

Interactions et conflits intergroupes chez les primates non humains : mécanismes et voies évolutives vers la guerre

Sylvain LEMOINE

Résumé : La question de l'origine de la guerre chez l'homme a suscité de nombreux débats et conjectures. L'étude des conflits intergroupes chez nos plus proches parents vivants, les primates non humains, permet de l'aborder de manière dépassionnée dans une perspective évolutive. La recherche en primatologie identifie les mécanismes proximaux et distaux à l'œuvre dans les conflits intergroupes chez les primates, qui peuvent être extrêmement divers. Nous les passons ici en revue, en insistant sur les conditions socio-écologiques qui conduisent à une intensification des conflits intergroupes, telles que la répartition des ressources, la densité de population, la composition du groupe et la familiarité. Le concept de dominance intergroupe et les avantages qui en découlent en matière de succès reproductif démontrent notamment que la compétition intergroupe pour les territoires et leurs ressources est à l'origine des conflits intergroupes. Cependant, la liberté d'action des individus compromet l'efficacité et la coordination de l'action collective. En revanche, le comportement territorial des chimpanzés implique une coopération au niveau du groupe, mais aussi une forte hostilité envers les groupes extérieurs. Le déséquilibre des forces explique la survenue de meurtres intergroupes chez les chimpanzés, et le modèle de coopération parochiale, selon lequel des liens sociaux forts cimentent les actions au niveau du groupe, explique la concomitance de la coopération interne et de l'hostilité envers les groupes extérieurs. Les conflits intergroupes peuvent dès lors constituer une pression sélective favorisant la coopération au sein du groupe. Lorsque certaines conditions sociales et écologiques sont réunies, les conflits intergroupes peuvent dégénérer en formes violentes, comme on l'observe chez les chimpanzés et les humains, mais la mobilisation de mécanismes neurophysiologiques hérités de longue date explique tant le maintien de la coopération au niveau du groupe que le sentiment xénophobe du « nous contre eux ». Il est donc probable que les humains partagent avec les chimpanzés certains points communs hérités de notre dernier ancêtre commun, ce qui explique les similitudes entre les guerres menées par les deux espèces.

Mots-clés : compétition intergroupe, socio-écologie, déséquilibre des pouvoirs, problème de l'action collective, coopération parochiale, xénophobie.

INTRODUCTION

De nombreux chercheurs ont débattu de la nature et de l'origine de la guerre chez les humains, donnant lieu à des points de vue divergents sur la guerre en tant qu'invention (Mead, 2015), que trait récemment apparu chez les humains (Kelly, 2000) ou en tant qu'adaptation (Gat, 2008). Ces débats s'inscrivent dans des discussions philosophiques ancrées dans les visions intellectuelles de T. Hobbes et J.-J. Rousseau (Otterbein, 1999). Selon T. Hobbes, la guerre constitue l'état naturel des hommes et des institutions puissantes sont nécessaires afin de contrôler et de réfréner les tendances « naturelles » à

l'égoïsme et à la violence. Au contraire, J.-J. Rousseau a soutenu que les humains sont par nature pacifiques et coopératifs, que la guerre est une invention des États et des institutions modernes et de leur nature corruptrice. Nous verrons qu'il est probablement incorrect d'opposer d'un côté la guerre et l'égoïsme des humains, et de l'autre leur nature pacifique et leur coopération, étant donné l'interdépendance évolutive des conflits intergroupes et de la coopération. Ces controverses peuvent être résolues dans une perspective plus large procédant de l'ethnographie, de l'archéologie, de la préhistoire, de l'anthropologie et de la primatologie. Ces disciplines offrent des points de vue nuancés sur les origines de la violence collective, les conditions favorisant l'émergence de conflits inter-

groupes, leur rôle adaptatif et la variabilité des formes de conflits observées chez les non-humains, y compris les primates non humains (ci-après dénommés « primates »).

Les données suggérant une origine précoce de la guerre chez les humains, antérieure à l'agriculture et aux sociétés sédentaires, se sont récemment multipliées (Kissel et Kim, 2019, Darmangeat, 2019). Abandonnant l'idée d'une origine récente de la guerre due à l'accumulation de ressources dans les sociétés agricoles, le débat actuel porte plutôt sur le moment de notre histoire évolutive où de telles formes collectives de violence ont émergé. Certains soutiennent que seules des compétences cognitives élevées et une capacité de symbolisme pourraient faire émerger la guerre (Kissel et Kim, 2019), d'autres que la guerre à petite échelle fait partie de notre histoire évolutive, et qu'elle trouve son origine dans le dernier ancêtre commun avec les bonobos et les chimpanzés (Wrangham, 2010). Cependant, la rareté des preuves archéologiques limite notre perspective et, étant donné que le comportement ne se fossilise pas, l'anthropologie évolutive et la primatologie peuvent fournir une vision temporelle plus profonde en utilisant les primates comme modèles comparatifs. Concernant l'origine de la violence collective, plutôt que répondre directement à la question « quand ? », l'analyse des modèles de relations intergroupes chez les primates peut éclairer les mécanismes proximaux et distaux qui permettent à la compétition intergroupe d'intervenir et d'agir en tant que pression sélective. Cette approche place l'accent sur l'évolution d'adaptations telles que la territorialité, l'hostilité envers les groupes extérieurs (xénophobie) et la participation à des actions collectives, autant d'éléments-clés de la guerre humaine. Elle permet de comprendre les conditions dans lesquelles l'escalade des conflits, conduisant à des formes extrêmes de violence intergroupe, peut émerger et devenir une adaptation évolutive.

Lorsqu'ils abordent les questions relatives à l'origine des traits comportementaux dans une perspective évolutionniste, les biologistes postulent implicitement que ces traits ont évolué à partir d'un caractère ou d'une forme ancestrale. La sélection naturelle suggère qu'un trait évolue et se maintient dans une population lorsqu'il confère aux individus qui le présentent des avantages quant au succès reproductif. De ce point de vue évolutif, la guerre constitue une énigme, dans la mesure où sa nature coopérative est fondée sur le sacrifice de soi. Elle contredit les prédictions de la sélection naturelle selon lesquelles les individus devraient être motivés par leurs propres intérêts reproductifs, en particulier lorsque leur propre succès reproductif est réduit au profit des autres individus. L'énigme de l'évolution de la coopération peut désormais être considérée comme résolue, grâce aux avancées théoriques et empiriques en matière de comportement animal et de biologie théorique. Les principales explications incluent le mutualisme, la réciprocité, la sélection de parentèle et la sélection de groupe (Dugatkin, 1997). Comme on le verra tout au long de cet article, les mécanismes expliquant la coopération avec des non-parents se situent au cœur des explications évolutionnistes de la

participation individuelle aux conflits intergroupes. Le sacrifice de soi constitue une forme extraordinaire d'altruisme et trouve la plupart de ses explications théoriques dans la sélection par les liens de parenté (Krupp et Maciejewski, 2022), dans la mesure où il bénéficie aux proches parents. Bien que cette explication soit satisfaisante pour les insectes sociaux et pour les sociétés restreintes, composées principalement d'individus apparentés, elle n'explique pas le sacrifice à grande échelle observé dans les guerres humaines. Le sacrifice de soi étant rare ou presque inexistant chez les primates, nous ne le considérons pas comme un élément déterminant des conflits intergroupes chez ces derniers, mais abordons plutôt la guerre comme une action coopérative et collective.

Faut-il parler de guerre chez les primates ? La définition de la guerre, qui est au cœur de ce colloque, ne constitue pas une question simple. Par rapport à d'autres formes de conflits intergroupes observés chez les animaux, la guerre humaine peut être caractérisée comme une action publique entraînant l'affrontement de groupes cherchant à affirmer leur domination, avec des conséquences létales (Boulestin, 2020). La notion de domination (ou de dominance) peut s'appliquer aux conflits intergroupes chez les primates, qui peuvent conduire à des issues létales, même si celles-ci sont rares. Par prudence, plutôt que celui de guerre, nous utilisons le terme de « conflits intergroupes » dans un sens général, même si chez les chimpanzés, ces conflits peuvent être considérés comme un état de guerre à petite échelle, continu et de faible intensité. Cet article explore les concepts et mécanismes empiriques et théoriques relatifs aux conflits intergroupes chez les primates, en se concentrant plus particulièrement sur l'un de nos plus proches parents vivants, le chimpanzé (*Pan troglodytes*), afin de fournir une vue d'ensemble des mécanismes et des voies évolutives par lesquels la violence des conflits intergroupes s'intensifie, pour aboutir à des formes extrêmes telles que celles observées dans les guerres à petite échelle chez les humains. Nous examinons d'abord les conditions socio-écologiques qui conduisent mécaniquement à l'intensification de la compétition et des conflits intergroupes, en résumant les facteurs qui expliquent la diversité des relations intergroupes observées chez les primates. Cette approche révèle que les conflits intergroupes meurtriers y sont rares, à l'exception notable des humains et des chimpanzés. Nous explorons ensuite les mécanismes et les formes de relations intergroupes observés chez les chimpanzés, afin de comprendre les conditions nécessaires à l'action collective et à la violence meurtrière. Nous mobilisons plusieurs concepts théoriques clés, tels que la dominance intergroupe (Crofoot et Wrangham, 2010), le déséquilibre des forces (Wrangham, 1999) et la coopération parochiale (Lemoine *et al*, 2022). Nous suggérons qu'une condition essentielle à l'apparition de la guerre à petite échelle tient à la résolution des problèmes liés à l'action collective, qui peut être atteinte à la fois par la cohésion sociale au sein du groupe et par l'hostilité envers les groupes extérieurs, selon le modèle de coopération parochiale. La coopération à petite échelle avec des non-parents lors d'actions

collectives, telle qu'on l'observe chez les chimpanzés et les humains, est intrinsèquement liée à l'hostilité envers les groupes extérieurs. Ces traits ont coévolué avec des mécanismes réduisant les risques de comportements de type « passager clandestin » ou « tricheur », tels que la réciprocité et les liens sociaux, rendus possibles par la mobilisation de mécanismes neurophysiologiques ancestraux. L'origine de la guerre chez l'homme, telle qu'elle est observée chez les chimpanzés, remonte à un passé évolutif bien plus ancien qu'on ne le supposait jusqu'à présent.

1. VARIABILITÉ DE LA TERRITORIALITÉ ET DES RELATIONS INTERGROUPEES CHEZ LES PRIMATES

Les conflits intergroupes sont intrinsèquement liés à la territorialité. Chez les primates, les formes et l'intensité de la territorialité varient considérablement selon les taxons, les habitats et les populations. La territorialité est l'expression d'une compétition intergroupe (CIG) intensifiée, et elle peut intervenir tant au niveau individuel qu'à celui du groupe. La défense agressive du territoire, principalement motivée par des incitations écologiques et la défensabilité économique d'une zone (Mitani et Rodman, 1979), varie considérablement selon les espèces et les populations. Cette perspective à la fois mécaniste et plastique est corroborée par les résultats d'un signal phylogénétique de territorialité modérément élevé chez 213 espèces de primates (Kamilar et Cooper, 2013). Les pressions écologiques peuvent mener à des structures sociales similaires chez des espèces éloignées, comme chez les singes-araignées et les chimpanzés, deux taxons présentant des modèles d'association et de territorialité similaires (Chapman et Rothman, 2009). Dans l'ensemble, les contraintes phylogénétiques sur l'expression de la territorialité chez les primates semblent relativement faibles. Cependant, une étude récente a mis en évidence un signal phylogénétique dans la violence interpersonnelle chez l'homme (Gómez *et al.*, 2016), qui pourrait être en rapport avec le lien évolutif des conflits intergroupes chez les humains et les chimpanzés.

