lien.

Il est difficile de mesurer directement les préférences sexuelles dans l'espèce humaine. On a recours à des indices indirects comme ceux cités précédemment. Afin de tester si les hommes les plus coopératifs sont réellement préférés par les femmes, des séances de *speed dating* truquées (où les hommes sont complices de l'expérience) pourraient être organisées. La coopérativité des hommes pourrait être signalée, par exemple, par la notification lors du dialogue avec la femme, de l'appartenance à une association humanitaire. Une telle expérience permettrait de tester directement, et pour la première fois, les préférences des femmes en termes de coopérativité pour des partenaires sexuels potentiels.

Dans l'ensemble, ces résultats mettent en évidence que la coopérativité est un critère de choix de partenaires. Les préférences pour un partenaire sexuel coopératif seraient adaptatives car la coopérativité d'un individu pourrait représenter sa qualité en tant que partenaire (Zahavi, 1995). La coopération représente un comportement coûteux et risqué (Clutton-Brock et al., 1998; Heinsohn & Legge, 1999), les coopérateurs pourraient ainsi signaler leur qualité génétique et leur capacité à accéder aux ressources, pouvant être transmises aux descendants. Coopérer pourrait également signaler la qualité parentale d'un individu : sa coopérativité pourrait être utilisée par des partenaires sexuels potentiels comme indice de son futur investissement parental (Farrelly et al., 2007; Miller, 2007). Cette hypothèse implique un lien positif entre la coopérativité avec des individus non-apparentés et l'investissement parental, mais cette possibilité n'a pas encore été examinée. Au Sénégal, les individus qui faisaient des dons importants envers des enfants étaient évalués comme de meilleurs parents, ce qui suggère de manière indirecte un lien entre la générosité et les qualités parentales. En estimant l'investissement parental de nos participants (Alvergne et al., 2009a), il serait

possible d'examiner si un tel lien existe. Concernant le lien potentiel entre coopérativité et investissement parental chez *Mus spicilegus*, une expérience estimant l'investissement paternel des individus dont la coopérativité a déjà été mesurée débutera prochainement (cf. Chapitre V).

Peut-on détecter la coopérativité d'un individu sans avoir pu observer son comportement ?

L'existence de préférences pour un partenaire coopératif peut permettre le maintien de la coopération entre individus non-apparentés, si l'avantage des égoïstes est compensé par les bénéfices de la coopération mutuelle entre individus coopératifs. Cette sélection n'est possible que si les individus sont capables de distinguer les coopérateurs des égoïstes, et si les coopérateurs s'apparient avec d'autres coopérateurs, ne laissant pas d'autre choix aux égoïstes que de s'apparier entre eux. Nos résultats mettent en évidence l'existence de telles capacités. Chez l'Homme, nos résultats mettent en évidence l'existence de traits statiques du visage signalant la coopérativité, ce qui restait encore à déterminer (Verplaetse et al., 2007). De plus, il a été montré pour la première fois que certains des traits du visage impliqués dans cette détection sont lisibles inter-culturellement, du moins chez les hommes. Il semblerait que les traits impliqués soient des traits liés à la testostérone (Stirrat & Perrett, 2010). Des mesures de masculinités des traits du visage des hommes photographiés sont entrain d'être réalisées. Une éventuelle association entre les mesures de ces traits et la coopérativité pourra être analysée.

Chez la souris, les femelles préfèrent les coopérateurs. Toutefois, de telles préférences ne signifient pas qu'elles sont capables de détecter la coopérativité des mâles. Elles pourraient préférer les coopérateurs sur la base d'autres traits corrélés à la coopérativité. Néanmoins, dans l'hypothèse où elles détectent la coopérativité, plusieurs types de traits pourraient être utilisés par les mâles pour signaler leur coopérativité, tels que de traits olfactifs, morphologiques ou acoustiques. De plus amples investigations sont nécessaires afin de déterminer l'existence de tels signaux.

Existe-t-il une association entre les comportements coopératifs et les hormones sexuelles ?

L'analyse des dosages hormonaux collectés au Sénégal suggère l'existence d'un lien positif entre coopérativité et taux de testostérone chez les hommes, ce qui n'avait jamais été montré. Néanmoins, ce résultat n'est pas très robuste (cf. Chapitre VII). L'analyse des échantillons salivaires collectés en France pourra peut-être apporter de nouveaux éléments de réponse et nous permettre d'avoir une vision plus claire de l'influence potentielle des hormones dans la régulation de l'expression des comportements coopératifs.

Le lien entre taux de testostérone et coopérativité chez des animaux non-humains n'a toujours pas été étudié. Les échantillons sanguins collectés au cours de ma thèse chez la Souris glaneuse pendant la période de construction pourront pallier ce manque. Chez la Souris de Californie (*Peromyscus californicus*) (Trainor & Marler, 2002; Trainor & Marler, 2001), un lien positif a été observé entre le taux de testostérone et l'investissement paternel (notons que c'est l'inverse qui a été trouvé dans l'espèce humaine). Dans l'hypothèse où un effet similaire de la testostérone est présent chez *Mus spicilegus*, il se pourrait qu'un lien positif soit observé entre le taux de testostérone et la coopérativité dans l'investissement à construire un tumulus. En effet, la construction du tumulus pourrait représenter un investissement parental : les tumulus sont de larges structures contenant des provisions parentales, et dans lesquels les parents y déposent leur progéniture sexuellement immature. En plus de mesurer l'investissement paternel des mâles, des échantillons sanguins seront à nouveau collectés pendant la période où les mâles manifesteront des comportements paternels. Ces différentes données nous permettront prochainement d'avoir une vision globale sur les liens existant entre coopération, investissement parental, et taux de testostérone.

II. L'Homme et les autres animaux...

Nos résultats apportent quelques éléments de réponse à la question du rôle de la sélection sexuelle dans l'évolution et le maintien de la coopération. Chez l'Homme, ils viennent étayer les rares études déjà réalisées, et soulèvent un grand nombre de questions et de perspectives intéressantes, notamment sur l'influence

différentielle de la sélection sexuelle sur la coopérativité selon le contexte culturel de la population étudiée.

Ce champ de recherche n'a été exploré que chez l'Homme, probablement à cause du fait que la coopération chez les animaux non-humains a longtemps été considérée comme principalement basée sur la sélection de parentèle, dont l'influence semble avoir été surestimée, au détriment d'autres mécanismes comme ceux permettant de recevoir des bénéfices directs en termes de valeur sélective (Clutton-Brock, 2002; Griffin & West, 2002). Les mécanismes de ce genre sont devenus l'objet d'un grand intérêt depuis quelques années (Bergmuller & Taborsky, 2005; Clutton-Brock, 2002; Cockburn, 1998; Kokko et al., 2002; Komdeur, 2006), mais les études semblent s'être tournées préférentiellement vers les phénomènes de réciprocité. Notre étude sur la Souris glaneuse est un premier pas permettant de pallier le manque d'investigations sur le rôle de la sélection sexuelle chez les animaux non-humains. Des études examinant son rôle potentiel sont maintenant nécessaires afin d'étayer l'influence de cette force chez d'autres espèces sociales.

La sélection de parentèle a au contraire été relativement peu considérée chez l'Homme, probablement parce que la coopération dans de grands groupes et entre individus non-apparentés semble courante. Néanmoins, il est important de noter qu'aucune donnée quantitative ne justifie le fait que la coopération humaine soit considérée comme unique dans le règne animal. Seuls des exemples de coopération entre individus non-apparentés que l'on retrouve chez l'Homme sont cités pour en justifier l'importance. Citons par exemple la revue « *How is human cooperation different ?* » de Melis et Semmann (Melis & Semmann, 2010) :

« Probably the most striking feature of human societies is their large size in combination with extensive cooperative behaviour between unrelated individuals. Cooperative behaviour is even found between complete strangers who are not likely to meet again in the future. Modern human societies strongly depend on high levels of cooperation between individuals, something we experience every day. For example, humans engage in mutually beneficial cooperative interactions to reach goals as simple as moving obstacles or as complicated as building bridges or houses or playing symphonies. In addition, humans help others, incurring costs in many different situations on a daily basis. They may help a friend to carry boxes, hold the door open for a colleague, help a blind person to cross the street or donate blood, to name just a few examples. »

Tous les exemples cités sont effectivement des comportements coopératifs entre individus non-apparentés qui existent dans l'espèce humaine. Néanmoins, le fait que ces comportements soient observés ne constitue pas pour autant une preuve de leur importance, ni une mesure de leur fréquence. De plus, on peut s'interroger sur la pertinence de certains de ces exemples : tenir une porte à un collègue est-il vraiment un acte coopératif ? Quel en est son coût ? La construction de ponts ou de maisons est réalisée dans de nombreux pays par des ouvriers rémunérés, peut-on définir ce comportement comme de la coopération entre individus non-apparentés ?

Le manque flagrant de données quantitatives est néanmoins compensé par les études utilisant les jeux d'économie. Les économistes ont en effet mis en évidence qu'en recrutant des individus au hasard dans la population, et en les installant dans une salle expérimentale, ces individus coopèrent dans des jeux d'économie, bien davantage que prédit par la stricte rationalité économique. Mais excepté les mesures quantitatives obtenues dans ces conditions contrôlées et artificielles, très peu d'études fournissent des arguments étayant que des individus non-apparentés, et non-familiers coopèrent dans des situations où la réciprocité est peu probable, dans la vie réelle. Il semble donc nécessaire que des études futures mesurent quantitativement la coopération humaine entre individus non-apparentés et non-familiers, en conditions naturelles.

III. Espèce humaine, sélection sexuelle et paradoxes darwiniens

Tous les comportements qui constituent un coût en termes de valeur sélective pour l'individu le réalisant doivent être compensés par des bénéfices pour être maintenus. Or les bénéfices associés à certains comportements coûteux ne sont pas toujours évidents à trouver, et constituent alors un paradoxe darwinien. C'est le cas par exemple de la schizophrénie ou des comportements homosexuels, qui diminuent les chances de se reproduire, et pour lesquels les bénéfices associés ne sont pas encore clairement déterminés. Ils constituent donc un paradoxe darwinien, au même titre que la coopération.

La sélection sexuelle semble capable d'expliquer, en partie du moins, le paradoxe de la coopération. La sélection sexuelle pourrait peut-être expliquer aussi d'autres paradoxes dans l'espèce humaine. Par exemple, la schizophrénie est une

maladie mentale héritable en partie génétiquement (Cardno et al., 1999), et qui entraîne une diminution drastique de la probabilité de se reproduire (Avila et al., 2001; Bassett et al., 1996). Pourtant, elle affecte environ 1% de la population humaine (Jablensky, 1995), et semble stable au cours du temps et entre cultures (Jablensky et al., 1992). Certains des traits de personnalité associés à la schizophrénie semblent liés à la créativité artistique (Schuldberg, 2000), ce qui pourrait expliquer la fréquence élevée des maladies psychiatriques dans les familles d'artistes (Karlsson, 1970). Or, un lien positif a été mis en évidence entre la créativité et le nombre de partenaires sexuels, suggérant que la schizophrénie pourrait être sélectionnée si les individus avec un faible degré de schizophrénie ont une augmentation de leur succès reproducteur (Nettle & Clegg, 2006). Des études sont cependant nécessaires pour tester l'existence d'un tel lien de façon directe. On pourrait imaginer que d'autres maladies mentales pourraient être sélectionnées par ce même mécanisme, comme par exemple pour la paranoïa, où un faible degré de paranoïa permettrait à un individu de mieux détecter le danger (Green & Phillips, 2004) et donc de mieux protéger ses enfants, et de faire un mate-guarding plus efficace, limitant ainsi les risques de non-paternité (Buss & Haselton, 2005; Helgason et al., 2008). Ce trait de personnalité pourrait ainsi être attractif pour les partenaires sexuels potentiels à cause de bénéfices directs et indirects (car transmis aux descendants). Un autre paradoxe en biologie évolutive humaine est l'homosexualité. La préférence homosexuelle masculine, c'est-à-dire le fait d'engager des comportements sexuels préférentiellement envers d'autres hommes, n'est observée que dans l'espèce humaine. Ce comportement est associé à une réduction du succès reproducteur de l'individu homosexuel. Les femmes des lignées maternelles apparentées aux hommes ayant des préférences homosexuelles sont plus fécondes que celles des lignées d'hommes déclarant une préférence hétérosexuelle (Camperio-Ciani et al., 2004 ; Rahman et al., 2008). Une hypothèse propose alors que des facteurs génétiques situés sur le chromosome X favorisent la préférence homosexuelle chez les hommes, alors qu'ils augmentent la fécondité chez les femmes. Cette fécondité pourrait être associée à l'attractivité de ces femmes, augmentant ainsi leur succès reproducteur, ce qui induirait une sélection indirecte de l'homosexualité masculine.

La sélection sexuelle a déjà permis d'expliquer en partie polymorphismes et paradoxes chez de nombreuses espèces (Andersson & Iwasa, 1996; Andersson & Simmons, 2006), et a le potentiel d'en expliquer encore bien d'autres. Ce travail aura permis de fournir de nouveaux indices concernant son influence potentielle dans l'évolution de la coopération chez l'Homme, mais aussi, d'ouvrir la voie à de nouvelles investigations sur son rôle dans d'autres espèces sociales.

REFERENCES

- Akçay, C., Reed, V. A., Campbell, S. E., Templeton, C. N. & Beecher, M. D. 2010. Indirect reciprocity: song sparrows distrust aggressive neighbours based on eavesdropping. *Animal Behaviour*, **80**, 1041-1047.
- Alexander, R. D. 1974. The Evolution of Social Behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**, 325-383.
- Alexander, R. D. 1987. *The biology of moral systems*. Hawthorne: Aldine, NY.
- Alvergne, A., Faurie, C. & Raymond, M. 2007. Differential facial resemblance of young children to their parents: who do children look like more? *Evolution and Human Behavior*, **28**, 135-144.
- Alvergne, A., Faurie, C. & Raymond, M. 2009a. Father-offspring resemblance predicts paternal investment in humans. *Animal Behaviour*, **78**, 61-69.
- Alvergne, A., Faurie, C. & Raymond, M. 2009b. Variation in testosterone levels and male reproductive effort: Insight from a polygynous human population. *Hormones and Behavior*, **56**, 491-497.
- Amundsen, T. 2000. Why are female birds ornamented? *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 149-155.
- Andersson, M. & Iwasa, Y. 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 53-58.
- Andersson, M. & Simmons, L. W. 2006. Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 296-302.
- Andreoni, J. & Miller, J. H. 1993. Rational cooperation in the finitely repeated Prisoner's Dilemma: experimental evidence. *The Economic Journal*, **103**, 570-585.
- Andreoni, J. & Vesterlund, L. 2001. Which is the fair sex? Gender differences in altruism. *Quarterly Journal of Economics*, **116**, 293-312.
- Andrew, R. J. & Rogers, L. J. 1972. Testosterone, search behavior and persistence. *Nature*, **237**, 343-346.
- Apicella, C. L., Dreber, A., Campbell, B., Gray, P. B., Hoffman, M. & Little, A. C. 2008. Testosterone and financial risk preferences. *Evolution and Human Behavior*, **29**, 384-390.
- Archer, J. 2006. Testosterone and human aggression : an evaluation of the challenge hypothesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **30**, 319-345.
- Archer, J., Holloway, R. & McLoughlin, K. 1995. Self-reported physical aggression among young men. *Aggressive behavior*, **21**, 325-342.
- Arnold, A. P. 1975. The effects of castration and androgen replacement on song, courtship, and aggression in zebra finches (*Poephila guttata*). *Journal of Experimental Zoology*, **191**, 309-325.

- Avila, M., Thaker, G. & Adami, H. 2001. Genetic epidemiology and schizophrenia: A study of reproductive fitness. *Schizophrenia Research*, **47**, 233-241.
- Axelrod, R. 1980. More Effective Choice in the Prisoner's Dilemma. *Journal of Conflict Resolution*, **24**, 379-403.
- Axelrod, R. & Hamilton, W. D. 1981. The evolution of cooperation. *Science*, **211**, 1390-1396.
- Baglione, V., Marcos, J. M., Canestrari, D. & Ekman, J. 2002. Direct fitness benefits of group living in a complex cooperative society of carrion crows, *Corvus corone corone*. *Animal Behaviour*, **64**, 887-893.
- Bales, K. L., Kim, A. J., Lewis-Reese, A. D. & Carter, C. S. 2004. Both oxytocin and vasopressin may influence alloparental behavior in male prairie voles. *Hormones and Behavior*, **45**, 354-361.
- Balshine-Earn, S., Neat, F. C., Reid, H. & Taborsky, M. 1998. Paying to stay or paying to breed? Field evidence for direct benefits of helping behavior in a cooperatively breeding fish. *Behavioral Ecology*, **9**, 432-438.
- Barber, N. 2003. The sex ratio and female marital opportunity as historical predictors of violent crime in England, Scotland, and the United States. *Cross-Cultural Research*, **37**, 373-392.
- Barclay, P. 2010. Altruism as a courtship display: Some effects of third-party generosity on audience perceptions. *British Journal of Psychology*, **101**, 123-135.
- Barclay, P. & Willer, R. 2007. Partner choice creates competitive altruism in humans. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **274**, 749-753.
- Barraza, J. A., McCullough, M. E., Ahmadi, S. & Zak, P. J. 2011. Oxytocin infusion increases charitable donations regardless of monetary resources. *Hormones and Behavior*, **60**, 148-151.
- Bassett, A. S., Bury, A., Hodgkinson, K. A. & Honer, W. G. 1996. Reproductive fitness in familial schizophrenia. *Schizophrenia Research*, **21**, 151-160.
- Bateup, H. S., Booth, A., Shirtcliff, E. A. & Granger, D. A. 2002. Testosterone, cortisol, and women's competition. *Evolution and Human Behavior*, **23**, 181-192.
- Baudoin, C., Busquet, N., Dobson, F. S., Gheusi, G., Feron, C., Durand, J. L., Heth, G., Patris, B. & Todrank, J. 2005. Male-female associations and female olfactory neurogenesis with pair bonding in *Mus spicilegus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **84**, 323-334.
- Beeman, E. A. 1947. The Effect of Male Hormone on Aggressive Behavior in Mice. *Physiological Zoology*, **20**, 373-405.
- Beigneux, E., Feron, C. & Gouat, P. 2012. Concordance in mate choice in female mound-building mice. *Comptes Rendus Biologies*, **335**, 220-225.

- Benz, M. & Meier, S. 2008. Do people behave in experiments as in the field? evidence from donations. *Experimental Economics*, **11**, 268-281.
- Bergmueller, R., Johnstone, R. A., Russell, A. F. & Bshary, R. 2007. Integrating cooperative breeding into theoretical concepts of cooperation. *Behavioural Processes*, **76**, 61-72.
- Bergmuller, R. & Taborsky, M. 2005. Experimental manipulation of helping in a cooperative breeder: helpers 'pay to stay' by pre-emptive appeasement. *Animal Behaviour*, **69**, 19-28.
- Bernasconi, G. & Strassmann, J. E. 1999. Cooperation among unrelated individuals: the ant foundress case. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 477-482.
- Bihari, Z. 2004. A gűzűegér (*Mus spicilegus*) életműdjának sajátágai és mezűgazdasági jelentűsége. *Nűvűnyvűdelem*, **40**, 245-250.
- Bittles, A. H., Mason, W. M., Greene, J. & Rao, N. A. 1991. Reproductive-Behavior and Health in Consanguineous Marriages. *Science*, **252**, 789-794.
- Boland, C. R. J., Heinsohn, R. & Cockburn, A. 1997. Deception by helpers in cooperatively breeding white-winged choughs and its experimental manipulation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **41**, 251-256.
- Bolnick, D. A., Bolnick, D. I. & Smith, D. G. 2006. Asymmetric Male and Female Genetic Histories among Native Americans from Eastern North America. *Molecular Biology and Evolution*, **23**, 2161-2174.
- Book, A. S., Starzyk, K. B. & Quinsey, V. L. 2001. The relationship between testosterone and aggression : a meta-analysis. *Aggression and Violent Behavior*, **6**, 579-599.
- Booth, A. & Dabbs, J. M. 1993. Testosterone and Men's Marriages. *Social Forces*, **72**, 463-477.
- Booth, A., Johnson, D. R. & Granger, D. A. 1999. Testosterone and men's health *Journal of Behavioral Medicine*, **22**, 1-19.
- Booth, A., Shelley, G., Mazur, A., Tharp, G. & Kittok, R. 1989. Testosterone, and Winning and Losing in Human Competition. *Hormones and Behavior*, **23**, 556-571.
- Bowles, S. & Posel, D. 2005. Genetic relatedness predicts South African migrant workers' remittances to their families. *Nature*, **434**, 380-383.
- Boyd, R. 2006. The puzzle of human sociality. *Science*, **314**, 1555-1556.
- Boyd, R. & Richerson, P. J. 1988. The evolution of reciprocity in sizable groups. *Journal of Theoretical Biology*, **132**, 337-356.
- Brase, G. L. 2006. Cues of parental investment as a factor in attractiveness. *Evolution and Human Behavior*, **27**, 145-157.

