

évite l'utilisation de seringues, ce qui diminue le prix de la vaccination, ainsi que la douleur due aux injections.

Toutefois, administrés par les muqueuses, la plupart des antigènes n'induisent qu'une réaction immunitaire de faible intensité, et beaucoup peuvent même déclencher une tolérance. Afin de potentialiser les réactions immunitaires des muqueuses, les antigènes doivent être présentés par des vecteurs adaptés ou avec des molécules immunostimulantes, nommées adjuvants. Un des adjuvants muqueux les plus puissants est la toxine du choléra. La coadministration de cette toxine avec un antigène stimule une réaction immunitaire intense contre l'antigène. Toutefois, cette toxine est responsable des diarrhées typiques du choléra, et l'on ignore encore s'il est possible de dissocier son activité de toxine et son activité d'adjuvant.

Stimuler le système immunitaire des muqueuses

Pour augmenter l'immunogénicité au niveau des muqueuses, on peut aussi introduire les antigènes dans des vecteurs qui les protègent contre une dégradation prématurée et qui se lient spécifiquement aux cellules qui activent les réactions immunitaires. Deux types de vecteurs ont été élaborés : les particules inertes et les vecteurs vivants. Des capsules constituées de polymères capables d'adhérer aux muqueuses ont été mises au point. Certaines de ces particules, qui contiennent à la fois l'antigène et des adjuvants, se sont révélées efficaces en laboratoire.

On envisage aussi d'utiliser des vecteurs recombinants vivants qui produiraient les antigènes directement sur les sites d'activation des réactions immunitaires. Des vaccins expérimentaux sont constitués de bactéries vivantes ou de virus modifiés qui

produisent des antigènes étrangers. Encore faut-il que les vecteurs soient parfaitement inoffensifs et qu'ils persistent chez les personnes vaccinées suffisamment longtemps pour déclencher et entretenir les réactions immunitaires. Des bactéries non pathogènes, telles les bactéries lactiques utilisées dans l'alimentation, ou des bactéries pathogènes atténuées sont à l'étude. Plusieurs vaccins ont été testés avec succès sur des animaux de laboratoire, et certains l'ont aussi été chez l'homme.

On tente aussi d'exploiter le système immunitaire des muqueuses pour vacciner contre le virus de l'immunodéficience humaine, car, dans plus de 80 pour cent des infections, le VIH est transmis par les muqueuses sexuelles. On a constaté que, chez les personnes séropositives, les autres maladies sexuellement transmissibles sont plus fréquentes et plus graves. Une stimulation des muqueuses sexuelles, avant que la charge virale, c'est-à-dire le nombre de particules virales infectieuses par millilitre de sang, soit trop importante serait efficace pour lutter contre le VIH et peut-être aussi contre les co-infections sexuellement transmissibles.

L'équipe de Jay Berzofsky, à Bethesda, a montré qu'une vaccination rectale avec des antigènes du VIH active une réaction immunitaire protectrice chez la souris. Toutefois, cette approche vaccinale ne résout pas la difficulté que pose toute vaccination potentielle contre ce virus : la formidable capacité du VIH à modifier ses structures antigéniques, ce qui lui permet d'échapper aux défenses immunitaires.

Bien qu'aujourd'hui très peu de vaccins soient administrés par la voie des muqueuses, ce type de vaccination contre des agents infectieux, mais aussi contre des maladies inflammatoires et auto-immunes devrait rapidement progresser.

Françoise MASCART dirige l'unité de recherche sur l'immunité des muqueuses au sein du laboratoire d'immunologie expérimentale de l'Université Libre de Bruxelles. Camille LOCHT dirige l'unité INSERM U447, à l'Institut Pasteur de Lille.

F. MASCART-LEMONE et A. SCHMIT, *Maladie coeliaque de l'adulte*, in *Encycl. Méd. Chir.*, éditions Elsevier, Gastro-entérologie, 9-053-A-20, 1998.

P. BRANDTZAEG, I. N. FARSTAD et

G. HARALDSEN, *Regional specialisation in the mucosal immune system : primed cells do not always home along the same track*, in *Immunol. Today*, vol. 20, pp. 267-277, 1999.

C. LOCHT, *Live bacterial vectors for intranasal delivery of protective antigens*, in *Pharmaceutical Science and Technology Today*, vol. 3, pp. 121-128, 2000.

M. B. MAZANEC et al., *A three-tiered view of the role of IgA in mucosal defense*, in *Immunol. Today*, vol. 14, pp. 430-435, 1993.