Parmi les primates, les relations intergroupes vont de la tolérance, de la neutralité, de l'évitement, aux échanges hostiles distants ou aux confrontations directes. Cette variation concerne la manière dont les individus interagissent (affiliative à agressive), le motif de l'interaction (pour la nourriture, les partenaires, la terre, les abris), son lieu et son moment (frontières, saisonnalité) et ses acteurs (mâles, femelles, individus de rang élevé ou faible ; Brown et Crofoot, 2013). De multiples facteurs socio-écologiques expliquent cette variation, notamment la répartition et l'abondance des ressources liées aux besoins alimentaires d'une espèce donnée, les compromis en matière de dépenses énergétiques, la densité de population, l'historique des interactions, la composition et la taille du groupe, le système de dispersion et la par-

ticipation individuelle, ainsi que les problèmes liés à l'action collective. Nous ne fournissons pas une analyse exhaustive sur les effets de ces facteurs sur chacun de ces aspects, mais nous illustrons plutôt la flexibilité comportementale des espèces de primates, ainsi que les conditions socio-écologiques et les voies évolutives menant à une intensification des conflits intergroupes.

1.1 Compétition intergroupe et stratégies de défense des ressources

La territorialité, définie comme un ensemble de comportements adaptatifs visant à protéger une zone donnée contre l'intrusion de concurrents (voisins ou errants), se produit lorsque la CIG est élevée à l'échelle de la population. En ce qui concerne la nourriture, la CIG dépend du type de ressources, de leur répartition et de la capacité des espèces à les monopoliser et à en exclure l'accès aux autres (Sterck *et al.*, 1997). Ainsi, elle est élevée pour les espèces qui dépendent d'aliments peu abondants, de haute qualité et monopolisables, tels que les fruits. Les femelles, dont le succès reproductif dépend de l'accès aux ressources, restent alors dans leur groupe natal pour s'assurer des ressources alimentaires, forment des lignées matrilineaires avec un système de rangs héréditaires, permettant ainsi des formes de coopération entre apparentés. L'intensité de la CIG peut assouplir les relations intragroupes entre non-apparentés, avec une tolérance des femelles de rang élevé envers les femelles subordonnées, afin de garantir une action coopérative lors des conflits intergroupes. En revanche, pour les espèces qui dépendent d'aliments uniformément répartis, non monopolisables et de moindre qualité, tels que les feuilles, la CIG est moins forte, les femelles ne forment pas de lignées matrilineaires, leur dispersion n'est pas coûteuse et le comportement territorial est absent. La relation de cause à effet entre les types de nourriture, leur distribution spatiale et la capacité à en exclure l'accès a donc des conséquences sur la territorialité et le chevauchement des aires de répartition. Selon l'intensité de l'alimentation locale, la distribution spatiale des ressources, leur abondance et la taille des parcelles, trois formes principales de stratégies de défense émergent (Brown, 2013), lesquelles, à leur tour, affectent le chevauchement des aires de répartition et les modèles de territorialité.

- La stratégie de défense de la zone centrale d'un territoire intervient lorsque celle-ci contient des ressources alimentaires plus importantes que la périphérie. La périphérie n'est alors pas défendue, ce qui entraîne des chevauchements importants des territoires et des taux d'intrusion élevés de la part des groupes voisins. C'est ce que l'on observe chez les capucins à face blanche, où l'intensité des conflits intergroupes est plus forte à proximité des zones centrales, les petits groupes l'emportant sur les grands lorsque les intrusions ont lieu plus près du centre de leur territoire (Crofoot *et al.*, 2008).
- La stratégie de défense des frontières est utilisée lorsque des ressources alimentaires plus importantes

sont situées à la périphérie ; dans ce cas, le chevauchement entre les groupes voisins est faible, les territoires ont tendance à être à usage exclusif et on observe un comportement territorial périphérique, par exemple des patrouilles chez les chimpanzés sauvages (Mitani et Watts, 2001).

- Lorsque les ressources sont réparties de manière uniforme sur le territoire, la stratégie adoptée est celle d'une défense des ressources par parcelles. On peut alors observer des comportements d'évitement entre groupes voisins qui se déplacent d'une parcelle de nourriture à l'autre, comme chez les gorilles de montagne (Seiler *et al.*, 2017).

Ces stratégies affectent donc les interactions avec les groupes voisins, tant en ce qui concerne leur fréquence et leur historique que leurs types (évitement, approche ou exclusion).

1.2 Saisonnalité et arbitrages énergétiques

La défense des ressources engendre des coûts et des bénéfices variables en fonction des arbitrages énergétiques opérés avec d'autres activités. Ainsi, les patrouilles effectuées par les chimpanzés sont coûteuses en énergie, car les individus qui y participent voyagent davantage et se nourrissent et socialisent moins (Amsler, 2009). La capacité à défendre un territoire n'est pas seulement affectée par la distribution spatiale et l'abondance des ressources alimentaires, mais aussi par leur caractère saisonnier. Dans la communauté de chimpanzés de Kanyawara, dans le parc national de Kibale, en Ouganda, la saisonnalité de certains types d'aliments, en attirant un plus grand nombre d'individus, augmente les probabilités de rencontres intergroupes, mais n'explique pas en elle-même l'escalade de la violence (Wilson *et al.*, 2012). Dans la population de chimpanzés de Taï, en Côte d'Ivoire, les rencontres intergroupes ont tendance à être plus fréquentes durant la saison sèche, lorsque les sous-groupes au sein de chaque communauté sont plus grands et que la nourriture est plus abondante (données non publiées). Une plus grande disponibilité de nourriture permet aux chimpanzés de former des sous-groupes plus importants (Doran, 1997), qui sont davantage susceptibles de se déplacer plus loin vers la périphérie (Wilson *et al.*, 2012 ; Samuni *et al.*, 2019a). La saisonnalité des rencontres intergroupes agressives s'observe chez plusieurs espèces de primates : chez les singes vervets, les rencontres intergroupes sont plus agressives et violentes lors des pics de production de ressources précieuses et concentrées (Harrison, 1983) ; chez les singes bleus, des rencontres intergroupes plus intolérantes ont lieu lorsque la nourriture est plus abondante (Thurau et Cords, 2024). Chez les bonobos, les affrontements intergroupes, bien que non agressifs, sont également plus fréquents en période de forte disponibilité alimentaire (Lucchesi *et al.*, 2020). Chez certaines autres espèces et populations, la saisonnalité ne semble pas affecter les relations intergroupes (sifakas de Verreaux ; Koch *et al.*, 2016) ; macaques tibétains (Zhao, 1997) ; gorilles de l'Ouest (Cooksey *et al.*, 2020).

D'une manière générale, mais ce point nécessiterait une étude systématique plus approfondie des espèces et des populations, la faible disponibilité de nourriture n'a pas tendance à stimuler les conflits intergroupes. C'est plutôt le contraire : davantage de nourriture signifie davantage d'énergie, des distances de déplacement plus longues et davantage de ressources allouées à la locomotion ; en outre, une plus grande disponibilité de nourriture, en particulier celle de grande valeur, augmente la probabilité de rencontres intergroupes, dans la mesure où elle attire davantage d'individus.

1.3 Densité de population et dominance intergroupe

Un autre facteur explicatif de la variation de la CIG chez les primates est la densité de population, laquelle est directement liée aux coûts et aux avantages de la défense des ressources. Une étude comparative de l'agression létale dans le genre *Pan* (Wilson *et al.*, 2014) a révélé qu'elle détermine l'escalade des conflits intergroupes, un nombre plus élevé d'agressions intergroupes létales se produisant dans les communautés qui vivent dans des zones à forte densité de population. De même, dans une population de singes colobes, à mesure que la population augmentait, on a observé davantage de rencontres intergroupes, en particulier lorsque des ressources alimentaires monopolisables étaient disponibles (Arseneau-Robar *et al.*, 2024). Chez les macaques japonais, les rencontres intergroupes sont plus fréquentes et plus agressives dans les populations à forte densité que dans les populations à faible densité (Sugiura *et al.*, 2000). À mesure que la densité de la population augmente, le nombre de ressources disponibles par individu diminue, ce qui entraîne un besoin d'expansion du territoire et/ou des besoins croissants de défense territoriale.

Lorsque l'on compare les espèces de primates en neutralisant l'effet de la phylogénie, ce n'est pas la taille du groupe qui explique la propension à être agressif envers ses voisins. En réalité, la variation de la fréquence des rencontres entre groupes chez les différentes espèces de primates s'explique principalement par une répartition différentielle et inégale des ressources alimentaires, et reflète le rapport bénéfices-coûts de la défense des ressources (Majolo *et al.*, 2020). Cependant, la même étude a révélé que, chez les primates, les groupes plus nombreux ont davantage de chances de sortir vainqueurs contre des groupes plus réduits (Majolo *et al.*, 2020). En général, les petits groupes ont tendance à éviter les affrontements, surtout lorsqu'ils sont en infériorité numérique, comme chez les mangabey à joues grises (Brown, 2020) ; tandis que les grands groupes évincent les petits, comme chez les capucins (Robinson, 1988), les macaques japonais (Sugiura *et al.*, 2000) et les chimpanzés (Lemoine *et al.*, 2020a). Éviter les groupes plus nombreux semble être une stratégie adaptative qui minimise les risques. Le processus mécanique d'évitement et d'évincement en fonction de la taille relative du groupe, les groupes les plus nombreux dominant les plus petits, a été théorisé par l'hypothèse de

la dominance intergroupe (Crofoot et Wrangham, 2010). Selon ce modèle, la CIG se traduit par une hiérarchie des groupes à l'échelle de la population, où les groupes les plus dominants, qui bénéficient de territoires plus vastes, et donc d'avantages en matière de succès reproductif, sont les plus susceptibles de remporter les confrontations intergroupes. L'expansion territoriale par le biais de rencontres intergroupes victorieuses et l'éviction des voisins augmentent les possibilités alimentaires, réduisent la concurrence alimentaire au sein du groupe et offrent donc des avantages en matière de reproduction. La dominance intergroupe est démontrée chez les capucins à casquette, où les individus vivant dans des groupes plus importants connaissent un taux de reproduction plus élevé que ceux vivant dans des groupes plus réduits (Robinson, 1988). Chez les chimpanzés d'Afrique de l'Ouest, les grands groupes disposent de territoires plus vastes et subissent moins de pression de la part de leurs voisins que les petits, tandis que la réduction de cette pression entraîne des intervalles plus courts entre les naissances et une meilleure survie des nouveau-nés (Lemoine *et al.*, 2020a et 2020b). Chez les babouins sauvages, les petits groupes délogés par des groupes plus importants souffrent d'un faible accès aux ressources clés (Markham *et al.*, 2015), et chez les chimpanzés d'Afrique de l'Est, les femelles vivant dans des territoires plus vastes ont des intervalles entre les naissances plus courts (Williams *et al.*, 2004) et une masse corporelle plus importante (Pusey *et al.*, 2005). L'hypothèse de la dominance intergroupe est un modèle pertinent qui relie les mécanismes immédiats des interactions intergroupes (comment les groupes se font concurrence) et les explications distales de l'agression intergroupe (pourquoi ils se font concurrence).

