
ENTRE CHIEN ET LOUP : ETUDE BIOLOGIQUE ET COMPORTEMENTALE

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement en 2003
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

Laurent, Sylvain, Patrice NEAULT

Né, le 7 janvier 1976 à BELFORT (Territoire de Belfort)

Directeur de thèse : **M. le Professeur Roland DARRE**

JURY

PRESIDENT :
M. Henri DABERNAT

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEUR :
M. Roland DARRE
M. Guy BODIN

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

MINISTERE DE L'AGRICULTURE ET DE LA PECHE
ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

Directeur	:	M.	P. DESNOYERS
Directeurs honoraires.....	:	M.	R. FLORIO
		M.	J. FERNEY
		M.	G. VAN HAVERBEKE
Professeurs honoraires.....	:	M.	A. BRIZARD
		M.	L. FALIU
		M.	C. LABIE
		M.	C. PAVAU
		M.	F. LESCURE
		M.	A. RICO
		M.	A. CAZIEUX
		Mme	V. BURGAT
		M.	D. GRIESS

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

- M. **CABANIE Paul**, *Histologie, Anatomie pathologique*
- M. **CHANTAL Jean**, *Pathologie infectieuse*
- M. **DARRE Roland**, *Productions animales*
- M. **DORCHIES Philippe**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
- M. **GUELFY Jean-François**, *Pathologie médicale des Equidés et Carnivores*
- M. **TOUTAIN Pierre-Louis**, *Physiologie et Thérapeutique*

PROFESSEURS 1^{ère} CLASSE

- M. **AUTEFAGE André**, *Pathologie chirurgicale*
- M. **BODIN ROZAT DE MANDRES NEGRE Guy**, *Pathologie générale, Microbiologie, Immunologie*
- M. **BRAUN Jean-Pierre**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Histologie, Anatomie pathologique*
- M. **EECKHOUTTE Michel**, *Hygiène et Industrie des Denrées Alimentaires d'Origine Animale*
- M. **EUZEBY Jean**, *Pathologie générale, Microbiologie, Immunologie*
- M. **FRANC Michel**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
- M. **MARTINEAU Guy**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de basse-cour*
- M. **MILON Alain**, *Pathologie générale, Microbiologie, Immunologie*
- M. **PETIT Claude**, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. **REGNIER Alain**, *Physiopathologie oculaire*
- M. **SAUTET Jean**, *Anatomie*
- M. **SCHELCHER François**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de basse-cour*

PROFESSEURS 2^e CLASSE

- Mme **BENARD Geneviève**, *Hygiène et Industrie des Denrées Alimentaires d'Origine Animale*
- M. **BERTHELOT Xavier**, *Pathologie de la Reproduction*
- M. **CORPET Denis**, *Science de l'Aliment et Technologies dans les industries agro-alimentaires*
- M. **DUCOS DE LAHITTE Jacques**, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
- M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
- M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
- Mme **KOLF-CLAUW Martine**, *Pharmacie -Toxicologie*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et Thérapeutique*
- M. **LIGNEREUX Yves**, *Anatomie*
- M. **PICAVET Dominique**, *Pathologie infectieuse*

PROFESSEUR ASSOCIE

- M. **HENROTEAUX Marc**, *Médecine des carnivores*

INGENIEUR DE RECHERCHES

- M. **TAMZALI Youssef**, *Clinique équine*

PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

- Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
M. **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAITRE DE CONFERENCES HORS CLASSE

- M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de basse-cour*

MAITRES DE CONFERENCES 1^{ère} CLASSE

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des Denrées Alimentaires d'Origine Animale*
M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
Mme **BOUCRAUT-BARALON Corine**, *Pathologie infectieuse*
Mlle **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Physiologie et Thérapeutique*
Mme **BRET-BENNIS Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des Denrées Alimentaires d'Origine Animale*
M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
Mlle **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **DUCOS Alain**, *Zootéchnie*
M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
Mme **HAGEN-PICARD Nicole**, *Pathologie de la Reproduction*
M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **MESSUD-PETIT Frédérique**, *Pathologie infectieuse*
M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*
Mme **RAYMOND-LETRON Isabelle**, *Anatomie pathologique*
M. **SANS Pierre**, *Productions animales*
Mlle **TRUMEL Catherine**, *Pathologie médicale des Equidés et Carnivores*
M. **VALARCHER Jean-François**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de basse-cour*
M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*

MAITRES DE CONFERENCES 2^e CLASSE

- Mlle **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie*
Mme **CAMUS-BOUCLAINVILLE Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
Mme **COLLARD-MEYNAUD Patricia**, *Pathologie chirurgicale*
M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie du Bétail*
M. **GUERIN Jean-Luc**, *Productions animales*
M. **MARENDA Marc**, *Pathologie de la Reproduction*

MAITRES DE CONFERENCES CONTRACTUELS

- M. **DESMAIZIERES Louis-Marie**, *Clinique équine*

MAITRES DE CONFERENCES ASSOCIE

- M. **REYNOLDS Brice**, *Pathologie chirurgicale*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

- Mme **MEYNADIER-TROEGELER Annabelle**, *Alimentation*
M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
M. **MONNEREAU Laurent**, *Anatomie, Embryologie*

A l'ensemble des membres du jury :

A Monsieur le Professeur Henry DABERNAT,
Professeur des Universités,
Praticien hospitalier,
Bactériologie- Virologie,
Pour nous avoir fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury de thèse.

A Monsieur le Professeur Roland DARRE,
Professeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse,
Productions animales,
Pour sa confiance,
Hommages reconnaissants.

A Monsieur le professeur Guy BODIN,
Professeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse,
Pathogénie générale- Microbiologie- Immunologie
Hommages respectueux.