- Braude, S. 2000. Dispersal and new colony formation in wild naked mole-rats: evidence against inbreeding as the system of mating. *Behavioral Ecology*, **11**, 7-12.
- Bribiescas, R. G. 2001. Reproductive ecology and life history of the human male. *Yearbook of Physical Anthropology*, Vol 44, **44**, 148-176.
- Brosig, J. 2002. Identifying cooperative behavior: some experimental results in a prisoner's dilemma game. *Journal of Economic Behavior & Organization*, **47**, 275-290.
- Brown, W. M., Palameta, B. & Moore, C. 2003. Are there nonverbal cues to commitment? An exploratory study using the zero-acquaintance video presentation paradigm. *Evolutionary Psychology*, **1**, 42-69.
- Bruintjes, R. & Taborsky, M. 2008. Helpers in a cooperative breeder pay a high price to stay: effects of demand, helper size and sex. *Animal Behaviour*, **75**, 1843-1850.
- Bshary, R. & Grutter, A. S. 2006. Image scoring and cooperation in a cleaner fish mutualism. *Nature*, **441**, 975-978.
- Bshary, R. & Wurth, M. 2001. Cleaner fish *Labroides dimidiatus* manipulate client reef fish by providing tactile stimulation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **268**, 1495-1501.
- Burnham, T. C. 2007. High-testosterone men reject low ultimatum game offers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **274**, 2327-2330.
- Busquet, N. & Baudoin, C. 2005. Odour similarities as a basis for discriminating degrees of kinship in rodents: evidence from *Mus spicilegus*. *Animal Behaviour*, **70**, 997-1002.
- Buss, D. M. 1984. Marital assortment for personality dispositions: Assessment with three different data sources. *Behavior Genetics*, **14**, 111-123.
- Buss, D. M. & Haselton, M. 2005. The evolution of jealousy. *Trends in Cognitive Sciences*, **9**, 506-507.
- Cadsby, C. B., Hamaguchi, Y., Kawagoe, T., Maynes, E. & Song, F. 2007. Cross-national gender differences in behavior in a threshold public goods game: Japan versus Canada. *Journal of Economic Psychology*, **28**, 242-260.
- Cadsby, C. B. & Maynes, E. 1998. Gender and free riding in a threshold public goods game : experimental evidence. *Journal of Economic Behavior & Organization*, **34**, 603-620.
- Camerer, C. & Thaler, R. H. 1995. Anomalies: Ultimatums, Dictators and Manners. *The Journal of Economic Perspectives*, **9**, 209-219.
- Camperio-Ciani, A., Corna, F. & Capiluppi, C. 2004. Evidence for maternally inherited factors favouring male homosexuality and promoting female fecundity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **271**, 2217-2221.

- Canady, A., Mosansky, L. & Stanko, M. 2009. First Knowledge of Winter Ecology of the Mound-building Mouse (*Mus spicilegus* Petenyi, 1882) from Slovakia. *Acta Zoologica Bulgarica*, **61**, 79-86.
- Cant, M. A. & Johnstone, R. A. 2006. Self-serving punishment and the evolution of cooperation. *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 1383-1385.
- Cardno, A. G., Marshall, E. J., Coid, B., Macdonald, A. M., Ribchester, T. R., Davies, N. J., Venturi, P., Jones, L. A., Lewis, S. W., Sham, P. C., Gottesman, II, Farmer, A. E., McGuffin, P., Reveley, A. M. & Murray, R. M. 1999. Heritability estimates for psychotic disorders - The Maudsley Twin psychosis series. *Archives of General Psychiatry*, **56**, 162-168.
- Carlisle, T. R. & Zahavi, A. 1986. Helping at the Nest, Allofeeding and Social-Status in Immature Arabian Babblers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **18**, 339-351.
- Carneiro, R. L. 1967. On the relationship between size of population and complexity of social organization. *South-western Journal of Anthropology*, **23**, 234-243.
- Cashdan, E. 1995. Hormones, sex, and status in women. *Hormones and behavior*, **29**, 354-366.
- Cesarini, D., Dawes, C. T., Fowler, J. H., Johannesson, M., Lichtenstein, P. & Wallace, B. 2008. Heritability of cooperative behavior in the trust game. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **105**, 3721-3726.
- Chagnon, N. A. & Bugos Jr, P. E. 1979. Kin selection and conflict: an analysis of a Yanomamö ax fight. In: *Evolutionary biology and human social behavior: an anthropological perspective* (Ed. by Chagnon, N. A. & Irons, W.), pp. 213-238. Belmont, CA: Duxbury Press. A division of Wadsworth.
- Chapuisat, M. 2009. Social Evolution: The Smell of Cheating. *Current Biology*, **19**, R196-R198.
- Chaudhuri, A. 2011. Sustaining cooperation in laboratory public goods experiments: a selective survey of the literature. *Experimental Economics*, **14**, 47-83.
- Cheney, D. L., Moscovice, L. R., Heesen, M., Mundry, R. & Seyfarth, R. M. 2010. Contingent cooperation between wild female baboons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 9562-9566.
- Cheney, K. L., Bshary, R. & Grutter, A. S. 2008. Cleaner fish cause predators to reduce aggression toward bystanders at cleaning stations. *Behavioral Ecology*, **19**, 1063-1067.
- Chiang, Y. S. 2010. Self-interested partner selection can lead to the emergence of fairness. *Evolution and Human Behavior*, **31**, 265-270.
- Ciszek, D. 2000. New colony formation in the "highly inbred" eusocial naked mole-rat: outbreeding is preferred. *Behavioral Ecology*, **11**, 1-6.

- Clarke, A. L., Saether, B.-E. & Roskaft, E. 1997. Sex Biases in Avian Dispersal: A Reappraisal. *Oikos*, **79**, 429-438.
- Clutton-Brock, T. 2002. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, **296**, 69-72.
- Clutton-Brock, T. 2009. Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature*, **462**, 51-57.
- Clutton-Brock, T. H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **236**, 339-372.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton.
- Clutton-Brock, T. H., Brotherton, P. N. M., O'Riain, M. J., Griffin, A. S., Gaynor, D., Sharpe, L., Kansky, R., Manser, M. B. & McIlrath, G. M. 2000. Individual contributions to babysitting in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **267**, 301-305.
- Clutton-Brock, T. H., Gaynor, D., Kansky, R., MacColl, A. D. C., McIlrath, G., Chadwick, P., Brotherton, P. N. M., O'Riain, J. M., Manser, M. & Skinner, J. D. 1998. Costs of cooperative behaviour in suricates (*Suricata suricatta*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **265**, 185-190.
- Clutton-Brock, T. H., O'Riain, M. J., Brotherton, P. N. M., Gaynor, D., Kansky, R., Griffin, A. S. & Manser, M. 1999. Selfish Sentinels in Cooperative Mammals. *Science*, **284**, 1640-1644.
- Clutton-brock, T. H. & Parker, G. A. 1995. Punishment in Animal Societies. *Nature*, **373**, 209-216.
- Clutton-Brock, T. H., Russell, A. F., Sharpe, L. L., Brotherton, P. N. M., McIlrath, G. M., White, S. & Cameron, E. Z. 2001. Effects of Helpers on Juvenile Development and Survival in Meerkats. *Science*, **293**, 2446-2449.
- Clutton-Brock, T. H., Russell, A. F., Sharpe, L. L. & Jordan, N. R. 2005. 'False feeding' and aggression in meerkat societies. *Animal Behaviour*, **69**, 1273-1284.
- Coates, J. M. & Herbert, J. 2008. Endogenous steroids and financial risk taking on a London trading floor. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **105**, 6167-6172.
- Cockburn, A. 1998. Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 141-177.
- Colombelli-Negrel, D. & Gouat, P. 2006. Male and female mound-building mice, *Mus spicilegus*, discriminate dietary and individual odours of conspecifics. *Animal Behaviour*, **72**, 577-583.
- Cooper, W. E. 1996. Chemosensory Recognition of Familiar and Unfamiliar Conspecifics by the Scincid Lizard *Eumeces laticeps*. *Ethology*, **102**, 454-464.
- Cote, I. M. 2000. Evolution and ecology of cleaning symbioses in the sea. *Oceanography and Marine Biology, Vol 38*, **38**, 311-355.

- Cote, I. M. & Poulin, R. 1995. Parasitism and Group-Size in Social Animals - a Metaanalysis. *Behavioral Ecology*, **6**, 159-165.
- Courchamp, F., Grenfell, B. T. & Clutton-Brock, T. H. 2000. Impact of natural enemies on obligately cooperative breeders. *Oikos*, **91**, 311-322.
- Courchamp, F. & Macdonald, D. W. 2001. Crucial importance of pack size in the African wild dog *Lycaon pictus*. *Animal Conservation*, **4**, 169-174.
- Courtiol, A., Picq, S., Godelle, B., Raymond, M. & Ferdy, J. B. 2010. From Preferred to Actual Mate Characteristics: The Case of Human Body Shape. *PLoS ONE*, **5**.
- Covas, R., McGregor, P. K. & Doutrelant, C. 2007. Cooperation and communication networks. *Behavioural Processes*, **76**, 149-151.
- Creel, S. 1997. Cooperative hunting and group size: assumptions and currencies. *Animal Behaviour*, **54**, 1319-1324.
- Creel, S. & Creel, N. M. 2001. *The African Wild Dog: behavior, ecology and conservation*. Princeton Univ. Press.
- Creel, S. R. & Waser, P. M. 1994. Inclusive Fitness and Reproductive Strategies in Dwarf Mongooses. *Behavioral Ecology*, **5**, 339-348.
- Croft, D., James, R., Thomas, P., Hathaway, C., Mawdsley, D., Laland, K. & Krause, J. 2006. Social structure and co-operative interactions in a wild population of guppies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **59**, 644-650.
- Croft, D. P., James, R., Ward, A. J. W., Botham, M. S., Mawdsley, D. & Krause, J. 2005. Assortative interactions and social networks in fish. *Oecologia*, **143**, 211-219.
- Cuvillier-Hot, V., Lenoir, A., Crewe, R., Malosse, C. & Peeters, C. 2004a. Fertility signalling and reproductive skew in queenless ants. *Animal Behaviour*, **68**, 1209-1219.
- Cuvillier-Hot, V., Lenoir, A. & Peeters, C. 2004b. Reproductive monopoly enforced by sterile police workers in a queenless ant. *Behavioral Ecology*, **15**, 970-975.
- D'Ettorre, P., Heinze, J. & Ratnieks, F. L. W. 2004. Worker policing by egg eating in the ponerine ant *Pachycondyla inversa*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **271**, 1427-1434.
- Dabbs, J. M. 1997. Testosterone, smiling, and facial appearance. *Journal of Nonverbal Behavior*, **21**, 45-55.
- Dabbs, J. M., Ruback, R. B., Frady, R. L., Hopper, C. H. & Sgoutas, D. S. 1988. Saliva testosterone and criminal violence among women. *Personality and Individual Differences*, **9**, 269-275.
- Daitzman, R. & Zuckerman, M. 1980. Dishibitory sensation seeking, personality, and gonadal hormones. *Personality and Individual Differences*, **1**, 103-110.
- Dal Martello, M. F. & Maloney, L. T. 2006. Where are kin recognition signals in the human face? *Journal of Vision*, **6**, 1356-1366.

- Dani, F. R., Jones, G. R., Corsi, S., Beard, R., Pradella, D. & Turillazzi, S. 2005. Nestmate Recognition Cues in the Honey Bee: Differential Importance of Cuticular Alkanes and Alkenes. *Chemical Senses*, **30**, 477-489.
- Darwin, C. & Wallace, A. 1859. On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *Journal of the Linnean Society (Zoology)*, **3**, 45-62.
- Davies, C. R., Ayres, J. M., Dye, C. & Deane, L. M. 1991. Malaria Infection-Rate of Amazonian Primates Increases with Body-Weight and Group-Size. *Functional Ecology*, **5**, 655-662.
- Dawes, R. M. 1980. Social Dilemmas. *Annual Review of Psychology*, **31**, 169-193.
- Dawkins, R. 1976. *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press.
- de Waal, F. B. M. 1997. The chimpanzee's service economy: Food for grooming. *Evolution and Human Behavior*, **18**, 375-386.
- DeBruine, L. M. 2002. Facial resemblance enhances trust. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **269**, 1307-1312.
- Denant-Boemont, L., Masclet, D. & Noussair, C. N. 2007. Punishment, counterpunishment and sanction enforcement in a social dilemma experiment. *Economic Theory*, **33**, 145-167.
- Dietemann, V., Liebig, J., Holldobler, B. & Peeters, C. 2005. Changes in the cuticular hydrocarbons of incipient reproductives correlate with triggering of worker policing in the bulldog ant *Myrmecia gulosa*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **58**, 486-496.
- Diggle, S. P., Griffin, A. S., Campbell, G. S. & West, S. A. 2007. Cooperation and conflict in quorum-sensing bacterial populations. *Nature*, **450**, 411-414.
- Doutrelant, C. & Covas, R. 2007. Helping has signalling characteristics in a cooperatively breeding bird. *Animal Behaviour*, **74**, 739-747.
- Draper, P. H., H. 1988. *Sociobiological Perspective on the Development of Human Reproductive Strategies*. New-York: Springer-Verlag.
- Dreber, A., Rand, D. G., Fudenberg, D. & Nowak, M. A. 2008. Winners don't punish. *Nature*, **452**, 348-351.
- Dreze, J. & Khera, R. 2000. Crime, gender, and society in India: Insights from homicide data. *Population and Development Review*, **26**, 335-+.
- Dribe, M. & Lundh, C. 2009. Status Homogamy in the Preindustrial Marriage Market: Partner Selection According to Age, Social Origin, and Place of Birth in Nineteenth-century Rural Sweden. *Journal of Family History*, **34**, 387-406.
- Ducrest, A.-L., Keller, L. & Roulin, A. 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 502-510.

- Duffy, K. G., Wrangham, R. W. & Silk, J. B. 2007. Male chimpanzees exchange political support for mating opportunities. *Current Biology*, **17**, R586-R587.
- Dunbar, R. I. M. 1995. Human reproductive decisions. Biological and social perspectives: Proceedings of the Thirtieth annual symposium of the Galton Institute, London, 1993. pp. 307. New York: St Martin's Press & The Galton Institute.
- Dunbar, R. I. M., Clark, A. & Hurst, N. L. 1995. Conflict and cooperation among the Vikings: Contingent behavioral decisions. *Ethology and Sociobiology*, **16**, 233-246.
- Dunn, P. O., Cockburn, A. & Mulder, R. A. 1995. Fairy-Wren Helpers Often Care for Young to Which They Are Unrelated. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **259**, 339-343.
- Duryadi, D. 1993. Rôle possible du comportement dans l'évolution de deux souris *Mus spicilegus* et *Mus macedonicus* en Europe centrale. Montpellier: Université Montpellier II.
- DuVal, E. H. 2007. Cooperative display and lekking behavior of the lance-tailed manakin (*Chiroxiphia lanceolata*). *The Auk*, **124**, 1168-1185.
- Edmands, S. 2007. Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Molecular Ecology*, **16**, 463-475.
- Eisenegger, C., Naef, M., Snozzi, R., Heinrichs, M. & Fehr, E. 2010. Prejudice and truth about the effect of testosterone on human bargaining behaviour. *Nature*, **463**, 356-359.
- Ellison, P. T. & PanterBrick, C. 1996. Salivary testosterone levels among Tamang and Kami males of central Nepal. *Human Biology*, **68**, 955-965.
- Endler, A., Liebig, J., Schmitt, T., Parker, J. E., Jones, G. R., Schreier, P. & Holldobler, B. 2004. Surface hydrocarbons of queen eggs regulate worker reproduction in a social insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 2945-2950.
- Ennis, H. L., Dao, D. N., Pukatzki, S. U. & Kessin, R. H. 2000. Dictyostelium amoebae lacking an F-box protein form spores rather than stalk in chimeras with wild type. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 3292-3297.
- Euler, H. & Weitzel, B. 1996. Discriminative Grandparental Solicitude as Reproductive Strategy. *Human Nature*, **7**, 39-59.
- Farrelly, D., Lazarus, J. & Roberts, G. 2007. Altruists Attract. *Evolutionary Psychology*, **5**, 313-329.
- Faulkes, C. G., Abbott, D. H. & Mellor, A. L. 1990. Investigation of genetic diversity in wild colonies of naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*) by DNA fingerprinting. *Journal of Zoology*, **221**, 87-97.

- Faulkes, C. G., Abbott, D. H., O'Brien, H. P., Lau, L., Roy, M. R., Wayne, R. K. & Bruford, M. W. 1997a. Micro- and macrogeographical genetic structure of colonies of naked mole-rats *Heterocephalus glaber*. *Molecular Ecology*, **6**, 615-628.
- Faulkes, C. G., Bennett, N. C., Bruford, M. W., O'Brien, H. P., Aguilar, G. H. & Jarvis, J. U. M. 1997b. Ecological constraints drive social evolution in the African mole-rats. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **264**, 1619-1627.
- Fehr, E. 2004. Don't lose your reputation. *Nature*, **432**, 449-450.
- Fehr, E. & Fischbacher, U. 2003. The nature of human altruism. *Nature*, **425**, 785-791.
- Fehr, E. & Gächter, S. 2002. Altruistic punishment in humans. *Nature*, **415**, 137-140.
- Fehr, E. & Gächter, S. 2003. The puzzle of human cooperation. *Nature*, **421**, 911-912.
- Fehr, E. & Rockenbach, B. 2003. Detrimental effects of sanctions on human altruism. *Nature*, **422**, 137-140.
- Fehr, E. & Schmidt, K. M. 1999. A Theory of Fairness, Competition, and Cooperation. *The Quarterly Journal of Economics*, **114**, 817-868.
- Feron, C. & Gheusi, G. 2003. Social regulation of reproduction in the female mound-builder mouse (*Mus spicilegus*). *Physiology & Behavior*, **78**, 717-722.
- Feron, C. & Gouat, P. 2007. Paternal care in the mound-building mouse reduces inter-litter intervals. *Reproduction Fertility and Development*, **19**, 425-429.
- Fessl, B., Kleindorfer, S. & Hoi, H. 1996. Extra Male Parental Behaviour: Evidence for an Alternative Mating Strategy in the Moustached Warbler *Acrocephalus melanopogon*. *Journal of Avian Biology*, **27**, 88-91.
- Festetics, A. 1961. Ährenmaushügel in Österreich. *Z.Saugetierkd*, **26**, 112-125.
- Fetchenhauer, D., Groothuis, T. & Pradel, J. 2010. Not only states but traits - Humans can identify permanent altruistic dispositions in 20 s. *Evolution and Human Behavior*, **31**, 80-86.
- Fishman, M. A., Lotem, A. & Stone, L. 2001. Heterogeneity stabilizes reciprocal altruism interactions. *Journal of Theoretical Biology*, **209**, 87-95.
- 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. V. & Alexander, R. D. 2007. Runaway social selection. In: *The evolution of mind* (Ed. by Gangestad, S. W. & Simpson, J. A.), pp. 249-255. New York: Guilford Press.
- Folstad, I. & Karter, A. J. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *The American Naturalist*, **139**, 603-622.

- Francis, D. D., Champagne, F. C. & Meaney, M. J. 2000. Variations in maternal behaviour are associated with differences in oxytocin receptor levels in the rat. *Journal of Neuroendocrinology*, **12**, 1145-1148.
- Francis, D. D., Young, L. J., Meaney, M. J. & Insel, T. R. 2002. Naturally occurring differences in maternal care are associated with the expression of oxytocin and vasopressin (V1a) receptors: Gender differences. *Journal of Neuroendocrinology*, **14**, 349-353.
- Gadagkar, R. & Bonner, J. T. 1994. Social Insects and Social Amebas. *Journal of Biosciences*, **19**, 219-245.
- Galbally, M., Lewis, A. J., Van Ijzendoorn, M. H. & Permezel, M. 2011. The Role of Oxytocin in Mother-Infant Relations: A Systematic Review of Human Studies. *Harvard Review of Psychiatry*, **19**, 1-14.
- Gardner, A. & West, S. A. 2010. Greenbeards. *Evolution*, **64**, 25-38.
- Garza, J. C., Dallas, J., Duryadi, D., Gerasimov, S., Croset, H. & Boursot, P. 1997. Social structure of the mound-building mouse *Mus spicilegus* revealed by genetic analysis with microsatellites. *Molecular Ecology*, **6**, 1009-1017.
- Gaston, A. J. 1978. Evolution of Group Territorial Behavior and Cooperative Breeding. *American Naturalist*, **112**, 1091-1100.
- Geary, D. C. 2000. Evolution and proximate expression of human paternal investment. *Psychological Bulletin*, **126**, 55-77.
- Gilbert, O. M., Foster, K. R., Mehdiabadi, N. J., Strassmann, J. E. & Queller, D. C. 2007. High relatedness maintains multicellular cooperation in a social amoeba by controlling cheater mutants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 8913-8917.
- Gilby, I. C. 2006. Meat sharing among the Gombe chimpanzees: harassment and reciprocal exchange. *Animal Behaviour*, **71**, 953-963.
- Gintis, H., Bowles, S., Boyd, R. & Fehr, E. 2003. Explaining altruistic behavior in humans. *Evolution and Human Behavior*, **24**, 153-172.
- Gladue, B. A. 1991. Aggressive behavioral characteristics, hormones, and sexual orientation in men and women. *Aggressive Behavior*, **17**, 313-326.
- Gladue, B. A., Boechler, M. & McCaul, D. 1989. Hormonal response to competition in human males. *Aggressive behavior*, **15**, 409-422.
- Gleason, E. D. & Marler, C. A. 2010. Testosterone response to courtship predicts future paternal behavior in the California mouse, *Peromyscus californicus*. *Hormones and Behavior*, **57**, 147-154.
- Gneezy, U., Leonard, K. L. & List, J. A. 2009. Gender Differences in Competition: Evidence from a Matrilineal and a Patriarchal Society. *Econometrica*, **77**, 1637-1664.