1.4 Composition du groupe, participation individuelle et problème de l'action collective

La composition du groupe exerce une influence sur la participation individuelle aux conflits intergroupes et, par conséquent, sur leur issue. Chez les singes vervets, la présence de petits réduit la probabilité que les femelles allaitantes participent aux affrontements intergroupes (Arseneau-Robar *et al.*, 2017). Les femelles allaitantes des singes bleus participent moins aux affrontements intergroupes (Cords, 2007). Les femelles subordonnées des ouistitis communs participent davantage à la défense du territoire que les femelles reproductrices (Lazaro-Perea, 2001). Ces schémas peuvent s'expliquer par les coûts des infanticides susceptibles de survenir lors des rencontres intergroupes. Cependant, ces schémas ne sont pas systématiques, comme chez le sifaka de Verreaux, où la participation des femelles aux rencontres intergroupes est plus élevée pendant la période de lactation, laquelle correspond également à la période de pénurie alimentaire (Lewis *et al.*, 2020). Dans ce cas, les avantages de la sécurisation des ressources alimentaires l'emportent sur les coûts de l'infanticide. Contrairement à ce qui se passe pour les femelles, la participation des mâles peut croître avec le nombre de petits présents dans un groupe :

chez les chimpanzés orientaux, les mâles qui ont engendré davantage de petits participent plus souvent aux patrouilles frontalières, assurant et sécurisant ainsi leur propre succès reproductif (Langergraber *et al.*, 2017). La composition du groupe, en particulier le nombre de mâles adultes, exerce une influence sur l'issue des conflits intergroupes. Chez les chimpanzés d'Afrique de l'Ouest, les territoires sont plus vastes pour les communautés qui comptent plus de mâles adultes, bien que la capacité à sécuriser un domaine vital commun soit garantie par les efforts de l'ensemble du groupe (Lemoine *et al.*, 2020a). Chez les babouins, le nombre de mâles adultes permet de prédire la probabilité de sortir victorieux d'une confrontation (Markham *et al.*, 2012). Chez les singes vervets, la probabilité de victoire est déterminée par le nombre de participants, en particulier les mâles adultes qui sont incités à participer par les femelles adultes (Arseneau-Robar *et al.*, 2016).

Ces considérations relatives à l'effet de la composition du groupe sur les conflits intergroupes nous amènent au point suivant de la discussion : la participation individuelle. Les conflits intergroupes nécessitent l'action d'un certain nombre d'individus, souvent sans liens de parenté, et présentent des risques de blessure ou de mort, ainsi que des coûts d'opportunité. Par conséquent, la participation individuelle peut être limitée en raison des « passagers clandestins », qui bénéficient de l'action collective sans en supporter les coûts, en particulier lorsque les avantages reproductifs de la sélection de parentèle ne peuvent être invoqués pour promouvoir la coopération et l'action collective. Les problèmes d'action collective surviennent lorsqu'un trop grand nombre de membres du groupe ne participent pas. En fonction de leurs caractéristiques spécifiques (sexe et rang), les individus peuvent être plus ou moins incités à participer (Beehner et Kitchen, 2007). En général, les mâles tendent à s'engager davantage dans l'agression de groupe afin de défendre leur(s) partenaire(s), tandis que les femelles s'engagent pour défendre les ressources, comme chez le sifaka de Verreaux (Lewis *et al.*, 2020). Les individus de rang supérieur sont davantage susceptibles d'être impliqués car ils ont plus à gagner à défendre les ressources. Les facteurs reproductifs sont importants, car la présence d'une progéniture dépendante et l'accès aux partenaires influencent l'agressivité, en particulier chez les femelles. La dynamique au sein du groupe compte, car la participation peut dépendre du comportement des compagnons ou des alliés et des avantages perçus à intimider les rivaux ou à explorer les futures opportunités de changement de groupe. L'interaction avec les groupes voisins par celui des sexes qui se disperse peut être utilisée pour évaluer les possibilités de transfert futur ou d'accouplement. Les systèmes de dispersion peuvent donc expliquer les différences de participation individuelle, le sexe résident ayant davantage à gagner à défendre son territoire que celui qui se disperse. En fait, le problème de l'action collective constitue le principal argument utilisé pour expliquer la rareté des relations intergroupes violentes et létales chez les primates (Willems et Van Schaik, 2015). Une étude comparative a révélé que chez les primates, la

défense commune des territoires s'effectue rarement par une action collective *stricto sensu*, et que le comportement territorial doit plutôt être interprété comme le résultat de décisions opportunistes et stratégiques opérées au niveau individuel (Willems *et al.*, 2015). Les problèmes d'action collective expliquent pourquoi, chez les primates, les chevauchements de territoires sont deux fois plus élevés dans les groupes qui comptent plusieurs adultes des deux sexes que dans ceux qui ne comptent qu'un seul adulte (Willems *et al.*, 2013). L'augmentation linéaire de la taille du groupe entraîne des problèmes d'action collective qui peuvent expliquer pourquoi, dans certaines populations, la taille du groupe est corrélée négativement à la participation et à la victoire, comme chez le sifaka de Verreaux (Lewis *et al.*, 2020) et chez les capucins (Crofoot *et al.*, 2008). Dans ces cas, les avantages liés au potentiel de détention des ressources (taille du groupe) sont contrebalancés par les problèmes d'action collective. Après avoir neutralisé les effets des divergences phylogénétiques, E. P. Willems et C. P. Van Schaik (2015) ont constaté que ceux-ci peuvent être résolus chez les espèces qui se reproduisent de manière coopérative, comme la mangouste rayée (Cant *et al.*, 2002), chez celles qui se caractérisent par la philopatrie du sexe dominant et chez celles qui vivent en groupes relativement petits, rassemblant peu de membres du sexe dominant. Nous verrons plus loin dans quelle mesure ces résultats sont pertinents en ce qui concerne les conflits intergroupes chez les chimpanzés et les humains.

1.5 Historique des interactions et familiarité

Les variations dans les rencontres entre groupes, qui vont de tolérantes à agressives, sont fortement liées à l'historique des interactions entre groupes voisins. De faibles taux d'interactions signifient un faible degré de familiarité. Celle-ci peut également varier au niveau individuel, les membres du sexe dispersé pouvant avoir un plus long passé d'interactions avec leurs voisins que le sexe philopatrique. L'effet « cher ennemi » implique une réponse moins agressive envers les voisins familiers qu'envers ceux qui ne le sont pas, tandis que l'effet « méchant voisin » implique des réponses agonistiques plus fortes face à des adversaires familiers que face à des adversaires non familiers (Christensen et Radford, 2018). Certains primates ont tendance à suivre l'une ou l'autre stratégie, comme les singes hurleurs noirs et dorés qui réagissent plus fortement aux étrangers qu'aux intrus familiers (Holzmann et Córdoba, 2024). La réponse aux intrus peut toutefois varier en fonction de l'habitat et de la répartition des ressources, comme chez les singes Diane, qui réagissent en « méchants voisins » dans les habitats où la nourriture est abondante, mais en « chers ennemis » dans les habitats où la nourriture est rare (Decellieres *et al.*, 2021). Les ouistitis de Wied vivent en couple et à l'état sauvage présentent des interactions agonistiques entre groupes. En captivité, la modulation de la familiarité avec les intrus modifie le niveau d'agressivité exprimé par les résidents, qui sont moins agressifs envers les intrus familiers qu'envers les non-familiers, tandis que le com-

portement des intrus, lui, n'est pas modifié par le degré de familiarité avec les résidents (French *et al.*, 1995). Une étude longitudinale sur les gorilles de montagne sauvages a testé l'effet de la familiarité sur les interactions intergroupes (Mirville *et al.*, 2018). Celles-ci sont diverses, la majorité étant non physiquement agonistique, tandis que les échanges pacifiques et l'agression physique sont moins fréquents. Les interactions pacifiques impliquaient principalement des groupes comprenant des individus familiers et apparentés, ce qui suggère que la courte distance de dispersion des gorilles peut faciliter la tolérance intergroupe par sélection de parentèle. Des mécanismes similaires de familiarité induite par la dispersion et les relations de parenté ont été déduits chez les gorilles des plaines occidentales, qui présentent des taux élevés d'interactions intergroupes non agressives (Pisor et Surbeck, 2019). La familiarité pourrait également expliquer en partie le caractère généralement pacifique des relations intergroupes chez les bonobos (Furuichi, 2020). Ceux-ci se caractérisent par la dispersion des femelles et la codominance des mâles et des femelles, ces dernières jouant un rôle considérable dans la réduction de l'agressivité au sein du groupe (Moscovice *et al.*, 2019 ; Furuichi, 2011). La parenté avec les femelles des groupes voisins, les interactions régulières et les coalitions féminines contre l'agression masculine peuvent expliquer la nature généralement pacifique des relations intergroupes chez les bonobos. Le rôle des femelles en tant que sexe émigrant dans l'apaisement des relations intergroupes a également été mis en évidence chez les chimpanzés sauvages d'Afrique de l'Ouest (Boesch *et al.*, 2008), certaines femelles ayant tenté d'interrompre les interactions hostiles. On a cependant également observé des comportements d'affiliation entre mâles et femelles nullipares de groupes voisins. Chez les chimpanzés d'Afrique de l'Est, la participation des femelles aux rencontres intergroupes est beaucoup moins fréquente que chez ceux de l'Ouest, et la majorité des rencontres intergroupes impliquant des femelles était agressive à l'exception de très rares cas d'interactions pacifiques avec toilettage entre membres des deux sexes (Hashimoto *et al.*, 2020).

1.6 Déterminants socio-écologiques de l'intensification des conflits intergroupes

Ce bref examen de la variabilité des relations et des conflits intergroupes chez les primates permet de tirer quelques conclusions générales au sujet des conditions socio-écologiques conduisant à une intensification des conflits intergroupes. Tout d'abord, le régime alimentaire et la répartition des ressources déterminent l'intensité de la CIG. Les relations intergroupes sont plus hostiles et exclusives chez les espèces dépendant de ressources alimentaires de haute qualité, rares et inégalement réparties, ce qui les pousse à un comportement territorial. Selon la répartition des ressources, diverses stratégies de défense peuvent être adoptées, ce qui entraîne différents niveaux de chevauchement des aires de répartition et de territorialité. La stratégie de défense des frontières semble

occasionner un comportement territorial plus intense, comme chez les singes-araignées (Aureli *et al.*, 2006) et les chimpanzés (Mitani et Watts, 2001). Cependant, la défense économique d'une zone donnée, déterminée par les coûts et les bénéfices qu'elle engendre, ne peut être assurée que lorsque les ressources disponibles sont suffisantes pour que de l'énergie soit dépensée dans cette activité et/ou lorsque les ressources en jeu représentent une valeur importante. Les arbitrages en matière de dépenses énergétiques rendent le comportement territorial dépendant de la saison et de l'énergie. Il est remarquable de constater qu'une forte abondance de nourriture a tendance à accroître les conflits intergroupes plutôt qu'à les réduire. Des schémas de dominance intergroupe apparaissent, les groupes plus imposants et plus puissants dominant les plus petits avec des cas extrêmes d'extinction des voisins les plus faibles et d'expansion des territoires (Mitani *et al.*, 2010). La dominance intergroupe fournit une voie évolutive expliquant la territorialité. La complexité de la participation individuelle semble être davantage liée aux caractéristiques des individus qu'aux conditions écologiques. Mâles et femelles peuvent défendre un territoire pour différentes raisons (recherche d'un partenaire ou défense des ressources). La motivation à participer à des conflits intergroupes dépend du sexe et du statut social de l'individu et peut être affectée par des conflits intersexuels, comme on l'observe chez les singes vervets où les femelles « punissent » les mâles qui ne participent pas aux conflits intergroupes en réduisant leurs interactions de toilettage avec eux (Arseneau-Robar *et al.*, 2016). La participation individuelle dépend également de la composition du groupe, dont le nombre de petits et de mâles adultes. Les systèmes de dispersion conduisent à des degrés variés de familiarité et d'incitations à participer, mais peuvent également réduire la violence et l'agressivité affichées, constituant ainsi un élément-clé pour des relations intergroupes plus pacifiques. La variabilité de la participation individuelle entraîne cependant des problèmes d'action collective et la plupart des conflits territoriaux chez les primates semblent être motivés par des incitations individuelles plutôt que par une action collective. Cela nous amène à la partie suivante de cet essai : quand et comment les problèmes d'action collective peuvent-ils être résolus, et s'agit-il de l'élément-clé des conflits intergroupes plus violents, plus intenses et plus meurtriers, comme on le voit chez les humains et les chimpanzés ?