A mes parents, pour tout leur amour,

A mes grands-parents, qui m'ont tant apporté,

A toute ma famille, pour son soutien tout au long de mes études,

A Stéphanie et Stéphane, pour leur aide et leur patience,

A mes amis,

A tous les chiens que j'ai aimés,

A celle qui m'a émerveillé,

Au monde des loups.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	5
CHAPITRE I : APPROCHE HISTORIQUE ET CADRE THEORIQUE DES PRINCIPES D'EVOLUTION ET DE TAXINOMIE	
<hr/>	
1. L'évolution	7
2. La taxinomie : science de la classification	10
CHAPITRE II : LA PLACE DU CHIEN ET DU LOUP DANS LA SYSTEMATIQUE. IMPORTANCE DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES.	
<hr/>	
1. Classification	17
2. La famille des Canidés	18
3. Le genre <i>Canis</i>	23
4. Taxinomie du chien parmi les Canidés : critères morphologiques.....	28
CHAPITRE III : DU LOUP AU CHIEN A TRAVERS LA PALEONTOLOGIE	
<hr/>	
1. Les humains du Paléolithique et les loups	39
2. Les premiers chiens du Mésolithique	42
3. Les chiens du Néolithique	47
CHAPITRE IV : L'EXPERIENCE DE LA DOMESTICATION	
<hr/>	
1. Entre hommes et loups, une relation intime fondée sur la chasse	53
2. L'intégration des louveteaux à la vie de l'homme : une étape essentielle du processus domesticoire.....	55
3. Une domestication pour remplir des fonctions utilitaires ?	57
4. La domestication à travers les représentations symbolico-religieuses des premiers hommes	59
CHAPITRE V : COMMENT PASSER DU LOUP AU CHIHUAHUA OU AU SAINT – BERNARD ?	
<hr/>	
1. Aspects généraux de la domestication.....	70
2. Les variations parallèles des animaux domestiques	71
3. La pédomorphose des chiens domestiques	77
CHAPITRE VI : LA PLACE DU CHIEN PARMIS LES CANIDES VUE SOUS L'ANGLE DE LA BIOLOGIE MOLECULAIRE	
<hr/>	
1. Introduction à la taxinomie à travers la biologie moléculaire	83
2. Les relations phylogénétiques de la famille des Canidés au sein de l'ordre des Carnivores	89
3. Les relations phylogénétiques entre les différents Canidés	90
4. Diversité génétique et origines du chien	96
5. Mythes et réalités de l'approche génétique	106

CHAPITRE VII : ALIMENTATION ET PREDATION CHEZ LE LOUP

1. Proies et régime alimentaire	111
2. Le choix des proies	117
3. Techniques et comportements de prédation	122
4. Synthèse sur la prédation du loup	130
5. Comportement de prédation et coopération sociale	135

CHAPITRE VIII : LA PREDATION CHEZ LE CHIEN

1. Etude de la prédation chez les chiens errants	139
2. Exploration du comportement naturel de prédation à travers une enquête	144
3. Prédation et sélection à la chasse	155
4. Prédation et sélection chez les chiens de berger	162

CHAPITRE IX : DOMAINE VITAL ET TERRITORIALITE CHEZ LE LOUP

1. Définitions	167
2. Le domaine vital des meutes	168
3. Distribution spatiale et dispersion extraterritoriale des loups solitaire.....	179
4. Loup nomade ou territorial ?	184
5. Domaine vital, territoire et agression territoriale.....	186
6. Analyses sur la notion de territoire.....	190

CHAPITRE X : LES QUALITES EXPRESSIVES CHEZ LE LOUP

1. Marquage urinaire.....	201
2. Fèces et sécrétions anales comme marquage odoriférant.....	205
3. Marquage olfactif et contexte territorial.....	206
4. Conclusion sur le comportement de marquage.....	208
5. Les vocalisations chez le loup	209

CHAPITRE XI : ECO-ETHOLOGIE DES CHIENS FERAUX

1. Système social des chiens féraux.....	217
2. Domaine vital et territoire chez les chiens errants et féraux.....	223

CHAPITRE XII : LE COMPORTEMENT DE MARQUAGE CHEZ LE CHIEN

1. Marquage urinaire.....	233
2. Les autres comportements de marquage odorant	239

CHAPITRE XIII : LA VIE DE REPRODUCTION CHEZ LE LOUP

1. Physiologie de la reproduction	243
2. Comportements sociaux et accès à la reproduction.....	251
3. Elevage parental	258
4. La reproduction chez le loup : approche téléonomique.....	263

CHAPITRE XIV : REPRODUCTION CHEZ LE CHIEN

1. Physiologie et endocrinologie sexuelles.....	267
2. Comportement de reproduction	274
3. Elevage parental	277

CHAPITRE XV : LA COMMUNICATION CHEZ LE LOUP

1. Notion de communication	279
2. Une communication visuelle très élaborée.....	279
3. Ontogenèse des comportements agonistiques et des jeux sociaux.....	302

CHAPITRE XVI : ORGANISATION DE LA VIE SOCIALE CHEZ LE LOUP

1. Modèle social développé par Zimen.....	311
2. Notions de hiérarchie et de dominance vues sous l'angle de différentes études.....	318
3. Hiérarchie de dominance : un concept utile ou inutile ?	326

CHAPITRE XVII : COMMUNICATION, HIERARCHIE ET DOMINANCE CHEZ LE CHIEN : CONSEQUENCES DE LA DOMESTICATION

1. Communication	341
2. Hiérarchie et dominance chez le chien.....	357

CHAPITRE XVIII : DU LOUP AU CHIEN : CONCLUSION SUR LA DOMESTICATION

1. Une base sauvage diversifiée.....	367
2. Une sélection artificielle importante.....	368
3. Les conséquences d'une sélection portant sur l'appivoisement.....	371
4. L'importance des effets pléiotropiques et polygéniques	376
5. L'hétérochronie comme pièce fondatrice du processus domesticatoire.....	378
6. Les conséquences de la domestication	383

CONCLUSION	391
-------------------------	-----

BIBLIOGRAPHIE	395
----------------------------	-----

INTRODUCTION

Le chien, *Canis familiaris*, est l'une des espèces les plus largement distribuées à travers le globe. Sa présence est reconnue au côté de nombreuses civilisations et populations humaines, dont elle a suivi les flux migratoires sur les cinq continents. Le meilleur ami de l'homme est la plus ancienne espèce domestiquée. La grande diversité de ses représentants actuels rend complexe la compréhension du processus de sa domestication. Ce travail se propose de contribuer à cette compréhension.

Une première étape consistera à déterminer l'espèce sauvage sur laquelle la domestication s'est opérée. Les hypothèses proposées jusqu'alors par les biologistes, faisaient références à différentes espèces originelles possibles, incluant le loup, d'autres canidés actuels comme le chacal, ou une espèce maintenant éteinte. Nous chercherons donc à resituer le chien dans la taxinomie par l'analyse des caractères morphologiques et moléculaires.

Une fois établie l'origine sauvage du chien, il sera intéressant de s'interroger sur les modalités du passage à l'état domestique, expérimenté par les peuples primitifs.

On cherchera ensuite à comprendre les mécanismes évolutifs conduisant aux races contemporaines. On s'intéressera aux différents processus sélectifs imposés par l'homme et à leurs conséquences directes et indirectes sur l'apparition des traits domestiques. On cherchera alors à s'attacher au déterminisme biologique des modifications morphologiques et comportementales relatives à la domestication.

Finalement on étudiera l'éthologie du loup dans son milieu, pour la comparer à celle du chien, afin d'intégrer les conséquences de la domestication dans la compréhension du comportement du chien.

