



Le portage de cadavres de nourrissons et le cannibalisme filial : deux comportements de deuil originaux chez les primates

Melila Bouarab

LA THANATOLOGIE (science de la mort) peut s'étudier à travers le prisme de nombreuses sous-disciplines, comme la psychologie, l'archéologie, la biologie évolutive et même la primatologie. Cette dernière peut nous permettre de comprendre l'origine évolutive de certains comportements de deuil chez les humains, notamment en étudiant les primates non-humains qui ont vécu dans un environnement similaire à celui de nos ancêtres.

Selon Mark Speece (SPEECE 1995), les quatre sous-concepts de la conscience de la mort (irréversibilité, non-fonctionnalité, causalité et inévitabilité) sont universels chez les humains adultes. Ces quatre sous-concepts pourraient aussi être compris par les primates non humains, notamment l'irréversibilité et la non-fonctionnalité, selon James Anderson (2017). Parmi les comportements de deuil répertoriés, certains peuvent être indicatifs quant à la réelle conscience de la mort chez les primates. Deux actions retiennent l'attention, le portage de nourrissons récemment décédés par les mères (qui peut être accompagné de soins accordés par la mère tels que le toilettage) et le cannibalisme filial. Documentés et observés chez une très grande variété d'espèces de primates non humains (ainsi que chez d'autres mammifères comme les dauphins et les girafes (WATSON & MATSUZAWA 2018, 2), ils sont néanmoins peu compris par les primatologues, qui les voient comme coûteux étant donné qu'ils affecteraient

la valeur sélective (succès reproducteur d'un individu relativement aux autres membres de son espèce) de la mère (BIRO *et al.* 2010; NAKAMICHI *et al.* 1996). En effet, le portage de nourrissons décédés gêne notamment la locomotion de la mère et la rend vulnérable aux potentiels prédateurs (GONÇALVES & CARVALHO 2019, 1506). Quant au cannibalisme, il y a un risque de transmission de pathogène (FOWLER & HOHMANN 2010; NISHIKAWA *et al.* 2020). Ce risque est amplifié surtout si le nourrisson a été porté plusieurs jours avant d'être mangé, car le corps a alors eu plus de temps pour se décomposer et pourrir (BOTTING & VAN DE WAAL 2020; DE MARCO *et al.* 2018; FOWLER & HOHMANN 2010; TIAN *et al.* 2016; TOKUYAMA *et al.* 2017; TRAPANESE *et al.* 2020). Enfin, dans le cas d'infanticide maternel, manger son propre nourrisson fait décroître la valeur sélective inclusive (qui inclue le succès reproducteur des apparentés). Cependant, ces actes qualifiés d'aberrants pourraient au contraire être adaptatifs et aider à la survie de l'espèce et fourniraient des exemples de compréhension de la mort.

Après un bref récapitulatif d'autres comportements de deuil observés chez les primates, cette revue de littérature commentée sera donc consacrée au portage et au cannibalisme. Quelques hypothèses seront abordées afin de montrer comment chaque comportement peut être adaptatif. Enfin, on analysera ce qu'ils semblent indiquer en termes de conscience de la mort. L'objectif, bref,

est de mettre en lumière les deux comportements en question et montrer leur intérêt pour de futures recherches en primatologie et potentiellement pour mieux étudier le phénomène de compréhension de la mort chez les primates non humains. À cet égard, l'adoption de catégories d'analyse à la fois applicables à ces derniers et aux humains est souhaitable pour rendre opératoire une comparaison entre les deux. Certaines pistes de recherche et réflexion seront proposées en ce sens.

MISE EN CONTEXTE GÉNÉRALE DU DEUIL CHEZ LES PRIMATES

Pour analyser les comportements de deuil en termes de compréhension ou d'incompréhension de la mort chez les primates non humains, il peut être utile de partir des quatre sous-concepts proposés par Mark Speece (SPEECE 1995) pour définir la compréhension de la mort en général chez les humains. Le premier sous-concept, l'irréversibilité, fait référence à la compréhension du fait que les organismes morts ne peuvent pas revenir à la vie. La non-fonctionnalité fait référence à la compréhension qu'une fois mort, un organisme ne peut plus réfléchir, ressentir, penser, manger, marcher, et que toutes les fonctions vitales cessent. L'inévitabilité (ou universalité) fait référence à la conscience que tout être vivant finit par mourir. Enfin, la causalité fait référence à la compréhension que des événements internes et externes sont la cause de la mort. On analysera aux sous-sections « Compréhension de la mort » des sections ci-dessous sur le portage des nourrissons décédés et sur le cannibalisme filial, leur applicabilité quant aux comportements de deuil observés chez les primates.