2. MÉCANISMES DES CONFLITS INTERGROUPE CHEZ LES CHIMPANZÉS

2.1 Modèles de comportement territorial des chimpanzés

Les chimpanzés vivent dans des communautés multi-mâles et multi-femelles composées d'individus apparentés ou non, les femelles se dispersant généralement à la maturité sexuelle tandis que les mâles sont philopa-

triques (Goodall, 1986 ; Boesch et Boesch-Achermann, 2000). La dynamique sociale des chimpanzés est caractérisée par la fission-fusion, où les individus au sein d'une communauté forment des sous-groupes temporaires de durée et de composition variables. Les schémas de fission-fusion varient d'une population à l'autre en réponse aux conditions écologiques, avec des sous-groupes plus réduits en période de faible disponibilité alimentaire (Lehmann *et al.*, 2007). Les schémas d'association entre les mâles et les femelles sont variables, certaines populations étant caractérisées par un système social fondé sur les liens entre mâles, où leur rayon d'action englobe plusieurs zones plus restreintes et plus ou moins isolées, associées aux femelles. D'autres populations présentent un système social fondé sur les liens entre mâles et femelles, où les deux sexes possèdent un rayon d'action similaire et où les sous-groupes mixtes sont plus courants (Lemoine *et al.*, 2019).

Les schémas de comportement territorial des populations de chimpanzés ont été largement décrits (voir par exemple Wilson et Wrangham, 2003 ; Wilson, 2013). Tout d'abord, le comportement territorial des chimpanzés se caractérise par une stratégie de défense des frontières, avec des patrouilles régulières à la périphérie du territoire. Les individus s'y déplacent silencieusement de manière coordonnée, recherchent des signes d'une présence de voisins, reniflent les arbustes et les jeunes arbres et s'arrêtent régulièrement pour écouter les environs (Mitani et Watts, 2001 et 2005). Les sous-groupes qui effectuent des patrouilles frontalières sont plus soudés et plus grands que ceux qui n'en effectuent pas (Samuni *et al.*, 2017). Compte tenu de leur caractère coordonné et solidaire, les patrouilles frontalières de chimpanzés constituent un exemple frappant d'action collective (Lemoine *et al.*, 2022). Les individus qui y participent sont principalement des mâles, en particulier chez les chimpanzés d'Afrique de l'Est (Mitani et Watts, 2005), mais les femelles adultes et les individus plus jeunes peuvent également s'y joindre, comme chez les chimpanzés d'Afrique de l'Ouest de Taï (Samuni *et al.*, 2017 ; Samuni *et al.*, 2019a). Les patrouilles frontalières sont certes des activités assez sûres, et les individus risquent peu à y participer. Cependant, entreprendre des patrouilles frontalières est coûteux sur le plan énergétique, comporte des coûts d'opportunité (Amsler, 2009) et peut être dangereux, étant donné la probabilité de rencontrer des voisins hostiles dans les zones de chevauchement. Les stratégies de minimisation des risques, telles que l'utilisation de l'altitude pour repérer les voisins à distance, peuvent réduire la probabilité de rencontrer des voisins plus nombreux (Lemoine *et al.*, 2023). Il peut s'agir là d'une conséquence adaptative face aux coûts inhérents aux conflits intergroupes. Quant au succès reproductif, les avantages qui découlent des patrouilles frontalières comprennent la sécurisation et l'extension d'un territoire d'approvisionnement (Wilson, 2013 ; Mitani *et al.*, 2010), ainsi que la protection de l'investissement reproductif en cours pour les mâles (Langergraber *et al.*, 2017). La sécurisation et l'expansion d'un territoire réduisent la compétition ali-

mentaire au sein du groupe et améliorent le succès reproductif des membres du groupe. Les bénéfices personnels, tels que la préservation du succès reproductif en cours, peuvent rendre compte de la participation individuelle aux patrouilles frontalières (Langergraber *et al.*, 2017). Celle-ci s'explique par les bénéfices égoïstes tels que la sécurisation de son propre succès reproductif (en protégeant les juvéniles), mais aussi par des avantages collectifs à long terme, comme l'augmentation future du territoire et de la taille du groupe (Langergraber *et al.*, 2017).

Chez les chimpanzés, les patrouilles frontalières conduisent régulièrement à des rencontres intergroupes. Elles surviennent généralement à la périphérie de l'aire de répartition entre les communautés voisines, correspondent à des échanges vocaux distants, qui peuvent dégénérer en rencontres directes avec contact visuel et/ou physique, au cours desquelles des individus poursuivent et attaquent le groupe étranger (Goodall, 1986 ; Boesch et Boesch-Achermann, 2000 ; Wrangham et Glowacki, 2012). La détection de voisins déclenche des signes d'excitation, des comportements d'affiliation, mais aussi du stress. Les rencontres intergroupes sont extrêmement hostiles et éprouvantes (Wittig *et al.*, 2016 ; Samuni *et al.*, 2019b), avec de fortes manifestations de xénophobie, et elles peuvent dégénérer en agressions mortelles (Wilson *et al.*, 2014). Dans les cas létaux, les agresseurs sont majoritairement des mâles adultes, tandis que les victimes peuvent également être des femelles, des juvéniles et des nourrissons des deux sexes (Wilson *et al.*, 2014 ; ici fig. 1). Les taux de meurtres intergroupes au sein des populations de chimpanzés sont comparables à ceux des populations humaines de chasseurs-cueilleurs et de petits cultivateurs (Wrangham *et al.*, 2006). L'agression mortelle prend la forme d'une attaque collective, facilitée par la supériorité numérique (Wrangham, 1999), où les individus, mâles et femelles, s'unissent contre une victime avec un coût minimal. La dynamique de fission-fusion des chimpanzés, où les sous-groupes varient en taille et en composition, crée les conditions d'un différentiel d'effectifs entre les adversaires, ce qui a été mis en évidence par l'hypothèse du déséquilibre des forces (Wrangham, 1999). Celle-ci explique pourquoi les chimpanzés peuvent tuer leurs voisins lorsque leur nombre le permet. L'évaluation numérique des effectifs a été démontrée chez les chimpanzés sauvages d'Afrique de l'Est et de l'Ouest (Wilson *et al.*, 2001 et 2002 ; Herlinger *et al.*, 2009), et il est de plus en plus évident que les chimpanzés recueillent de manière préventive des informations sur les rapports de force avant d'approcher leurs voisins ou de s'en éloigner en prenant le moins de risques possible (Lemoine *et al.*, 2023). Les taux de meurtres intergroupes varient d'une population à l'autre, les taux les plus élevés étant observés dans les populations à forte densité et dans les communautés qui comptent davantage d'adultes mâles (Wilson *et al.*, 2014). Toutefois, ces facteurs peuvent ne pas affecter directement les taux de meurtres, mais plutôt, en combinaison avec les conditions écologiques, modifier la concurrence au sein du groupe et sa cohésion sociale, ce qui à son tour influence la probabilité de conflit inter-

groupe léta. Par exemple, par rapport à certains chimpanzés d'Afrique de l'Est, ceux de l'Ouest sont plus grégaires, en raison d'une disponibilité alimentaire plus stable et d'une pression de prédation plus élevée (Boesch, 1991 ; Boesch *et al.*, 2019), ils présentent des taux de fission-fusion plus faibles et sont généralement unis par des liens bisexuels (Lemoine *et al.*, 2019). En revanche, dans certaines populations de chimpanzés d'Afrique de l'Est, les femelles occupent des territoires plus restreints et sont considérées comme moins grégaires que les mâles (Kahlenberg *et al.*, 2008). Ces différences entre les populations en matière de dynamique sociale et de schémas de regroupement conduisent à un déséquilibre de pouvoir moins prononcé dans les populations plus grégaires et réduisent ainsi les risques d'observer des issues fatales.

Ces comportements territoriaux typiques sont omniprésents dans les populations de chimpanzés. Dans la plupart des populations étudiées, on a observé des patrouilles frontalières et des affrontements violents entre groupes, y compris des meurtres (revue dans Lemoine *et al.*, 2022). Le comportement territorial des chimpanzés présente des avantages considérables, principalement liés à la sécurisation et à l'agrandissement d'un territoire d'approvisionnement. Diverses hypothèses ont été avancées afin d'identifier la nature des enjeux de la compétition chez les chimpanzés (Williams *et al.*, 2004). On a ainsi évoqué notamment l'exclusion des concurrents, la protection de la progéniture et des partenaires, l'attraction de partenaires et la sécurisation d'une zone d'approvisionnement. Même si tuer un groupe voisin constitue une élimination directe de concurrents, on observe dans plusieurs populations que les conflits intergroupes ont pour principal résultat l'expansion du territoire (Goodall, 1986 ; Mitani *et al.* 2010 ; Nishida *et al.*, 2010). Cette expansion territoriale, qui est compatible avec l'hypothèse de la dominance intergroupe, démontre que les chimpanzés se disputent principalement un espace d'approvisionnement. L'hypothèse de l'attraction des partenaires a reçu, jusqu'à présent, moins de soutien empirique étant donné que l'expansion territoriale n'a pas systématiquement amené une augmentation du nombre de femelles (Williams *et al.*, 2004), malgré quelques exemples d'annexion du territoire de femelles d'une communauté voisine, après l'extinction locale des mâles adultes (Nishida *et al.*, 2010 ; Lemoine *et al.*, 2019).

Le comportement territorial des chimpanzés sauvages s'explique donc par plusieurs facteurs : en fin de compte, les chimpanzés se disputent un espace contenant suffisamment de ressources, et les victoires leur permettent d'améliorer leur succès reproductif, par exemple en améliorant leur condition physique, en accélérant leur taux de reproduction et en augmentant le taux de survie des petits. Mais alors, pourquoi tuer ses voisins et ne pas se contenter de les évincer, comme on le voit chez d'autres primates ? La réponse est bien plutôt : pourquoi ne pas les tuer, étant donné que les conditions d'un fort déséquilibre numérique peuvent susciter une escalade de la violence jusqu'à des attaques mortelles, avec un coût très faible pour les attaquants. Les coûts de la mise à mort sont donc



Fig. 1. – Parc national de Taï (Côte d'Ivoire).