La culture adoucit la surpopulation

FRANS DE WAAL • FILIPPO AURELI • PETER JUDGE

Les fortes densités de population engendrent-elles la violence ?

Cette croyance, fondée sur des recherches menées sur les rats, ne s'applique ni à l'homme ni aux autres primates.

Au XVIII^e siècle, l'économiste anglais Thomas Malthus (1766-1834) prévoyait que la croissance démographique augmenterait les famines, la misère et le vice. En 1962, dans un article, le psychologue John Calhoun reprit ces thèses et les testa expérimentalement. Il admit la relation entre la surpopulation et les famines ou les maladies, mais explora l'influence de la surpopulation sur l'agressivité : plaçant des rats dans un espace limité, il observa des meurtres, des agressions sexuelles et du cannibalisme. Les comportements violents s'observaient principalement dans la zone centrale d'alimentation, malgré la présence de nourriture en d'autres endroits de la ménagerie : par un phénomène de stimulation sociale, les rats étaient irrésistiblement attirés vers le centre, alors que nombre d'entre eux ne pouvaient atteindre le distributeur de nourriture qui s'y trouve.

Cette expérience fut rapidement célèbre, et nombre d'intellectuels n'hésitèrent pas à comparer certains comportements violents des êtres humains, telles des émeutes, à ceux de ces rats. On voyait les prémices de l'anarchie ou de la dictature dans la propension des êtres humains à se regrouper dans les villes.

Une telle extrapolation est hâtive, et l'observation des populations humaines montre qu'elle est induite. En nous fondant sur les statistiques démographiques publiées par l'Organisation des nations unies, nous avons, par exemple, montré que le nombre d'homicides par habitant n'est pas corrélé à la densité de la population.

La relation existe-t-elle toutefois, masquée par d'autres phénomènes ? Pour affiner la comparaison et écarter des facteurs tels que le niveau de vie, nous avons refait l'analyse en répartissant les pays dans trois classes : les pays à économie de marché, les pays de l'Est et les pays en développement. Cette fois, nous observons une corrélation significative entre la démographie et le nombre de meurtres... mais inversée ! La criminalité est supérieure dans les pays de l'Est, pourtant moins peuplés que les pays en développement. En outre, pour les pays à économie de marché, les États-Unis ont le plus fort pourcentage d'homicides, malgré une faible densité de population ; les Pays-Bas, dont la densité de population est 13 fois supérieure, ont un pourcentage d'homicides huit fois inférieur.

Comme la criminalité est souvent plus élevée en ville qu'à la campagne, nous avons vérifié notre analyse en tenant compte, pour chaque pays, de la proportion de population urbaine : là encore, nous n'avons pas observé de corrélation entre la densité de population et le nombre d'homicides. L'histoire et la culture semblent bien plus importantes que l'espace disponible.

Ces conclusions sont confirmées par les observations de groupes plus restreints. Par exemple, les rassemblements d'enfants et d'étudiants sont parfois l'occasion d'un déploiement d'agressivité légère, mais guère plus. Dans les années 1980, plusieurs études ont confirmé que l'espèce humaine ne réagit pas comme les rats à la surpo-

pulation. Par exemple, le psychiatre Andrew Baum et ses collaborateurs de l'Université de Bethesda ont découvert que les étudiants des résidences universitaires, où ils partagent les installations avec de nombreuses autres personnes, passent moins de temps en groupes que les étudiants qui jouissent de plus d'espace : ils ont plus souvent leur porte de chambre fermée.

Nous ne sommes pas des rats

Autrement dit, l'espèce humaine n'a pas de tendance au regroupement social. Aujourd'hui, lors des trajets qui conduisent sur les lieux de travail ou lors des courses de Noël, par exemple, les individus se regroupent en grand nombre sans perdre le contrôle de leur comportement. Ainsi le modèle des rats ne s'applique-t-il pas aux humains. Pourquoi ? Notre culture et notre intelligence font-ils de nous des animaux particuliers ? La gestion de la surpopulation fait-elle partie d'un héritage ancien ? L'étude des primates éclaire ces questions.

Dans les années 1960, les premières études sur les primates semblaient confirmer les observations faites chez les rats : en Inde, les singes des villes sont plus agressifs que ceux des forêts ; dans les zoos, les singes,

1. LA CROISSANCE DE LA POPULATION n'a pas les conséquences catastrophiques, telles les famines, la pénurie et la déviance sociale, que Malthus prédisait au XVIII^e siècle. Les études indiquent que les êtres humains ont des comportements sociaux qui les aident à supporter la promiscuité.



apparemment dominés par des mâles terrifiants, au sommet d'une hiérarchie sociale qui semblait due à la captivité, étaient excessivement violents. On supposait évidemment qu'en opposition, la paix et l'égalité régnaient dans la nature.