CHAPITRE I

APPROCHE HISTORIQUE ET CADRE THEORIQUE DES PRINCIPES D'EVOLUTION ET DE TAXINOMIE

Introduction

Depuis toujours, l'homme a eu besoin de se situer au sein de la nature qui l'entoure. Comme si parallèlement à l'acquisition de la pensée, l'inconnu devenait un gouffre dans lequel il ne pouvait plonger. Face à cet inconnu il lui a toujours fallu poser des étiquettes, créer des modèles, qu'ils fussent mystiques ou rationnels, vitalistes ou mécanistes, afin de mieux appréhender l'immensité de la nature et s'y positionner, en donnant un sens au réel de l'existence. Ainsi par exemple, face à la diversité, l'homme a éprouvé la nécessité d'établir des classifications, que ce soit des langues, des livres, des courants de pensée, des animaux ou des plantes. L'objet de cette étude relève elle aussi d'une certaine nécessité de classification, en posant la question de situer la place du chien par rapport à celle du loup. Cette problématique renvoie à deux grands principes de base de la biologie. Le premier est celui d'évolution. Le second relève de la notion de classification. Avant de rentrer dans le vif du sujet, nous aborderons ces principes à travers un bref historique, nous soulèverons les différences d'approche, afin de mieux comprendre les études évoquées pour les loups et les chiens et le cadre théorique dont elles tirent leurs fondements.

I) L'évolution

A) L'émergence de l'évolutionnisme

Que ce soit par le chamanisme ou l'instauration des mythes des tribus primitives, ou plus tard lorsque les religions se furent développées avec leurs dieux particuliers, responsables de la création des choses et de la vie, événement généralement unique et primitif, l'origine du monde et de l'homme relevait toujours d'une forme de transcendance et aucun processus d'évolution n'était supposé. Un des grands obstacles à l'avènement d'une pensée évolutionniste fut son caractère nécessairement inférentiel, nécessitant un cadre conceptuel approprié, puisque ne pouvant relever d'observations directes. Deux grands dogmes fondamentaux caractérisaient la vision du monde prévalente en Occident. Le premier considérait l'univers, dans ses moindres détails, façonné par un créateur intelligent (créationisme). Le second postulait que le monde était statique, invariable et discontinu (fixisme). Par exemple les espèces se reproduisaient conformément aux modes ancestraux, génération après génération, sans connaître le moindre changement. Il faut remonter à la fin du XVIIIème siècle pour voir les penseurs s'émanciper des conceptions étreintes des systèmes précédents et voir apparaître les premières thèses de l'origine de la vie et des métamorphoses des être vivants. Ces changements ont suivi les pas de la révolution scientifique.

Dans les sciences physiques (depuis Copernic et Galilée à Newton et Laplace) les explications surnaturelles devenaient inacceptables et les thèses avancées s'appuyaient de plus en plus sur un traitement rationnel et une explication mécaniste des phénomènes naturels, conférant une unité à la nature, reflétée par des lois générales. L'important devenait la

recherche d'une explication naturelle, sans toutefois trop s'écarter des écrits de la Bible. Par exemple les fossiles étaient le produit du déluge et en témoignait.

Le développement de la géologie eut également un rôle primordial. La compréhension, par exemple, que la plupart des strates géologiques étaient des dépôts sédimentaires pouvant aller jusqu'à 30000 mètres d'épaisseur, fut une véritable onde choc. Quelques fussent les diverses découvertes, elles renforçèrent toutes la prise de conscience du grand âge de la terre et devinrent alors la source d'inévitables conflits avec l'interprétation littérale de la Bible, adoptant le chiffre de – 4000 ans avant Jésus Christ comme date de la création. Les découvertes toujours croissantes de la diversité de la flore et de la faune posèrent de profonds dilemmes quant à la possibilité de l'Arche de Noé de tout prendre. La découverte d'une grande diversité de faune en fonction des différentes strates géologiques, et notamment d'organismes éteints, fut d'un grand intérêt. Pourtant ni Cuvier, considéré comme l'un des pionniers de la science de la stratigraphie, ni Lyell grand géologue britannique, ne tirèrent de ces faits la conclusion d'un changement évolutif de la faune. Ils postulèrent que chaque faune fossile résultait d'une dissémination par une catastrophe totale ou ponctuelle et était subséquemment remplacée par des espèces nouvellement créées. Chacun des 6 jours de la genèse devenait une période de durée indéterminée, ou la description de la dernière intervention divine après le grand cataclysme qui aurait précédé le déluge de Noé.

De l'avènement du microscope découla la notion de génération spontanée, c'est-à-dire le fait que la matière organique pouvait engendrer des organismes microscopiques, ce qui contredisait le dogme de la création unique.

C'est donc dans ce contexte de violentes oppositions idéologiques (entre déistes, théiste ou athée, en biologie comme dans la pensée sociale ou politique, ou en philosophie où les concepts de continuité et de plénitude de Leibniz faisaient face à l'uniformité et la constance mathématique de Descartes), avec l'accroissement des nouvelles connaissances sur le monde, que les idées d'évolution trouvèrent leurs essences. Les concepts de gradualisme et de continuité de Leibniz représentèrent un pré requis à la naissance de cette pensée évolutionniste. Des penseurs tels que Maupertuis (s'opposant aux tendances créationnistes et déterministes newtoniennes), Buffon (conscient de la possibilité d'une descendance d'ancêtres communs, de la notion de variation provoquée par l'environnement) ou Diderot, Goethe et Kant ont joué un rôle considérable dans ce courant de pensée. Il fallu attendre Kant dans son « *Histoire universelle de la nature et théorie du ciel* » (1755) pour lire « la création n'est jamais finie ni achevée, elle eut un commencement mais ne cessera jamais » (177). Pourtant tous ces précurseurs étaient des essentialistes, expliquant le surgissement de nouveaux types par de nouvelles créations ou par le déploiement de potentialités préexistantes immanentes. Cependant, la scène était prête pour un nouveau départ et se fut Lamarck qui le prit.

B) Lamarck et Darwin

1) Lamarck

Une discussion longue et détaillée de la théorie de Lamarck sortirait du cadre de notre propos. Pourtant il faut, pour ce qui nous intéresse, en séparer deux aspects essentiels. Le premier concerne ses idées sur le changement évolutif, le second ses efforts pour expliquer leurs déterminismes génétiques et physiologiques.