- Gneezy, U., Niederle, M. & Rustichini, A. 2003. Performance in competitive environments: Gender differences. *Quarterly Journal of Economics*, **118**, 1049-1074.
- Gobin, B., Billen, J. & Peeters, C. 1999. Policing behaviour towards virgin egg layers in a polygynous ponerine ant. *Animal Behaviour*, **58**, 1117-1122.
- Goldberg, T. L. 1995. Altruism Towards Panhandlers - Who Gives. *Human Nature-an Interdisciplinary Biosocial Perspective*, **6**, 79-89.
- Gomes, C. M. & Boesch, C. 2009. Wild Chimpanzees Exchange Meat for Sex on a Long-Term Basis. *PLoS ONE*, **4**.
- Goncharov, N., Katsya, G., Dobracheva, A., Nizhnik, A., Kolesnikova, G., Herbst, V. & Westermann, J. 2006. Diagnostic significance of free salivary testosterone measurement using a direct luminescence immunoassay in healthy men and in patients with disorders of androgenic status. *Aging Male*, **9**, 111-122.
- Gouat, P. & Feron, C. 2005. Deficit in reproduction in polygynously mated females of the monogamous mound-building mouse *Mus spicilegus*. *Reproduction Fertility and Development*, **17**, 617-623.
- Gouat, P., Katona, K. & Poteaux, C. 2003. Is the socio-spatial distribution of mound-building mice, *Mus spicilegus*, compatible with a monogamous mating system ? *Mammalia*, **67**, 15-24.
- Grant, V. G. & France, J. T. 2001. Dominance and testosterone in women *Biological Psychology*, **58**, 41-47.
- Gray. 2002. Marriage and fatherhood are associated with lower testosterone in males. *Evolution and human behavior*, **23**, 193-201.
- Gray, P. B., Ellison, P. T. & Campbell, B. C. 2007. Testosterone and marriage among Ariaal men of northern Kenya. *Current anthropology*, **48**, 750-755.
- Gray, P. B., Yang, C. F. J. & Pope, H. G. 2006. Fathers have lower salivary testosterone levels than unmarried men and married non-fathers in Beijing, China. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **273**, 333-339.
- Green, M. J. & Phillips, M. L. 2004. Social threat perception and the evolution of paranoia. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **28**, 333-342.
- Griffin, A. S. & West, S. A. 2002. Kin selection: fact and fiction. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 15-21.
- Griffin, A. S. & West, S. A. 2003. Kin Discrimination and the Benefit of Helping in Cooperatively Breeding Vertebrates. *Science*, **302**, 634-636.
- Griffin, A. S., West, S. A. & Buckling, A. 2004. Cooperation and competition in pathogenic bacteria. *Nature*, **430**, 1024-1027.
- Griskevicius, V., Tybur, J. M., Ackerman, J. M., Delton, A. W., Robertson, T. E. & White, A. E. 2012. The Financial Consequences of Too Many Men: Sex Ratio

- Effects on Saving, Borrowing, and Spending. *Journal of Personality and Social Psychology*, **102**, 69-80.
- Grutter, A. S. 1999. Cleaner fish really do clean. *Nature*, **398**, 672-673.
- Grutter, A. S. 2004. Cleaner fish use tactile dancing behavior as a preconflict management strategy. *Current Biology*, **14**, 1080-1083.
- Gurven, M., Allen-Arave, W., Hill, K. & Hurtado, M. 2000. "It's a wonderful life": signaling generosity among the Ache of Paraguay. *Evolution and Human Behavior*, **21**, 263-282.
- Güth, W., Schmittberger, R. & Schwarze, B. 1982. An experimental analysis of ultimatum bargaining. *Journal of Economic Behavior & Organization*, **3**, 367-388.
- Guttman, R. & Zohar, A. 1987. Spouse similarities in personality items: Changes over years of marriage and implications for mate selection. *Behavior Genetics*, **17**, 179-189.
- Hamilton, G., Stoneking, M. & Excoffier, L. 2005. Molecular analysis reveals tighter social regulation of immigration in patrilocal populations than in matrilineal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 7476-7480.
- Hamilton, W. D. 1964. Genetical evolution of social behavior I and II. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1-52.
- Hamilton, W. D. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **3**, 193-232.
- Harding, C. F. 1981. Social Modulation of Circulating Hormone Levels in the Male. *American Zoologist*, **21**, 223-231.
- Hardy, C. L. & Van Vugt, M. 2006. Nice Guys Finish First: The Competitive Altruism Hypothesis. *Personality and Social Psychology Bulletin*, **32**, 1402-1413.
- Harris, J. A., Rushton, J. P., Hampson, E. & Jackson, D. N. 1996. Salivary testosterone and self-report aggressive and pro-social personality characteristics in men and women. *Aggressive Behavior*, **22**, 321-331.
- Hartung, A., Vandezande, V., Phalet, K. & Swynghedouw, M. 2011. Partnership preferences of the Belgian second generation: Who lives with whom? *Advances in Life Course Research*, **16**, 152-163.
- Hastings, M. D., Queller, D. C., Eischen, F. & Strassmann, J. E. 1998. Kin selection, relatedness, and worker control of reproduction in a large-colony epiponine wasp, *Brachygastra mellifica*. *Behavioral Ecology*, **9**, 573-581.
- Hatchwell, B. J. 2009. The evolution of cooperative breeding in birds: kinship, dispersal and life history. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **364**, 3217-3227.

- Hatchwell, B. J., Ross, D. J., Fowlie, M. K. & McGowan, A. 2001. Kin discrimination in cooperatively breeding long-tailed tits. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **268**, 885-890.
- Hattori, Y., Kuroshima, H. & Fujita, K. 2005. Cooperative problem solving by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): Spontaneous division of labor, communication, and reciprocal altruism. *Journal of Comparative Psychology*, **119**, 335-342.
- Hauser, M. D. 1992. Costs of Deception - Cheaters Are Punished in Rhesus-Monkeys (*Macaca-Mulatta*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **89**, 12137-12139.
- Hawkes, K., O'Connell, J. F. & Blurton Jones, N. G. 1997. Hadza Women's Time Allocation, Offspring Provisioning and the Evolution of Long Postmenopausal Life Spans. *Current Anthropology*, **38**, 551-578.
- Heinsohn, R. & Legge, S. 1999. The cost of helping. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 53-57.
- Helgason, A., Snaebjörn, P., Guobjartsson, D. F., Kristjansson, P. & Stefansson, K. 2008. An association between the kinship and fertility of human couples. *Science*, **319**, 813-816.
- Henrich, J. 2000. Does culture matter in economic behavior? Ultimatum game bargaining among the Machiguenga of the Peruvian Amazon. *American Economic Review*, **90**, 973-979.
- Henrich, J., Boyd, R., Bowles, S., Camerer, C., Fehr, E., Gintis, H., McElreath, R., Alvard, M., Barr, A., Ensminger, J., Henrich, N. S., Hill, K., Gil-White, F., Gurven, M., Marlowe, F. W., Patton, J. Q. & Tracer, D. 2005. "Economic man" in cross-cultural perspective: Behavioral experiments in 15 small-scale societies. *Behavioral and Brain Sciences*, **28**, 795-855.
- Hermans, E. J., Putman, P., Baas, J. M., Koppeschaar, H. P. & Honk, V. J. 2006. A single administration of testosterone reduces fear-potentiated startle in humans *Biological Psychiatry* **59**, 872-874
- Herrmann, B., Thoeni, C. & Gächter, S. 2008. Antisocial punishment across societies. *Science*, **319**, 1362-1367.
- Hoelldobler, B. & Carlin, N. F. 1989. Colony founding, queen control, and worker reproduction in the ant *Aphaenogaster* (*Novomessor*) *cockerelli* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, **96**, 131-152.
- Holzl, M., Hoi, H., Darolova, A. & Kristofik, J. 2011. Insulation capacity of litter mounds built by *Mus spicilegus*: physical and thermal characteristics of building material and the role of mound size. *Ethology Ecology & Evolution*, **23**, 49-59.

- Holzl, M., Hoi, H., Darolova, A., Kristofik, J. & Penn, D. J. 2009. Why do the mounds of *Mus spicilegus* vary so much in size and composition? *Mammalian Biology*, **74**, 308-314.
- Hoogland, J. L. & Sherman, P. W. 1976. Advantages and Disadvantages of Bank Swallow (*Riparia-Riparia*) Coloniality. *Ecological Monographs*, **46**, 33-58.
- Howard, R. W. & Blomquist, G. J. 2005. Ecological, Behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annual Review of Entomology*, **50**, 371-393.
- Hudson, V. M. & Den Boer, A. 2002. A surplus of men, a deficit of peace - Security and sex ratios in Asia's largest states. *International Security*, **26**, 5-38.
- Hume, J. M. & Wynne-Edwards, K. E. 2005. Castration reduces male testosterone, estradiol, and territorial aggression, but not paternal behavior in biparental dwarf hamsters (*Phodopus campbelli*). *Hormones and Behavior*, **48**, 303-310.
- Imhof, L. A., Fudenberg, D. & Nowak, M. A. 2007. Tit-for-tat or win-stay, lose-shift? *Journal of Theoretical Biology*, **247**, 574-580.
- Insel, T. R. & Shapiro, L. E. 1992. Oxytocin Receptor Distribution Reflects Social-Organization in Monogamous and Polygamous Voles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **89**, 5981-5985.
- Iredale, W., Van Vugt, M. & Dunbar, R. 2008. Showing off in humans : male generosity as a mating signal. *Evolutionary Psychology*, **6**, 386-392.
- Jablensky, A. 1995. Schizophrenia - Recent Epidemiologic Issues. *Epidemiologic Reviews*, **17**, 10-20.
- Jablensky, A., Sartorius, N., Ernberg, G., Anker, M., Korten, A., Cooper, J. E., Day, R. & Bertelsen, A. 1992. Schizophrenia: manifestations, incidence and course in different cultures. A World Health Organization ten-country study. *Psychological medicine. Monograph supplement*, **20**, 1-97.
- Jacob, C., Gueguen, N., Boulbry, G. & Ardiccioni, R. 2010. Waitresses' facial cosmetics and tipping: A field experiment. *International Journal of Hospitality Management*, **29**, 188-190.
- Jakob, E. M. 1991. Costs and benefits of group living for pholcid spiderlings: losing food, saving silk. *Animal Behaviour*, **41**, 711-722.
- Jawor, J. M. & Breitwisch, R. 2003. Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *The Auk*, **120**, 249-265.
- Johnson, S. B. & Johnson, R. C. 1991. Support and conflict of kinsmen in Norse Earldoms, Icelandic families, and the English royalty. *Ethology and Sociobiology*, **12**, 211-220.
- Johnston, V. S., Hagel, R., Franklin, M., Fink, B. & Grammer, K. 2001. Male facial attractiveness, evidence for hormone-mediated adaptive design. *Evolution and Human Behavior*, **22**, 251-267.

- Josephs, R. A., Newman, M. L., Brown, R. P. & Beer, J. M. 2003. Status, testosterone, and human intellectual performance: Stereotype threat as status concern. *Psychological Science*, **14**, 158-163.
- Josephs, R. A., Sellers, J. G., Newman, M. L. & Mehta, P. H. 2006. The mismatch effect: When testosterone and status are at odds. *Journal of Personality and Social Psychology*, **90**, 999-1013.
- Karlsson, J. L. 1970. Genetic association of giftedness and creativity with schizophrenia. *Hereditas*, **66**, 177-181.
- Keller, L. & Ross, K. G. 1998. Selfish genes: a green beard in the red fire ant. *Nature*, **394**, 573-575.
- Keller, L. F. & Waller, D. M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 230-241.
- Keser, C. & Van Winden, F. 2000. Conditional cooperation and voluntary contributions to public goods. *Scandinavian Journal of Economics*, **102**, 23-39.
- Kiesler, S., Sproull, L. & K., W. 1996. A prisoner's dilemma experiment on cooperation with people and human-like computers. *Journal of Personality and Social Psychology*, **70**, 47-65.
- King-Casas, B., Tomlin, D., Anen, C., Camerer, C. F., Quartz, S. R. & Montague, P. R. 2005. Getting to know you: reputation and trust in a two-person economic exchange. *Science*, **308**, 78-83.
- Knapp, R., Wingfield, J. C. & Bass, A. H. 1999. Steroid hormones and paternal care in the plainfin midshipman fish (*Porichthys notatus*). *Hormones and Behavior*, **35**, 81-89.
- Kniffin, K. M. & Wilson, D. S. 2004. The effect of nonphysical traits on the perception of physical attractiveness, three naturalistic studies. *Evolution and Human Behavior*, **25**, 88-101.
- Koenig, W. D., Pitelka, F. A., Carmen, W. J., Mumme, R. L. & Stanback, M. T. 1992. The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *Quarterly Review of Biology*, **67**, 111-150.
- Kokko, H., Johnstone, R. A. & T. H, C.-B. 2001. The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **268**, 187-196.
- Kokko, H., Johnstone, R. A. & Wright, J. 2002. The evolution of parental and alloparental effort in cooperatively breeding groups: when should helpers pay to stay? *Behavioral Ecology*, **13**, 291-300.
- Komdeur, J. 2006. Variation in individual investment strategies among social animals. *Ethology*, **112**, 729-747.
- Komdeur, J. & Hatchwell, B. J. 1999. Kin recognition: function and mechanism in avian societies. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 237-241.

- Kosfeld, M., Heinrichs, M., Zak, P. J., Fischbacher, U. & Fehr, E. 2005. Oxytocin increases trust in humans. *Nature*, **435**, 673-676.
- Krams, I., Krama, T., Igaune, K. & Maend, R. 2008. Experimental evidence of reciprocal altruism in the pied flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 599-605.
- Kraus, C., Heistermann, M. & Kappeler, P. M. 1999. Physiological suppression of sexual function of subordinate males: A subtle form of intrasexual competition among male sifakas (*Propithecus verreauxi*)? *Physiology & Behavior*, **66**, 855-861.
- Kümmerli, R., Gardner, A., West, S. A. & Griffin, A. S. 2009. Limited dispersal, budding dispersal, and cooperation: an experimental study. *Evolution*, **63**, 939-949.
- Laham, S. M., Gonsalkorale, K. & von Hippel, W. 2005. Darwinian grandparenting: preferential investment in more certain kin. *Personality and Social Psychology*, **31**, 63-72.
- Lahdenperä, M., Lummaa, V., Helle, S., Tremblay, M. & Russell, A. F. 2004. Fitness benefits of prolonged post-reproductive lifespan in women. *Nature*, **428**, 178-181.
- Latané, B. 1970. Field studies of altruistic compliance. *Representative Research in Social Psychology*, **1**, 49-61.
- Lawson Handley, L. J. & Perrin, N. 2007. Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Molecular Ecology*, **16**, 1559-1578.
- Lehmann, L. & Keller, L. 2006. The evolution of cooperation and altruism. A general framework and classification of models. *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 1365-1378.
- Léna, J. P., de Fraipont, M. & Léna, J. P. 1998. Kin recognition in the common lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **42**, 341-347.
- Li, S. H. & Brown, J. L. 2000. High frequency of extrapair fertilization in a plural breeding bird, the Mexican jay, revealed by DNA microsatellites. *Animal Behaviour*, **60**, 867-877.
- Lieberman, D., Tooby, J. & Cosmides, L. 2003. Does morality have a biological basis? An empirical test of the factors governing moral sentiments relating to incest. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **270**, 819-826.
- Lieberman, D., Tooby, J. & Cosmides, L. 2007. The architecture of human kin detection. *Nature*, **445**, 727-731.
- Liebig, J., Peeters, C. & Holldobler, B. 1999. Worker policing limits the number of reproductives in a ponerine ant. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **266**, 1865-1870.
- Liebig, J., Peeters, C., Oldham, N. J., Markstadter, C. & Holldobler, B. 2000. Are variations in cuticular hydrocarbons of queens and workers a reliable signal

- of fertility in the ant *Harpegnathos saltator*? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 4124-4131.
- Ligon, J. D. & Ligon, S. H. 1978. Communal Breeding in Green Woodhoopoes as a Case for Reciprocity. *Nature*, **276**, 496-498.
- Little, A. C., Burt, D. M. & Perrett, D. I. 2006. Assortative mating for perceived facial personality traits. *Personality and Individual Differences*, **40**, 973-984.
- Llaurens, V., Raymond, M. & Faurie, C. 2009. Ritual fights and male reproductive success in a human population. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 1854-1859.
- Lotem, A., Fishman, M. A. & Stone, L. 1999. Evolution of cooperation between individuals. *Nature* **400**, 226-227.
- Lowe, K. B., Kroeck, K. G. & Sivasubramaniam, N. 1996. Effectiveness correlates of transformational and transactional leadership: A meta-analytic review of the MLQ literature. *Leadership Quarterly*, **7**, 385-425.
- Lukas, D. & Clutton-Brock, T. 2012. Cooperative breeding and monogamy in mammalian societies. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **279**, 2151-2156.
- Luo, S. H. & Klohnen, E. C. 2005. Assortative mating and marital quality in newlyweds: A couple-centered approach. *Journal of Personality and Social Psychology*, **88**, 304-326.
- Lynn, M. & Simons, T. 2000. Predictors of Male and Female Servers' Average Tip Earnings¹. *Journal of Applied Social Psychology*, **30**, 241-252.
- Lynn, S. E., Walker, B. G. & Wingfield, J. C. 2005. A phylogenetically controlled test of hypotheses for behavioral insensitivity to testosterone in birds. *Hormones and Behavior*, **47**, 170-177.
- Madden, J. R. & Clutton-Brock, T. H. 2011. Experimental peripheral administration of oxytocin elevates a suite of cooperative behaviours in a wild social mammal. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **278**, 1189-1194.
- Madsen, E. A., Tunney, R. J., Fieldman, G., Plotkin, H. C., Dunbar, R. I. M., Richardson, J.-M. & McFarland, D. 2007. Kinship and altruism: A cross-cultural experimental study. *British Journal of Psychology*, **98**, 339-359.
- Magrath, R. D. & Whittingham, L. A. 1997. Subordinate males are more likely to help if unrelated to the breeding female in cooperatively breeding white-browed scrubwrens. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **41**, 185-192.
- Majolo, B., de Bortoli Vizioli, A. & Schino, G. 2008. Costs and benefits of group living in primates: group size effects on behaviour and demography. *Animal Behaviour*, **76**, 1235-1247.
- Majolo, B., Schino, G. & Aureli, F. 2012. The relative prevalence of direct, indirect and generalized reciprocity in macaque grooming exchanges. *Animal Behaviour*, **83**, 763-771.