Les articles scientifiques consacrés au deuil prennent le plus souvent la forme d'articles courts relatant un cas de décès ayant eu lieu lors d'une observation de terrain. Les récoltes de données sont le plus souvent fortuites et consistent en des observations notées en marge lors d'échantillonnages continus ou focalisés sur un individu ou un groupe. Quelques cas de deuil ont été rapportés chez une diversité de primates, aussi bien les platyrrhiniens (BEZERRA *et al.* 2014), que les catarrhiniens (BUHL *et al.* 2012; CAMPBELL *et al.* 2016). Le toilettage est un comportement largement observé aussi bien *ante mortem* (sur le défunt) que *post mortem* (autotoilettage ou entre congénères) ; généralement, le toilettage est largement observé chez le défunt après sa mort, cet acte pouvant aider à la réduction du stress auquel les primates sont assujettis. D'autres gestes plus communs incluent le toucher et la veillée du corps. Le toucher peut être interprété comme une « vérification du corps » (inspection des plaies par exemple) (CAMPBELL *et al.* 2016), et la veillée comme une protection contre les prédateurs (BEZERRA *et al.* 2014). Enfin, certaines actions sont plus atypiques tels que l'agression *post mortem* du cadavre (BUHL *et al.* 2012), la copulation (BEZERRA *et al.* 2014), le portage de nourrissons et le cannibalisme filial. La littérature sur le sujet étant souvent composée d'articles relativement courts relatant un cas isolé sous forme d'anecdotes, Claire Watson et Tetsuro Matsuzawa (2018, 3) suggèrent qu'une étude quantitative serait plus utile qu'une étude qualitative, car cela permettrait de mieux comparer les différents taxons quant aux actions observées. Cependant, cela peut prendre plusieurs années, la

mort étant évidemment imprévisible et les primates ayant des « histoires de vie » lentes (longue durée de gestation, poids élevé à la naissance, âge au sevrage tardif, lente maturation, âge tardif à la première reproduction, peu de descendants, longue vie) (CHARNOV & BERRIGAN 2005).

Deux sections s'intéresseront au portage de nourrissons et au cannibalisme filial. Chaque comportement sera décrit, des hypothèses permettant de les expliquer seront analysées et ils seront mis en relation avec les concepts de compréhension de la mort.

DESCRIPTION DU COMPORTEMENT ET HYPOTHÈSES SUR LE PORTAGE DE NOURRISSONS DÉCÉDÉS PAR LES MÈRES PRIMATES

Le portage de nourrissons décédés consiste en l'apport de soins (transport, toilettage) à un nourrisson comme s'il était vivant pendant plusieurs jours, voire des mois (WATSON & MATSUZAWA 2018, 2). Cet agissement a été observé entre autres chez les singes Vervets (*Chlorocebus pygerythrus*) (BOTTING & VAN DE WAAL 2020), macaques de Barbarie (*Macaca sylvanus*) (CAMPBELL *et al.* 2016), macaques de Tonkean (*Macaca tonkeana*) (DE MARCO *et al.* 2018), macaques Japonais (*Macaca fuscata*) (SUGIYAMA *et al.* 2009; TAKESHITA *et al.* 2019), babouins gélada (*Theropithecus gelada*) (FASHING *et al.* 2011), chimpanzés (*Pan troglodytes*) (BIRO *et al.* 2010), bonobos (*Pan paniscus*) (TODA *et al.* 2017; TOKUYAMA *et al.* 2017), etc.¹

Porter un nourrisson demande de l'énergie, il y a risque de transmission de maladies et l'odeur du cadavre éloignerait les congénères. Il a été observé que les femelles porteuses participent moins au toilettage en groupe, d'après une étude de Yukimaru Sugiyama et ses collègues (2009) sur les macaques japonais. De plus, la persistance des soins accordés par la mère l'empêcherait de redevenir en œstrus et donc de se reproduire à nouveau. Si ce comportement affecte la valeur sélective de la mère, pourquoi n'est-il pas éliminé par la sélection naturelle ? André Gonçalves et Susana Carvalho recensent huit hypothèses (GONÇALVES & CARVALHO 2019, 1508 : tableau 1) : on s'intéressera spécifiquement à trois hypothèses qui nous permettront de comprendre pourquoi cette action persiste et est adaptative. Une autre hypothèse (l'hypothèse hormonale) sera aussi abordée étant donnée sa plausibilité initiale. Les autres hypothèses sont des facteurs qui peuvent expliquer une plus grande incidence de ces agissements, mais qui ne semblent pas fournir des explications de fond pour le comportement en tant que tel et ne seront donc pas retenues pour l'analyse. Il s'agit de :

- L'hypothèse climatique (*climate hypothesis*) : le portage est plus observé dans les climats secs, car ils permettent une meilleure préservation du cadavre ;
- L'hypothèse des signaux infantiles (*Infantile cues hypothesis*) : certains nourrissons morts conservent des caractéristiques comme la couleur, traits du visage qui font de l'enfant un être « vivant », ce qui pousse les femelles à les porter ;

- L’hypothèse de la parité (*Parity hypothesis*) : les mères multipares ont tendance à porter les nourrissons morts plus longtemps ;
- L’hypothèse de la menace masculine (*Male-threat hypothesis*) : les femelles qui ont été menacées par les mâles suite à l’abandon de leurs nourrissons ont tendance à porter leurs nourrissons à nouveau.