Partant de ses études sur les mollusques vivants et fossiles, Lamarck conclut que de très nombreuses séries phylétiques, comme le monde au sens large, subissaient des changements lents et graduels. Ainsi, il adhéra au principe leibnizien de plénitude (tout ce qui est possible existe réellement) dans la mesure où il considérait que les espèces fossiles

étranges existaient, mais avaient changé tant et si bien que l'on ne pouvait plus les reconnaître. Convaincu que la terre avait toujours changé, Lamarck considérait que les espèces, pour qu'elles restent en harmonie avec leur environnement, devaient toujours s'ajuster et donc évoluer. Il reconnut ainsi pour la première fois l'importance cruciale du facteur temps. Il s'opposa donc à la pensée essentialiste et aux types invariables, et nettement séparés les uns des autres, que cette pensée prônait. Il remplaça la chaîne linéaire, « Scala Naturae », partant des organismes les plus simples vers une perfection croissante, par un arbre buissonnant. Il considéra que la notion de génération spontanée ne pouvait s'attribuer qu'aux organismes les plus simples, se complexifiant par l'acquisition de nouvelles structures, et non aux éléphants par exemple, comme le soutenait Maupertuis ou Diderot. La voie par laquelle il décrit l'humanisation de notre ancêtre anthropoïde fut étonnement moderne. Par conséquent la théorie de Lamarck contrastait indubitablement avec les visions d'un monde statique, évoluant selon un régime constant. Lamarck fut le premier à établir une thèse cohérente du changement évolutif. Sous ces aspects il fut le précurseur de Darwin mais c'est sur le second point, à propos des mécanismes de l'évolution, que la différence entre les deux hommes fut évidente, lui conférant jusqu'à nos jours les étiquettes de téléologiste et de vitaliste.

Pour Lamarck, deux mécanismes sont à l'origine du changement évolutif. Le premier est une tendance naturelle vers une organisation progressivement plus complexe et parfaite. Le second tient à la capacité des organismes à réagir aux conditions particulières de l'environnement. Les changements de l'environnement induisent des besoins chez les organismes, qui à leur tour engendrent des variations adaptatives. Il propose l'idée qu'un organisme peut se développer par l'usage et régresser du fait du non usage. Il affirme, sans en proposer le mécanisme, l'hérédité des caractères alors acquis. Pourtant Lamarck rejette l'induction directe des nouveaux caractères par l'environnement. Les circonstances influent certes sur la forme et l'organisation des animaux, mais elles n'opèrent directement sur elles aucune modification. Les changements sont produits par les activités internes, physiologiques, conséquences de la réponse à l'environnement. On lui attribue donc à tort la théorie de l'effet de volition, selon laquelle les adaptations proviendraient d'une volonté sourde des animaux. Par exemple pour certains des détracteurs de Lamarck, une girafe mise dans un environnement où les feuilles devinrent plus hautes, ont vu leur cou grandir simplement en les regardant, par un mystérieux système de rétroaction. On sous-estime ainsi la chaîne de causalité élaborée par Lamarck, allant des besoins aux efforts, aux excitations physiologiques, à la stimulation de la croissance et à la production de structures.

Il fallut attendre 50 ans après la « *philosophie zoologiste* » de Lamarck (1809) pour voir apparaître l'un des plus grands ouvrages de biologie avec « *l'origine des espèces* » de Darwin.

2) Darwin

A partir d'un grand nombre d'observations faites lors de son voyage autour du monde sur le Beagle et notamment sur les îles Galápagos, s'appuyant sur des pensées telles celles de Lyell en géologie ou de Malthus et ses principes de populations, Darwin élaborait sa théorie de l'évolution qui apparut comme une véritable révolution dans la pensée scientifique.

Dans un premier temps, cette théorie propose que de nouvelles races et espèces apparaissent dans la nature sous l'action de la sélection naturelle. Pour l'essentiel, le mécanisme dépend de trois principes. Les organismes varient, ces variations peuvent être héritées et ils sont sujets à une lutte intense pour l'existence qui favorise nécessairement par sélection naturelle, la préservation des variations avantageuses. Pour la girafe on peut maintenant proposer, que par hasard, certains individus étaient nés avec un cou légèrement plus long, leur conférant un avantage sélectif par la possibilité d'atteindre les plus hautes

branches en temps de famine ou de sécheresse, augmentant alors leur chance de survivre et de laisser une descendance dotée des mêmes cous plus longs. Darwin tenait alors une théorie de l'évolution entièrement matérialiste et mécaniste. Contrairement aux théories pré darwiniennes, les variations sont purement aléatoires, nuisibles, neutres ou avantageuses et non dirigées, adaptatives et intentionnelles. L'évolution selon Darwin réfère donc à deux processus de base : la mutation aléatoire et la sélection naturelle. Alors que pour Lamarck, les changements de l'environnement ont priorité (ils induisent des besoins qui engendrent des variations adaptatives), pour Darwin des variations au hasard surviennent d'abord et après seulement intervient l'ordonnement de l'environnement (sélection naturelle).

Dans un second temps Darwin explique l'immense diversité apparente de la vie sur terre, par l'extrapolation des processus qui amènent des changements mineurs, comme ceux observés sur les îles Galápagos (macroévolution). Les grands principes de l'évolution étaient posés et trouvèrent un support d'études à travers l'avènement de la génétique. C'est ainsi que l'association du darwinisme et du mendélisme aboutit à la théorie synthétique de l'évolution, comme si on avait tout compris.

Pourtant de nombreux sujets de controverses existent encore à l'heure actuelle, portant essentiellement sur des notions de proportions. Quelle part accorder au hasard et quelle part à la sélection. Combien de gradualisme cher à Darwin qui postulait « *Natura non facit saltum* », (la nature ne fait pas de saut) et combien de ponctuations (transitions brusques entre espèces voisines en parties expliquées par des macromutations, cf. Goldschmidt et ses monstres prometteurs). Cependant, la trame de la pensée évolutive est communément admise par la communauté scientifique. C'est pourquoi il me parut important de la resituer dans le cadre de cette étude entre chien et loup. Plus qu'une révolution scientifique, c'est une véritable révolution culturelle qui suivit Darwin, « l'homme descendait du singe » et non plus de dieu, révolution allant même jusqu'à être utilisée et transformée à des fins sociales, parfois au grand drame de l'humanité (eugénisme ...).

II) La taxinomie : science de la classification

Quiconque a déjà regardé un chien et un loup remarque une certaine ressemblance entre ces deux espèces, de la même manière qu'il notera une ressemblance avec un renard, un coyote ou un chacal. En allant un peu plus loin, on pourrait se demander si le chien ressemble plus au renard ou au loup et par la même on essaiera de classer le chien parmi ce groupe d'animaux. La taxinomie est la science qui s'occupe de cette classification. Elle consiste aux regroupements des organismes en taxa, sur la base de leurs similitudes et de leurs relations de parenté, déterminées par, ou déduites de leurs ancêtres taxinomiques. A la fois un outil pratique, la taxinomie s'interroge également sur la façon dont le monde vivant est organisé.