- Maloney, L. T. & Dal Martello, M. F. 2006. Kin recognition and the perceived facial similarity of children. *Journal of Vision*, **6**, 1047-1056.
- Mateo, J. M. 2003. Kin recognition in ground squirrels and other rodents. *Journal of Mammalogy*, **84**, 1163-1181.
- Maynard Smith, J. 1964. Group Selection and Kin Selection. *Nature*, **201**, 1145-1147.
- Mazur, A. & Booth, A. 1998. Testosterone and dominance in men *Behavioral and Brain Sciences*, **21**, 353-397.
- Mazur, A., Booth, A. & Dabbs, J. M. 1992. Testosterone and chess competition. *Social Psychology Quarterly*, **55**, 70-77.
- Mazur, A., Halpern, C. & Udry, J. R. 1994. Dominant looking male teenagers copulate earlier. *Ethology and Sociobiology*, **15**, 87-94.
- McCarthy, M. M. 1990. Oxytocin Inhibits Infanticide in Female House Mice (*Mus-Domesticus*). *Hormones and Behavior*, **24**, 365-375.
- McCullough, J. M. & Barton, E. Y. 1991. Relatedness and Mortality Risk During a Crisis Year - Plymouth Colony, 1620-1621. *Ethology and Sociobiology*, **12**, 195-209.
- McGlothlin, J. W., Jawor, J. M. & Ketterson, E. D. 2007. Natural variation in a testosterone-mediated trade-off between mating effort and parental effort. *American Naturalist*, **170**, 864-875.
- McNamara, J. M., Barta, Z. & Houston, A. I. 2004. Variation in behaviour promotes cooperation in the Prisoner's Dilemma game. *Nature*, **428**, 745.
- Mehdiabadi, N. J., Jack, C. N., Farnham, T. T., Platt, T. G., Kalla, S. E., Shaulsky, G., Queller, D. C. & Strassmann, J. E. 2006. Kin preference in a social microbe - Given the right circumstances, even an amoeba chooses to be altruistic towards its relatives. *Nature*, **442**, 881-882.
- Mehu, M., Grammer, K. & Dunbar, R. I. M. 2007a. Smiles when sharing. *Evolution and Human Behavior*, **28**, 415-422.
- Mehu, M., Little, A. C. & Dunbar, R. I. M. 2007b. Duchenne smiles and the perception of generosity and sociability in faces *Journal of Evolutionary Psychology*, **5**, 183-196.
- Melis, A. P., Hare, B. & Tomasello, M. 2006. Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science*, **311**, 1297-1300.
- Melis, A. P., Hare, B. & Tomasello, M. 2008. Do chimpanzees reciprocate received favours? *Animal Behaviour*, **76**, 951-962.
- Melis, A. P. & Semmann, D. 2010. How is human cooperation different? *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 2663-2674.

- Mikolajczak, M., Gross, J. J., Lane, A., Corneille, O., de Timary, P. & Luminet, O. 2010. Oxytocin Makes People Trusting, Not Gullible. *Psychological Science*, **21**, 1072-1074.
- Milinski, M. & Wedekind, C. 1998. Working memory constrains human cooperation in the Prisoner's Dilemma. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**, 13755-13758.
- Milishnikov, A. N., Rafiev, A. N. & Muntianu, A. I. 1998. Genotypic variability in populations of moundbuilder mice *Mus spicilegus* Pet., 1882, at different life-cycle stages. *Genetika*, **34**, 947-952.
- Miller, G. F. 2007. Sexual selection for moral virtues. *Quarterly Review of Biology*, **82**, 97-125.
- Miller, G. F. & Todd, P. M. 1998. Mate choice turns cognitive. *Trends in Cognitive Sciences*, **2**, 190-198.
- Mitani, J. C. 2006. Reciprocal exchange in chimpanzees and other primates. In: *Cooperation in primates: mechanisms and evolution* (Ed. by Van Svaik, C. P. & Kappeler, P. M.), pp. 101-113. Heidelberg: Springer.
- Mitani, J. C. & Watts, D. P. 2001. Why do chimpanzees hunt and share meat? *Animal Behaviour*, **61**, 915-924.
- Mitsainas, G. P., Tryfonopoulos, G. A., Thanou, E. G., Bisa, R., Fraguedakis-Tsolis, S. E. & Chondropoulos, B. P. 2009. New data on the distribution of *Mus spicilegus* Petenyi, 1882 (Rodentia, Muridae) and a distinct mtDNA lineage in the southern Balkans. *Mammalian Biology*, **74**, 351-360.
- Moller, A. P., Merino, S., Brown, C. R. & Robertson, R. J. 2001. Immune Defense and Host Sociality: A Comparative Study of Swallows and Martins. *American Naturalist*, **158**, 136-145.
- Molvar, E. M. & Bowyer, R. T. 1994. Costs and Benefits of Group Living in a Recently Social Ungulate: The Alaskan Moose. *Journal of Mammalogy*, **75**, 621-630.
- Moorad, J. A., Promislow, D. E. L., Smith, K. R. & Wade, M. J. 2011. Mating system change reduces the strength of sexual selection in an American frontier population of the 19th century. *Evolution and Human Behavior*, **32**, 147-155.
- Morhenn, V. B., Park, J. W., Piper, E. & Zak, P. J. 2008. Monetary sacrifice among strangers is mediated by endogenous oxytocin release after physical contact. *Evolution and Human Behavior*, **29**, 375-383.
- Muehlenbein, M. P. & Bribiescas, R. G. 2005. Testosterone-mediated immune functions and male life histories. *American Journal of Human Biology*, **17**, 527-558.
- Mulder, R. A., Dunn, P. O., Cockburn, A., Lazenbycohen, K. A. & Howell, M. J. 1994. Helpers Liberate Female Fairy-Wrens from Constraints on Extra-Pair Mate Choice. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **255**, 223-229.

- Mulder, R. A. & Langmore, N. E. 1993. Dominant Males Punish Helpers for Temporary Defection in Superb Fairy-Wrens. *Animal Behaviour*, **45**, 830-833.
- Muller, M. N., Marlowe, F. W., Bugumba, R. & Ellison, P. T. 2009. Testosterone and paternal care in East African foragers and pastoralists. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **276**, 347-354.
- Muller, M. N. & Wrangham, R. W. 2004. Dominance, aggression and testosterone in wild chimpanzees : a test of the 'challenge hypothesis'. *Animal Behaviour*, **67**, 113-123.
- Muntyanu, A. I. 1990. Ecological Features of an Overwintering Population of the Hillock Mouse (*Mus-Hortulanus Nordm*) in the South-West of the USSR. *Biological Journal of the Linnean Society*, **41**, 73-82.
- Nesse, R. M. 2007. Runaway social selection for displays of partner value and altruism. *Biological Theory*, **2**, 143-155.
- Nesse, R. M. 2010. Social selection and the origins of culture. In: *Evolution, culture, and the human mind* (Ed. by Schaller, M., Norenzayan, A., Heine, S. J., Yamagishi, T. & Kameda, T.). New-York: Psychology Press.
- Nettle, D. & Clegg, H. 2006. Schizotypy, creativity and mating success in humans. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **273**, 611-615.
- Nettle, D., Colleony, A. & Cockerill, M. 2011. Variation in cooperative behaviour within a single city. *PLoS ONE*, **6**.
- Niederle, M. & Vesterlund, L. 2007. Do women shy away from competition? Do men compete too much? *Quarterly Journal of Economics*, **122**, 1067-1101.
- Niederle, M. & Vesterlund, L. 2011. Gender and Competition. In: *Annual Review of Economics*, Vol 3, pp. 601-630. Palo Alto: Annual Reviews.
- Nikiforakis, N. 2008. Punishment and counter-punishment in public good games: Can we really govern ourselves? *Journal of Public Economics*, **92**, 91-112.
- Noe, R. & Hammerstein, P. 1994. Biological Markets - Supply-and-Demand Determine the Effect of Partner Choice in Cooperation, Mutualism and Mating. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **35**, 1-11.
- Noe, R. & Hammerstein, P. 1995. Biological Markets. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 336-339.
- Nowak, M. & Sigmund, K. 1993. A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms tit-for-tat in the Prisoner's Dilemma game. *Nature*, **364**, 56-58.
- Nowak, M. A. 2006. Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, **314**, 1560-1563.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K. 1992. Tit for tat in heterogeneous populations. *Nature*, **355**, 250-253.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K. 1998. Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature*, **393**, 573-577.

- 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., Naganawa, T., Yamauchi, S., Yamagata, N. & Matsumoto-Oda, A. 2009a. Altruists are trusted based on non-verbal cues. *Biology Letters*, **5**, 752-754.
- Oda, R., Yamagata, N., Yabiku, Y. & Matsumoto-Oda, A. 2009b. Altruism Can Be Assessed Correctly Based on Impression. *Human Nature-an Interdisciplinary Biosocial Perspective*, **20**, 331-341.
- Okasha, S. 2002. Genetic Relatedness and the Evolution of Altruism. *Philosophy of Science*, **69**, 138-149.
- Olazabal, D. E. & Young, L. J. 2006. Oxytocin receptors in the nucleus accumbens facilitate "spontaneous" maternal behavior in adult female prairie voles. *Neuroscience*, **141**, 559-568.
- Olendorf, R., Getty, T. & Scribner, K. 2004. Cooperative nest defence in red-winged blackbirds: reciprocal altruism, kinship or by-product mutualism? *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **271**, 177-182.
- Oliveira, R. F., Silva, A. & Canario, A. V. M. 2009. Why do winners keep winning? Androgen mediation of winner but not loser effects in cichlid fish. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **276**, 2249-2256.
- Orsini, P. 1982. Facteurs régissant la répartition des souris en Europe : intérêt du modèle souris pour une approche des processus évolutifs. pp. 134. Montpellier: Thesis, University of Montpellier 2.
- Orsini, P., Bonhomme, F., Brittondavidian, J., Croset, H. & Gerasimov, S. 1983. The Complex of Species of Genus *Mus* in Central and Oriental Europe .2. Criteria for Identification, Distribution and Ecological Characteristics. *Zeitschrift Fur Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology*, **48**, 86-95.
- Ostrom, E. 2003. Toward a behavioral theory linking trust, reciprocity, and reputation. In: *Trust and reciprocity: Interdisciplinary lessons from experimental research* (Ed. by Ostrom, E. & Walker, J.), pp. 19–79. New York: Russell Sage Foundation.
- Ostrowski, E. A., Katoh, M., Shaulsky, G., Queller, D. C. & Strassmann, J. E. 2008. Kin Discrimination Increases with Genetic Distance in a Social Amoeba. *PLoS Biol*, **6**, e287.
- Oyegbile, T. O. & Marler, C. A. 2005. Winning fights elevates testosterone levels in California mice and enhances future ability to win fights. *Hormones and Behaviour*, **48**, 259-267.
- Panchanathan, K. & Boyd, R. 2004. Indirect reciprocity can stabilize cooperation without the second-order free rider problem. *Nature*, **432**, 499-502.
- Parr, L. A. & de Waal, F. B. M. 1999. Visual kin recognition in chimpanzees. *Nature*, **399**, 647-648.

- Parr, L. A., Heintz, M., Lonsdorf, E. & Wroblewski, E. 2010. Visual Kin Recognition in Nonhuman Primates (Pan troglodytes and Macaca mulatta) Inbreeding Avoidance or Male Distinctiveness? *Journal of Comparative Psychology*, **124**, 343-350.
- Patris, B. & Baudoin, C. 1998. Female sexual preferences differ in Mus spicilegus and Mus musculus domesticus: the role of familiarization and sexual experience. *Animal Behaviour*, **56**, 1465-1470.
- Patris, B. & Baudoin, C. 2000. A comparative study of parental care between two rodent species: implications for the mating system of the mound-building mouse Mus spicilegus. *Behavioural Processes*, **51**, 35-43.
- Pedersen, C. A. & Prange, A. J. 1979. Induction of Maternal-Behavior in Virgin Rats after Intracerebroventricular Administration of Oxytocin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **76**, 6661-6665.
- Peeters, C., Monnin, T. & Malosse, C. 1999. Cuticular hydrocarbons correlated with reproductive status in a queenless ant. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **266**, 1323-1327.
- Perez-Lezaun, A., Calafell, F., Comas, D., Mateu, E., Bosch, E., Martinez-Arias, R., Clarimon, J., Fiori, G., Luiselli, D., Facchini, F., Pettener, D. & Bertranpetit, J. 1999. Sex-specific migration patterns in central Asian populations, revealed by analysis of Y-chromosome short tandem repeats and mtDNA. *American Journal of Human Genetics*, **65**, 208-219.
- Peters, M., Simmons, L. W. & Rhodes, G. 2008. Testosterone is associated with mating success but not attractiveness or masculinity in human males. *Animal Behaviour*, **76**, 297-303.
- Phillips, T., Barnard, C., Ferguson, E. & Reader, T. 2008. Do humans prefer altruistic mates ? Testing a link between sexual selection and altruism towards non-relatives. *British Journal of Psychology*, **99**, 555-572.
- Pinto, A., Oates, J., Grutter, A. & Bshary, R. 2011. Cleaner Wrasses Labroides dimidiatus Are More Cooperative in the Presence of an Audience. *Current Biology*, **21**, 1140-1144.
- Poiani, A. 1993. Social-Structure and the Development of Helping-Behavior in the Bell Miner (Manorina-Melanophrys, Meliphagidae). *Ethology*, **93**, 62-80.
- Porter, R. H., Lévy, F., Poindron, P., Litterio, M., Schaal, B. & Beyer, C. 1991. Individual olfactory signatures as major determinants of early maternal discrimination in sheep. *Developmental Psychobiology*, **24**, 151-158.
- Poteaux, C., Busquet, N., Gouat, P., Katona, K. & Baudoin, C. 2008. Socio-genetic structure of mound-building mice, Mus spicilegus, in autumn and early spring. *Biological Journal of the Linnean Society*, **93**, 689-699.

- Pradel, J., Euler, H. A. & Fetchenhauer, D. 2009. Spotting altruistic dictator game players and mingling with them : the elective assortment of classmates. *Evolution and Human Behavior*, **30**, 103-113.
- Price, R. A. & Vandenberg, S. G. 1980. Spouse similarity in American and Swedish couples. *Behavior Genetics*, **10**, 59-71.
- Putland, D. 2001. Has sexual selection been overlooked in the study of avian helping behaviour? *Animal Behaviour*, **62**, 811-814.
- Queller, D. C., Ponte, E., Bozzaro, S. & Strassmann, J. E. 2003. Single-Gene Greenbeard Effects in the Social Amoeba *Dictyostelium discoideum*. *Science*, **299**, 105-106.
- Queller, D. C. & Strassmann, J. E. 1998. Kin Selection and Social Insects. *BioScience*, **48**, 165-175.
- Rahman, Q., Collins, A., Morrison, M., Orrells, J., Cadinouche, K., Greenfield, S. & Begum, S. 2008. Maternal Inheritance and Familial Fecundity Factors in Male Homosexuality. *Archives of Sexual Behavior*, **37**, 962-969.
- Raihani, N. J., Thornton, A. & Bshary, R. 2012. Punishment and cooperation in nature. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 288-295.
- Rand, D. G., Dreber, A., Ellingsen, T., Fudenberg, D. & Nowak, M. A. 2009. Positive Interactions Promote Public Cooperation. *Science*, **325**, 1272-1275.
- Reeve, H. K. 1992. Queen Activation of Lazy Workers in Colonies of the Eusocial Naked Mole-Rat. *Nature*, **358**, 147-149.
- Reeve, H. K., Westneat, D. F., Noon, W. A., Sherman, P. W. & Aquadro, C. F. 1990. DNA Fingerprinting Reveals High-Levels of Inbreeding in Colonies of the Eusocial Naked Mole-Rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **87**, 2496-2500.
- Rege, M. & Telle, K. 2004. The impact of social approval and framing on cooperation in public good situations. *Journal of Public Economics*, **88**, 1625-1644.
- Reyer, H. U. 1984. Investment and Relatedness - a Cost-Benefit-Analysis of Breeding and Helping in the Pied Kingfisher (*Ceryle rudis*). *Animal Behaviour*, **32**, 1163-1178.
- Reyer, H. U. 1990. Pied Kingfishers: ecological causes and reproductive consequences of cooperative breeding. In: *Cooperative breeding in birds* (Ed. by Stacey, P. B. & Koenig, W. D.), pp. 529-557. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ridley, J. & Sutherland, W. J. 2002. Kin competition within groups: the offspring depreciation hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **269**, 2559-2564.
- Roberts, G. 1998. Competitive altruism: from reciprocity to the handicap principle. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **265**, 427-431.

- Rose, R., Holladay, J. W. & Bernstein, I. S. 1971. Plasma testosterone, dominance rank and aggressive behavior in male rhesus monkeys. *Nature*, **231**, 366-368.
- Ross, K. R. & Keller, L. K. 2002. Experimental conversion of colony social organization by manipulation of worker genotype composition in fire ants (*Solenopsis invicta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **51**, 287-295.
- Roth, A. E., Prasnikar, V., Okuno-Fujiwara, M. & Zamir, S. 1991. Bargaining and Market Behavior in Jerusalem, Ljubljana, Pittsburgh, and Tokyo: An Experimental Study. *The American Economic Review*, **81**, 1068-1095.
- Roulin, A., Da Silva, A. & Ruppli, C. n. A. 2012. Dominant nestlings displaying female-like melanin coloration behave altruistically in the barn owl. *Animal Behaviour*.
- Rucas, S. L., Gurven, M., Kaplan, H., Winking, J., Gangestad, S. & Crespo, M. 2006. Female intrasexual competition and reputational effects on attractiveness among the Tsimane of Bolivia. *Evolution and Human Behavior*, **27**, 40-52.
- Ruimy, R. & Andreumont, A. 2004. Quorum-sensing chez *Pseudomonas aeruginosa*: mécanisme moléculaire, impact clinique et inhibition. *Réanimation*, **13**, 176-184.
- Russell, A. F. & Hatchwell, B. J. 2001. Experimental evidence for kin-biased helping in a cooperatively breeding vertebrate. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **268**, 2169-2174.
- Rutte, C. & Taborsky, M. 2008. The influence of social experience on cooperative behaviour of rats (*Rattus norvegicus*): direct vs generalised reciprocity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 499-505.
- Saad, G. & Vongas, J. G. 2009. The effect of conspicuous consumption on men's testosterone levels. *Organizational Behavior and Human Decision Processes*, **110**, 80-92.
- Sachs, J. L., Mueller, U. G., Wilcox, T. P. & Bull, J. J. 2004. The Evolution of Cooperation. *The Quarterly Review of Biology*, **79**, 135-160.
- Sanchez-Pages, S. & Turiegano, E. 2010. Testosterone, facial symmetry and cooperation in the prisoners' dilemma. *Physiology & Behavior*, **99**, 355-361.
- Schaber, J. A., Carty, N. L., McDonald, N. A., Graham, E. D., Cheluvappa, R., Griswold, J. A. & Hamood, A. N. 2004. Analysis of quorum sensing-deficient clinical isolates of *Pseudomonas aeruginosa*. *Journal of Medical Microbiology*, **53**, 841-853.
- Schino, G. & Aureli, F. 2009. Reciprocal Altruism in Primates: Partner Choice, Cognition, and Emotions. In: *Advances in the Study of Behavior*, Vol 39, pp. 45-69.
- Schino, G. & Aureli, F. 2010. The relative roles of kinship and reciprocity in explaining primate altruism. *Ecology Letters*, **13**, 45-50.

- Schino, G., Di Giuseppe, F. & Visalberghi, E. 2009. The Time Frame of Partner Choice in the Grooming Reciprocation of *Cebus apella*. *Ethology*, **115**, 70-76.
- Schino, G., di Sorrentino, E. P. & Tiddi, B. 2007. Grooming and coalitions in Japanese Macaques (*Macaca fuscata*): Partner choice and the time frame of reciprocation. *Journal of Comparative Psychology*, **121**, 181-188.
- Schug, J., Matsumoto, D., Horita, Y., Yamagishi, T. & Bonnet, K. 2010. Emotional expressivity as a signal of cooperation. *Evolution and Human Behavior*, **31**, 87-94.
- Schuldberg, D. 2000. Six subclinical spectrum traits in normal creativity. *Creativity Research Journal*, **13**, 5-16.
- Schwabl, H. & Kriner, E. 1991. Territorial Aggression and Song of Male European Robins (*Erithacus-Rubecula*) in Autumn and Spring - Effects of Antiandrogen Treatment. *Hormones and Behavior*, **25**, 180-194.
- 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.
- Sear, R., Mace, R. & McGregor, I. A. 2000. Maternal grandmothers improve nutritional status and survival of children in rural Gambia. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **267**, 1641-1647.
- Seielstad, M. T., Minch, E. & Cavalli-Sforza, L. L. 1998. Genetic evidence for a higher female migration rate in humans. *Nature Genetics*, **20**, 278-280.
- Sharp, S. P., McGowan, A., Wood, M. J. & Hatchwell, B. J. 2005. Learned kin recognition cues in a social bird. *Nature*, **434**, 1127-1130.
- Sheldon, K. M., Sheldon, M. S. & Osbaldiston, R. 2000. Prosocial values and group assortment - Within an N-person prisoner's dilemma game. *Human Nature - an Interdisciplinary Biosocial Perspective*, **11**, 387-404.
- Simeonovska-Nikolova, D. 2012. Neighbour relationships and spacing behaviour of Mound-building mouse, *Mus spicilegus* in summer. *Acta Zoologica Bulgaria*, **64**, 135-143.
- Simeonovska-Nikolova, D. & Gerasimov, S. 2000. Seasonal changes of some population characteristics of *Mus spicilegus* Petenyi in North Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgaria*, **52**, 81-90.
- Simeonovska-Nikolova, D. & Mehmed, S. 2009. Behavior of mound-building mouse, *Mus spicilegus*, during autumn-winter period in captivity. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, **23**, 180-183.
- Simeonovska-Nikolova, D. M. 2007. Spatial organization of the mound-building mouse *Mus spicilegus* in the region of northern Bulgaria. *Acta Zoologica Sinica*, **53**, 22-28.
- Sinervo, B., Miles, D. B., Frankino, W. A., Klukowski, M. & DeNardo, D. F. 2000. Testosterone, endurance, and darwinian fitness: Natural and sexual selection

- on the physiological bases of alternative male behaviors in side-blotched lizards. *Hormones and Behavior*, **38**, 222-233.
- Sloane, S. A. 1996. Incidence and origins of supernumeraries at bushtit (*Psaltirparus minimus*) nests. *Auk*, **113**, 757-770.
- Smadja, C. & Ganem, G. 2002. Subspecies recognition in the house mouse: a study of two populations from the border of a hybrid zone. *Behavioral Ecology*, **13**, 312-320.
- Smith, A. A., Hoelldobler, B. & Liebig, J. 2008. Hydrocarbon signals explain the pattern of worker and egg policing in the Ant *Aphaenogaster cockerelli*. *Journal of Chemical Ecology*, **34**, 1275-1282.
- Smith, A. A., Hoelldobler, B. & Liebig, J. 2009. Cuticular Hydrocarbons Reliably Identify Cheaters and Allow Enforcement of Altruism in a Social Insect. *Current Biology*, **19**, 78-81.
- Smith, E. A., Bird, R. B. & Bird, D. W. 2003. The benefits of costly signaling: Meriam turtle hunters. *Behavioral Ecology*, **14**, 116-126.
- Smith, E. A. & Bird, R. L. B. 2000. Turtle hunting and tombstone opening: public generosity as costly signaling. *Evolution and Human Behavior*, **21**, 245-261.
- Soares, M. C., Bshary, R., Fusani, L., Goymann, W., Hau, M., Hirschenhauser, K. & Oliveira, R. F. 2010. Hormonal mechanisms of cooperative behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 2737-2750.
- Soini, H. A., Wiesler, D., Koyama, S., Feron, C., Baudoin, C. & Novotny, M. V. 2009. Comparison of Urinary Scents of Two Related Mouse Species, *Mus spicilegus* and *Mus domesticus*. *Journal of Chemical Ecology*, **35**, 580-589.
- Solis, P., Pullum, T. W. & Bratter, J. 2007. Homogamy by education and migration status in Monterrey, Mexico: changes and continuities over time. *Population Research and Policy Review*, **26**, 279-298.
- Solomon, N. G. & French, J. A. 1997. *Cooperative Breeding in Mammals*. Cambridge University Press.
- Stajkovic, A. D. & Luthans, F. 2003. Behavioral management and task performance in organizations: Conceptual background, meta-analysis, and test of alternative models. *Personnel Psychology*, **56**, 155-194.
- Stevens, J. R. & Gilby, I. C. 2004. A conceptual, framework for nonkin food sharing: timing and currency of benefits. *Animal Behaviour*, **67**, 603-614.
- Stirrat, M. & Perrett, D. I. 2010. Valid Facial Cues to Cooperation and Trust: Male Facial Width and Trustworthiness. *Psychological Science*, **21**, 349-354.
- Stiver, K. A., Dierkes, P., Taborsky, M., Lisle Gibbs, H. & Balshine, S. 2005. Relatedness and helping in fish: examining the theoretical predictions. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **272**, 1593-1599.