Hypothèse hormonale et lien maternel

Beaucoup pensent que le lien mère enfant et les hormones de post-parturition seraient à l’origine du portage *post-mortem* (WATSON & MATSUZAWA 2018, 3). Étant à l’origine des comportements maternels, ces hormones peuvent persister de manière *post-mortem*, d’où le transport et le toilettage de nourrissons (GONÇALVES & CARVALHO 2019, 1508). L’abandon du corps serait lié au retour du cycle menstruel chez la femelle, qui abandonnerait son nourrisson pour se reproduire à nouveau (BIRO *et al.* 2010).

Cependant, plusieurs observations réfutent ces hypothèses. Premièrement, si le lien mère-enfant à lui seul détermine le portage (WATSON & MATSUZAWA 2018, 5), on s’attendrait à observer des femelles portant un nourrisson qui a survécu plus longtemps, alors que le contraire est observé (SUGIYAMA *et al.* 2009). Yukimaru Sugiyama et ses collègues montrent aussi que les nourrissons morts un jour après la naissance sont davantage portés que les nourrissons mort-nés. On pourrait supposer que les hormones de post-parturition seraient sécrétées après que la mère ait porté l’enfant vivant pour la première fois (WATSON & MATSUZAWA 2018, 5). Cette supposition, toutefois, n’explique pas le portage de nourrisson interspécifique observé chez une femelle bonobo et un cercopithèque ascagne (*red-tailed monkey*) (TODA *et al.* 2017). De plus, l’abandon du nourrisson ne serait pas forcément lié au retour du cycle menstruel : une femelle chimpanzé avec des signes visuels d’œstrus (gonflement sexuel) a été observée copulant et tenant son nourrisson mort dans une main, donnant naissance peu de temps après (WATSON & MATSUZAWA 2018, 6). Enfin, des cas de mâles et de femelles juvéniles portant des nourrissons montrent que l’hypothèse hormonale et le lien maternel ne sont pas suffisants pour expliquer le portage et les soins à l’égard d’un nourrisson (WATSON & MATSUZAWA 2018, 5).

Hypothèse de l’ignorance (*Unawareness hypothesis*)

L’hypothèse de l’ignorance suggère que la femelle n’est pas certaine de la mort de sa progéniture (GONÇALVES & CARVALHO 2019, 1508) et qu’elle garde et porte son nourrisson, car elle cherche des signaux sensoriels pouvant prouver la mort. Une observation chez un macaque de Tonkean montre la femelle mettre un doigt et sa langue dans la bouche de son nourrisson peu après sa mort (DE MARCO *et al.* 2018, 2). L’hypothèse suggère que ce comportement serait adaptatif, car il serait plus favorable de continuer à porter un nourrisson mort plutôt que d’abandonner un nourrisson potentiellement inconscient (GONÇALVES & CARVALHO 2019, 1508).

Hypothèse de l’apprentissage de la maternité (*Learning-to-Mother hypothesis*)

Cette hypothèse pourrait expliquer le portage du nourrisson par une femelle juvénile apparentée ou non apparentée (GONÇALVES & CARVALHO 2019, 1508). Les femelles nullipares (qui n’ont jamais porté d’enfant et accouché) portent et s’occupent du nourrisson afin d’acquérir de l’expérience, augmentant leur future valeur sélective sans risquer de blesser ou tuer le nourrisson, et n’affectant pas la valeur sélective de la mère. Ce comportement a été observé trois semaines après la mort d’un nourrisson de la femelle macaque Tonkean, cette dernière étant probablement consciente de la mort de son nourrisson, elle n’a pas émis de résistance vis-à-vis de la juvénile qui a porté son enfant décédé (DE MARCO *et al.* 2018). En outre, si une femelle apparentée porte l’enfant, cela lui permettra d’apprendre à être mère, augmentant ainsi son succès reproducteur et celui de la mère, selon la théorie de la sélection de parentèle (STRIER 2017, 124-131).

Hypothèse de gestion du deuil (*Grief-management hypothesis*)

Une étude des matières fécales chez les macaques japonais a montré que les niveaux de glucocorticoïdes chez les femelles post-parturition portant un nourrisson mort-né seraient similaires à ceux des femelles qui ne sont ni enceintes ni en lactation (TAKESHITA *et al.* 2019). On pourrait penser que le portage serait une stratégie visant à atténuer le stress lié à la parturition et à la mort (WATSON & MATSUZAWA 2018, 8). La baisse de glucocorticoïdes pourrait accélérer le retour du cycle ovarien en éliminant leurs effets sur les hormones sexuelles (TAKESHITA *et al.* 2019, 5).