- A. Lors d'une rencontre intergroupe, survenue en juillet 2015, une femelle chimpanzé du groupe du nord-est, âgée de deux ans, a été tuée par trois mâles adultes du groupe du nord, tandis que sa mère, qui a réussi à s'enfuir, était cernée par six femelles adultes.
- B. Gros plan du même individu, montrant une perforation du front (cercle rouge) causée par une morsure de l'un des agresseurs.

réduits par les asymétries numériques. La manière dont les communautés de chimpanzés sont en compétition peut s'expliquer par leurs capacités à évaluer leurs effectifs relatifs, par l'adoption d'un comportement préventif destiné à repérer les voisins et à minimiser les risques, par les conditions écologiques influençant les schémas de regroupement, mais surtout par des actions collectives unies et coordonnées.

2.2 Action collective, liens sociaux et coopération parochiale

Le comportement territorial des chimpanzés est un exemple frappant d'action collective, associé à un fort sentiment de « nous contre eux », tel qu'on l'observe dans les conflits intergroupes humains. Les chimpanzés coopèrent régulièrement avec des parents et des non-parents de leur communauté, dans le cadre de la chasse collective, du toilettage polyadique, des patrouilles frontalières et des rencontres intergroupes. Contrairement aux autres primates, les chimpanzés agissent souvent de manière collective lorsqu'ils défendent un territoire commun. Comment résolvent-ils les problèmes d'action collective et quels sont les mécanismes qui maintiennent la cohésion sociale et la coopération entre individus non apparentés, en particulier dans les situations à risque qui permettent des comportements de type « passager clandestin » ?

Tout d'abord, les problèmes d'action collective peuvent être résolus chez les espèces où le sexe dominant est philopatrique et où une défense territoriale efficace est essentielle à la reproduction et à la survie (Willems *et al.*, 2013). Les chimpanzés mâles sont philopatriques et, contrairement aux bonobos, ils dominent les femelles, et une défense territoriale efficace se répercute sur le succès reproductif et la survie. Les coûts plus élevés de la défense territoriale sont censés susciter une réponse collective plus forte de la part des individus du groupe afin de garantir des avantages en matière de succès reproductif (Samuni *et al.*, 2019b), de sorte que la coopération interne au groupe lors de conflits externes est plus prononcée. Par ailleurs, des données de plus en plus nombreuses indiquent que la cohésion sociale, en particulier entre individus non apparentés, est renforcée par et pendant les conflits intergroupes chez les chimpanzés, ainsi que chez d'autres primates (Majolo *et al.*, 2016). Les sous-groupes de chimpanzés sont plus nombreux en période de territorialité intense, et l'adoption d'un comportement territorial prédit une réduction de l'agressivité des mâles au sein du groupe (Samuni *et al.*, 2019b), tandis que la cohésion au sein du groupe est renforcée face à des menaces extérieures simulées (Brooks *et al.*, 2021). Les chimpanzés mâles sont plus susceptibles de rejoindre des patrouilles composées de mâles avec lesquels ils ont entretenu davantage de relations de toilettage (Mitani et Watts, 2001), et les mâles et les femelles participent davantage aux rencontres intergroupes lorsque des parents maternels adultes ou des partenaires sociaux non apparentés sont présents (Samuni *et al.*, 2021). Pour une territorialité coopérative réussie, des relations sociales

solides, stables et durables semblent déterminantes, car elles peuvent réduire les risques de défection (Samuni *et al.*, 2021). Les chimpanzés tissent des liens sociaux solides entre individus non apparentés (Mitani *et al.*, 2000 ; Langergraber *et al.*, 2009 ; ici fig. 2), ce qui permet une action collective à long terme à l'échelle du groupe. Cependant, des liens sociaux forts doivent être associés à une interaction stable entre les partenaires, afin que les individus puissent mutuellement bénéficier les uns des autres au fil du temps de manière fiable, en particulier pour entretenir la réciprocité. Une plus grande prévisibilité de l'entraide entre partenaires peut réduire la défection lors d'actions collectives en motivant synergiquement la participation et en augmentant la coordination (Samuni *et al.*, 2021). À un niveau plus immédiat, les circuits de l'ocytocine (et de l'arginine-vasopressine) jouent un rôle important dans le maintien de la cohésion sociale, mais aussi dans la promotion de l'hostilité envers les groupes extérieurs, comme on l'observe chez les chimpanzés et les humains. Le mécanisme de l'ocytocine fournit un canal physiologique qui favorise la coopération au sein du groupe et l'hostilité envers les groupes extérieurs, perpétuant le sentiment du « nous contre eux ».

L'articulation de la coopération au niveau du groupe et de l'hostilité envers les groupes extérieurs a été formalisée par le modèle de coopération parochiale (Lemoine *et al.*, 2022 ; ici fig. 3). Dans ce modèle, les individus du groupe sont familiers les uns des autres et les liens sociaux, construits par des interactions affiliatives répétées et favorisés par le circuit de l'ocytocine, constituent un ciment par lequel les individus non apparentés maintiennent la coopération au niveau du groupe. Les liens sociaux résolvent les problèmes d'action collective, ce qui conduit à une meilleure coopération au niveau du groupe qui, à son tour, augmente sa capacité concurrentielle et son potentiel de victoire dans les conflits intergroupes, réduisant ainsi les effets négatifs des conflits avec les groupes extérieurs sur le succès reproductif. Une forte CIG accentue la préférence pour le groupe et sa cohésion interne, et renforce l'hostilité envers les groupes extérieurs par la mobilisation du système ocytocinergique (Triki *et al.*, 2022). Des interactions négatives répétées avec les voisins peuvent à leur tour renforcer l'hostilité envers les groupes extérieurs et les réactions xénophobes.

Contrairement aux chimpanzés, les bonobos sont moins xénophobes et plus tolérants lors des rencontres intergroupes, faisant preuve d'un comportement affiliatif intergroupe tel que le partage de la nourriture (Fruth et Hohmann, 2018), bien qu'avec des différences d'hostilité selon les populations (Jaeggi *et al.*, 2016 ; Fruth et Hohmann, 2018). La réduction de l'agressivité intergroupe chez les bonobos, probablement due à des conditions écologiques marquées par une nourriture plus abondante et prévisible et par la domination des femelles, contraste avec l'hostilité plus élevée observée chez les chimpanzés. Compte tenu de la nature dérivée de ces différences et du processus plus récent d'auto-domestication subi par les bonobos (Hare *et al.*, 2012), qui a entraîné une réduction de l'agressivité réactive associée à la codominance des



Fig. 2 – Deux mâles chimpanzés occidentaux adultes se toilettant.
Leurs mains jointes sont le signe typique de la force de l'affinité et du lien social entre les partenaires.

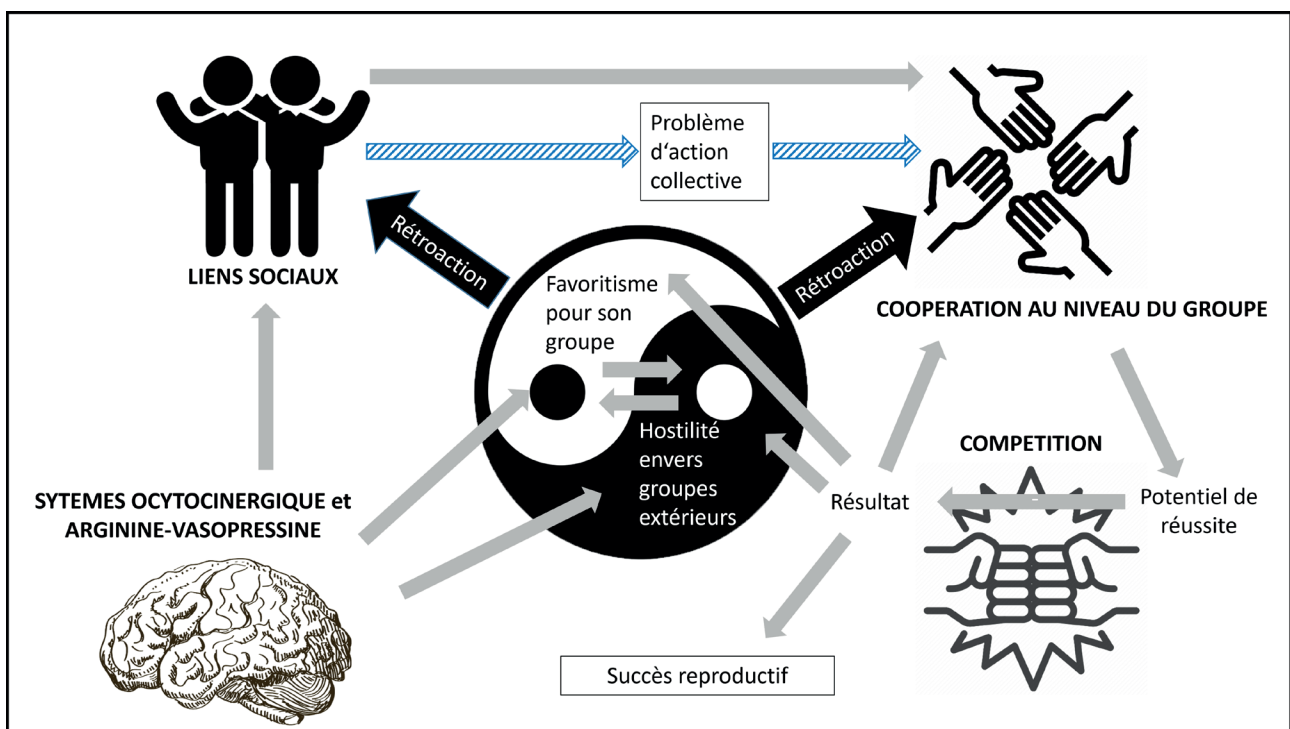


Fig. 3 – Modèle de coopération parochiale. Les flèches grises représentent les effets positifs, tandis que les flèches bleues ombrées représentent les effets négatifs (d'après Lemoine *et al.*, 2022).

femelles, il est probable que les interactions intergroupes violentes chez les hominidés étaient déjà présentes chez notre dernier ancêtre commun avec les deux espèces de grands singes, à condition que cet ancêtre commun ait vécu dans des conditions socio-écologiques similaires à celles des chimpanzés.