Les études contredirent bientôt ces idées. L'agressivité, par exemple, augmentait parfois avec la densité, et dans certaines circonstances, diminuait. Ainsi, des primatologues observèrent des combats violents, parfois jusqu'à la mise à mort, lorsqu'un groupe de macaques était transporté dans un enclos 70 fois plus vaste que l'ancien. Puis, après deux ans et demi passés dans cet enclos, la même augmentation d'agressivité eut lieu quand les singes furent remis dans un espace réduit.

Ces expériences mesuraient l'effet des changements de densité démographique. D'autres analysèrent la modification des groupes : quand on ajoute des individus à des groupes déjà formés sans que l'environnement soit modifié, on observe la xénophobie de ces animaux. Parmi les 17 études les mieux conçues de ces dernières décennies, 11 seulement ont montré une agressivité qui augmentait avec la densité de population.

Parallèlement, on découvrait que les primates sauvages n'étaient pas

les créatures pacifiques et égalitaires que l'on pensait. Dans les années 1970, des zoologistes ont observé des agressions mortelles chez de nombreuses espèces de singes, des macaques aux chimpanzés, ainsi que des hiérarchies strictes, bien définies et stables pendant des décennies. Le stress de la vie sauvage est réel : on l'a confirmé en mesurant les concentrations en cortisol (une hormone) dans le sang de singes sauvages : ces concentrations dépendent du statut hiérarchique des animaux (voir *Le stress chez les babouins*, par Robert Sapolsky, *Pour la Science*, mai 1990).

Ces études conduisirent naturellement à une question : comment les primates évitent-ils les conflits dans les situations de surpopulation ? Au zoo d'Arnhem, aux Pays-Bas, l'étude d'une très grosse colonie de chimpanzés captifs nous a livré le premier indice. En été, les singes vivent sur une vaste île boisée, tandis qu'ils sont regroupés dans un bâtiment chauffé pendant l'hiver ; la superficie par animal est alors divisée par 20, mais les conflits augmentent peu. De surcroît, l'entassement favorise des comportements sociaux tels que les toilettages, les embrassades et les postures de soumission. Ce comportement social évite-t-il les conflits ? Nous avons étudié expérimentalement cette

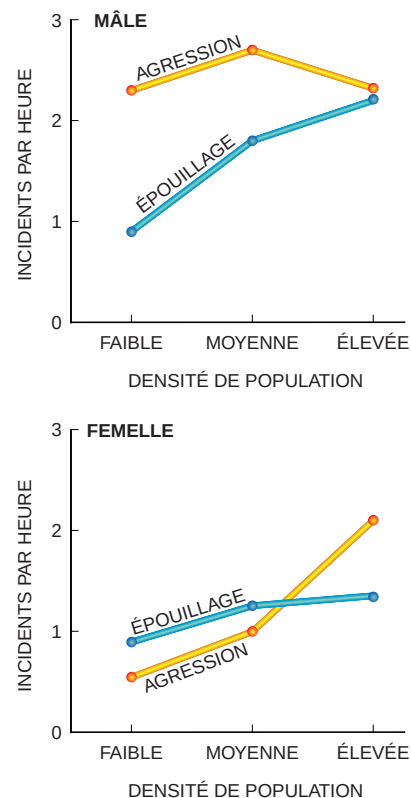
question. Bien entendu, la surpopulation multiplie les occasions de conflit, mais nous subodorions que les primates avaient des stratégies pour limiter les effets néfastes de la surpopulation. Comme certaines de ces aptitudes devaient être acquises, nous avons supposé que les animaux qui avaient longtemps vécu dans un milieu à forte densité avaient une « culture sociale » différente, comme dans l'espèce humaine, où les comportements sont divers : lors d'une conversation, les Britanniques restent plus distants que les Arabes.