- Strassmann, J. E., Solís, C. R., Hughes, C. R., Goodnight, K. F. & Queller, D. C. 1997. Colony life history and demography of a swarm-founding social wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **40**, 71-77.
- Strassmann, J. E., Zhu, Y. & Queller, D. C. 2000. Altruism and social cheating in the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. *Nature*, **408**, 965-967.
- Sylwester, K. & Roberts, G. 2010. Cooperators benefit through reputation-based partner choice in economic games. *Biology Letters*, **6**, 659-662.
- Szenczi, P., Banszegi, O., Ducs, A., Gedeon, C. I., Marko, G., Nemeth, I. & Altbacker, V. 2011. Morphology and function of communal mounds of overwintering mound-building mice (*Mus spicilegus*). *Journal of Mammalogy*, **92**, 852-860.
- Szenczi, P., Kopcsó, D., Banszegi, O. & Altbacker, V. 2012. The contribution of the vegetable material layer to the insulation capacities and water proofing of artificial *Mus spicilegus* mounds. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, **77**, 327-331.
- Taylor, P. 1992a. Altruism in viscous populations — an inclusive fitness model. *Evolutionary Ecology*, **6**, 352-356.
- Taylor, P. D. 1992b. Inclusive Fitness in a Homogeneous Environment. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **249**, 299-302.
- Tebbich, S., Taborsky, M. & Winkler, H. 1996. Social manipulation causes cooperation in keas. *Animal Behaviour*, **52**, 1-10.
- Thomas, F., Lefèvre, T. & Raymond, M. 2010. *Biologie évolutive*. Bruxelles: De Boeck.
- Tibbetts, E. A. 2002. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **269**, 1423-1428.
- Tognetti, A., Berticat, C., Raymond, M. & Faurie, C. 2012. Sexual selection of human cooperative behaviour: an experimental study in rural Senegal. *PLoS ONE*, **7**, e44403.
- Trainor, B. C. & Marler, C. A. 2001. Testosterone, paternal behavior, and aggression in the monogamous California mouse (*Peromyscus californicus*). *Hormones and Behavior*, **40**, 32-42.
- Trainor, B. C. & Marler, C. A. 2002. Testosterone promotes paternal behaviour in a monogamous mammal via conversion to oestrogen. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **269**, 823-829.
- Trivers, R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, **46**, 35-57.
- Trivers, R. L. 1972. Parental Investment and Sexual Selection. In: *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971* (Ed. by Campbell, B.). Chicago: Aldine.
- Trivers, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, **14**, 249-264.

- 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.
- Van den Bergh, B. & Dewitte, S. 2006. Digit ratio (2D : 4D) moderates the impact of sexual cues on men's decisions in ultimatum games. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **273**, 2091-2095.
- Van Duyse, E., Pinxten, R. & Eens, M. 2000. Does testosterone affect the trade-off between investment in sexual/territorial behaviour and parental care in male great tits? *Behaviour*, **137**, 1503-1515.
- Van Duyse, E., Pinxten, R. & Eens, M. 2002. Effects of testosterone on song, aggression, and nestling feeding behavior in male great tits, *Parus major*. *Hormones and Behavior*, **41**, 178-186.
- Van Vugt, M. & Iredale, W. 2012. Men behaving nicely: Public goods as peacock tails. *British Journal of Psychology*.
- Verplaetse, J., Vanneste, S. & Braeckman, J. 2007. You can judge a book by its cover: the sequel. A kernel of truth in predictive cheating detection. *Evolution and Human Behavior*, **28**, 260-271.
- Wagner, J. D., Flinn, M. V. & England, B. G. 2002. Hormonal response to competition among male coalitions. *Evolution and Human Behavior*, **23**, 437-442.
- Wallace, B., Cesarini, D., Lichtenstein, P. & Johannesson, M. 2007. Heritability of ultimatum game responder behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**, 15631-15634.
- Walter, A. & Buyske, S. 2003. The Westermarck Effect and early childhood co-socialization: Sex differences in inbreeding-avoidance. *British Journal of Developmental Psychology*, **21**, 353-365.
- Waynforth, D. & Dunbar, R. I. M. 1995. Conditional Mate Choice Strategies in Humans - Evidence from Lonely Hearts Advertisements. pp. 755-779.
- Webster, M. S., Tarvin, K. A., Tuttle, E. M. & Pruett-Jones, S. 2004. Reproductive promiscuity in the splendid fairy-wren: effects of group size and auxiliary reproduction. *Behavioral Ecology*, **15**, 907-915.
- Wedekind, C. & Braithwaite, V. A. 2002. The long-term benefits of human generosity in indirect reciprocity. *Current Biology*, **12**, 1012-1015.
- Wedekind, C. & Furi, S. 1997. Body odour preferences in men and women: do they aim for specific MHC combinations or simply heterozygosity ? *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **B264**, 1471-1479.
- Wedekind, C. & Milinski, M. 2000. Cooperation through image scoring in humans. *Science*, **288**, 850-852.
- Weidt, A., Hofmann, S. E. & K  nig, B. 2008. Not only mate choice matters: fitness consequences of social partner choice in female house mice. *Animal Behaviour*, **75**, 801-808.

- 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.
- West-Eberhard, M. J. 1975. Evolution of social behavior by kin selection. *Quarterly Review of Biology*, **50**, 1-33.
- West-Eberhard, M. J. 1979. Sexual selection, social competition, and evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **123**, 222-234.
- West-Eberhard, M. J. 1983. Sexual selection, social competition, and speciation. *Quarterly Review of Biology*, **58**, 155-183.
- West-Eberhard, M. J. 1984. Sexual selection, competitive communication and species-specific signals in insects. In: *Insect communication* (Ed. by Lewis, T.), pp. 283-324. New-York: Academic Press.
- West, S. A., El Mouden, C. & Gardner, A. 2011. Sixteen common misconceptions about the evolution of cooperation in humans. *Evolution and Human Behavior*, **32**, 231-262.
- West, S. A., Griffin, A. S. & Gardner, A. 2007. Evolutionary explanations for cooperation. *Current Biology*, **17**, 661-672.
- West, S. A., Griffin, A. S., Gardner, A. & Diggle, S. P. 2006. Social evolution theory for microorganisms. *Nature Reviews Microbiology*, **4**, 597-607.
- West, S. A., Murray, M. G., Machado, C. A., Griffin, A. S. & Herre, E. A. 2001. Testing Hamilton's rule with competition between relatives. *Nature*, **409**, 510-513.
- West, S. A., Pen, I. & Griffin, A. S. 2002. Cooperation and Competition between relatives. *Science*, **296**, 72-75.
- Whittingham, L. A., Dunn, P. O. & Magrath, R. D. 1997. Relatedness, polyandry and extra-group paternity in the cooperatively-breeding white-browed scrubwren (*Sericornis frontalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **40**, 261-270.
- Wilkinson, G. S. 1984. Reciprocal Food Sharing in the Vampire Bat. *Nature*, **308**, 181-184.
- Wilkinson, G. S. 1988. Reciprocal altruism in bats and other mammals. *Ethology and Sociobiology*, **9**, 85-100.
- Willinger, M. & Ziegelmeyer, A. 1999. Framing and cooperation in public good games : an experiment with an interior solution. *Economics Letters*, **65**, 323-328.
- Willinger, M. & Ziegelmeyer, A. 2001. Strength of the social dilemma in a public goods experiment: an exploration of the error hypothesis. *Experimental Economics*, **4**, 131-144.
- Wilson, D. S. & Dugatkin, L. A. 1997. Group selection and assortative interactions. *American Naturalist*, **149**, 336-351.

- Wilson, R. K. & Eckel, C. C. 2006. Judging a book by its cover: Beauty and expectations in the trust game. *Political Research Quarterly*, **59**, 189-202.
- Wingfield, J. C. 2005. A continuing saga: The role of testosterone in aggression. *Hormones and Behaviour*, **48**, 253-255.
- Wingfield, J. C., Hegner, R. E., Dufty, A. M. & Ball, G. F. 1990. The Challenge Hypothesis - Theoretical Implications for Patterns of Testosterone Secretion, Mating Systems, and Breeding Strategies. *American Naturalist*, **136**, 829-846.
- Wolff, J. O. 1994. More on Juvenile Dispersal in Mammals. *Oikos*, **71**, 349-352.
- Wynne-Edwards, K. E. & Reburn, C. J. 2000. Behavioral endocrinology of mammalian fatherhood. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 464-468.
- Yamamoto, S. & Tanaka, M. 2009. Do Chimpanzees (Pan troglodytes) Spontaneously Take Turns in a Reciprocal Cooperation Task? *Journal of Comparative Psychology*, **123**, 242-249.
- Young, A. J., Carlson, A. A., Monfort, S. L., Russell, A. F., Bennett, N. C. & Clutton-Brock, T. 2006. Stress and the suppression of subordinate reproduction in cooperatively breeding meerkats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 12005-12010.
- Zaatari, D. & Trivers, R. 2007. Fluctuating asymmetry and behavior in the ultimatum game in Jamaica. *Evolution and Human Behavior*, **28**, 223-227.
- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty. *Journal of theoretical Biology*, **67**, 603-605.
- Zahavi, A. 1995. Altruism as a handicap - the limitations of kin selection and reciprocity. *Journal of Avian Biology*, **26**, 1-3.
- Zahavi, A. 2003. Indirect selection and individual selection in sociobiology: my personal views on theories of social behaviour. *Animal Behaviour*, **65**, 859-863.
- Zak, P. J. 2005. Trust: A temporary human attachment facilitated by oxytocin. *Behavioral and Brain Sciences*, **28**, 368-+.
- Zak, P. J., Kurzban, R., Ahmadi, S., Swerdloff, R. S., Park, J., Efremidze, L., Redwine, K., Morgan, K. & Matzner, W. 2009. Testosterone Administration Decreases Generosity in the Ultimatum Game. *PLoS ONE*, **4**, e3330.
- Zak, P. J., Kurzban, R. & Matzner, W. T. 2005. Oxytocin is associated with human trustworthiness. *Hormones and Behavior*, **48**, 522-527.
- Zak, P. J., Stanton, A. A. & Ahmadi, S. 2007. Oxytocin Increases Generosity in Humans. *PloS ONE*, **2**.
- Zethraeys, N., Kocoska-Maras, L., Ellingsen, T., Von Schoultz, B., Hirschberg, A. L. & Johannesson, M. 2009. A randomized trial of the effect of estrogen and testosterone on economic behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 6535-6538.

Ziegler, T. E., Wegner, F. H. & Snowdon, C. T. 1996. Hormonal responses to parental and nonparental conditions in male cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*, a new world primate. *Hormones and Behavior*, **30**, 287-297.

ANNEXES

AI. Instructions du jeu du bien public réalisé en France (Chap. II, Article 1)

Sessions pour lesquels le sexe des joueurs du groupe est affiché

N.B. Lors des sessions pour lesquels les joueurs n'étaient pas informés du sexe des membres de leur groupe, les instructions du jeu étaient modifiées : elles ne contenaient pas les informations sur l'affichage du sexe des joueurs.

Instructions

L'expérience à laquelle vous allez participer est destinée à l'étude de la prise de décision. Nous vous demandons de lire attentivement les instructions, elles doivent vous permettre de bien comprendre l'expérience. Lorsque tous les participants auront lu ces instructions un expérimentateur procédera à une relecture à voix haute.

Toutes vos décisions seront traitées de façon anonyme. Vous indiquerez vos choix à l'ordinateur devant lequel vous êtes assis(e).

Au cours de l'expérience vous allez accumuler des gains, exprimés en ecus. A la fin de l'expérience ces gains seront convertis en euros selon un taux de conversion qui est précisé à la fin de ces instructions. Votre gain en euros vous sera versé en liquide.

A partir de maintenant nous vous demandons de ne plus parler. Si vous avez une question levez la main et un expérimentateur viendra vous répondre en privé.

Cadre général

Vous êtes 20 participants dans la salle. Au début de l'expérience l'ordinateur central va former aléatoirement 5 groupes de 4. La composition de ces groupes restera identique pour toute l'expérience. Vous ne pouvez pas identifier les autres membres de votre groupe et ces derniers ne peuvent pas vous identifier.

L'expérience comporte 20 périodes. Chaque période se déroule de manière identique. Au début de chaque période, vous, ainsi que les trois autres membres de votre groupe, disposez de 20 jetons que vous devez entièrement répartir entre deux comptes : votre compte individuel et un compte collectif commun à tous les membres du groupe.

Fonctionnement des comptes

Compte Individuel

Chaque jeton que vous placez sur votre compte individuel vous rapporte 1 ecu. De même, si un membre de votre groupe place un jeton sur son compte individuel cela lui rapporte 1 ecu.

Les gains des autres membres de votre groupe ne sont pas affectés par le nombre de jetons que vous placez sur votre compte individuel. De même votre gain n'est pas affecté par le nombre de jetons placés par les autres membres du groupe sur leur compte individuel.

Exemple 1: Quelles que soient les décisions de placement des autres membres de votre groupe sur leur compte individuel, si vous placez 5 jetons sur votre compte individuel, votre gain résultant de cette décision sera de 5 ecus. Les gains des autres membres de votre groupe ne seront pas affectés par votre décision.

Exemple 2: Supposons que l'un des membres de votre groupe place 10 jetons sur son compte individuel, quelle que soit votre décision de placement sur votre compte individuel, son gain résultant de cette décision sera de 10 ecus; votre gain ne sera pas affecté par cette décision.

Compte Collectif

Le compte collectif est commun à tous les membres du groupe, c'est à dire vous et les 3 autres membres de votre groupe. Chaque jeton que vous placez sur le compte collectif rapporte 0.5 ecu à chaque membre de groupe. De même, si un membre de votre groupe place 1 jeton sur le compte collectif cela rapporte 0.5 ecu à chaque membre du groupe.

Votre gain résultant du compte collectif dépend donc du nombre total de jetons que vous et les autres membres de votre groupe placez sur le compte collectif.

Afin d'illustrer le calcul du gain résultant de ce compte, considérons que vous êtes le joueur 1 du groupe et que les 3 autres membres de votre groupe sont respectivement les joueurs 2, 3, et 4. Notons Z_1 le nombre jetons placés par le joueur 1 (vous) sur le compte collectif, Z_2 le nombre de jetons placés par le joueur 2 sur le compte collectif... Le nombre total de jetons sur le compte collectif est égal à

$Z_1 + Z_2 + Z_3 + Z_4$. Le compte collectif rapporte donc à chacun des membres du groupe : $0.5 \times (Z_1 + Z_2 + Z_3 + Z_4)$.

Exemple 1: Vous placez 5 jetons sur le compte collectif ($Z_1 = 5$) et les autres membres de votre groupe placent chacun zéro jeton sur le compte collectif, donc $Z_2 = Z_3 = Z_4 = 0$. Le gain résultant du compte collectif pour chaque membre de votre groupe (vous y compris) est égal à : $0.5 \times (5 + 0 + 0 + 0)$ soit 2.5 ecus. A ce gain s'ajoute le gain issu du placement sur le compte individuel pour chacun des membres du groupe.

Exemple 2: Vous placez 2 jetons sur le compte collectif ($Z_1 = 2$) et les autres membres de votre groupe placent respectivement les nombres de jetons suivants: $Z_2 = 3$, $Z_3 = 0$ et $Z_4 = 7$. Le gain résultant du compte collectif pour chaque membre de votre groupe (vous y compris) est égal à : $0.5 \times (2 + 3 + 0 + 7)$, soit 6 ecus. A ce gain s'ajoute le gain issu du placement sur le compte individuel pour chacun des membres du groupe.

Pour résumer, à chaque période, chaque membre du groupe (vous y compris) a deux sources de gain: le gain résultant de son placement sur son compte individuel et le gain résultant du nombre de jetons total placés par les 4 membres du groupe sur le compte collectif.

Déroulement de l'expérience

Au moment de débiter l'expérience vous verrez apparaître des icônes sur votre écran de décision qui vous informeront sur la composition de votre groupe : c'est-à-dire le nombre d'hommes et de femmes qui composent votre groupe. Ces icônes resteront visibles durant toute l'expérience.

Ensuite vous devrez décider de vos placements sur le compte individuel et collectif durant 20 périodes consécutives.

Chaque période se déroule de manière identique. En début de période vous disposerez de 20 jetons, que vous devez entièrement répartir entre votre compte

individuel et le compte collectif. Vous saisirez uniquement le nombre de jetons que vous voulez placer sur le compte collectif, les jetons restant seront automatiquement placés sur votre compte individuel par l'ordinateur.

Tous les membres de votre groupe (vous y compris) prendront leur décision simultanément. Lorsque tous les membres du groupe auront pris leur décision un écran « récapitulatif » s'affichera. Cet écran vous communiquera, pour la période en cours, le nombre de jetons que vous avez placé sur chacun des deux comptes, le nombre total de jetons placé par votre groupe sur le compte collectif puis votre gain pour la période.

A tout moment, en cliquant sur le bouton ``Historique" vous pourrez accéder à l'historique des périodes précédentes. L'historique affichera pour chaque période passée, le nombre de jetons que vous avez placé sur votre compte individuel et sur le compte collectif, le nombre total de jetons placé par votre groupe sur le compte collectif, votre gain pour la période et votre gain cumulé depuis la première période.

Derniers détails

Votre gain en ecus pour l'expérience est égal à votre gain cumulé sur les 20 périodes. Le taux de conversion des ecus en euros est $10 \text{ ecus} = 0.3 \text{ euro}$.

All. Tables des modèles analysant l'influence du taux de testostérone matinal et celui de l'après-midi sur la coopérativité des hommes sénégalais (chap. VII)

Table S1 : modèles analysant la première période du jeu du bien public

Table S2 : modèles analysant pour les périodes 2 à 5 du jeu du bien public

Table S3 : modèles analysant la probabilité de faire un don à la cantine de l'école

Table S4 : modèles analysant le montant du don réalisé à la cantine de l'école

All.1 Modèles Tobit examinant l'influence du taux de testostérone matinal (a) et celui de l'après-midi (b) sur la coopérativité des hommes pour la première période du jeu du bien public.