Chez les humains, l'hypothèse de l'altruisme parochial (Choi et Bowles, 2007) a été proposée pour expliquer la tendance à favoriser le groupe et à se montrer hostile envers les groupes extérieurs (ethnocentrisme). Elle suggère que les conflits avec les groupes extérieurs renforcent la cohésion interne et que la coopération avec les non-parents et la guerre ont évolué conjointement (De Dreu *et al.*, 2014). Dans ce modèle, les groupes dont les membres sont plus enclins à favoriser le groupe interne que le groupe externe (esprit de clocher) sont plus coopératifs lors des conflits avec le groupe externe. Gagner les conflits procure des avantages substantiels en matière de condition physique, renforçant le succès reproductif du phénotype coopératif parochial. Le système ocytocinergique pourrait constituer un modulateur potentiel de la coopération humaine à grande échelle (Hurlemann et Marsh, 2017). Au cours de l'évolution humaine, ce système a connu une expansion fonctionnelle, déclenchant la coopération en réponse à une menace extérieure, y compris entre individus peu familiers. La réciprocité directe pourrait être un mécanisme permettant des relations sociales affiliatives à long terme dans les petites sociétés de chasseurs-cueilleurs, où la répétition des interactions entre les membres de la communauté joue un rôle prédictif dans la participation à la coopération de groupe (Marlowe *et al.*, 2011 ; Von Rueden *et al.*, 2019). Cela suggère que chez les humains, une certaine coopération au niveau du groupe – ne serait-ce qu'à petite échelle – pourrait s'expliquer par le modèle de coopération parochiale. Cependant, étant donné que la coévolution de la coopération et de la guerre dépend de la structure de la population (Dyble, 2021) et que les expressions de l'altruisme parochial chez les humains varient selon les individus, les groupes et les situations (Pisor et Ross, 2024), la coopération à grande échelle chez les humains (Boyd et Richerson, 1989) nécessite des explications supplémentaires, qui mobilisent des incitations culturelles telles que la punition, la normativité et le prestige afin d'éviter les « passagers clandestins ».

CONCLUSION

L'objectif de cette synthèse était de proposer une vue d'ensemble des conflits intergroupes chez les primates non humains afin d'en tirer quelques généralités sur les mécanismes et les voies menant à une intensification des conflits intergroupes. En bref, les conflits intergroupes chez les primates s'intensifient lorsque les ressources valent la peine qu'on se batte pour elles, lorsque les conditions saisonnières et écologiques permettent des rencontres entre groupes, lorsque des asymétries de

puissance peuvent se manifester au niveau du groupe et lorsque la séquence des interactions renforce l'isolement. Cependant, la dispersion sexuelle et les motivations individuelles nuisent à la participation, ce qui entraîne des problèmes d'action collective. Ceux-ci peuvent être résolus par la philopatrie du sexe dominant et par une stabilité et une taille relativement réduite des groupes, ce qui permet des relations sociales prévisibles et durables où les liens sociaux renforcent la coopération à l'échelle du groupe et réduisent la défection. L'expansion territoriale procure des avantages substantiels quant au succès reproductif, et de fortes tendances xénophobes sont favorisées par des processus physiologiques et par la séquence des interactions. Le modèle de coopération parochiale explique comment la coopération au niveau du groupe est renforcée et entretenue par les conflits intergroupes, qui favorisent une forte cohésion du groupe et la xénophobie, avec l'exclusion des étrangers, comme on le constate dans de nombreux aspects du comportement humain. Certaines réponses physiologiques, préservées à travers les temps de l'évolution, peuvent être mobilisées différemment, comme chez les bonobos, de sorte que, plutôt qu'être induites purement biologiquement, les constructions sociales de « l'autre » et du « nous contre eux » sont favorisées par des conditions sociales et environnementales spécifiques.

Remerciements : L'auteur est extrêmement reconnaissant envers l'université de Toulouse Jean-Jaurès, le laboratoire TRACES et la Société préhistorique française pour l'avoir invité à contribuer au colloque *Le corps de mon ennemi* en avril 2024. Il adresse un remerciement spécial pour le comité scientifique (C. Darmangeat, J.-M. Pétillon, N. Teyssandier et A. Gicqueau). Cette recherche a bénéficié du soutien du Taï Chimpanzee Project, de la Max Planck Society, de l'université de Cambridge, et du McDonald Institute for Archaeological Research. Elle a été financée par D. M. McDonald Grants and Awards Fund (Easter call 2022 and Easter call 2023) et par le British Academy Leverhulme Small Research Grant (SRG2223\231596).

Sylvain LEMOINE

Department of Archaeology,
University of Cambridge, Cambridge,
Royaume-Uni
sl2079@cam.ac.uk

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AMSLER S. J. (2010) – Energetic costs of territorial boundary patrols by wild chimpanzees, *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 72, 2, p. 93-103.
- ARSENEAU-ROBAR T. J. M., TAUCHER A. L., MÜLLER E., VAN SCHAIK C., BSHARY R., WILLEMS E. P. (2016) – Female monkeys use both the carrot and the stick to promote male participation in intergroup fights, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 1843, 20161817.
- ARSENEAU-ROBAR T. J. M., TAUCHER A. L., SCHNIDER A. B., VAN SCHAIK C. P., WILLEMS E. P. (2017) – Intra- and interindividual differences in the costs and benefits of intergroup aggression in female vervet monkeys, *Animal Behaviour*, 123, p. 129-137.
- ARSENEAU-ROBAR T. J., TEICHROEB J. A., MACINTOSH A. J. J., SAJ T. L., GLOTFELTY E., LUCCI S., SICOTTE P., WIKBERG E. C. (2024) – When population growth intensifies intergroup competition, female colobus monkeys free-ride less, *Scientific Reports*, 14, 1, 14363.
- AURELI F., SCHAFFNER C. M., VERPOOTEN J., SLATER K., RAMOS-FERNANDEZ G. (2006) – Raiding parties of male spider monkeys: Insights into human warfare?, *American Journal of Physical Anthropology*, 131, 4, p. 486-497.
- BEEHNER J., KITCHEN D. (2007) – Factors affecting individual participation in group-level aggression among non-human primates, *Behaviour*, 144, 12, p. 1551-1581.
- BOESCH C. (1991) – The effects of leopard predation on grouping patterns in forest chimpanzees, *Behaviour*, p. 220-242.
- BOESCH C. (2019) – War and peace in the Taï chimpanzee forest: Running a long-term chimpanzee research project, in C. Boesch, R. Witting, C. Crockford, L. aVigilant, T. Deschner et F. Leendertz (dir.), *The Chimpanzees of the Taï Forest: 40 Years of Research*, Cambridge, Cambridge University Press, p. 1-27.
- BOESCH C., BOESCH-ACHERMANN H. (2000) – *The chimpanzees of the Taï Forest: Behavioural ecology and evolution*, Oxford, Oxford University Press, 316 p.
- BOESCH C., CROCKFORD C., HERBINGER I., WITTIG R., MOEBIUS Y., NORMAND E. (2008) – Intergroup conflicts among chimpanzees in Taï National Park: Lethal violence and the female perspective, *American Journal of Primatology*, 70, 6, p. 519-532.
- BOULESTIN B. (2020) – Ceci n'est pas une guerre (mais ça y ressemble): entre doctrine et sémantique, comment aborder la question de la guerre préhistorique?, *PALEO*, 30, 2, p. 36-56.
- BOYD R., RICHERSON P. J. (1989) – The evolution of indirect reciprocity, *Social Networks*, 11, 3, p. 213-236.
- BROOKS J., ONISHI E., CLARK I. R., BOHN M., YAMAMOTO S. (2021) – Uniting against a common enemy: Perceived outgroup threat elicits ingroup cohesion in chimpanzees, *PloS one*, 16, 2, e0246869.
- BROWN M. (2013) – Food and range defence in group-living primates, *Animal Behaviour*, 85, 4, p. 807-816.
- BROWN M. (2020) – Detecting an effect of group size on individual responses to neighboring groups in gray-cheeked mangabeys (*Lophocebus albigena*), *International Journal of Primatology*, 41, 2, p. 287-304.
- BROWN M., CROFOOT M. (2013) – Social and spatial relationships between primate groups, in E. J. Sterling, N. Bynum et M. E. Blair (dir.), *Primate ecology and conservation: A handbook of techniques*, Oxford, Oxford University Press, p. 151-176.
- CANT M. A., OTALI E., MWANGUHYA F. (2002) – Fighting and mating between groups in a cooperatively breeding mammal, the banded mongoose, *Ethology*, 108, 6, p. 541-555.
- CHAPMAN C. A., ROTHMAN J. M. (2009) – Within-species differences in primate social structure: evolution of plasticity and phylogenetic constraints, *Primates*, 50, 1, p. 12-22.
- CHOI J.-K., BOWLES S. (2007) – The coevolution of parochial altruism and war, *Science*, 318, 5850, p. 636-640.
- CHRISTENSEN C., RADFORD A. N. (2018) – Dear enemies or nasty neighbors? Causes and consequences of variation in the responses of group-living species to territorial intrusions, *Behavioral Ecology*, 29, 5, p. 1004-1013.
- COOKSEY K., SANZ C., EBOMBI T. F., MASSAMBA J. M., TEBERD P., MAGEMA E., ABEA G., PERALEJO J. S. O., KIENAST I., STEPHENS C., MORGAN D. (2020) – Socioecological factors influencing intergroup encounters in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*), *International Journal of Primatology*, 41, 2, p. 181-202.
- CORDS M. (2007) – Variable participation in the defense of communal feeding territories by blue monkeys in the Kakamega Forest, Kenya, *Behaviour*, 144, 12, p. 1537-1550.
- CROFOOT M. C., WRANGHAM R. W. (2010) – Intergroup Aggression in Primates and Humans: The Case for a Unified Theory, in P. M. Kappeler et J. Silk (dir.), *Mind the Gap*, Berlin, Heidelberg, Springer Berlin Heidelberg, p. 171-195.
- CROFOOT M. C., GILBY I. C., WIKELSKI M. C., KAYS R. W. (2008) – Interaction location outweighs the competitive advantage of numerical superiority in *Cebus capucinus* intergroup contests, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 2, p. 577-581.
- DARMANGEAT C. (2019) – Vanished wars of Australia: The archeological invisibility of aboriginal collective conflicts, *Journal of Archaeological Method and Theory*, 26, 4, p. 1556-1590.
- DE DREU C. K., BALLIET D., HALEVY N. (2014) – Parochial cooperation in humans: Forms and functions of self-sacrifice in intergroup conflict, *Advances in Motivation Science*, 1, p. 1-47.
- DECELLIERES M., ZUBERBÜHLER K., LEÓN J. (2021) – Habitat-dependent intergroup hostility in Diana monkeys, *Cercopithecus diana*, *Animal Behaviour*, 178, p. 95-104.