Afin de pouvoir s’assurer de la plausibilité des trois hypothèses, une étude comparative entre le portage de nourrissons chez les mères unipares et le portage de nourrissons chez les femelles multipares ayant eu des nourrissons morts permettrait de déterminer si l’expérience acquise joue un rôle dans la fréquence de portage. De plus, une étude quantitative sur les femelles nullipares portant un nourrisson au sein d’un groupe pourrait confirmer l’hypothèse du *learning to Mother*. Dans ce cas, on peut prévoir qu’une étude longitudinale sur ce groupe de femelles nullipares (qui seront éventuellement mères) montrera moins de cas de portage de nourrissons, les femelles étant expérimentées et sachant reconnaître un nourrisson mort.

Compréhension de la mort

Concernant le portage, on peut penser que les primates comprennent la mort selon deux sous-concepts. Parfois, la mère finit par abandonner le nourrisson, ce qui montre que la notion d’irréversibilité pourrait être comprise par les primates.

La notion de non-fonctionnalité pourrait aussi être comprise si on se base sur le comportement des femelles qui portent le nourrisson de manière particulière. Cela peut être en le traînant au sol (GONÇALVES & CARVALHO 2019, 1505-1506), en le tenant par une main (BIRO *et al.* 2010, R351; BOTTING & VAN DE WAAL 2020) ou dans la gueule (FASHING *et al.* 2011). Ces manières de porter un nourrisson ne sont pas observées lorsque les nourrissons sont vivants. On pourrait donc sup-

poser que les primates comprennent que les fonctions basiques d'un vivant (respirer, bouger, ressentir la douleur) ne sont pas présentes chez un mort.

DESCRIPTION DU COMPORTEMENT ET HYPOTHÈSES SUR LE CANNIBALISME FILIAL

Le cannibalisme filial a moins été répertorié mais les premières observations remontent aux années 70 avec des chimpanzés (BYGOTT 1972; GOODALL 1977; SUZUKI 1971). Les cas de cannibalisme peuvent être notés dans les cas d'infanticide, le plus souvent commis par le nouveau mâle dominant du groupe tuant les nourrissons (ANDREWS 1998; NORIKOSHI 1982; PALOMBIT *et al.* 2000; XIANG & GRUETER 2007). L'infanticide permet l'arrêt de l'aménorrhée de lactation (absence de menstrues durant l'allaitement) et donc le retour de l'œstrus chez les femelles. Après celui-ci, on remarque que les mâles mangent le cadavre et se le partagent avec les membres de la communauté sauf la mère. Les raisons pouvant expliquer ce comportement sont pour le moment inconnues, mais on revient sur cette question à la sous-section "Compréhension de la mort" de la section consacrée au cannibalisme filial.

Il a été suggéré que le cannibalisme filial serait la conséquence d'une pénurie alimentaire, de perturbations de l'habitat (origine naturelle ou anthropique) ou en captivité (CULOT *et al.* 2011; TARTABINI 1991; TOKUYAMA *et al.* 2017). On pourrait citer le cas des femelles cannibales observés notamment par Laurence Culot et ses collègues où les femelles auraient tué et mangé leur nourrisson afin d'améliorer leur valeur sélective (diminuer les coûts associés aux soins du nourrisson); les pressions environnementales et le manque de nourriture pouvant avoir été les raisons de cet infanticide, le nourrisson ayant des chances de survie limitées (CULOT *et al.* 2011). David Dellatore et ses collègues (2009), quant à eux, suggèrent que le cannibalisme observé chez les orangs outangs serait aberrant en raison de la présence de touristes et de perturbations en contexte de liberté, ce qui a causé du stress aux femelles.

Cependant, on remarque que ce comportement existe, et ce, bien que les primates soient dans des sanctuaires et en captivité, et donc habitués à la présence d'humains (BOTTING & VAN DE WAAL 2020; DE MARCO *et al.* 2018; FOWLER & HOHMANN 2010; TIAN *et al.* 2016; TRAPANESE *et al.* 2020), ou quand la nourriture y est en quantité suffisante (DELLATORE *et al.* 2009; DE MARCO *et al.* 2018; TARTABINI 1991; TIAN *et al.* 2016; TRAPANESE *et al.* 2020). Donc, contrairement aux orangs outangs, ce comportement n'est pas forcément le fruit du stress dans un contexte de liberté pouvant mener à un comportement erratique. Chez les capucins (*Cebus imitator*) (NISHIKAWA *et al.* 2020), singes Vervets (*Chlorocebus pygerythrus*) (BOTTING & VAN DE WAAL 2020), macaques de Tonkean (*Macaca tonkeana*) (DE MARCO *et al.* 2018), macaques rhésus (*Macaca mulatta*) et bonobos (*Pan Paniscus*) (FOWLER & HOHMANN 2010; TOKUYAMA *et al.* 2017), on observe le cannibalisme chez la mère et, ce, sans que des pressions environnementales pouvant affecter la survie aient lieu (TOKUYAMA *et al.* 2017). Dans la littérature, on peut citer deux hypothèses pour expliquer ces actes.