Pour chaque variable, les coefficients, l'erreur sur la moyenne (S.E.), la statistique du χ^2 , les degrés de liberté (df), et la p -valeur du test de χ^2 sont donnés. Pour les variables catégorielles, les coefficients sont pour une catégorie comparée à la catégorie de référence (terme souligné).

(a) Taux de testostérone matinal

(n = 109)		Coefficient	S.E.	χ^2	df	P value
(Intercept)		113,79	31,58			
Testostérone		0,01	0,16	0,001	1	0,97
Catégorie d'observateurs				0,98	2	0,61
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	2,29	12,30			
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	12,97	13,47			
Villages				27,6	4	<0,0001
	Village A / <u>B</u>	-26,23	29,09			
	Village C / <u>B</u>	10,88	29,08			
	Village D / <u>B</u>	-58,68	28,21			
	Village E / <u>B</u>	3,17	28,70			
Log-likelihood		-560,42				
Interaction		Coefficient	S.E.	χ^2	df	P value
Testostérone X catégorie d'observateurs				0,58	2	0,75
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	-0,12	0,36			
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	0,23	0,48			

(b) Taux de testostérone de l'après-midi

(n = 103)		Coefficient	S.E.	χ^2	df	P value
(Intercept)		124,69	33,09			
Testostérone		0,32	0,25	1,7	1	0,19
Catégorie d'observateurs				1,3	2	0,53
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	-11,33	11,87			
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	1,93	13,25			
Villages				33	4	<0,0001
	Village A / <u>B</u>	-45,42	31,55			
	Village C / <u>B</u>	-1,85	31,99			
	Village D / <u>B</u>	-76,41	31,18			
	Village E / <u>B</u>	-13,57	30,96			
Log-likelihood		-557,01				
Interaction		Coefficient	S.E.	χ^2	df	P value
Testostérone X catégorie d'observateurs				1,7	2	0,76
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	0,30	0,54			
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	0,45	0,66			

All.2 Modèles Tobit examinant l'influence du taux de testostérone matinal (a) et celui de l'après-midi (b) sur la coopérativité des hommes pour les périodes 2 à 5 du jeu du bien public.

Pour chaque variable, les coefficients, l'erreur sur la moyenne (S.E.), la statistique du χ^2 , les degrés de liberté (df), et la p -valeur du test de χ^2 sont donnés. Pour les variables catégorielles, les coefficients sont pour une catégorie comparée à la catégorie de référence (terme souligné).

(a) Taux de testostérone matinal

(n = 410)		Coefficient	S.E.	χ^2	df	P value
(Intercept)		96,70	50,32			
Testostérone matinal		0,00	0,10	6E-04	1	0,98
Catégorie des observateurs				0,88	2	0,64
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	5,59	7,85			
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	8,88	9,87			
Villages				38,8	4	<0,0001
	Village A / <u>B</u>	-3,74	49,44			
	Village C / <u>B</u>	31,73	49,45			
	Village D / <u>B</u>	-31,81	49,61			
	Village E / <u>B</u>	18,30	49,43			
Contribution du groupe t-1		0,01	0,01	1,3	1	0,25
Log-likelihood		-2180,38				
Interaction		Coefficient	S.E.	χ^2	df	P value
Testostérone X catégorie d'observateurs				0,28	2	0,87
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	0,10	0,26			
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	0,19	0,39			

(b) Taux de testostérone de l'après-midi

(n = 407)		Coefficient	S.E.	χ^2	df	P value
(Intercept)		117,89	39,20			
Testostérone de l'après-midi		0,15	0,19	0,6	1	0,43
Catégorie des observateurs				0,9	2	0,63
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	1,76	8,39			
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	9,78	10,66			
Villages				39	4	<0,0001
	Village A / <u>B</u>	-17,52	37,78			
	Village C / <u>B</u>	18,79	38,26			
	Village D / <u>B</u>	-50,01	38,67			
	Village E / <u>B</u>	6,55	38,12			
Contribution du groupe t-1		-0,02	0,01	2,2	1	0,14
Log-likelihood		-2160,90				
Interaction		Coefficient	S.E.	χ^2	df	P value
Testostérone X catégorie d'observateurs				2,5	2	0,28
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	0,28	0,40			
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	0,15	0,57			

All.3 GLMM examinant l'influence du taux de testostérone matinal (a) et celui de l'après-midi (b) sur la probabilité des hommes à faire un don à la cantine de l'école.

Pour chaque variable, les coefficients, l'erreur sur la moyenne (S.E.), la statistique du χ^2 , les degrés de liberté (df), et la *p*-valeur du test du ratio de vraisemblance de la comparaison entre le modèle complet et le modèle sans la variable, sont donnés. Pour les variables catégorielles, les coefficients sont pour une catégorie comparée à la catégorie de référence (terme souligné).

(a) Taux de testostérone matinal

(n = 104)		Coefficient	S.E.	χ^2	df	P value
(Intercept)		15,22	1978,00			
Testostérone		<0,001	0,01	0,01	1	0.92
Catégorie d'observateurs				11,37	2	0.003
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	1,25	0,61			
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	2,55	0,80			
Villages				19,40	4	0.001
	Village A / <u>B</u>	-16,18	1978,00			
	Village C / <u>B</u>	-17,71	1978,00			
	Village D / <u>B</u>	-14,15	1978,00			
	Village E / <u>B</u>	-14,96	1978,00			
Gain issue du public good game		0.25	0,36	0,47	1	0,49
Interaction		Coefficient	S.E.	χ^2	df	P value
Testostérone X catégorie d'observateurs				3,84	2	0,15
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	-0,004	0,02			
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	-0,06	0,03			
Effet aléatoire				χ^2	df	P value
Identité du groupe				14,11	1	<0,001

(b) Taux de testostérone de l'après-midi

(n = 104)		Coefficient	S.E.	χ^2	df	P value
(Intercept)		14,26	2226,56			
Testostérone		0,02	0,01	1,49	1	0.22
Catégorie d'observateurs				9,22	2	0.01
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	1,26	0,61			
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	2,25	0,80			
Villages				19,27	4	<0.001
	Village A / <u>B</u>	-15,05	2226,56			
	Village C / <u>B</u>	-17,53	2226,56			
	Village D / <u>B</u>	-13,70	2226,56			
	Village E / <u>B</u>	-14,59	226,56			
Gain issue du public good game		0.34	0,36	0,91	1	0,34
Interaction		Coefficient	S.E.	χ^2	df	P value
Testostérone X catégorie d'observateurs				0,32	2	0,85
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	-0,002	0,03			
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	-0,02	0,04			
Effet aléatoire				χ^2	df	P value
Identité du groupe				14,11	1	0,0002

All.4 LMM examinant l'influence du taux de testostérone matinal et celui de l'après-midi sur le montant donné à la cantine de l'école par les hommes

Pour chaque variable, les coefficients, l'erreur sur la moyenne (S.E.), la statistique du test F , les degrés de liberté au numérateur (df), les degrés de liberté au dénominateur (dfden), et la p -valeur du test du ratio de vraisemblance de la comparaison entre le modèle complet et le modèle sans la variable, sont donnés. Pour les variables catégorielles, les coefficients sont pour une catégorie comparée à la catégorie de référence (terme souligné).

(a) Taux de testostérone matinal

(n = 68)		Coefficient	S.E.	F	df	dfden	P value
(Intercept)		17,2	3,6				
Testostérone matinal		0,03	0,01	3,3	1	34	0,08
Catégorie des observateurs				1,07	2	25	0,36
Villages	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	1,47	1,60				
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	-0,95	1,82				
				1,4	4	25	0,26
	Village A / <u>B</u>	-6,39	3,47				
	Village C / <u>B</u>	-7,61	3,95				
	Village D / <u>B</u>	-7,51	3,40				
	Village E / <u>B</u>	-7,36	3,40				
Gain issue du public good game		-0,28	0,71	0,16	1	30	0,69
Interaction		Coefficient	S.E.	F	df	dfden	P value
Testostérone X catégorie d'observateurs				0,04	2	32	0,96
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	-0,01	0,04				
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	-0,01	0,05				
Effet aléatoire				χ^2	df	P value	
Identité du groupe				17,6	1	<0,0001	

(b) Taux de testostérone de l'après-midi

(n = 71)		Coefficient	S.E.	F	df	dfden	P value
(Intercept)		13,68	3,17				
Testostérone de l'après-midi		0,03	0,03	0,08	1	36	0,17
Catégorie des observateurs				1,37	2	26	0,19
Villages	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	1,18	1,52				
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	-1,79	1,72				
				0,91	4	26	0,51
	Village A / <u>B</u>	-1,93	2,95				
	Village C / <u>B</u>	-4,87	3,50				
	Village D / <u>B</u>	-3,61	3,04				
	Village E / <u>B</u>	-3,79	2,88				
Gain issue du public good game		-0,13	0,69	0,92	1	36	0,85
Interaction		Coefficient	S.E.	F	df	dfden	P value
Testostérone X catégorie d'observateurs				0,59	2	34	0,78
	Jeunes femmes / <u>hommes</u>	0,05	0,05				
	Femmes âgées / <u>hommes</u>	0,05	0,07				
Effet aléatoire				χ^2	df	P value	
Identité du groupe				17,6	1	<0,0001	

AIII. Article supplémentaire

**Courtiol, A., Tognetti, A., Lummaa, V. & Faurie, C.
Evolutionary studies on attractiveness should not
overlook variations in preferences. Insights from a
face study in three human populations. *Soumis***

SUMMARY

Most studies of attractiveness overlook variation in mating preferences that occurs both within and between populations. However, attractiveness depends on the entire distribution of preferences. Although facial attractiveness in humans is one of the most studied traits in the attractiveness literature, little is known about variation in preferences and how it affects attractiveness. We asked French and Senegalese living in France, and Senegalese living in rural Senegal to rank by preference four sets of photographs from French mothers, fathers, and teenager offspring. We first show that despite a large individual variation in preferences, some faces are on average more attractive than others, with faces of low attractiveness reaching a higher inter-rater agreement than attractive ones. We find a large variation in preferences within and between populations, with Senegalese living in France displaying preferences in-between those of philopatric French and Senegalese. Sex differences in preferences also vary between populations. Finally, we show that estimates of assortative mating and heritability of attractiveness substantially change depending on the sample of raters considered. Overall, we argue that studying attractiveness and preferences simultaneously is essential to avoid drawing erroneous conclusions, and to ground attractiveness studies within the evolutionary frameworks of sexual selection and animal communication.

1. INTRODUCTION

Attractiveness corresponds to the extent to which individuals are preferred in mate choice. Features leading to an increase in attractiveness are thought to present an advantage in terms of mating success and can evolve through sexual selection [1]. Following this definition, the existence of mating preferences is a necessary requirement for the existence of attractiveness and for the sexual selection that follows. While this idea is well integrated in the attractiveness and mate choice literature, it is often forgotten that the presence of mating preferences is not per se sufficient for the existence of attractiveness. Here, we argue that attractiveness depends on the presence of mating preferences, but also on the level of variation in preferences that individuals exhibit in a population. For example, if variation in mating preferences exerted by one sex leads to all opposite-sex individuals being overall equally preferred despite their different phenotypes, then none of them will benefit in terms of mate choice, and sexual selection will be null. Thus, despite the presence of mating preferences, attractiveness (as defined above) does not exist in such a situation because nobody attracts more mates than others. More generally, the link between mating preferences and sexual selection, namely attractiveness, is dependent on variation in preferences, and attractiveness should not be studied independently of the distribution of mating preferences.

Surprisingly, assumptions about the degree of variation in mating preferences widely vary across fields. Many social scientists consider that between-individual variation in preferences is extreme [e.g. 2]; a belief summarised by the expression *"Beauty is in the eye of the beholder"* [3]. The pioneers of evolutionary psychology however express the opposite extreme view and assume variation in mating preferences to be minimal both within and between populations [e.g. 4,5]. Universal standards of beauty are indeed expected if the function of preferences is to select partners of high quality irrespectively of one's own traits, if such quality does not depend on the environment (and on the characteristics of the chooser), and if some traits reliably reflect this quality in all environments. Then, preferences for such traits are predicted to evolve (provided an initial variation in mating preferences) and to be universal (e.g. preferences for facial symmetry [6] and maybe waist-to-hip ratio [7, but see 8]).

In many situations, however, preferences are expected to be variable both between and within populations. This is because mating preferences, as all traits,

are associated with costs and benefits that can be influenced by the characteristics of the individual who chooses and his/her social and physical environment [9]. Firstly, the optimal mate can depend on genetic characteristics of the individual expressing preferences. For example, complementarities of alleles at major histocompatibility complex loci and the overall level of relatedness between parents can influence offspring quality [10–12], and seem to influence human preferences [13–16]. Secondly, preferences are also expected to depend on non-genetic characteristics of the individual expressing preferences, such as: age [17], access to resources [18], reproductive status [e.g. 19], and previous mating or reproductive events [20]. Accordingly, human mate preferences vary with one's age [21], access to resources [22], menstrual cycle [23] or pill usage [24], relationship status [25], and divorced men with children are more likely to remarry divorced women than are divorced men without children [26]. Thirdly, evolutionary theory predicts preferences to depend on environmental factors such as parasitism [27] and again, cross-cultural empirical studies in humans support this [28,29].

Additionally, the social environment is expected to affect preferences [30]. Social learning such as mate choice copying is present in many animals and stimuli are preferred when displayed together with an opposite-sex partner, from *Drosophila* [31] to humans [32]. In humans, partner attractiveness also modifies preferences expressed for the target stimulus [33,34]. One should also expect mating preferences to depend on others because mate access depends not only on own preferences but also on those expressed by others, which influences the level of social competition [sensu West-Eberhard 35] for mate access. Preferences could therefore be dependent on the competitiveness of the individual exerting preferences. For instance, less competitive individuals might reduce their choosiness as a competition avoidance strategy [36]; consistently with empirical data on human preferences [37,38].

In sum, theory predicts that variation in mating preferences can evolve, and although empirical studies are still scarce, there is evidence of variation in mating preferences in both humans and other animals. Polymorphism, phenotypic plasticity, sex-specific expression of genes, and epigenetic effects, are all potential evolutionary solutions that can lead to an adaptive variation in mating preferences within and between populations. In addition, mating preferences can vary for reasons which are non-adaptive in the context of mate choice such as

developmental perturbation, pleiotropic effects, stochasticity of previous encounters, or cultural influences. The question is therefore not so much to know whether mating preferences are universal or not, as they necessarily vary at the levels of individuals, populations, and metapopulations. The question is rather to assess the extent of variation in mating preferences at these different levels and to understand the role that this variation plays in the evolution of both mating preferences and preferred traits. Such issues should not be a matter of assumptions, but rather a topic of theoretical and empirical investigations.

Here, our goal is to demonstrate that taking into account the variability in mating preferences between individuals and populations when studying attractiveness allows obtaining novel findings relevant for the understanding of the evolution of mating preferences and preferred traits, while avoiding several pitfalls. To do that, we present a cross-cultural study of facial attractiveness that we analyse both from the perspective of attractiveness and mating preferences. Specifically, photographs of men and women from 22 French couples and their teenage child were separately ranked for attractiveness, using pairwise comparisons, by male and female raters from three different populations: French raters, Senegalese raters living in rural Senegal and Senegalese raters living in France. Using these data, we first assess the relevance of attractiveness by testing whether there is more variation in attractiveness between faces than expected in the absence of preferences or when the variation in preferences is maximal. Second, we investigate how variation in attractiveness is related to the average level of attractiveness and sex of the photographs to predict how these factors influence the competition for mates resulting from mate choice. Third, we compare the variation in mating preferences within and between populations and sexes, to study the determinants of the variation in mating preferences. Finally, we measure to which extent mothers and fathers, and parents and teenagers, differ in the degree of attractiveness as defined by the different groups of raters, to assess whether neglecting variation in preferences can bias estimates of assortative mating and heritability of attractiveness.

2. METHODS

We focus on faces as a component of physical attractiveness, because it is the most studied body part in the attractiveness literature. Briefly, several facial

features have been identified as factors influencing attractiveness ratings, such as symmetry, averageness, masculinity and femininity as well as cues of personality traits [39], and overall facial attractiveness seems a strong predictor of the general individual attractiveness [40,41]. Contrary to many attractiveness studies, we do not investigate which physical features account for differential attractiveness between individuals, but rather deliberately consider faces as a coherent set of traits influencing attractiveness, in order to focus on the overall relationship between attractiveness and mating preferences.

Photographs

We took front photographs of 22 French Caucasian couples and one of their teenaged offspring of fully informed and volunteer families, in public places in the cities of Montpellier, Hyères, Grenoble, Fréjus/Saint-Raphaël, and Puget-sur-Argens (all located in South-Eastern France) to obtain four sets of photographs: fathers (N=22; aged 46.0 ± 5.2), mothers (N=22; aged 45.1 ± 4.6), sons (N=11; aged 15.7 ± 2.1) and daughters (N=11; aged 16.4 ± 1.4). Subjects were asked to stand straight, remove their glasses and show a neutral expression. Backgrounds were removed and luminosity was homogenised using Photoshop 7.

Assessment of perceived facial attractiveness

To study the perception of facial attractiveness in our photograph sets, we recruited female and male raters aged at least 18 and unfamiliar to the persons in the photographs in public places in France and Senegal, corresponding to three populations of raters: 99 French Caucasians living in France (58 women aged 22.8 ± 6.2 and 41 men aged 21.9 ± 2.3), hereafter labelled Fr; 44 Senegalese living in Senegal (26 women aged 34.6 ± 8.7 and 18 men aged 28.6 ± 11.4), hereafter labelled SnSn; and 52 Senegalese living in France (18 women aged 25.5 ± 7.8 and 34 men aged 28.2 ± 6.7), hereafter labelled SnFr, who immigrated to France on average 57.7 ± 53 months before the study (range: 6-276). We recruited SnSn raters from eight traditional villages surrounding the small city Sokone in the Sine Saloum, in 2004-2005. This rural population experiences high natural mortality and fertility rates [42]. The most common ethnic groups are the Sereer, the Wolof and the Peuhl. The subsistence mode is mainly agriculture of cash crops such as peanuts and cashew

nuts, but also of subsistence crops, such as millet. The inheritance mode is patrilineal, and the residence is patrilocal. Polygynous marriages are common, with a maximum of four wives as permitted by the local interpretation of Islam, which most people practice.

We assessed raters' perception of facial attractiveness separately for each set of photographs (mothers, fathers, daughters, and sons) by sequentially displaying pair-wise comparison of photographs from each set on a computer screen and asking raters to click on their preferred ones. We used the merge sort algorithm to select pairs of stimuli [43], which presents pairs of stimuli until the rater's choices allow a complete sorting of all stimuli. The algorithm lowers the number of presented pairs by assuming that the choice is transitive. It also allows the program to extract the same amount of information on preferences for each rater. Within each set of photographs, a rank is therefore recorded for each photograph according to each rater. All raters performed the test for mothers, fathers, daughters and sons (the order being randomised).

Statistical analyses

All statistical analyses were performed using R software, version R 2.14.1 [44].

Variation in facial attractiveness

To study inter-individual variation in facial attractiveness, we measured the median rank attributed to each adult face and the corresponding standard deviation based on the choices performed by each of the six categories of raters (Fr, SnFr, and SnSn men and women). Because the distribution of possible ranks is constrained by the experimental design (between 1 and 22), traditional standard deviations are underestimated if computed on ranks near the boundaries for possible rank values. To account for this we estimated standard deviations by maximum likelihood assuming a bounded Gaussian distribution of ranks; hereafter called unbiased standard deviations.

We first assessed whether there is more variation in attractiveness between faces in each of the two adult photograph sets (fathers, mothers) than expected by

chance (i.e. if raters only made random choices during pairwise comparisons, which represents both a complete lack of preferences or a maximal level of variation of preferences between individuals). We compared the observed values of medians and unbiased standard deviations for attractiveness ranks to their expected distributions under the null hypothesis, i.e. when all photographs are equally attractive. We therefore simulated the median and unbiased standard deviation of a fictive photograph that would have been randomly ranked by the same number of raters as in our experiment. We repeated this step 10,000 times, to get the distribution of both medians and unbiased standard deviations under this null hypothesis, and did so for each of the six categories of raters and for the two photograph sets (mothers, fathers). For each of those 12 combinations (6x2), departure from the null hypothesis was assessed through an exact binomial test using the function `binom.test` in R.

Then, we investigated how the unbiased standard deviation of attractiveness ranks (reflecting the extent to which raters disagree about a given photograph) is related to the characteristics of the photographs. For this purpose, we built a linear model considering the unbiased standard deviation in attractiveness rank (continuous) as the response variable, with the median of attractiveness ranks (continuous), the sex of individuals on photographs (2 levels), and the category of rater (6 levels: 3 populations x 2 sexes) as covariates. We also considered the three possible second-order interactions (median x category, median x sex, category x sex), and we included a random effect for photograph identity to account for the non-independence between assessments performed by different raters on the same photographs. Effects of covariates and interactions were assessed by Wald tests using the function `Anova` from the package `car` conforming to the principle of marginality [45].