- DORAN D. (1997) – Influence of seasonality on activity patterns, feeding behavior, ranging, and grouping patterns in Tai Chimpanzees, *International Journal of Primatology*, 18, 2, p. 183-206.
- DUGATKIN L. A. (1997) – The Evolution of Cooperation, *BioScience*, 47, 6, p. 355-362.
- DYBLE M. (2021) – The evolution of altruism through war is highly sensitive to population structure and to civilian and fighter mortality, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118, 11, e2011142118.
- FRENCH J. A., SCHAFFNER C. M., SHEPHERD R. E., MILLER M. E. (1995) – Familiarity with intruders modulates agonism towards outgroup conspecifics in Wied's Black-tufted-ear Marmoset (*Callithrix kuhli*: Primates, Callitrichidae), *Ethology*, 99, 1-2, p. 24-38.
- FRUTH B., HOHMANN G. (2018) – Food sharing across borders: First observation of intercommunity meat sharing by Bonobos at LuiKotale, DRC, *Human Nature*, 29, 2, p. 91-103.
- FURUICHI T. (2011) – Female contributions to the peaceful nature of bonobo society, *Evolutionary Anthropology: Issues, news, and reviews*, 20, 4, p. 131-142.
- FURUICHI T. (2020) – Variation in intergroup relationships among species and among and within local populations of African Apes, *International Journal of Primatology*, 41, 2, p. 203-223.
- GAT A. (2008) – *War in human civilization*, Oxford, Oxford University Press, 840 p.
- GÓMEZ J. M., VERDÚ M., GONZÁLEZ-MEGÍAS A., MÉNDEZ M. (2016) – The phylogenetic roots of human lethal violence, *Nature*, 538, 7624, p. 233-237.
- GOODALL J. (1986) – *The chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior*, Cambridge, Belknap Press of Harvard University Press, 673 p.
- HARE B., WOBBER V., WRANGHAM R. (2012) – The self-domestication hypothesis: Evolution of bonobo psychology is due to selection against aggression, *Animal Behaviour*, 83, 3, p. 573-585.
- HARRISON M. J. (1983) – Territorial behaviour in the green monkey, *Cercopithecus sabaes*: seasonal defense of local food supplies, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12, p. 85-94.
- HASHIMOTO C., ISAJI M., MOURI K., TAKEMOTO H. (2020) – Intergroup encounters of Chimpanzees (*Pan troglodytes*) from the female perspective, *International Journal of Primatology*, 41, 2, p. 171-180.
- HERBINGER I., PAPWORTH S., BOESCH C., ZUBERBÜHLER K. (2009) – Vocal, gestural and locomotor responses of wild chimpanzees to familiar and unfamiliar intruders: A playback study, *Animal Behaviour*, 78, 6, p. 1389-1396.
- HOLZMANN I., CÓRDOBA R. S. (2024) – Individual vocal recognition and dear enemy effect in the black-and-gold howler monkey (*Alouatta caraya*), *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 78, 4, <https://doi.org/10.1007/s00265-024-03469-0>
- HURLEMANN R., MARSH N. (2017) – Deciphering the modulatory role of oxytocin in human altruism, *Reviews in the Neurosciences*, 28, 4, p. 335-342.
- JAEGGI A. V., BOOSE K. J., WHITE F. J., GURVEN M. (2016) – Obstacles and catalysts of cooperation in humans, bonobos, and chimpanzees: behavioural reaction norms can help explain variation in sex roles, inequality, war and peace, *Behaviour*, 153, 9-11, p. 1015-1051.
- KAHLENBERG S. M., EMERY THOMPSON M., WRANGHAM R. W. (2008) – Female competition over core areas in *Pan troglodytes schweinfurthii*, Kibale National Park, Uganda, *International Journal of Primatology*, 29, 4, p. 931-947.
- KAMILAR J. M., COOPER N. (2013) – Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368, 1618, rsth.2012.0341, 20120341.
- KELLY R. C. (2000) – *Warless societies and the origin of war*, Ann Arbor, University of Michigan Press, 192 p.
- KISSEL M., KIM N. C. (2019) – The emergence of human warfare: Current perspectives, *American Journal of Physical Anthropology*, 168, S67, p. 141-163.
- KOCH F., SIGNER J., KAPPELER P. M., FICHTEL C. (2016) – Intergroup encounters in Verreaux's sifakas (*Propithecus verreauxi*): Who fights and why?, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70, 5, p. 797-808.
- KRUPP D. B., MACIEJEWSKI W. (2022) – The evolution of extraordinary self-sacrifice, *Scientific Reports*, 12, 90, <https://doi.org/10.1038/s41598-021-04192-w>
- LANGERGRABER K., MITANI J., VIGILANT L. (2009) – Kinship and social bonds in female chimpanzees (*Pan troglodytes*), *American Journal of Primatology*, 71, 10, p. 840-851.
- LANGERGRABER K. E., WATTS D. P., VIGILANT L., MITANI J. C. (2017) – Group augmentation, collective action, and territorial boundary patrols by male chimpanzees, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 28, p. 7337-7342.
- LAZARO-PEREA C. (2001) – Intergroup interactions in wild common marmosets, *Callithrix jacchus*: Territorial defence and assessment of neighbours, *Animal Behaviour*, 62, 1, p. 11-21.
- LEHMANN J., KORSTJENS A. H., DUNBAR R. I. M. (2007) – Fission-fusion social systems as a strategy for coping with ecological constraints: A primate case, *Evolutionary Ecology*, 21, 5, p. 613-634.
- LEMOINE S., CROCKFORD C., WITTIG R. M. (2019) – Spatial integration of unusually high numbers of immigrant females into the south group: Further support for the bisexually-bonded model in Tai chimpanzees, in C. Boesch et H. Boesch-Achermann (dir.), *The chimpanzees of the Tai Forest: Behavioural ecology and evolution*, Oxford, Oxford University Press, p. 159-177.
- LEMOINE S., BOESCH C., PREIS A., SAMUNI L., CROCKFORD C., WITTIG ROMAN M. (2020a) – Group dominance increases territory size and reduces neighbour pressure in wild chimpanzees, *Royal Society Open Science*, 7, 5, 200577.

- LEMOINE S., PREIS A., SAMUNI L., BOESCH C., CROCKFORD C., WITTIG ROMAN M. (2020b) – Between-group competition impacts reproductive success in wild chimpanzees, *Current Biology*, p. 312-318.
- LEMOINE S. R., SAMUNI L., CROCKFORD C., WITTIG R. M. (2022) – Parochial cooperation in wild chimpanzees: a model to explain the evolution of parochial altruism, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 377, 1851, 20210149.
- LEMOINE S. R., SAMUNI L., CROCKFORD C., WITTIG R. M. (2023) – Chimpanzees make tactical use of high elevation in territorial contexts, *PLoS Biology*, 21, 11, e3002350.
- LEWIS R. J., SANDEL A. A., HILTY S., BARNETT S. E. (2020) – The collective action problem but not numerical superiority explains success in intergroup encounters in Verreaux's sifaka (*Propithecus verreauxi*): Implications for individual participation and free-riding, *International Journal of Primatology*, 41, 2, p. 305-324.
- LUCCHESI S., CHENG L., JANMAAT K., MUNDY R., PISOR A., SURBECK M. (2020) – Beyond the group: How food, mates, and group size influence intergroup encounters in wild bonobos, *Behavioral Ecology*, 31, 2, p. 519-532.
- MAJOLO B., DE BORTOLI VIZIOLI A., LEHMANN J. (2016) – The effect of intergroup competition on intragroup affiliation in primates, *Animal Behaviour*, 114, p. 13-19.
- MAJOLO B., DEBORTOLI VIZIOLI A., MARTÍNEZ-ÍÑIGO L., LEHMANN J. (2020) – Effect of group size and individual characteristics on intergroup encounters in primates, *International Journal of Primatology*, 41, 2, p. 325-341.
- MARKHAM A. C., ALBERTS S. C., ALTMANN J. (2012) – Intergroup conflict: Ecological predictors of winning and consequences of defeat in a wild primate population, *Animal Behaviour*, 84, 2, p. 399-403.
- MARKHAM A. C., GESQUIERE L. R., ALBERTS S. C., ALTMANN J. (2015) – Optimal group size in a highly social mammal, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 48, p. 14882-14887.
- MARLOWE F. W., BERBESQUE J. C., BARRETT C., BOLDYANATZ A., GURVEN M., TRACER D. (2011) – The 'spiteful' origins of human cooperation, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 1715, p. 2159-2164.
- MEAD M. (2015) – Warfare is only an invention—not a biological necessity, in R. Betts (dir.), *Conflict after the Cold War*, Abingdon, Routledge, p. 254-258.
- MIRVILLE M. O., RIDLEY A. R., SAMEDI J. P. M., VECCELIO V., NDAGIJIMANA F., STOINSKI T. S., GRUETER C. C. (2018) – Low familiarity and similar 'group strength' between opponents increase the intensity of intergroup interactions in mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*), *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72, 178, <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2592-5>
- MITANI J. C., RODMAN P. S. (1979) – Territoriality: The relation of ranging pattern and home range size to defendability, with an analysis of territoriality among primate species, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5, 3, p. 241-251.
- MITANI J. C., WATTS D. (2001) – Boundary patrols and intergroup encounters in wild chimpanzees, *Behaviour*, 138, 3, p. 299-327.
- MITANI J. C., WATTS D. P. (2005) – Correlates of territorial boundary patrol behaviour in wild chimpanzees, *Animal Behaviour*, 70, 5, p. 1079-1086.
- MITANI J. C., MERRIWETHER D. A., ZHANG C. (2000) – Male affiliation, cooperation and kinship in wild chimpanzees, *Animal behaviour*, 59, 4, p. 885-893.
- MITANI J. C., WATTS D. P., AMSLER S. J. (2010) – Lethal intergroup aggression leads to territorial expansion in wild chimpanzees, *Current Biology*, 20, 12, R507-R508.
- MOSCOVICE L. R., SURBECK M., FRUTH B., HOHMANN G., JAEGGI A. V., DESCHNER T. (2019) – The cooperative sex: Sexual interactions among female bonobos are linked to increases in oxytocin, proximity and coalitions, *Hormones and Behavior*, 116, 104581.
- NISHIDA T., HIRAIWA-HASEGAWA M., HASEGAWA T., TAKAHATA Y. (2010) – Group extinction and female transfer in wild chimpanzees in the Mahale National Park, Tanzania, *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 67, 1-4, p. 284-301.
- OTTERBEIN K. F. (1999) – A History of Research on Warfare in Anthropology, *American Anthropologist*, 101, 4, p. 794-805.
- PISOR A. C., SURBECK M. (2019) – The evolution of intergroup tolerance in nonhuman primates and humans, *Evolutionary Anthropology: Issues, news, and reviews*, 28, 4, p. 210-223.
- PISOR A. C., ROSS C. T. (2024) – Parochial altruism: What it is and why it varies, *Evolution and Human Behavior*, 45, 1, p. 2-12.
- PUSEY A. E., OEHLERT G. W., WILLIAMS J. M., GOODALL J. (2005) – Influence of ecological and social factors on body mass of wild Chimpanzees, *International Journal of Primatology*, 26, 1, p. 3-31.
- ROBINSON J. G. (1988) – Group size in wedge-capped capuchin monkeys *Cebus olivaceus* and the reproductive success of males and females, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23, 3, p. 187-197.
- SAMUNI L., PREIS A., MUNDY R., DESCHNER T., CROCKFORD C., WITTIG R. M. (2017) – Oxytocin reactivity during intergroup conflict in wild chimpanzees, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 2, p. 268-273.
- SAMUNI L., MIELKE A., PREIS A., CROCKFORD C., WITTIG R. (2019a) – Intergroup competition enhances chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) in-group cohesion, *International Journal of Primatology*, p. 342-362.
- SAMUNI L., PREIS A., DESCHNER T., WITTIG R. M., CROCKFORD C. (2019b) – Cortisol and oxytocin show independent activity during chimpanzee intergroup conflict, *Psychoneuroendocrinology*, 104, p. 165-173.
- SAMUNI L., CROCKFORD C., WITTIG ROMAN M. (2021) – Group-level cooperation in chimpanzees is shaped by strong social ties, *Nature Communications*, 12, 1, <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20709-9>