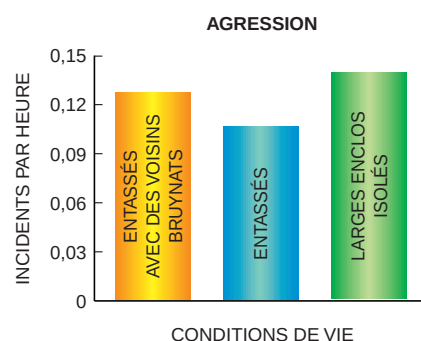
La culture, un moindre mal

Nous avons étudié 122 macaques rhésus répartis sur trois sites différents : dans les enclos extérieurs surpeuplés du centre de primatologie du Wisconsin, dans les vastes parcs du centre de primatologie d'Atlanta et sur l'île Morgan, au large de la Caroline du Sud. Sur cette dernière, les primates ont 2 000 fois plus d'espace que dans le centre du Wisconsin. Dans les trois groupes, les animaux des deux sexes cohabitent depuis de nombreuses années, souvent depuis plusieurs générations ; les contacts avec l'homme, pour la nourriture et les soins, étaient comparables. Les sociétés de macaques rhésus sont subdivisées en

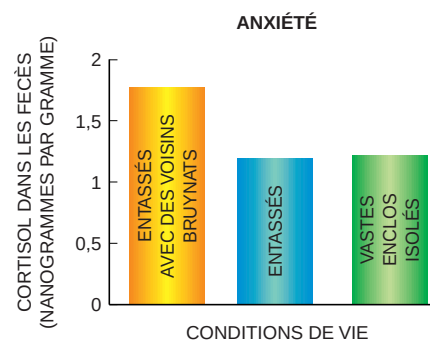


2. PLUS LES MACAQUES RHÉSUS SONT NOMBREUX dans un espace donné, plus la fréquence de toilettage apaisant entre mâles, et des femelles par les mâles, augmente. Les singes s'adaptent ainsi aux situations d'entassement. Parmi les femelles non apparentées, le nombre d'agressions augmente avec l'entassement, mais les toilettages qui réduisent les conflits sont également plus fréquents.





3. LES CHIMPANZÉS SAUVAGES se battent pour dominer le territoire. En captivité, ils sont dérangés par la proximité de congénères bruyants. L'étude de ces singes dans des conditions de vie différentes – entassés avec des voisins bruyants, entassés sans bruits et dispersés dans de grands enclos isolés (a) –, montre que les agressions (b) ne sont pas plus nombreuses, mais que le stress varie selon le bruit des voisins : les chimpanzés enfermés dans de petits enclos et exposés aux vocalisations d'autres groupes ont des concentrations en cortisol (une hormone du stress) supérieure à celle de singes d'autres groupes.



sous-groupes, nommés clans matrilinéaires, formés de femelles apparentées et de leur progéniture.

Les femelles restent ensemble toute leur vie, tandis que les mâles quittent leur groupe natal à la puberté. Les macaques rhésus distinguent les membres de leur famille des autres, et les relations privilégiées, tel le toilettage social, sont plus intenses entre les membres d'un même clan matrilinéaire. Les femelles d'un clan se soutiennent fermement dans les conflits avec d'autres clans matrilinéaires. La hiérarchie stricte de ces sociétés et leur tempérament querelleur font des macaques rhésus des sujets d'étude idéaux. Comment supportent-ils la surpopulation ?

La première observation a beaucoup surpris : dans des conditions de forte densité, l'agressivité des mâles adultes n'est pas modifiée ; mieux encore, les relations privilégiées sont plus fréquentes. Ils toilettent également davantage les femelles, et celles-ci en font de même avec les mâles. Le toilettage est un comportement apaisant : le rythme cardiaque d'un singe ralentit lorsqu'il est toiletté. De surcroît, les femelles découvrent leurs dents plus souvent que les mâles : il s'agit d'une mimique de soumission qui apaise un individu domi-

nant, éventuellement agressif (voir la figure 2).

Cependant, les femelles réagissent différemment envers les autres femelles : à l'intérieur des clans matrilinéaires, les conflits sont plus nombreux, mais ne modifient pas le niveau déjà élevé des échanges privilégiés. Avec les membres des autres clans matrilinéaires, les agressions augmentent de pair avec le toilettage et les manifestations de soumission.

Ainsi, au sein d'un groupe matrilinéaire, les relations sont peu perturbées par les conflits, car ces derniers sont compensés par les réconciliations et les contacts réconfortants. L'augmentation de la densité n'a alors que peu d'effet ; seuls les liens familiaux doivent être réaffirmés plus souvent.

En revanche, entre clans matrilinéaires, les relations amicales sont rares et les conflits fréquents. La réduction de l'espace restreint les possibilités de fuite et augmente le risque de conflits ; pourtant, les femelles de macaques rhésus font un réel effort pour améliorer ces relations potentiellement explosives.