Hypothèse de la création de liens sociaux

La création de liens sociaux permet une meilleure défense du territoire et de la nourriture ainsi que la garantie de coopération lors d'activités comme le toilettage, par exemple, réputé efficace contre le stress (SILK 2003), ou le partage de nourriture (JAECCI & VAN SCHAİK 2011).

Tel qu'observé chez les chimpanzés (FEDUREK *et al.* 2020), bonobos (FOWLER & HOHMANN 2010; TOKUYAMA *et al.* 2017), et capucins (NISHIKAWA *et al.* 2020), le partage de la viande du nourrisson décédé permet cette création et – ou bien – cette préservation des liens sociaux. En général, la viande est partagée entre alliés ou affiliés dans le cas de sociétés plus népotistes. (TOKUYAMA *et al.* 2017, 3). Il n'est cependant pas rare d'observer un partage de viande coordonné par une autre personne que la mère. Ce cas serait plus fréquent quand la mère en question est une femelle de rang moyen ou bas. (TOKUYAMA *et al.* 2017). Les femelles dominantes ont un accès privilégié aux ressources et sont les plus fortes du groupe. Une femelle moins dominante a donc tout intérêt à se soumettre et à accepter le partage, même inégal, de la viande plutôt que de risquer les coûts inutiles d'une bataille perdue d'avance (blessures et perte de la ressource entière) (JOURNET 2021).

En bref, le partage de viande est une des manières de créer et de maintenir ces liens sociaux. Ces derniers permettraient d'expliquer la persistance du cannibalisme de par sa capacité à augmenter les chances de coopération futures et d'améliorer la valeur sélective.

Hypothèse nutritionnelle

Lors de la gestation, de l'accouchement et de l'allaitement, les besoins nutritionnels de la femelle sont très élevés ce qui en font des événements coûteux pour cette dernière (LEE 1996). L'investissement parental est tel que la perte de la progéniture est plus désavantageuse pour la femelle que pour le mâle. En effet, si la femelle perd son nourrisson, ce sont des mois, voire des années, d'investissement qui sont gâchés et il faut attendre le retour du cycle ovarien pour concevoir à nouveau, alors que l'investissement parental du mâle se résume à la copulation. Sa valeur sélective n'est donc pas aussi affectée que celle de la femelle, voire nullement (STRIER 2017, 147). Ce comportement pourrait donc augmenter le succès reproductif, le cadavre représentant un apport protéique significatif pour les femelles (TOKUYAMA *et al.* 2017, 11). Afin de compenser pour les coûts de la gestation, la consommation de viande permettrait un retour rapide de l'œstrus, permettant à la femelle de redevenir fertile plus rapidement et pouvoir supporter à nouveau les coûts de la gestation, de l'accouchement et de l'allaitement (OSAWA 2003). Cela augmenterait ainsi le succès reproducteur de la femelle (TRAPANESE *et al.* 2020). Les bénéfices potentiels à tirer du cannibalisme sont partiellement contrebalancés par les coûts d'exposition aux maladies infectieuses (DE MARCO *et al.* 2018).

Des études supplémentaires sont nécessaires pour vérifier que cette action fait bien partie du répertoire comportemental des primates et ne constitue pas un cas isolé. Pour mieux comprendre ce comportement, il faudra prendre en compte plusieurs facteurs, tels que l'habitation, la qualité d'habitat, la

présence de nourriture, les infanticides et la présence de prédateurs.

Compréhension de la mort

Concernant le cannibalisme filial, on remarque que le concept de causalité pourrait être compris. En effet, dans les articles de la littérature, on remarque que les femelles ne mangent jamais leur nourrisson tué lors d'un infanticide commis par les mâles. Cela pourrait montrer que les femelles comprennent ce qui a causé la mort de leur nourrisson et pourquoi les femelles ne consomment pas le nourrisson. Seule exception, l'étude de Laurence Culot et ses collègues mentionne un possible infanticide par les mères, qui pourrait s'expliquer comme mentionné plus haut par les faibles chances de survie du nourrisson. On pourrait supposer que les femelles mangent leur nourrisson dans les cas où la survie était quasi-impossible, mais qu'elles ne mangent pas leur nourrisson quand il a été tué par un mâle alors que ses chances de survie étaient possibles. Une autre explication serait que les femelles sont tout simplement écartées du partage du nourrisson décédé, par le nouveau mâle dominant. Pour le moment, la compréhension du concept de causalité semble non concluante, étant donné que l'on ne dispose que d'un cas où l'infanticide par les femelles suivi de cannibalisme est observé, ce qui rend difficile de tirer des conclusions pour le moment.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Contrairement à ce qu'on pourrait penser, le portage et le cannibalisme filial pourraient être avantageux sur le plan évolutif. Le portage permet à la femelle de reconnaître la présence et l'absence de signaux sensoriels, de réduire le stress et d'apprendre les soins adéquats pour un nourrisson sans risque. Le cannibalisme permettrait à la femelle de créer et maintenir des liens sociaux, ainsi que d'accélérer le retour à la vie reproductive. On note au départ que ces comportements sont néfastes pour la survie à long terme, mais s'ils sont avantageux pour la reproduction, cet avantage persistera car la femelle se sera reproduite plus souvent même si sa durée de vie a été raccourcie. Les observations semblent montrer que les primates comprennent le concept d'irréversibilité, de non-fonctionnalité et de causalité. La compréhension de l'inévitabilité n'est pour le moment pas observée chez les primates. Sans le langage, il serait difficile de déterminer si les primates comprennent que chaque être vivant peut éventuellement mourir.