A) Cadre historique

C'est Aristote, le premier qui a formulé les principes logiques généraux. La nature fut alors conçue comme un système hiérarchisé, ordonné, où chaque groupe était subordonné à un autre plus largement inclusif. Selon la logique aristotélicienne la plus grande classe observée, le Summum Genus (par exemple les plantes) est divisée par raisonnement déductif en deux classes (ou plus) subordonnées. Ce processus est répété jusqu'à ce que les espèces de plus bas niveau ne puissent plus être divisées. C'est donc une classification descendante. Cependant Aristote n'a pas classé les animaux par cette méthode de division logique. En fait, il forma des groupes sur la base de l'observation (ressemblances sur la forme des organes etc.) et c'est seulement après avoir établi ces groupes, qu'il choisit des critères de distinction

convenables, même si ses critères peuvent rester abscons pour un biologiste moderne. Il rapportait par exemple tout aux quatre éléments eau, air, terre, feu. Ceci reflète la difficulté inhérente à cette science pour passer de la méthode à la pratique.

Il fallut attendre le XVIII^{ème} siècle pour que la taxinomie retrouve ses lettres de noblesse avec des grands noms comme Linné et son célèbre « *systema naturae* », Cuvier, Buffon ou encore Adanson. Les critères de regroupement alors utilisés, furent des critères de ressemblances qui visent à rechercher l'ordre immuable de la création (fixisme). Il fallut attendre Darwin, pour que finalement, l'arrangement des êtres vivants soit sensé révéler un lien plus ou moins dissimulé par des degrés variables de modifications, lien qui n'est autre que la communauté de descendance : « toute vraie classification est forcément généalogique » (Darwin cité par 177). La classification devient alors un outil permettant de transcrire les relations phylogénétiques (la parenté) entre les taxons.

Deux grandes conceptions qui perdurent aujourd'hui s'affrontent alors :

➤La première est une perception typologique de la nature. Selon ce modèle les différences entre les individus d'une classe particulière ne sont que des variations sur un thème, un modèle sous jacent, fondamentalement invariant et immuable. Tout individu membre d'une classe se conforme absolument dans tous les détails essentiels, au thème de l'archétype de sa classe. L'archétype désigne une représentation purement abstraite et hypothétique de la classe à laquelle il est rattaché. Un tel modèle exclut complètement tout ordre séquentiel significatif de la configuration de la nature. La typologie implique que les intermédiaires sont impossibles, que les types sont séparés par des discontinuités absolues. Ce type de classification fut celle utilisée par la plupart des naturalistes du XVIII^{ème} siècle et du début du XIX^{ème}, comme Linné ou Cuvier. Elle était essentiellement linéaire et hiérarchique, partant du plus simple au plus perfectionné (*Scala Naturae*) et était sensée révéler l'ordre de la nature, le plan de la création. Attachée aux concepts d'essence invariable et de discontinuité entre chaque eidos (type), elle était fidèle à la philosophie essentialiste de Platon et Aristote où le monde changeant des apparences est fondé sur une immobilité sous jacente.

➤Pour la seconde conception, le type (la moyenne) est une abstraction et seule la variation est réelle. La hiérarchie résulte de la descendance d'ancêtres communs, ce qui restaure le concept de continuité cher à Leibniz. On aurait pu s'attendre comme le souligne Mayr (177) « qu'un changement aussi radical des bases philosophiques aurait entraîné un bouleversement tout aussi radical dans les systèmes en usage mais ce ne fut pas le cas si ce n'est qu'on remplaça l'archétype par l'ancêtre commun », ce qui fit dire à Fleischmann (177) que cette théorie « est un magnifique mythe dépourvu de base effective ». Ainsi la difficulté est de comprendre les relations d'apparences entre les taxons et de trouver les formes intermédiaires susceptibles de retracer ces modifications graduelles (cf. Denton 61).

B) Les caractères taxinomiques

Dans toute classification, l'étude des caractères taxinomiques a une importance décisive. Cependant des origines de la taxinomie à nos jours, de très nombreuses controverses sont apparues pour savoir qu'elles étaient les caractères les plus utiles ou les plus légitimes. Cuvier évaluait les caractères sur la base de leurs importances fonctionnelles de telle sorte qu'ils devaient contrôler la conformation de tous les autres. La première place revenait au système nerveux. Adanson considérait qu'il fallait prendre le maximum de caractères possibles mais il les évaluait à posteriori, en fonction de leur capacité à former d'apparences groupes naturels, l'importance relative d'un caractère pouvant changer d'un taxon à un autre.

C'est finalement à Darwin que l'on doit l'une des approches les plus pertinentes de l'importance relative des caractères, même si Aristote en avait émis les prémices. Il distingua deux types de caractères: analogue et homologue.

Les caractères analogues concernent des structures fondamentalement dissemblables qui ont été modifiées ou adaptées pour servir des fins semblables. C'est par exemple le cas de la similitude entre les nageoires d'une baleine et d'un poisson. Les adaptations spécialisées peuvent en effet être acquises indépendamment, dans plusieurs lignées évolutives non apparentées. En d'autres termes, elles sont sujettes à des phénomènes de convergence. Le taxinomiste ne doit pas se laisser abuser par ces ressemblances.

Les caractères homologues concernent les structures semblables qui ont pu être modifiées pour servir des fins dissemblables. Par exemple l'anatomie des membres antérieurs des vertébrés terrestres. En d'autres termes un trait, un caractère, une structure etc. est homologue dans le taxa si l'on peut prouver qu'il provient du même trait chez l'ancêtre commun présumé de ce taxa. Les caractères homologues témoignent ainsi de la parenté des organismes qui les portent.

Un principe darwinien de base consiste à faire des postulats sur la phylogenèse et ensuite de les tester en regardant s'ils sont corroborés par les données taxinomiques, principe encore en vigueur à l'heure actuelle. C'est sur ces bases que la taxinomie a évoluées. Les idées étaient souvent formulées en terme d'arguments d'autorité, autour desquels se créait ou non un consensus. De facto, l'arbre généalogique, fruit d'une opinion, fut souvent mis en opposition avec les vraies sciences hypothético déductives. Mais au cours des trente dernières années la taxinomie a connu une quasi révolution, devenant un véritable objet de recherche grâce à l'utilisation des procédures informatisées. Abordons les différents courants théoriques actuels afin de mieux appréhender les résultats, en particuliers génétiques, mentionnés dans la suite de cette étude.