- SEILER N., BOESCH C., MUNDRY R., STEPHENS C., ROBBINS M. M. (2017) – Space partitioning in wild, non-territorial mountain gorillas: The impact of food and neighbours, *Royal Society Open Science*, 4, 11, 170720.
- STERCK E. H., WATTS D. P., VAN SCHAIK C. P. (1997) – The evolution of female social relationships in nonhuman primates, *Behavioral ecology and sociobiology*, 41, 5, p. 291-309.
- SUGIURA H., SAITO C., SATO S., AGETSUMA N., TAKAHASHI H., TANAKA T., FURUICHI T., TAKAHATA Y. (2000) – Variation in intergroup encounters in two populations of Japanese macaques, *International Journal of Primatology*, 21, p. 519-535.
- THURAU E., CORDS M. (2024) – Variable intergroup encounters: what drives neutral and intolerant encounters in blue monkeys?, *Animal Behaviour*, 212, p. 1-12.
- TRIKI Z., DAUGHTERS K., DE DREU C. K. (2022) – Oxytocin has 'tend-and-defend' functionality in group conflict across social vertebrates, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 377, 1851, 20210137.
- VON RUEDEN C. R., REDHEAD D., O'GORMAN R., KAPLAN H., GURVEN M. (2019) – The dynamics of men's cooperation and social status in a small-scale society, *Proceedings of the Royal Society B*, 286, 1908, 20191367.
- WILLEMS E. P., VAN SCHAIK C. P. (2015) – Collective action and the intensity of between-group competition in nonhuman primates, *Behavioral Ecology*, 26, 2, p. 625-631.
- WILLEMS E. P., HELLRIEGEL B., VAN SCHAIK C. P. (2013) – The collective action problem in primate territory economics, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 1759, 20130081.
- WILLEMS E. P., ARSENEAU T. J. M., SCHLEUNING X., VAN SCHAIK C. P. (2015) – Communal range defence in primates as a public goods dilemma, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370, 1683, 20150003.
- WILLIAMS J. M., OEHLERT G. W., CARLIS J. V., PUSEY A. E. (2004) – Why do male chimpanzees defend a group range?, *Animal Behaviour*, 68, 3, p. 523-532.
- WILSON M. L. (2013) – Chimpanzees, warfare, and the invention of peace, in D. P. Fry (dir.), *War, peace, and human nature: The convergence of evolutionary and cultural views*, Oxford, Oxford University Press, p. 361-388.
- WILSON M. L., WRANGHAM R. W. (2003) – Intergroup relations in Chimpanzees, *Annual Review of Anthropology*, 32, 1, p. 363-392.
- WILSON M. L., HAUSER M. D., WRANGHAM R. W. (2001) – Does participation in intergroup conflict depend on numerical assessment, range location, or rank for wild chimpanzees?, *Animal Behaviour*, 61, 6, p. 1203-1216.
- WILSON M. L., BRITTON N. F., FRANKS N. R. (2002) – Chimpanzees and the mathematics of battle, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269, 1496, p. 1107-1112.
- WILSON M. L., KAHLENBERG S. M., WELLS M., WRANGHAM R. W. (2012) – Ecological and social factors affect the occurrence and outcomes of intergroup encounters in chimpanzees, *Animal Behaviour*, 83, 1, p. 277-291.
- WILSON M. L., BOESCH C., FRUTH B., FURUICHI T., GILBY I. C., HASHIMOTO C., HOBAITER C. L., HOHMANN G., ITOH N., KOOPS K., LLOYD J. N., MATSUZAWA T., MITANI J. C., MJUNGU D. C., MORGAN D., MULLER M. N., MUNDRY R., NAKAMURA M., PRUETZ J., PUSEY A. E., RIEDEL J., SANZ C., SCHELA A. M., SIMMONS N., WALLER M., WATTS D. P., WHITE F., WITTIG R. M., ZUBERBÜHLER K., WRANGHAM R. W. (2014a) – Lethal aggression in Pan is better explained by adaptive strategies than human impacts, *Nature*, 513, p. 414.
- WITTIG R. M., CROCKFORD C., WELTRING A., LANGERGRABER K. E., DESCHNER T., ZUBERBÜHLER K. (2016) – Social support reduces stress hormone levels in wild chimpanzees across stressful events and everyday affiliations, *Nature Communications*, 7, 13361, <https://doi.org/10.1038/ncomms1336>
- WRANGHAM R. W. (1999) – Evolution of coalitionary killing, *American Journal of Physical Anthropology*, 110, S29, p. 1-30.
- WRANGHAM R. W. (2010) – Chimpanzee violence is a serious topic. A response to Sussman and Marshack's critique of Demonic males: Apes and the origins of human violence, in J. E. Pim (dir.), *Global Nonkilling Working Papers*, Honolulu, Center for global non killing, p. 29-47.
- WRANGHAM R. W., GLOWACKI L. (2012) – Intergroup aggression in chimpanzees and war in nomadic hunter-gatherers, *Human Nature*, 23, 1, p. 5-29.
- WRANGHAM R. W., WILSON M. L., MULLER M. N. (2006) – Comparative rates of violence in chimpanzees and humans, *Primates*, 47, 1, p. 14-26.
- ZHAO Q. (1997) – Intergroup interactions in Tibetan macaques at Mt. Emei, China, *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 104, 4, p. 459-470.

DISCUSSION

Arthur Gicqueau : Par rapport à cette vidéo que tu viens de nous montrer, on voit chez les chimpanzés un comportement de patrouille, où ils s'apprêtent à attaquer un groupe rival. Observe-t-on le même comportement lorsqu'ils vont mener des chasses collectives contre d'autres espèces, je pense par exemple au colobe ?

Sylvain Lemoine : C'est une très belle question. Il existe tout un corpus de théories qui mettent en lien la chasse et les rencontres. Le comportement de chasse est-il lié à celui des rencontres ? D'une certaine manière, oui. Ils vont commencer à se coordonner, à tous marcher dans la même direction, à garder le silence. Parfois, il est assez difficile de savoir s'ils partent en patrouille territoriale ou s'ils vont chasser. Beaucoup de chasses s'effectuent aussi au retour des patrouilles. Chez le chimpanzé, ce n'est pas du tout lié à la prise de nourriture. C'est vraiment pour renforcer les liens sociaux. Ils pratiquent le partage de nourriture, car c'est une ressource monopolisable. Un individu est le possesseur et partage avec ceux qui ont participé à la chasse. C'est aussi en lien avec le comportement territorial, dans le sens où ils ont besoin de renforcer les liens sociaux d'une manière ou d'une autre ; donc, il y a des similitudes en effet dans le comportement. Cependant, lors de la chasse, les individus ont tendance à se disperser pour se répartir, tandis que lorsqu'ils partent en patrouille, ils restent vraiment proches, les uns à la suite des autres. En général ces mini-patrouilles avant une chasse sont très brèves, elles se déroulent sur une cinquantaine ou une centaine de mètres. Tandis que les patrouilles que vous avez pu voir peuvent durer pendant plusieurs heures et couvrir plusieurs kilomètres.

Marion Corbé : Je reste sur le thème de la chasse. J'ai une question à laquelle tu as répondu très rapidement à la fin, en disant qu'ils n'utilisent jamais d'armes dans les conflits internes. J'avais souvenir d'une petite vidéo avec une équipe de chimpanzés qui attaquait des colobes avec des morceaux de bois taillés, que le commentaire appelait des lances. Peux-tu en dire un peu plus ?

S. L. : Ils sont capables de fabriquer des outils, dont ce qu'on pourrait appeler des lances. Ils en utilisent parfois dans les chasses – ce n'est pas le cas à Tai, où c'est une autre population, et il existe des différences culturelles entre les populations. Là, l'utilisation d'outils lors des conflits n'a jamais vraiment été observée. Ils vont faire traîner des branches, ils vont utiliser le mobilier (pas urbain, mais forestier !). Ils vont tambouriner sur les arbres, ils vont tordre les branches dans la direction des rivaux, ce genre de choses ; ce ne sont pas exactement des armes. Toutefois, la manière dont ils fabriquent des lances est vraiment intéressante à observer, parce qu'il y a là une pré-science et qu'ils planifient. Ils prennent une branche d'un certain diamètre, ils la coupent à une longueur définie et utilisent l'extrémité la plus fine en la tenant par la plus épaisse. Ils utilisent aussi cette technique quand ils tombent sur un léopard, qui est leur pré-

dateur principal. S'ils sont suffisamment nombreux, si le rapport de force est en leur faveur, ils se mettent à harceler le léopard. Celui-ci se réfugie en général dans un arbre où, toute la journée, les chimpanzés vont l'attraper par la queue. Parfois le léopard se cache dans un tronc d'arbre creux. Et là, on a observé des cas où les chimpanzés fabriquaient une lance et essayer de l'introduire. Ce n'est pas exactement le même comportement que lorsqu'ils extraient du miel, parce que les branches sont plus petites et qu'ils ne les tiennent pas de la même façon, mais ils ont cette pratique.

Maurice Fhima : Depuis hier, on parle beaucoup de cannibalisme. Ce comportement existe-t-il chez les singes ?

S. L. : Oui, cela a été observé. Ce n'est pas systématique. Il existe un cannibalisme intragroupe et intergroupe. Le cannibalisme intragroupe concerne très peu de populations. C'est le cas, par exemple, à Gombe, le terrain de J. Goodall, où la compétition entre les femelles d'une même communauté est assez intense, et la disponibilité en nourriture les oblige à se répartir dans l'espace autour de ce qu'on appelle des *core areas*, qui sont de qualité plus ou moins variable. On a vu des femelles qui tuaient des petits d'autres femelles de la même communauté et qui ensuite les dévoraient – donc, il s'agit d'infanticides suivis de cannibalisme. On a aussi quelques cas de cannibalisme après rencontre, après avoir tué un membre d'un groupe voisin. Quand ils chassent ensemble, ils mangent tout le singe et ne laissent que la peau. Là, quand ils tuent un petit, ils vont peut-être en manger un petit morceau, mais ce n'est pas du tout systématique : cela ne concerne ni toutes les populations, ni toutes les mises à mort. Une autre forme de cannibalisme porte sur les mort-nés. Il arrive qu'il y ait des mort-nés et, comme chez tout mammifère, l'énergie est un facteur important, on mange le petit. D'ailleurs, dans ce cas, on le partage. Cela a été observé chez les bonobos.

M. F. : Arrive-t-il qu'un mâle tue les petits d'une femelle afin de s'emparer de cette femelle, comme chez d'autres animaux ?

S. L. : C'est une pratique de gorilles, dont le système social est différent. La reproduction est monopolisée par un gros mâle unique, qui est certain d'être le père. S'il se fait évincer, un ou plusieurs nouveaux mâles arrivent ; ils savent qu'ils ne sont pas le père des juvéniles et les tuent. C'est l'explication évolutive de l'infanticide. Chez les chimpanzés, l'infanticide par des mâles à l'intérieur d'un groupe est très rare – si tant est qu'il existe, car nous n'avons que des cas douteux. Entre les groupes, en revanche, c'est attesté, et ce sont souvent les mâles qui tuent. Je vous ai montré une photographie d'un petit tué. C'est intéressant parce que cela survient pendant la saison des pluies, durant laquelle leurs voisins, qui forment des communautés plus larges, sont plus dispersés. Les effectifs du groupe du Nord étant plus réduits, ses membres peuvent se permettre de rester ensemble durant cette saison. L'impression que j'ai eue est qu'ils ont tiré

avantage de cette supériorité numérique. Ils ont attaqué une femelle qui avait ce petit d'environ deux ans. Tous les individus, mâles et femelles, ont fondu sur elle et l'ont rossée. Elle a réussi à s'échapper, mais pendant ce

temps, trois mâles se sont emparés du petit et l'ont tué. J'ai les photographies, on voit les traces des canines au niveau du cerveau. Mais cela n'a pas été suivi de cannibalisme.