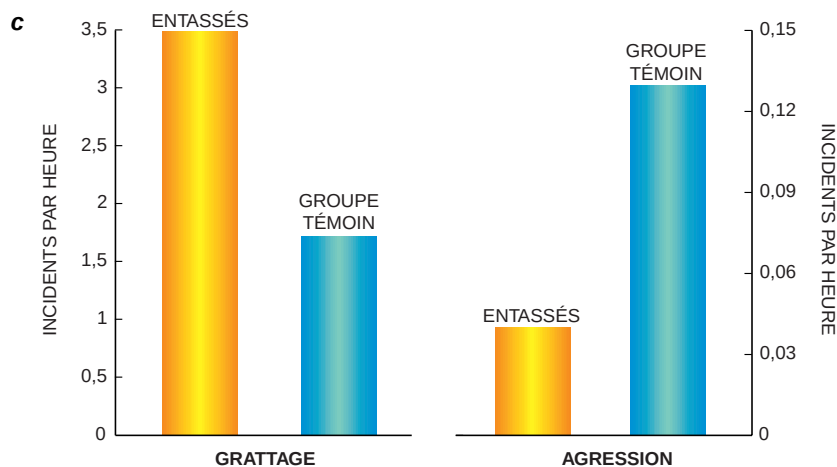
Nous nous sommes ensuite intéressés aux chimpanzés : nos plus proches parents nous ressemblent physiquement, psychologiquement

et sur le plan cognitif. Leur organisation sociale ressemble aussi à celle des êtres humains : les liens affectifs entre mâles sont forts (ce phénomène est rare dans la nature), les échanges nombreux et les jeunes dépendent longtemps de leur mère. Les chimpanzés sauvages mâles ont un comportement parfois violent : ils envahissent parfois les territoires voisins et tuent des mâles ennemis ; en captivité, ces affrontements sont évités, car les différents groupes sont séparés par des clôtures.

Le sang-froid des chimpanzés

L'étude de plus de 100 chimpanzés, répartis en plusieurs groupes au Centre de primatologie d'Atlanta, a montré que la surpopulation dans les enclos ne modifie pas l'agressivité. Les chimpanzés poursuivent leur toilettage et leurs comportements d'apaisement, et semblent maîtriser les éventuelles tensions sociales dues à la promiscuité (voir la figure 3).

On admet difficilement que les animaux contrôlent leurs émotions, mais les chimpanzés sont capables de sang-froid et de dissimulation : ils rusent parfois, cachant des intentions hostiles jusqu'à ce que l'adversaire arrive



4. L'«EFFET ASCENSEUR» explique le comportement des chimpanzés et des êtres humains face à la surpopulation : lors de courtes périodes d'entassement, les individus limitent les interactions sociales et évitent ainsi les conflits (a). Les chimpanzés font de même en réduisant leurs interactions agressives (b). Toutefois, les situations de surpopulation accroissent l'anxiété : les chimpanzés confinés se grattent plus souvent (c).

à leur portée. Dans notre étude, nous avons surtout enregistré les réponses des chimpanzés aux vocalisations des groupes voisins. Celles-ci provoquent le plus souvent des hululements et des démonstrations d'attaque, qui, dans la nature, se manifestent lors des intrusions territoriales.

Toutefois, dans un espace restreint, l'excitation des individus perturbe le groupe ; de ce fait, les chimpanzés réagissent trois fois moins aux vocalisations des voisins que lorsqu'ils disposent de plus d'espace. Suffisamment intelligents, ils évitent ainsi de réagir à des stimuli extérieurs quand leurs réactions créeraient des difficultés. Un tel comportement n'étonne plus les primatologues qui étudient les chimpanzés en milieu naturel : les mâles en patrouille sur le territoire restent silencieux lorsque le risque d'être détecté par leurs voisins leur est préjudiciable.

L'inhibition d'une réaction naturelle a un «coût» biologique : un stress permanent affaiblit le système immunitaire, réduisant la longévité des animaux. Nous étudions le stress des chimpanzés grâce à deux techniques non invasives. D'une part, nous enregistrons la fréquence de grattage : à l'instar des étudiants devant une question difficile, les primates révèlent leur anxiété en se grattant. D'autre part, nous analysons la concentration en cortisol des excréments. Ces deux mesures ont montré que le niveau de stress n'est pas influencé par l'espace – restreint ou étendu –, mais qu'il augmente avec l'intensité des vocalisations des voisins.