C) Les deux écoles de pensée dans la taxinomie contemporaine

1) L'école phénétique

Une première école est l'école phénétique. Elle a repris son essor avec le développement de l'informatique et de la biologie moléculaire. Elle consiste à comparer les relations de parentés entre taxons à partir de mesures de distances (distance phénétique ou degré global de similitude) qui reflètent l'ensemble des différences observées et qui sont calculées en comparant les populations deux à deux. La distance calculée (souvent par le biais d'algorithmes mathématiques) rend alors compte du nombre de différences constatées. Cette méthode postule que plus la ressemblance globale est grande plus la relation de parenté est étroite. Un arbre dit de similitude est alors construit à partir de matrices distances. L'intérêt de cette approche est de vouloir convertir une taxinomie subjective ou qualitative en une taxinomie numérique objective. Dans la mesure où la différence de contenu informatif des différents caractères est frappante (par exemple une classification des singes anthropoïdes et des humanoïdes, basée sur la structure du cortex cérébral diffère nettement d'une classification basée sur les macromolécules physiologiques, hg etc.) il paraît intéressant de recourir à un nombre élevé de caractères, ce que permet l'approche phénétique, par la conversion en une mesure unique de similitude globale. Cependant l'arbre obtenu par cette méthode exprime les ressemblances tous types de caractères confondus. Elle a par conséquent pour défaut de ne pas distinguer les caractères dus à l'ascendance commune, de ceux liés aux phénomènes de convergence par exemple. C'est au contraire sur cette considération que s'appuie l'école cladiste (du grec klados : rameau)

2) L'école cladiste

a) principe

Le cladisme se veut également être une science hypothético déductive qui fixe une hypothèse, testée quantitativement par la suite. C'est une méthode explicite et répétable. Elle fut conçue à partir de la méthodologie de l'entomologiste Willy Hennig (« *théorie de la systématique phylogénétique* » 1950). Pour Hennig une classification doit être exclusivement basée sur la généalogie et regrouper les taxons sur la base de leurs ancêtres. Le cladisme réfute le concept d'indice de similitude, cher à la systématique phénétique, et met l'accent sur celui d'homologie, pour que les phylogénèses retracent vraiment les liens de parenté entre taxons.

Dans ce cadre une espèce est une lignée qui a subi une évolution divergente, modifiant un caractère ancestral (ou plésiomorphe) en un état dérivé (ou apomorphe). Les séquences évolutives peuvent alors être déduites de la recherche des caractères dérivés, partagés par un groupe (synapomorphie), au sein du taxon analysé, en laissant de côté les caractères ancestraux. En effet, si un caractère apomorphe est observé dans deux groupes ou plus, on peut supposer que leurs membres descendent d'un ancêtre commun récent, dont ils ont hérité du caractère dérivé. Ils forment alors des groupes frères. Ils ont en commun un ancêtre qui devait présenter ce caractère et qui ne le partage avec aucun autre taxon de l'analyse. A l'inverse les caractères ancestraux, présents dans d'autres groupes que ceux que l'on cherche à définir, ne peuvent servir au regroupement. Le partage de caractères ancestraux (symplesiomorphie) ne nous dit rien sur la phylogénie du taxon.

Plusieurs problèmes se posent alors. Seuls les caractères homologues doivent être comparés. En effet l'existence d'un caractère dérivé peut résulter d'une homoplasie, que ce soit par un phénomène de convergence (évolution de façon indépendante au sein de différents groupes d'organismes vers un état dérivé, comme l'aile des oiseaux et des chauves souris, pour prendre un exemple caricatural), ou un phénomène de réversion (retour à un stade primitif comme la réversion des tubercules des carnassières de l'ours, qui ont évolué de la forme arrondie, à la forme cisailante, puis de nouveau vers la forme arrondie). Le concept d'homologies peut être évident, notamment pour les caractères morphologiques, mais il peut être nettement plus problématique pour les séquences moléculaires par exemple. Afin de minimiser ce problème, la méthode cladiste cherche à réduire le nombre de transformations homoplasiques. C'est le principe de parcimonie ou d'économie d'hypothèses, qui consiste à utiliser le modèle, qui fait appel à la plus petite quantité possible d'informations non prouvées, nécessaire à l'expliquer.

Une fois l'homologie du caractère déterminée, un point clé est la distinction entre caractères dérivés et ancestraux.

Une méthode directe postule que si l'état évolutif d'un caractère est possédé par tous les membres d'un taxon (ex la fente branchiale ouverte au début de l'embryogenèse pour tous les chordés) qui possèdent également ce caractère sous une autre forme évolutive (ex la fente branchiale fermée à la fin du développement pour les tétrapodes), qui plus est, si il est possédé par des taxons qui ne possèdent pas cette autre forme évolutive, alors c'est un caractère ancestral (les fentes branchiales fermées sont un caractère dérivé des fentes branchiales ouvertes).

Une seconde méthode, plus fréquemment utilisée, est une méthode indirecte dite extra groupe. Si un caractère est trouvé dans le groupe étudié, mais également dans un autre groupe dit groupe sœur, il est considéré comme un caractère ancestral. Ce groupe sert souvent de

référence pour l'enracinement de l'arbre et pour lui donner une direction évolutive. A l'inverse si le caractère est exclusif au groupe étudié, il est considéré comme dérivé.

Les caractères dérivés propres à un groupe (par rapport aux caractères ancestraux propres à plusieurs groupes) permettent d'identifier les clades ou groupes monophylétiques. La classification cladiste n'accepte que les groupes monophylétiques, c'est-à-dire un groupe de taxons (ou d'espèces) descendants d'un ancêtre commun et qui inclut tous les taxons (ou espèces) descendants de cet ancêtre. Les groupes qui n'incluent pas tous les descendants de leur ancêtre commun le plus récent, sont des groupes paraphylétiques. Pour les cladistes regrouper plésio et apomorphies conduit à fabriquer de tels taxons paraphylétiques, sans histoire. Ils sont à l'origine de dérapages tel l'homme descend du singe.

Finalement un cladogramme représente un ensemble d'hypothèses concernant l'histoire évolutive (homologie, apo ou plésiomorphie, relations phylogénétiques des taxons). Dans la mesure où ces hypothèses sont explicitement statuées, elles peuvent être soumises à des objectifs ou tests de robustesse.

b) Méthode de construction

Les méthodes de construction varient considérablement d'une étude à une autre. Certaines choisissent l'arbre parmi tous les possibles qui minimisent ou maximisent certains critères, alors que d'autres produisent un arbre à partir d'algorithmes prédéfinis.

Pour le premier cas, la méthode de parcimonie maximum est une des plus utilisées. Elle consiste à garder l'arbre qui présente le plus petit nombre d'états évolutifs inférés. L'arbre de parcimonie révèle le taux minimum d'homoplasies présentées dans les données (cf. figure 1). Des indices de robustesse permettent d'estimer la solidité de l'arbre. Quand le taux d'homoplasies est élevé, les données sont sans valeur pour la reconstruction d'une généalogie. Cette méthode analyse la matrice de données directement, en étudiant les transformations des caractères un à un. La figure 1 nous donne un exemple de construction selon ce principe.