Variation in raters' preferences

We first illustrated variation in raters' preferences, both within and between categories of raters, by a Principal Component Analysis (PCA) on the ranks given by each rater, for the two sets of adult photographs (mothers, fathers).

Secondly, we quantified variation in raters' preferences by measuring Pearson correlation between attractiveness ranks given by two different raters, for

each possible pair of raters (i.e. 18,915 pairs for each set of photographs), irrespectively of their category. High correlation values correspond to small variation in raters' preferences and vice versa. We computed the average correlation between ratings performed by two individuals, either belonging to the same rater category, or belonging to different rater categories. We then produced 1,000 bootstrap samples of raters by resampling all raters and re-estimating correlation coefficients each time in order to infer 95% confidence interval of these averages.

Thirdly, we tested whether the population of raters and their sex influence the level of agreement in their ratings, measured by the correlation coefficients. Because each correlation involves two raters and different correlations can involve same raters that all belong to the same statistical population, we accounted for this multiple membership structure of dependence between data points by relying on Bayesian methods involving Monte Carlo Markov Chain (MCMC) techniques [46]. Technically, we ran MCMC chains during 20,000 iterations after an initial burning stage of 5,000 iterations to fit each model (see below for description of the models). We controlled that each model reaches convergence by assessing the autocorrelation between estimates of successive iterations following the burning stage. For fixed effects, we used a centred Gaussian prior with large variance ($1e+10$). For random effects and the residual variance, we used an inverse Wishart distribution (set to $V=1$ and $\nu=0.002$). Models were fitted using the package MCMCglmm version 2.15 [47].

We built five different linear models for each set of photographs, all with the correlation between ratings from each pair of raters as the response variable. One model considers a unique estimate for all pairs of raters, one includes only a covariate describing the combinations of raters' sexes (3 levels: M_M, M_F, F_F, where M=male and F=female), one model includes only a covariate describing the combinations of raters' populations (6 levels: Fr_Fr, Fr_SnFr, Fr_SnSn, SnFr_SnFr, SnFr_SnSn, SnSn_SnSn), one model includes both of these covariates, and lastly we fitted the global model including a covariate which describes all different combinations of raters' categories [21 levels = 6 levels for population combinations x 4 levels for sex combinations (M_M, M_F, F_M, F_F; notice that e.g. Fr_Sn with M_F or F_M are different) – 3 equivalent combinations (e.g. Fr_Fr with M_F and F_M are identical)]. We compared these five different models for the two photograph datasets by Deviance Information Criterion (DIC) to assess the influence of the

population, sex and their combination on the agreement between raters. The DIC is an analogue of the AIC (Akaike Information Criterion, used in frequentist approaches) and can be interpreted similarly: the smaller the value the better the model fit, and a difference in DIC >2 between two models is considered meaningful [48].

The global model turning to be the best, we then compared (i) variation within each population and variation between populations for each sex and (ii) variation within and between sexes across the different populations by computing 95% Highest Posterior Density (HPD) intervals on the differences between the sets of estimates provided by the MCMC (estimates were sampled every 10 iterations during the MCMC runs for each parameter). HPD intervals were computed using the function `HPDinterval` from the package `coda` version 0.14-4 [49].

Within family covariation in facial attractiveness and variation in raters' preferences

To study how variation in raters' preferences can influence the covariation in attractiveness perception within the family, we assessed how correlated the average attractiveness ranks are between parents, and between parents and teenagers, for each rater category. Statistical tests were not performed here, as comparing correlations in average attractiveness ranks would require an unusually large number of stimuli. This is not a fundamental limitation here, as this specific analysis aims at being comparable with previous studies, for which similar number of stimuli as for the present study was used.

3. RESULTS

Variation in facial attractiveness

We found evidence that, within each photograph set, some faces are perceived as more attractive than others. For all but one (unbiased standard deviation on ratings given by male SnSn about male photographs) categories of raters and for both adult photograph sets, the distribution of observed data does not match the null hypothesis of equal attractiveness (exact binomial tests based on both medians and unbiased standard deviations, all $P < 0.0001$).

Variation in ranks depends on the characteristics of the photographs with the median attractiveness of a photograph being significantly related to its standard deviation (Wald test, $\chi^2=22.3$, $df=7$, $P=0.002$). This relationship is similar for both sexes (Wald test for sex, median attractiveness:sexphotograph and rater categories:sexphotograph, all $P>0.08$), but depends on the rater category (Wald test for median attractiveness:category, $\chi^2=11.8$, $df=5$, $P=0.036$). Overall, for all raters, except female SnSn (post-hoc analysis), less attractive faces are those with lowest variation in ranks, meaning that raters agree more over less attractive than more attractive faces (Figure 1).

Variation in raters' preferences

To characterise variation in raters' preferences, we firstly performed PCAs on attractiveness ranks and found considerable differences between raters (Figure 2). The first two principal components capture 25.6% of between-rater variation for the fathers' dataset and 24.2% for the mothers' one. For both sets of photographs, ratings given by Fr raters markedly differ from ratings given by SnSn raters, and ratings from SnFr raters are intermediate between these two extremes. Overall, differences in ratings caused by the origin and country of residence of the raters are larger than sex differences. There is also substantial variation within each rater category.

Second, we measured the average level of correlation between ratings performed by two different raters in order to statistically assess the pattern suggested by the PCA. We found that there is a significant variation in preferences, both within and between the rater populations and sexes. The level of correlation between two raters sampled from the same category is on average 0.35 for fathers' and 0.37 for mothers' photographs. The corresponding values for two raters sampled from two different rater categories are 0.22 and 0.24. All but one of the average correlation coefficients between raters, both within and between categories, are significantly positive, indicating a partial agreement between raters over mating preferences. Among the 42 possible combinations, the only potential null average correlation is the correlation between male Fr and female SnSn raters assessing mother photographs (mean correlation [IC95%]=+0.049 [-0.0046; +0.10]). Overall, the level of correlation is highly variable (range: 0.05-0.48, Table 1) and this variation appears structured by rater categories, since for instance all correlation

coefficients below 0.1 involve SnSn female raters.

Third, we quantified the differences between the rater populations, sexes and their interaction in the variation in preferences, and found that for both sets of photographs, the best model distinguishes all possible combinations of raters' populations and sexes (Table S1), implying that population, sex, and their combination, influence preferences. Population is by far the strongest predictor of variation in preferences, as evidenced by the large increase in DIC (ca +3000 points; Table S1) when this term is omitted from the models. In fact, agreement is on average higher for raters from the same population than for raters from different populations, and this is true for all populations of raters (Table S2). In addition, estimates from the global model follow the pattern suggested by the PCA: SnFr raters express preferences in-between those expressed by the two philopatric populations of raters. For example, the correlation between a Fr rater and a SnFr rater is significantly higher than between a Fr rater and a SnSn rater (range of differences in predicted correlations for both sex of raters and both sex of stimuli "between Fr and SnFr" - "between Fr and SnSn"= [+0.12, +0.20]).

The effect of rater's sex is weaker than that of population, nonetheless table S1 shows that a better fit is obtained when the effect of sex on the correlation between raters is modelled separately for each population of raters. Specifically, the PCA suggests that the influence of sex on preferences is almost inexistent for Fr raters, whereas there is a sex difference for SnSn raters, and SnFr raters seem again at an intermediate location between Fr and SnSn raters when evaluating fathers' photographs (Figure 2A). This pattern is confirmed using the estimates provided by the best approximating model. When we compared variation in preferences that occurs between sexes across the three populations of raters, we found that for fathers' photographs, the correlation between male and female ratings is indeed higher among Fr raters than among SnFr (mean difference [95% HPD interval]=+0.08 [+0.02; +0.16]), and higher among SnFr raters than among SnSn (mean difference=+0.14 [+0.06; +0.24]), implying also a higher correlation among Fr than among SnSn (mean difference=+0.23 [+0.16; +0.32]). For mothers' photographs, the correlation between male and female ratings do not differ between Fr raters and SnFr raters (mean difference=+0.007 [-0.05; +0.08]), but both are higher than for SnSn raters (mean difference=+0.16 [+0.09; +0.23] and +0.15 [+0.07; +0.23], for Fr and SnFr respectively).

Using the global model, we finally investigated how variation in preferences within females compares to variation in preferences within males. We found that, when rating fathers' photographs, the agreement between female raters is always higher than the agreement between male raters (differences "within female" - "within males": for Fr raters: +0.09 [+0.002; +0.17]; for SnFr raters: +0.17 [+0.05; +0.31]; for SnSn raters: +0.04 [-0.10; +0.16]). For mothers' photographs the variation in mating preferences does not differ between the sexes in any population (for Fr raters: +0.06 [-0.02; +0.14]; for SnFr raters: - 0.02 [-0.13; +0.10]; for SnSn raters: - 0.02 [-0.14; +0.10]). Overall, variation in mating preferences is therefore influenced by the sex of raters but this influence depends on the raters' population and the sex of photographs they rated.

Within family covariation in facial attractiveness and variation in raters' preferences

When examining similarities in attractiveness between the different members of a family (fathers, mothers, sons, daughters), we found that results depend on the raters' category (Table 2): correlations between fathers' and mothers' attractiveness range from $r=+0.12$ to $r=+0.42$. Depending on the sample of raters involved, weak or strong positive assortative mating for attractiveness is therefore suggested. Results are even more variable for correlations between parents' and offspring attractiveness: depending on the rater category, correlations range between -0.11 and +0.37 for father—son, between -0.46 and +0.11 for father—daughter, between -0.55 and +0.18 for mother—son, and between -0.46 and +0.28 for mother—daughter. Consequently, one could produce negative, null, or positive heritability estimates for attractiveness depending on the rater category used to assess attractiveness.

4. DISCUSSION

The first requirement for traits to evolve by sexual selection is that they influence the extent to which individuals carrying them attract potential mates in the population, a quality called attractiveness. Attractiveness results from the entire distribution of mating preferences and consequently variation in preferences is an important component of it. Yet, studies on attractiveness neglect the variation in mating preferences (principal exceptions being studies on within individual variation

[50] and studies of the effect of contraceptive pills [51]), which prevents inferences on evolutionary processes related to both attractiveness and mating preferences. To fill this gap, we conducted an empirical study of facial attractiveness, meanwhile taking variation in mating preferences into account both within and between populations. Six main outputs emerge from our study: i) we showed how variation in preferences can be used to test whether stimuli used in a particular study differ in their attractiveness, which is crucial for ensuring that all follow-up results do not reflect mere random variation; ii) we observed for the first time that agreement on preferences between raters depends on the average attractiveness of the stimulus, a finding that illuminates origins and implications of both mating preferences and attractive traits (see below); iii) we demonstrated that a significant agreement in preferences expressed by individuals of different sex and populations occurs in parallel to a substantial amount of variation in preferences that occurs both between individuals and between populations; iv) we found evidence that the amount of phenotypic plasticity in mating preferences is neither null, nor maximal, but intermediate suggesting that both genes (or early environment) and the current environment shape mating preferences; v) we observed that sex differences in preferences varies among populations, which challenges the current dominant view in studies of western populations; vi) we illustrated that the practice of neglecting the variation in mating preferences can lead to erroneous conclusions, especially if there is a mismatch between the sample drawn to create the stimuli and the sample used as raters (which is common throughout the literature).

First, we showed that attractiveness can be rigorously tested and found evidence that some faces are more attractive than others among our stimuli. Such (differential) attractiveness was observed whatever the sex of faces considered. This finding also holds for both sexes and all populations of raters assessing the photographs, i.e. French raters sampled in France, Senegalese raters sampled in France, or Senegalese raters sampled in Senegal, even though the level of attractiveness of a given face varies across these categories. Provided that our measurements performed in an artificial mate choice situation reflect real preferences, this evidence for attractiveness fulfils the first requirement for facial features to evolve by sexual selection. To fully ground attractiveness studies into evolutionary biology, one should further relate the level of attractiveness to fitness and estimate heritability of traits involved (see below), which is necessary to predict evolution. In any case, demonstrating that attractiveness differs between stimuli is

necessary to make sure that future analyses do not merely focus on random choices and that the between individual variation in mating preferences is not infinite.

Second, we investigated how attractiveness relates to the variation in preferences, and found that the level of attractiveness interacts with variation in raters preferences: the faces with low attractiveness are actually those for which raters agree most. This finding provides insights both about the function of mating preferences and their consequences in the competition for mates. Concerning mating preferences, first of all, our findings suggest that cues reflecting negative attributes may be more universal than the ones driving positive preferences during mate choice. Several diseases or developmental problems indeed lead to stereotyped phenotypic expression; however, there was no obvious sign of infection, injuries or developmental problems in any of our stimuli faces. As attractiveness has been shown to differ between stimuli according to physiological characteristics that are difficult to notice consciously [e.g. through menstrual cycles, 24,52], it remains possible that preferences could act on more subtle universal cues discriminating between our stimuli; potentially ones related to parasites [28,29], or developmental problems [53]. That the perceived cues for positive qualities vary between different raters also suggests that the evolution of mating preferences is not mainly driven by indirect benefits related to the so-called good genes, leading to universal preferences (unless the traits reflecting them vary). Instead, evolution of preferences is more likely to be driven by direct benefits such as parental investment, or benefits of genes with non-additive effects such as MHC genes, for which benefits have been shown to vary depending to the characteristics of the chooser [14,15,54]. While such a view undermining the role of good genes might seem non-orthodox within the field of evolutionary psychology, it is in line with both recent theoretical and empirical studies on non-human animals [55–57]. Moreover, our results help to understand why genetic variation in preferences and preferred traits can be maintained. Indeed, preferences for positive cues seem to be dependent of the characteristics of the chooser, which can vary for reasons unrelated to sexual selection, while preferences against negative cues are likely to be shaped by i) parasites, that cannot be directly counter-selected, and ii) developmental problems, most often associated with a low heritability. Nonetheless, that the dichotomy between consensual versus variable preferences can apply within a same trait or set of traits (here faces), is a much more complex scenario than the ones usually considered and this property may therefore need to

be introduced into quantitative genetic models of sexual selection [for reviews see 58,59] to fully appreciate its evolutionary impact. Finally, in terms of competition for mates, our results suggest that competition may be more constrained by the attractiveness of individuals looking for mates than by their preferences. Indeed, the larger the variability in mating preferences, the greater is the opportunity for preferences to translate into the choice of mates presenting the preferred traits as competition for mates weakens with the variance in mating preferences. Here, variation in preference is such that individuals differ quite substantially in what they want limiting thereby competition, meanwhile unattractive individuals are consensually disliked. Definitive conclusions on the competition for mates emerging from mate choice could be drawn by replicating this analysis using a very large number of stimuli; this would allow approximation of the real distribution of attractiveness in the population and thereby the quantitative comparison of the distribution of mating preferences and preferred traits [e.g. 60].

Third, we found that there is a large variation in preference between individuals, but that this variation is consistent with a partial agreement on preferences. The level of agreement between two raters is rather low, even among same sex and same population raters (all average $r < 0.5$ within a category of rater) and the agreement between raters from different populations is slightly lower compared to raters from the same population (average r within vs. between population = 0.36 vs. 0.23). Overall, despite a substantial amount of variation, the agreement in ranking we measured was never null within or between sexes and populations. Therefore, neither viewing mating preferences as universal nor considering them purely within the eye of the beholder is correct. As we showed that such between-individual variation is significantly higher than chance expectations, an intriguing possibility is that the large variance in mating preference may result from individual adaptive strategies related to competition avoidance [36].

Fourth, we found differences in mating preferences between individuals of different origins. Both the simple PCA and statistical models show that Senegalese who have been living in France for at least 6 months (more than 4 years on average) express preferences in-between those of Senegalese living in Senegal and those of French raters. Two non-exclusive processes can account for this observation. First possibility is that preferences are influenced both by the country of origin and the country of residence. Accordingly, several studies have documented plastic

modification of preferences for faces in adults. For example, Little et al. [39] have recently shown that preferences for masculine faces increased immediately after an exposure to stimuli representing parasite threats. Numerous studies have also shown that preferences are influenced by encounters of actual or potential partners in a large range of species [61,62]. Senegalese raters might have therefore undergone a shift in their preferences after arriving in France that could be triggered by the social environment and/or by any other environmental factors (including culture). As such, our study is in line with the idea that preferences are not purely innate [see also 63]. Second possibility is that the difference between Senegalese raters living in Senegal and those immigrating in France could result from an immigration bias: those Senegalese settling in France are not necessarily a random sample. Their preferences were thus perhaps already different from average Senegalese preferences before they immigrated due to e.g. being more frequently of urban origin, whereas our sample of Senegalese living in Senegal was from rural villages. Emigrants from Senegal are also likely to have had, prior to migration, higher exposure to the Western world relative to philopatric individuals. Multicultural attractiveness studies, combined with social studies, allowing the identification of different levels of acculturation, could help assessing this possibility. Longitudinal surveys about preferences before and after individuals migrate would also be useful, although difficult to conduct.

Fifth, part of the inter-individual variability in preferences corresponds to differences between the sexes. While the sexes show similar preferences in the French sample, males and females from Senegal differ, and among the Senegalese who live in France, differences between males and females lie at an intermediate level when rating men's faces, but are absent when rating women's faces. Some attractiveness studies do not control for rater sex based on the finding that there are no significant differences in preferences between men and women in some so-called WEIRD (Western Educated Industrialized Rich Democratic) samples [e.g. 64]. Our study questions the validity of generalizing this finding to all populations.

Sixth, we measured how attractiveness co-varies between members of a family depending on the sample of raters used to infer attractiveness. Our results clearly illustrate that variation in attractiveness and mating preferences can interact in complex ways. Indeed, correlations between family members' attractiveness greatly differ according to the sample of raters involved. The level of assortative mating for

attractiveness is always positive but varied between $r=+0.12$ and $+0.42$, and the estimates for the correlation between attractiveness of parents and children, that could be used to infer heritability of attractiveness, range from positive, close to zero, to negative depending on the rater category. Such discrepancies emerge because correlations in attractiveness between family members depend on similarities in facial features, but also on the perceivers. Imagine for instance that attractiveness is influenced by masculinity and that masculine fathers produce masculine sons. Then, female raters preferring masculine men irrespectively of their age would rate both fathers and sons as attractive. In contrast, female raters with preferences for masculinity varying according to age could rate fathers and sons as presenting contrasting attractiveness. With a sample constituted of raters presenting preferences similar, on average, to the first scenario, heritability estimates would be positive, but with a sample constituted of raters presenting preferences corresponding to the second situation, heritability estimates would turn negative. This could also apply to assortative mating: depending on whether raters prefer masculine traits in both men and women, or prefer masculine men and feminine women, the correlation of attractiveness between partners could turn opposite. Regardless of whether these interpretations are correct or not, our results illustrate pitfalls of neglecting variation in mating preferences when studying attractiveness. Therefore, if the goal is to predict the evolution of traits and preferences within a population, stimuli and raters must therefore be sampled within the same population. This casts doubts on studies involving only peculiar samples as raters, in particular students (unless one is willing to consider university students as a relatively well confined mating pool). Moreover, if preferences or the expression of traits vary with time, one must consider that ratings derived *a-posteriori* may differ from those that would have been obtained at the time when stimuli were sampled.

To conclude, considering that attractiveness and mating preferences are the two sides of the same coin is necessary to firmly ground attractiveness studies into an evolutionary framework. Studying humans offers an opportunity to collect large amounts of data at different levels (within individuals, between individuals and between populations), allows precise characterization of mating preferences [65,66] and enables tackling important evolutionary questions also relevant for other species. For example, the question of whether attractive traits should be considered as cues and/or signals is utterly important. Many authors take for granted that

attractive traits are signals; e.g. Little et al. [39] wrote “If a trait reliably advertises some benefit to the perceiver, then we would expect individuals in a population to find that trait attractive” (*italics added*). If we are willing to adopt that view, then the evolution of attractiveness turns into an interesting communication problem with attractive traits matching closely the definition of signal from Maynard Smith and Harper [67]: “any act or structure which alters the behaviour of other organisms, which evolved because of that effect, and which is effective because the receiver’s response has also evolved”. Instead attractive traits could be cues, i.e. features that can be used by animals as a guide to future action, but which did not evolve because of this function. Studying to which extent variation in preferences and preferred traits vary separately and co-vary, with respect to change in environmental conditions (*sensu largo*: physical, social, cultural) through time and space, could bring important light on this open question. The answer will orientate future research. Indeed, if preferred traits are signals, understanding the evolution of attractive traits will require studies focusing on the cost of signalling, phenotypic and genetic overall quality, signalling manipulation, sensory biases, and sexual conflict. If preferred traits are cues, then emphasis should rather be put on the integration of multiple cues by perceivers, reliability of cues in changing environments, and underlying qualities reflected by cues. Of course, the real picture is probably complex and it is likely that some traits are cues while others are signals and that cues can facilitate the evolution of signals [68]. Still, grounding new experiments, or re-investigating the colossal amount of data in the field of attractiveness using existing theoretical framework on sexual selection and animal communication would be extremely fruitful; this can only be done by keeping in mind the distinctions and inter-relations between attractiveness and mating preferences.