Les hypothèses citées dans cette étude ne sont pas exhaustives. Afin de mieux documenter ces comportements et comprendre dans quelles conditions ils sont le plus susceptibles d'apparaître, Claire Watson et Tetsuro Matsuzawa ont publié un article recensant 20 hypothèses et facteurs pouvant expliquer les conditions influant sur l'apparition du comportement. Certaines hypothèses sont similaires à celles de l'article d'André Gonçalves et de Susana Carvalho (citées plus haut), mais on retrouve des facteurs – environnementaux comme le climat, l'arborescence et la disponibilité de la nourriture ; liés au nourrisson comme l'âge, le sexe, la cause de la mort ; liés à la mère comme l'âge, son rang social, l'espèce étudiée, la fréquence de copulation, la fréquence de transmission culturelle

observée – qu'il serait intéressant de prendre en compte pour mieux étudier ce comportement. Leur article parle uniquement du portage, mais ces facteurs pourraient s'appliquer au cannibalisme. Ils précisent cependant que des études qualitatives ne sont pas suffisantes pour attribuer un acte observé chez un seul individu comme étant représentatif d'une population d'une espèce donnée. L'étude quantitative permettrait de mieux comparer les comportements et de déterminer ainsi si ces derniers sont représentatifs de la population ou simplement aberrants. Ces traits pourraient avoir une origine biologique partagée par un ancêtre commun avec les humains. En effet, certaines mères humaines continuent de transporter, de passer du temps et d'habiller un bébé mort-né, ce qui pourrait améliorer le bien-être psychologique (WATSON & MATSUZAWA 2018, 8). Le cannibalisme strictement maternel chez les humains n'est pas documenté, mais on peut citer les Amérindiens Aché du Paraguay (CLASTRES 1977), qui mangeaient leurs propres morts, rituel de deuil symbolisant leur propre sépulture, ainsi que les Fore de Papouasie-Nouvelle-Guinée (ALPERS 2008). Au-delà d'une origine biologique, l'hypothèse d'une transmission culturelle pourrait être privilégiée (BIRO *et al.* 2010). Si on s'intéresse à un seul groupe d'une même espèce dont quelques cas ont été rapportés, une étude longitudinale sur plusieurs années peut nous amener à penser que ces agissements ont une origine culturelle, s'il sont observés chez un plus grand nombre de femelles.

Pour conclure, on ne doit pas oublier que l'activité humaine imposée aux primates (habituance à tous les humains incluant les braconniers, captivité, destruction de l'habitat) agit comme une pression sélective (changement dans l'environnement qui va modifier la valeur sélective des individus) possiblement à l'origine de ces actions. Une grande majorité d'espèces de primates (incluant tous les grands singes) étant en danger critique d'extinction, il est plus qu'urgent de connaître les conditions favorables à leur survie, et étudier les circonstances de leur mort permettrait d'aider à la conservation de ces espèces (CHAPMAN *et al.* 2006 ; THE RED LIST PARTNERSHIP 2021).

Note

1. Se référer à l'article de Gonçalves & Carvalho (2019) pour plus d'espèces.

Ouvrages cités

- ALPERS, Michael P. 2008. "The Epidemiology of Kuru: Monitoring the Epidemic from Its Peak to Its End." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363(1510): 3707-3713.
- ANDERSON, James R. 2017. "Comparative Evolutionary Thanatology of Grief, with Special Reference to Nonhuman Primates." *Japanese Review of Cultural Anthropology* 18(1): 173-189.
- ANDREWS, Josephine. 1998. "Infanticide by a Female Black Lemur, (*Eulemur macaco*), in Disturbed Habitat on Nosy Be, North-Western Madagascar." *Folia Primatologica* 69(1): 14-17.
- BEZERRA, BRUNA M, Matthew P KEASEY, Nicola SCHIEL et Antonio DA SILVA SOUTO. 2014. "Responses towards a Dying Adult Group Member in a Wild New World Monkey." *Primates* 55(2): 185-188.