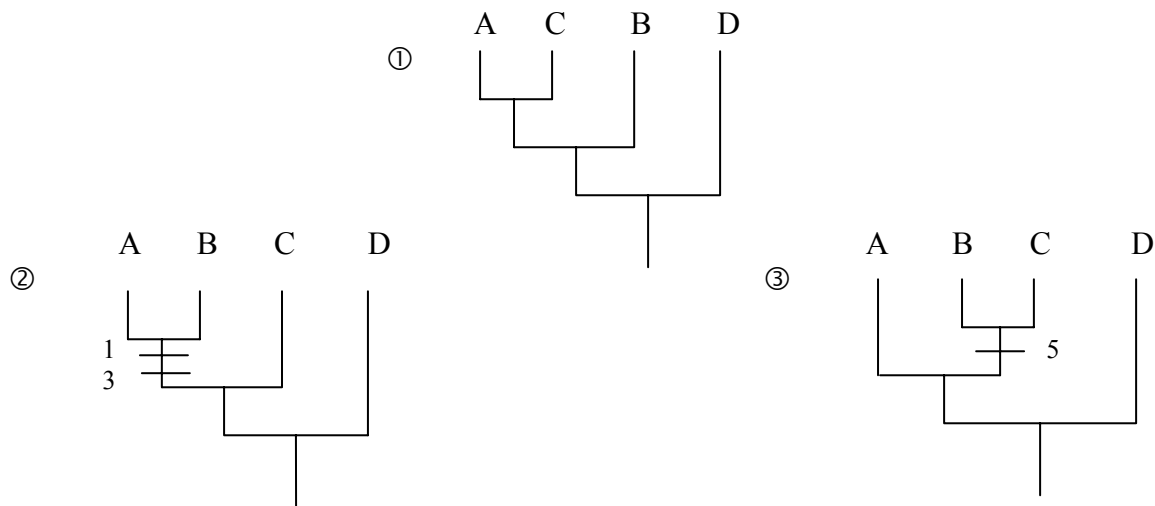
A contrario la méthode dite du *neighbor joining* est un exemple d'utilisation d'algorithmes. Elle convertit les données en distances entre taxons avant analyse. Les taxons avec les plus courtes distances sont reliés, puis on ajoute progressivement les taxons les plus distants. Cependant la matrice de distances est modifiée à chaque étape, de telle sorte que chaque paire est ajustée, sur la base de leur divergence moyenne à partir de tous les autres groupes. Aussi un arbre peut être construit, la distance observée entre deux taxons, est égale à la somme des longueurs des branches connectant les deux taxons sur l'arbre.

Nous venons de citer deux exemples simplifiés de constructions, hors il existe un grand nombre de méthodes pour convertir les données en distances, pour le choix des critères qui optimisent l'arbre..., plus ou moins adaptées aux différents types de caractères ou de taxons étudiés. Il est difficile de comparer ces nombreuses méthodes puisque le schéma phylogénétique n'est jamais réellement connu. Si les procédures informatisées permettent des analyses les plus fines possibles, il est pratiquement impossible de trouver une solution exacte lorsque la matrice de données a une taille importante. L'étude de 10 espèces peut nécessiter l'analyse de 34 549 425 arbres, celle de 20 espèces, $8 \cdot 10^{21}$ arbres ! Certains spécialistes ont ainsi recours à la méthode heuristique, qui n'examine qu'une partie des arbres possibles, choisie arbitrairement avec un balayage statistique significatif, mais qui ne garantit pas l'exactitude du résultat. Finalement, la robustesse des propositions de groupes, indiquées par la séquence de branchement du cladogramme, est testée par comparaison avec une distribution au hasard (via une méthode de bootstrap par exemple...). Elle permet ainsi de quantifier l'hypothèse des groupes monophylétiques obtenus.

Figure 1 – Exemple de construction d'un cladogramme selon la méthode de parcimonie

Caractères	1	2	3	4	5
Taxons					
A	1	0	1	1	0
B	1	0	1	0	1
C	0	1	0	0	1
D	0	0	0	0	0

D appartient au groupe extérieur.
 Pour trois taxons il existe trois arbres possibles.



2 taxons ne peuvent être regroupés que sur le partage d'apomorphies phylogénétiques codées 1.

Les caractères 2 et 4 n'apportent aucune information phylogénétique.

Dans l'arbre ① il faut supposer trois homoplasies.

Dans l'arbre ② il faut supposer une homoplasie.

Dans l'arbre ③ il faut supposer deux homoplasies.

On choisi donc l'arbre ②.

On retiendra qu'un cladogramme représente une série d'hypothèses qui devront être testées. Ce n'est pas une représentation infaillible de la réalité évolutive, exempte de toute critique, comme nous aurons l'occasion de le constater dans le chapitre VI. Pour une étude plus exhaustive de la construction des arbres phylogénétiques on se référera à Morrison (209). Après avoir fait un rapide survol des principes théoriques et des concepts d'évolution et de taxinomie, abordons maintenant la place du chien et du loup dans la systématique.

CHAPITRE II

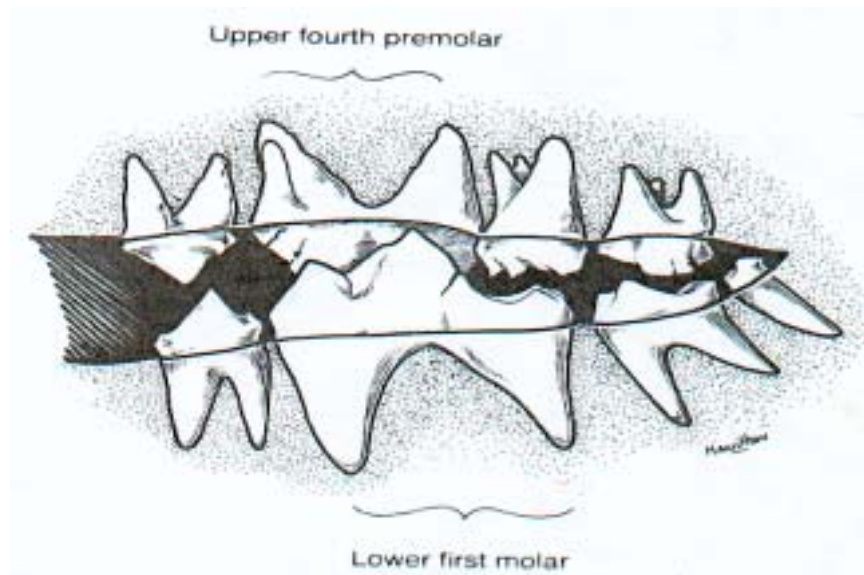
LA PLACE DU CHIEN ET DU LOUP DANS LA SYSTEMATIQUE IMPORTANCE DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES

I) Classification

S'intéresser aux relations entre espèces revient, comme nous l'avons vu, à rechercher les homologies de caractères et leurs différentiations, caractères dérivant d'un ancêtre commun. Abordons donc à partir des caractères morphologiques, la place du loup et du chien dans la taxinomie, les éléments qui ont permis à leur classification ainsi que leurs ancêtres supposés.