REFERENCES

- 1 Andersson, M. B. 1994 Sexual selection. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- 2 Wolf, N. 2002 The beauty myth: how images of beauty are used against women. New York, New York: Perennial.
- 3 Duchess 1878 Molly Bawn. New York, New York: Hurst and Company.
- 4 Thornhill, R. & Gangestad, S. W. 1999 Facial attractiveness. *Trends Cogn. Sci.* 3, 452–460. (doi:10.1016/S1364-6613(99)01403-5)
- 5 Grammer, K., Fink, B., Møller, A. P. & Thornhill, R. 2003 Darwinian aesthetics: sexual selection and the biology of beauty. *Biol. Rev.* 78, 385–407. (doi:10.1017/S1464793102006085)
- 6 Little, A. C., Apicella, C. L. & Marlowe, F. W. 2007 Preferences for symmetry in human faces in two cultures: data from the UK and the Hadza, an isolated group of hunter-gatherers. *Proc. R. Soc. B* 274, 3113–3117. (doi:10.1098/rspb.2007.0895)
- 7 Singh, D., Dixon, B. J., Jessop, T. S., Morgan, B. & Dixon, A. F. 2010 Cross-cultural consensus for waist–hip ratio and women’s attractiveness. *Evol. Hum. Behav.* 31, 176–181. (doi:10.1016/j.evolhumbehav.2009.09.001)
- 8 Swami, V., Jones, J., Einon, D. & Furnham, A. 2009 Men’s preferences for women’s profile waist-to-hip ratio, breast size, and ethnic group in Britain and South Africa. *Brit. J. Psychol.* 100, 313–325. (doi:10.1348/000712608X329525)
- 9 Jennions, M. D. & Petrie, M. 1997 Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biol. Rev.* 72, 283–327. (doi:10.1111/j.1469-185X.1997.tb00015.x)
- 10 Lynch, M. 1991 The genetic interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression. *Evolution* 45, 622–629.
- 11 Milinski, M. 2006 The major histocompatibility complex, sexual selection, and mate choice. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 159–186. (doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110242)
- 12 Sommer, S. 2005 The importance of immune gene variability (MHC) in evolutionary ecology and conservation. *Front. Zool.* 2, 16. (doi:10.1186/1742-9994-2-16)
- 13 Fox, J. R. 1962 Sibling Incest. *Brit. J. Sociol.* 13, 128–150. (doi:10.2307/587890)
- 14 Wedekind, C., Seebeck, T., Bettens, F. & Paepke, A. J. 1995 MHC-dependent mate preferences in humans. *Proc. R. Soc. B* 260, 245–249. (doi:10.1098/rspb.1995.0087)

- 15 Wedekind, C. & Furi, S. 1997 Body odour preferences in men and women: do they aim for specific MHC combinations or simply heterozygosity? *Proc. R. Soc. B* 264, 1471–1479. (doi:10.1098/rspb.1997.0204)
- 16 Chaix, R., Cao, C. & Donnelly, P. 2008 Is mate choice in humans MHC-dependent? *PLoS Genet.* 4, e1000184. (doi:10.1371/journal.pgen.1000184)
- 17 Real, L. 1990 Search theory and mate choice. I. Models of single-sex discrimination. *Am. Nat.* 136, 376. (doi:10.1086/285103)
- 18 Hunt, J., Brooks, R. & Jennions, M. D. 2005 Female mate choice as a condition-dependent life-history trait. *Am. Nat.* 166, 79–92. (doi:10.1086/430672)
- 19 Gilman, D. P. & Westbrook, W. H. 1978 Mating preference and sexual reinforcement in female rats. *Physiol. Behav.* 20, 11–14. (doi:10.1016/0031-9384(78)90195-6)
- 20 Mazalov, V., Perrin, N., Dombrovsky, Y. & Frank, S. A. 1996 Adaptive search and information updating in sequential mate choice. *Am. Nat.* 148, 123–137.
- 21 Little, A. C., Saxton, T. K., Roberts, S. C., Jones, B. C., DeBruine, L. M., Vukovic, J., Perrett, D. I., Feinberg, D. R. & Chenore, T. 2010 Women's preferences for masculinity in male faces are highest during reproductive age range and lower around puberty and post-menopause. *Psychoneuroendocrinology* 35, 912–920. (doi:10.1016/j.psyneuen.2009.12.006)
- 22 Little, A. C., Cohen, D. L., Jones, B. C. & Belsky, J. 2007 Human preferences for facial masculinity change with relationship type and environmental harshness. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61, 967–973. (doi:10.1007/s00265-006-0325-7)
- 23 Penton-Voak, I. S., Perrett, D. I., Castles, D. L., Kobayashi, T., Burt, D. M., Murray, L. K. & Minamisawa, R. 1999 Menstrual cycle alters face preference. *Nature* 399, 741–742. (doi:10.1038/21557)
- 24 Alvergne, A. & Lummaa, V. 2010 Does the contraceptive pill alter mate choice in humans? *Trends Ecol. Evol.* 25, 171–179. (doi:10.1016/j.tree.2009.08.003)
- 25 Roberts, S. C., Gosling, L. M., Carter, V. & Petrie, M. 2008 MHC-correlated odour preferences in humans and the use of oral contraceptives. *Proc. R. Soc. B* 275, 2715–2722. (doi:10.1098/rspb.2008.0825)
- 26 Buckle, L., Gallup Jr., G. G. & Rodd, Z. A. 1996 Marriage as a reproductive contract: Patterns of marriage, divorce, and remarriage. *Ethol. Sociobiol.* 17, 363–377. (doi:10.1016/S0162-3095(96)00075-1)
- 27 Hamilton, W. D. & Zuk, M. 1982 Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218, 384–387. (doi:10.1126/science.7123238)
- 28 DeBruine, L. M., Jones, B. C., Crawford, J. R., Welling, L. L. M. & Little, A. C. 2010 The health of a nation predicts their mate preferences: cross-cultural

- variation in women's preferences for masculinized male faces. *Proc. R. Soc. B* 277, 2405–2410. (doi:10.1098/rspb.2009.2184)
- 29 DeBruine, L. M., Jones, B. C., Little, A. C., Crawford, J. R. & Welling, L. L. M. 2010 Further evidence for regional variation in women's masculinity preferences. *Proc. R. Soc. B* 278, 813–814. (doi:10.1098/rspb.2010.2200)
 - 30 Westneat, D. F., Walters, A., McCarthy, T. M., Hatch, M. I. & Hein, W. K. 2000 Alternative mechanisms of nonindependent mate choice. *Anim. Behav.* 59, 467–476. (doi:10.1006/anbe.1999.1341)
 - 31 Mery, F., Varela, S. A. M., Danchin, É., Blanchet, S., Parejo, D., Coolen, I. & Wagner, R. H. 2009 Public Versus Personal Information for Mate Copying in an Invertebrate. *Curr. Biol.* 19, 730–734. (doi:10.1016/j.cub.2009.02.064)
 - 32 Hill, S. E. & Buss, D. M. 2008 The mere presence of opposite-sex others on judgments of sexual and romantic desirability: opposite effects for men and women. *Pers. Soc. Psychol. B.* 34, 635–647. (doi:10.1177/0146167207313728)
 - 33 Sigall, H. & Landy, D. 1973 Radiating beauty: Effects of having a physically attractive partner on person perception. *J. Pers. Soc. Psycho.* 28, 218–224. (doi:10.1037/h0035740)
 - 34 Jones, B. C., DeBruine, L. M., Little, A. C., Burriss, R. P. & Feinberg, D. R. 2007 Social transmission of face preferences among humans. *Proc. R. Soc. B* 274, 899–903. (doi:10.1098/rspb.2006.0205)
 - 35 West-Eberhard, M. J. 1979 Sexual selection, social competition, and evolution. *P. Am. Philos. Soc.* 123, 222–234.
 - 36 Härdling, R. & Kokko, H. 2005 The evolution of prudent choice. *Evol. Ecol. Res.* 7, 697–715.
 - 37 Little, A. C. & Mannion, H. 2006 Viewing attractive or unattractive same-sex individuals changes self-rated attractiveness and face preferences in women. *Anim. Behav.* 72, 981–987. (doi:10.1016/j.anbehav.2006.01.026)
 - 38 Little, A. C., Burt, D. M., Penton-Voak, I. S. & Perrett, D. I. 2001 Self-perceived attractiveness influences human female preferences for sexual dimorphism and symmetry in male faces. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 39–44. (doi:10.1098/rspb.2000.1327)
 - 39 Little, A. C., Jones, B. C. & DeBruine, L. M. 2011 Facial attractiveness: evolutionary based research. *Phil. Trans. R. Soc. B* 366, 1638–1659. (doi:10.1098/rstb.2010.0404)
 - 40 Currie, T. E. & Little, A. C. 2009 The relative importance of the face and body in judgments of human physical attractiveness. *Evol. Hum. Behav.* 30, 409–416. (doi:10.1016/j.evolhumbehav.2009.06.005)
 - 41 Thornhill, R. & Grammer, K. 1999 The body and face of woman: one ornament that signals quality? *Evol. Hum. Behav.* 20, 105–120.

- 42 N'Diaye, S. & Ayad, M. 2006 Enquête démographique et de santé, Sénégal 2005. Ministère de la santé et de la prévention médicale, Centre de recherche pour le développement humain.
- 43 Knuth, G. 1998 *The Art of Computer Programming: Seminumerical Algorithms*. Reading, Massachusetts: Addition Wesley.
- 44 R Core Team 2012 *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- 45 Fox, J. & Weisberg, S. 2010 *An R Companion to Applied Regression*. Thousand Oaks, California: SAGE.
- 46 Fielding, A. & Goldstein, H. 2006 *Cross-classified and Multiple Membership Structures in Multilevel Models: An Introduction and Review*. University of Birmingham, Birmingham:
- 47 Hadfield, J. D. 2010 MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. *J. Stat. Softw.* 33, 1–22.
- 48 Spiegelhalter, D. J., Best, N. G., Carlin, B. P. & Van Der Linde, A. 2002 Bayesian measures of model complexity and fit. *J. Roy. Stat. Soc. B* 64, 583–639. (doi:10.1111/1467-9868.00353)
- 49 Plummer, M., Best, N., Cowles, K. & Vines, K. 2006 CODA: convergence diagnosis and output analysis for MCMC. *R News* 6, 7–11.
- 50 Jones, B. C., DeBruine, L. M., Perrett, D. I., Little, A. C., Feinberg, D. R. & Smith, M. J. L. 2008 Effects of menstrual cycle phase on face preferences. *Arch. Sex. Behav.* 37, 78–84. (doi:10.1007/s10508-007-9268-y)
- 51 Alvergne, A. & Lummaa, V. 2010 Does the contraceptive pill alter mate choice in humans? *Trends in Ecology & Evolution* 25, 171–179. (doi:10.1016/j.tree.2009.08.003)
- 52 Smith, M. J. L. et al. 2006 Facial appearance is a cue to oestrogen levels in women. *Proc. R. Soc. B* 273, 135–140. (doi:10.1098/rspb.2005.3296)
- 53 Gangestad, S. W., Thornhill, R. & Yeo, R. A. 1994 Facial attractiveness, developmental stability, and fluctuating asymmetry. *Ethol. Sociobiol.* 15, 73–85. (doi:10.1016/0162-3095(94)90018-3)
- 54 Roberts, S. C., Little, A. C., Gosling, L. M., Jones, B. C., Perrett, D. I., Carter, V. & Petrie, M. 2005 MHC-assortative facial preferences in humans. *Biology Lett.* 1, 400–403. (doi:10.1098/rsbl.2005.0343)
- 55 Charmantier, A. & Sheldon, B. C. 2006 Testing genetic models of mate choice evolution in the wild. *Trends Ecol. Evol.* 21, 417–419. (doi:10.1016/j.tree.2006.06.001)
- 56 Kokko, H., Brooks, R., Jennions, M. D. & Morley, J. 2003 The evolution of mate choice and mating biases. *Proc. R. Soc. B* 270, 653–664. (doi:10.1098/rspb.2002.2235)

- 57 Kotiaho, J. S. & Puurtinen, M. 2007 Mate choice for indirect genetic benefits: scrutiny of the current paradigm. *Funct. Ecol.* 21, 638–644. (doi:10.1111/j.1365-2435.2007.01286.x)
- 58 Fuller, R. C., Houle, D. & Travis, J. 2005 Sensory bias as an explanation for the evolution of mate preferences. *Am. Nat.* 166, 437–446. (doi:10.1086/444443)
- 59 Mead, L. S. & Arnold, S. J. 2004 Quantitative genetic models of sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 19, 264–271. (doi:10.1016/j.tree.2004.03.003)
- 60 Stulp, G., Buunk, A. P., Kurzban, R. & Verhulst, S. In press. The height of choosiness: mutual mate choice for stature results in suboptimal pair formation for both sexes. *Anim. Behav.* (doi:10.1016/j.anbehav.2013.03.038)
- 61 Westerman, E. L., Hodgins-Davis, A., Dinwiddie, A. & Monteiro, A. 2012 Biased learning affects mate choice in a butterfly. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 109, 10948–10953. (doi:10.1073/pnas.1118378109)
- 62 Rosenqvist, G. & Houde, A. 1997 Prior exposure to male phenotypes influences mate choice in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Behav. Ecol.* 8, 194–198. (doi:10.1093/beheco/8.2.194)
- 63 Tovée, M. J., Swami, V., Furnham, A. & Mangalparsad, R. 2006 Changing perceptions of attractiveness as observers are exposed to a different culture. *Evol. Hum. Behav.* 27, 443–456. (doi:10.1016/j.evolhumbehav.2006.05.004)
- 64 Tovée, M. J. & Cornelissen, P. L. 2001 Female and male perceptions of female physical attractiveness in front-view and profile. *Brit. J. Psychol.* 92, 391–402. (doi:10.1348/000712601162257)
- 65 Courtiol, A., Raymond, M., Godelle, B. & Ferdy, J.-B. 2010 Mate choice and human stature: homogamy as a unified framework for understanding mating preferences. *Evolution* (doi:10.1111/j.1558-5646.2010.00985.x)
- 66 Courtiol, A., Picq, S., Godelle, B., Raymond, M. & Ferdy, J.-B. 2010 From preferred to actual mate characteristics: the case of human body shape. *PLoS ONE* 5, e13010. (doi:10.1371/journal.pone.0013010)
- 67 Maynard Smith, J. & Harper, D. D. 2003 *Animal Signals*. New York, New York: Oxford University Press.
- 68 Huchard, E., Courtiol, A., Benavides, J. A., Knapp, L. A., Raymond, M. & Cowlshaw, G. 2009 Can fertility signals lead to quality signals? Insights from the evolution of primate sexual swellings. *Proc. R. Soc. B* 276, 1889–1897. (doi:10.1098/rspb.2008.1923)

Table 1. Between raters agreement on the evaluation of attractiveness. The tables present the average Pearson correlation coefficient for attractiveness ranks obtained by pair of raters sampled both between and within each category of raters. Values for fathers' and mothers' photographs are displayed on the left and on the right of the separator "/", respectively.

Fathers'/Mothers'	Male Fr	Female Fr	Male	Female	Male	Female
Male Fr	0.39 / 0.38	0.43 / 0.39	0.26 / 0.30	0.36 / 0.31	0.14 / 0.14	0.05 / 0.05
Female Fr		0.48 / 0.44	0.29 / 0.34	0.41 / 0.35	0.16 / 0.18	0.07 / 0.09
Male SnFr			0.29 / 0.41	0.33 / 0.38	0.18 / 0.26	0.11 / 0.21
Female SnFr				0.46 / 0.39	0.22 / 0.22	0.11 / 0.19
Male SnSn					0.24 / 0.30	0.18 / 0.21
Female SnSn						0.27 / 0.28

Table 2. Deviance Information Criterion differences between alternative models and the global model which is by far the model best approximating variation in raters' agreement. Models were compared independently for both adults photograph set. The DIC of the full models were -12963 for fathers' photographs and -13479 for mothers' photographs.

Model \ dataset	Number of fixed	Fathers' photographs	Mothers' photographs
Population x Sex	21	0	0
Population + Sex	9	255	104
Population only	6	256	103
Sex only	3	3241	2961
Intercept only	1	3240	2960

Table 3. Within family correlations in facial attractiveness. Values indicate Pearson correlation coefficients between mean attractiveness ranks of two family members, according to each category of raters.

Within family	Male Fr	Female Fr	Male	Female	Male	Female
Father – Mother	+0.13	+0.12	+0.25	+0.42	+0.34	+0.18
Father – Son	+0.19	+0.37	+0.20	-0.11	+0.20	0.00
Father – Daughter	+0.11	+0.08	-0.21	-0.07	-0.46	-0.15
Mother – Son	-0.55	-0.33	-0.29	-0.26	-0.40	+0.18
Mother – Daughter	-0.42	-0.46	+0.06	-0.30	-0.29	+0.28

Rôle de la sélection sexuelle dans l'évolution des comportements coopératifs : exemple de l'Homme et de la Souris glaneuse

RESUME

Au cours des 150 dernières années, l'évolution de la coopération n'a cessé d'intriguer les biologistes de l'évolution. Les comportements coopératifs, qui procurent un avantage direct au bénéficiaire, ne peuvent être sélectionnés que si, pour le coopérateur, les bénéfices directs et/ou indirects dépassent le coût. De nombreuses observations chez l'Homme et chez d'autres espèces animales suggèrent que les comportements coopératifs pourraient être maintenus par la sélection sexuelle. Pourtant, ce champ de recherche est quasiment inexploré, que ce soit chez l'Homme ou chez les autres espèces sociales. Afin d'examiner le rôle potentiel de la sélection sexuelle sur les comportements coopératifs, deux modèles biologiques ont été utilisés : l'Homme et la Souris glaneuse (*Mus spicilegus*). Chez l'Homme, la propension à coopérer a été quantifiée dans deux populations humaines (française et sénégalaise) principalement par des méthodes empruntées à l'économie expérimentale (jeu du bien public). Chez la Souris glaneuse, l'investissement individuel dans la construction collective d'un tumulus pour l'hivernage a été mesuré en captivité. Les résultats soutiennent partiellement nos prédictions, à savoir : (i) que les individus coopèrent davantage en présence de partenaires sexuels potentiels, (ii) que les coopérateurs sont préférés comme partenaires sexuels, et que (iii) ces préférences conduisent à un appariement selon la coopérativité. De plus, ils suggèrent que des traits physiques (visuels, olfactifs, ou acoustiques) puissent être utilisés pour détecter la coopérativité d'un individu. Chez l'Homme, en particulier, des traits statiques du visage, dont au moins certains sont lisibles inter-culturellement, semblent impliqués. Enfin, une éventuelle association entre les comportements coopératifs et une hormone sexuelle, la testostérone, a été examinée. Pris dans leur ensemble, nos résultats suggèrent que la sélection sexuelle pourrait être impliquée dans l'évolution et le maintien de la coopération et ouvrent donc la voie à de nouvelles recherches, examinant son influence dans diverses populations humaines, ainsi que dans de nombreuses autres espèces sociales.

Mots clés : Coopération, Altruisme, Générosité, Investissement parental, Attractivité, Jeu du bien public, Choix de partenaire, Homogamie, signal de coopérativité et détection, Régulation hormonale, Testostérone.

Sexual selection and the evolution of cooperative behaviour in humans and the Mound-building mouse

ABSTRACT

Over the past 150 years, the evolution of cooperation has challenged evolutionary biologists. Cooperative behaviour provide a benefit to the recipient and can only be selected for if it also provides direct and/or indirect benefits to the actor that accepted the costs of the cooperative action. Many observations in humans and other animal species suggest that cooperative behaviour could be maintained by sexual selection. However, the hypothesis that sexual selection could be involved in the evolution of cooperation has not received much attention in the recent literature. In order to examine the potential role of sexual selection in cooperative behaviour, two biological models were used: humans and the Mound-building mouse (*Mus spicilegus*). In two human populations (French and Senegalese populations), cooperativeness was quantitatively measured, mainly by an economic game (the public good game). The spontaneous cooperativeness exhibited during collective mound-building for overwintering was assessed in captivity for *Mus spicilegus*. The results partly support our predictions: (i) individuals cooperativeness increase in the presence of potential sexual partners, (ii) cooperators are preferred as sexual partners, (iii) these preferences lead to assortative mating based on cooperativeness. Moreover, they suggest that physical traits (visual, olfactory, or acoustic) could be used to detect individual cooperativeness. In humans, static facial traits seem to be involved, and some of them appear to be inter-culturally readable. Finally, a potential association between cooperative behaviour and testosterone levels, a sex hormone, was examined. Together, these results suggest that sexual selection could be involved in the evolution and the maintenance of cooperation. Further studies are needed, in different human populations and in different social species, to further investigate the role of sexual selection in cooperative behaviour.

Keywords: Cooperation, Altruism, Generosity, Parental investment, Attractiveness, Public Good Game, Mate choice, Homogamy, Detection, Signaling, Hormonal regulation, Testosterone.