- BIRO, Dora, Tatyana HUMLE, Kathelijne KOOPS, Claudia SOUSA, Misato HAYASHI et Tetsuro MATSUZAWA. 2010. "Chimpanzee Mothers at Bossou, Guinea Carry the Mummified Remains of Their Dead Infants." *Current Biology* 20(8): R351-352.
- BOTTING, Jennifer & Erica VAN DE WAAL. 2020. "Reactions to Infant Death by Wild Vervet Monkeys (*Chlorocebus pygerythrus*) in KwaZulu-Natal, South Africa: Prolonged Carrying, Non-Mother Carrying, and Partial Maternal Cannibalism." *Primates* 61(6): 751-756.
- BUHL, Jacqueline S., Bonn AURE, Angelina RUIZ-LAMBIDES, Janis GONZALEZ-MARTINEZ, Michael L. PLATT et Lauren J. N. BRENT. 2012. "Response of Rhesus Macaques (*Macaca mulatta*) to the Body of a Group Member That Died from a Fatal Attack." *International Journal of Primatology* 33(4): 860-871.
- BYGOTT, J. 1972. "Cannibalism among Wild Chimpanzees." *Nature* 238: 410-411.
- CAMPBELL, Liz, A. D., Patrick, J. TKACZYNSKI, Mohamed MOUNA, Mohamed QARRO, James WATERMAN et Bonaventura MAJOLO. 2016. "Behavioral Responses to Injury and Death in Wild Barbary Macaques (*Macaca sylvanus*)." *Primates* 57(3): 309-315.
- CHAPMAN, Colin A, Michael J LAWES et Harriet A C EELEY. 2006. "What Hope for African Primate Diversity?" *African Journal of Ecology* 44(2): 116-133.
- CHARNOV, Eric L. & David BERRIGAN. 2005. "Why Do Female Primates Have Such Long Lifespans and so Few Babies? Or Life in the Slow Lane." *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 1(6): 191-194.
- CLASTRES, Pierre. 1977. *Chronique des Indiens Guayaki*. Chap. «Les cannibales». Coll. Pocket, Plon, Paris: 252-282.
- CULOT, Laurence, Yvan LLEDO-FERRER, Oda HOELSCHER, Fernando J.J. MUÑOZ LAZO, Marie-Claude HUYNEN et Eckhard W. HEYMANN. 2011. "Reproductive Failure, Possible Maternal Infanticide, and Cannibalism in Wild Moustached Tamarins (*Saguinus mystax*)." *Primates* 52(2): 179-186.
- DE MARCO, Arianna, Roberto COZZOLINO et Bernard THIERRY. 2018. "Prolonged Transport and Cannibalism of Mummified Infant Remains by a Tonkean Macaque Mother." *Primates* 59(1): 55-59.
- DELLATORE, David FENWICK, Corri D. WAITT et Ivona FOITOVA. 2009. "Two Cases of Mother-Infant Cannibalism in Orangutans." *Primates* 50(3): 277-281.
- FASHING, Peter J., Nga NGUYEN, Tyler S. BARRY, C. Bartet GOODALE, Ryan J. BURKE, Sorrel C.Z. JONES, Jeffrey T. KERBY, Laura M. LEE, Niina O. NURMI et Vivek V. VENKATARAMAN. 2011. "Death among Geladas (*Theropithecus gelada*): A Broader Perspective on Mummified Infants and Primate Thanatology." *American Journal of Primatology* 73(5): 405-409.
- FEDUREK, Pawel, Patrick TKACZYNSKI, Caroline ASHMWE, Catherine HOBAITER, Liran SAMUNI, Adriana E. LOWE, Appolinaire Gnahe DJIRIAN, Klaus ZUBERBÜHLER, Roman M. WITTIG et Catherine CROCKFORD. 2020. "Maternal Cannibalism in Two Populations of Wild Chimpanzees." *Primates* 61(2): 181-187.
- FOWLER, Andrew & Gottfried HOHMANN. 2010. "Cannibalism in Wild Bonobos (*Pan paniscus*) at Lui Kotale." *American Journal of Primatology* 72(6): 509-514.
- GONÇALVES, André & Susana CARVALHO. 2019. "Death among Primates: A Critical Review of Non-human Primate Interactions towards Their Dead and Dying." *Biological Reviews* 94(4): 1502-1529.
- GOODALL, J. 1977. "Infant killing and cannibalism in free-living chimpanzees." *Folia Primatologica* 28(4): 259-282.
- JAEGGI, Adrian V. & Carel P. VAN SCHAIK. 2011. "The Evolution of Food Sharing in Primates." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65(11): 2125-2140.
- JOURNET, Gwenaëlle. 2021. «Rapports sociaux et compétition pour les ressources». Cours Évolution et comportement humain, Université de Montréal (8 mars 2021).
- LEE, P.C. 1986. "The Meanings of Weaning: Growth, Lactation, and Life History." *Evolutionary Anthropology* 53: 87-98.
- NAKAMICHI, Masayuki, Naoki KOYAMA et Alison JOLLY. 1996. "Maternal Responses to Dead and Dying Infants in Wild Troops of Ring-Tailed Lemurs at the Berenty Reserve, Madagascar." *International Journal of Primatology* 17(4): 505-523.
- NISHIKAWA, Mari, Nuria FERRERO, Saul CHEVES, Ronald LOPEZ, Shoji KAWAMURA, Linda M. FEDIGAN, Amanda D. MELIN et Katharine M. JACK. 2020. "Infant Cannibalism in Wild White-faced Capuchin Monkeys." *Ecology and Evolution* 10(23): 12679-12684.
- NORIKOSHI, Kohshi. 1982. "One Observed Case of Cannibalism among Wild Chimpanzees of the Mahale Mountains." *Primates* 23(1): 66-74.
- OSAWA, Naoya. 2003. "Sex Dependent Effects of Sibling Cannibalism on Life History Traits of the Ladybird Beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae)." *Biological Journal of the Linnean Society* 76(3): 349-360.
- PALOMBIT, RYNE A., Dorothy L. CHENEY, Julia FISCHER, Sara JOHNSON, Drew RENDALL, Robert M. SEYFARTH et Joan B. SILK. 2000. "Male Infanticide and Defense of Infants in Chacma Baboons." Dans Carel P. van Schaik et Charles H. Janson (éd.) *Infanticide by Males and Its Implications*, 1^{re} éd., Cambridge University Press, Cambridge: 123-152.
- SILK, J. B. 2003. "Social Bonds of Female Baboons Enhance Infant Survival." *Science* 302(5648): 1231-1234.
- SPEECE, Mark W. 1995. "Children's Concepts of Death." *Michigan Family Review* 01(1): 57-69.
- STRIER, Karen B. 2017. *Primate Behavioral Ecology*. Chap. 5 "Evolution and Sex." Fifth edition, Routledge, London: 143-181.
- 2017. *Primate Behavioral Ecology*. Chap. 4 "Evolution and Social Behavior." Fifth edition, Routledge, London: 101-141
- SUCIYAMA, Yukimaru, Hiroyuki KURITA, Takeshi MATSUI, Satoshi KIMOTO et Tadatoshi SHIMOMURA. 2009. "Carrying of Dead Infants by Japanese Macaque (*Macaca fuscata*) Mothers." *Anthropological Science* 117(2) (2009): 113-119.
- SUZUKI, A. 1971. "Carnivority and cannibalism observed among forest-living chimpanzees." *Journal of the Anthropology Society of Nippon* 79(1): 30-48.
- TAKESHITA, Rafaela S. C., Michael A. HUFFMAN, Kodzue KINOSHITA et Fred B. BERCOVITCH. 2019. "Changes in Social Behavior and Fecal Glucocorticoids in a Japanese Macaque (*Macaca fuscata*) Carrying Her Dead Infant." *Primates* 61(1): 35-40.