L'«effet ascenseur»

L'absence d'agressivité dans des conditions de forte densité ne signifie pas que les chimpanzés entassés sont heureux et détendus. Le maintien de l'ordre social leur demande beaucoup d'efforts, et les animaux préfèrent avoir plus d'espace : chaque printemps, quand les chimpanzés du zoo d'Arnhem entendent la porte de l'enclos extérieur s'ouvrir pour la première fois, ils crient de joie, se ruent à l'extérieur et, dans un tohu-bohu général, s'étreignent, s'embrassent et se donnent de grandes clagues sur le dos.

Lors de courtes périodes d'entassement intense, la situation est encore plus complexe. Les macaques rhé-

sus sont plus agressifs et plus menaçants, mais ils ne deviennent pas violents. Les menaces maintiennent les congénères à distance et évitent ainsi un contact indésirable. Les animaux limitent les interactions sociales actives : ils adoptent un profil bas pour fuir les ennuis.

Les chimpanzés, qui maîtrisent mieux leurs émotions, sont même moins agressifs quand ils sont entassés pendant une courte période. Cette réaction, nommée «effet ascenseur», face aux risques d'une promiscuité passagère, rappelle celle des personnes, dans un ascenseur, qui, pour réduire les frictions, restent immobiles, évitent le regard des autres et parlent à voix basse (voir la figure 4).

Nous sommes les descendants d'une longue lignée d'animaux sociaux, dotés d'importantes capacités d'adaptation à des situations aussi peu naturelles que les enclos bondés ou les rues surpeuplées des villes. Cette adaptation a un coût, mais elle est certainement préférable à l'anarchie des sociétés de rats.

Frans DE WAAL est directeur au Centre de recherches sur les primates d'Atlanta. Filippo AURELI est professeur de biologie à l'Université de Liverpool. Peter JUDGE est professeur à l'Université Bloomburg, en Pennsylvanie.

F. DE WAAL, *De la réconciliation chez les primates*, Flammarion, 1992.

F. DE WAAL, *La politique du chimpanzé*, Odile Jacob, 1995.

F. DE WAAL, *Morales de singe*, Bayard Éditions, 1997.

E.T. HALL, *The Hidden Dimension*, Doubleday, 1966.

A. BAUM, *Crowding*, in *Handbook of Environmental Psychology*, vol. 1, sous la direction de D. Stokols et I. Altman, Wiley, 1987.

F.B.M. DE WAAL, *The Myth of a Simple Relation between Space and Aggression in Captive Primates*, in *Zoo Biology Supplement*, vol. 1, pp. 141-148, 1989.

F. AURELI et F.B.M. DE WAAL, *Inhibition of Social Behavior in Chimpanzees under High-Density Conditions*, in *American Journal of Primatology*, vol. 41, n° 3, pp. 213-228, mars 1997.

P.G. JUDGE et F.B.M. DE WAAL, *Rhesus Monkey Behaviour under Diverse Population Densities: Coping with Long-Term Crowding*, in *Animal Behaviour*, vol. 54, n° 3, pp. 643-662, septembre 1997.

Une nouvelle rencontre de la science et de l'art.



LES SECRETS DE LA CASSEROLE

Comment préparer plus de 20 litres de mayonnaise à partir d'un seul jaune d'œuf ? En explorant la physique des émulsions. Comment obtenir un bon rôti ? En empruntant à la chimie ses études des sucres et des acides aminés. Comment obtenir de bonnes gelées ? En reprenant les résultats récents de la physico-chimie des gels. Code 1585-130 F 224 pages



RÉVÉLATIONS GASTRONOMIQUES

Encore un livre de recettes ! Oui, mais des recettes garanties par des expérimentations rigoureuses, par des analyses physico-chimiques des aliments et des tours de main culinaires. Chaque geste culinaire est ici disséqué, commenté du triple point de vue culinaire, physico-chimique et gastronomique. Code 1756-130 F 320 pages

Ces deux ouvrages ont obtenu le Prix de l'Académie nationale de Cuisine 1997.

LA CASSEROLE DES ENFANTS

Laissés seuls pour la soirée, deux enfants doivent cuisiner leur dîner. Mais leur sens aigu de l'observation et de l'expérimentation leur fait découvrir les bases de la chimie et de la physique. Ce livre pourrait être un manuel, s'il n'évoquait les molécules et leurs transformations de façon si simple et si amusante.

Code 2309-80 F-128 pages



BELIN

Voir bon de commande page 90