- TARTABINI, Angelo. 1991. "Mother-Infant Cannibalism in Thick-Tailed Bushbabies (*Galago crassicaudatus umbrosus*).” *Primates* 32(3): 379-383.
- THE RED LIST PARTNERSHIP. 2021. "IUCN Primates Red List." En ligne : <https://www.iucnredlist.org/search?taxonomies=100091&searchType=species>.
- TIAN, Jundong, Shiqiang ZHANG, Yongman GUO, Paul A. GARBER, Weijie GUO, San'ao KUANG et Jiqi LU. 2016. "Evidence of Placentophagia and Mother-Infant Cannibalism in Free-Ranging (*Macaca mulatta tcheliensis*) in Mount Taihangshan, Jiyuan, China.” *Folia Primatologica* 87()6: 381-391.
- TODA, Kazuya, Nahoko TOKUYAMA et Takeshi FURUICHI. 2017. "An Old Female Bonobo Carried a Dead Red-Tailed Monkey for over a Month.” *Pan Africa News* 24(2): 19-21.
- TOKUYAMA, Nahoko, Deborah Lynn MOORE, Kirsty Emma GRAHAM, Albert LOKASOLA et Takeshi FURUICHI. 2017. "Cases of Maternal Cannibalism in Wild Bonobos (*Pan paniscus*) from Two Different Field Sites, Wamba and Kokolopori, Democratic Republic of the Congo.” *Primates* 58(1): 7-12.
- TRAPANESE, Cinzia, Mélanie BEY, Giordana TONACHELLA, Hélène MEUNIER et Shelly MASI. 2020. "Prolonged Care and Cannibalism of Infant Corpse by Relatives in Semi-Free-Ranging Capuchin Monkeys.” *Primates* 61(1): 41-47.
- WATSON, Claire F. I. & Tetsuro MATSUZAWA. 2018. "Behaviour of Nonhuman Primate Mothers toward Their Dead Infants: Uncovering Mechanisms.” *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 373(1754): 1-11.
- XIANG, Zuo-fu & Cyril C. GRUETER. 2007. "First Direct Evidence of Infanticide and Cannibalism in Wild Snub-Nosed Monkeys (*Rhinopithecus bieti*).” *American Journal of Primatology* 69(3): 249-354.

Melila Bouarab
 Étudiante à la maîtrise en Anthropologie
 Université de Montréal
 melila.bouarab@umontreal.ca