D'un point de vue taxinomique le chien appartient à l'ordre des Carnivores, à la famille des Canidés, au genre *Canis* et à l'espèce *familiaris*. Le loup appartenant à l'espèce *lupus*. Les carnivores se distinguent notamment des autres animaux par l'acquisition d'une canine proéminente, de molaires adaptées pour écraser, de doigts prolongés par des griffes. Ils peuvent ainsi se nourrir de chair et sont souvent des prédateurs avec des liens familiaux forts, dévoués à l'attention de leur progéniture. La plupart des carnivores terrestres (fissipèdes) sont unifiés par la possession d'une paire de carnassière, la première molaire inférieure et la quatrième prémolaire supérieure, extrêmement tranchantes et donc adaptées à couper la viande. (figure 1). Ils possèdent généralement des canines proéminentes et des prémolaires adaptées à la dilacération de tissus alors que les molaires post-carnassières servent souvent à écraser du matériel solide.

Figure 1 – Paire de carnassières (304)



II) La famille des Canidés

A) Présentation

La famille des Canidés est une famille homogène divisée en trente huit espèces répandues sur la totalité de la surface du globe excepté l'Antarctique et quelques Iles Océaniques.

Tableau 1 - Les 38 espèces classées au sein de la famille des Canidés (48)

<i>Canis lupus</i> , wolf	loup	Europe, Asia, N. America, Arctic
<i>Canis familiaris</i> , dog	chien	Worldwide
<i>Canis familiaris dingo</i> , dingo	dingo	Australia
<i>Canis rufus</i> , red wolf	loup rouge	Central N. America
<i>Canis latrans</i> , coyote	coyote	N. America
<i>Canis aureus</i> , golden jackal	chacal doré	SE Europe, N. Africa, S. Asia
<i>Canis mesomelas</i> , black-backed jackal	chacal à chabraque	Africa south of the Sahara
<i>Canis adustus</i> , side-striped jackal	chacal à flanc rayé	Africa south of the Sahara
<i>Canis simensis</i> , Simien jackal	loup d'Abyssinie	Mountains of Ethiopia
<i>Alopex lagopus</i> , arctic fox	renard polaire	Arctic
<i>Vulpes vulpes</i> , red fox	renard roux	Europe, N. Africa, Asia, N. America
<i>Vulpes corsac</i> , corsac fox	renard corsax	Central Asia
<i>Vulpus ferrilata</i> , Tibetan fox	renard Tibétin	Tibetan plateau
<i>Vulpus bengalaensis</i> , Bengal fox	renard du Bengal	India
<i>Vulpus cana</i> , Blandford's fox	renard de Blandford	SW Asia
<i>Vulpus rueppelli</i> , Rüppell's fox	renard famélique	N. Africa, SW Asia
<i>Vulpus pallida</i> , pale fox	renard pâle	Sahel
<i>Vulpus chama</i> , Cape fox	renard du cap	S. Africa
<i>Vulpus velox</i> , swift or kit fox	renard veloce	N. America
<i>Fennecus zerda</i> , fennec fox	renard fennec	N. Africa, Arabia
<i>Urocyon cinereoargenteus</i> , grey fox	renard gris d'Amérique	N. America, northern S. America
<i>Urocyon littoralis</i> , island grey fox	renard des Iles	Islands of California
<i>Nyctereutes procyonoides</i> , raccoon dog	chien Viverrin	E. Asia
<i>Dusicyon australis</i> , Falkland Is.'Wolf	loup des Iles Falkland	Falkland Islands, extinct since c. 1880
<i>Dusicyon culpaeus</i> , culpeo	renard des Andes	S. America – Patagonian subregion
<i>Dusicyon culpaeolus</i> , Santa Elena zorro	renard Sainte-Hélène	Uruguay
<i>Dusicyon gymnocercus</i> , Azarra's zorro	renard d'Azara	E. Patagonian subregion
<i>Dusicyon inca</i> , Peruvian zorro	renard Péruvien	Mountains of Peru
<i>Dusicyon griseus</i> , grey zorro	renard gris d'Argentine	SW Patagonian subregion
<i>Dusicyon fulvipes</i> , Chiloe zorro	renard de Chiloe	Island of Chiloe
<i>Dusicyon sechurae</i> , Sechuran zorro	renard du désert Australien	NW Peru, Ecuador
<i>Dusicyon vetulus</i> , hoary zorro	renard chenu	Brazil
<i>Cerdocyon thous</i> , crab-eating zorro	renard crabbier	S. America – Brazil subregion
<i>Atelocynus microtis</i> , small-eared zorro	renard à petite oreille	Central S. America – Brazil
<i>Chrysocyon brachyurus</i> , maned wolf	loup à crinière	Southern Brazilian subregion
<i>Speothos venaticus</i> , bush dog	chien des buissons	S. America – Brazilian subregion
<i>Lycaon pictus</i> , African wild dog	lycaon	Africa south of the Sahara
<i>Cuon alpinus</i> , dhole	dhole	E. and Central Asia
<i>Octocyon megalotis</i> , bat-eared fox	renard à oreille de chauve souris	Africa south of the Sahara

Leurs caractères morphologiques peu spécialisés permettent de les considérer comme représentant le type primitif moyen des carnivores modernes. Leur formule dentaire est similaire. 3/3 incisives, 1/1 canines, 4/4 prémolaires, 1 à 3/2 à 4 molaires. Leur dentition présente des caractères mixtes : canines pointues, prémolaires coupantes, molaires mousses broyeuses, carnassières puissantes. Ils peuvent donc se nourrir d'une nourriture mixte, viandes insectes ou fruits, mais au moins trois espèces le *Lycaon*, le dhole et le loup gris sont fortement carnivores si leurs ressources le permettent. Le crâne reflète un volume cérébral important et un allongement de la face. Leurs membres allongés leur confèrent une adaptation particulière à la course. Tous les canidés sauvages sont des animaux terrestres et seul le renard gris a un talent limité de grimpeur.

B) Origines

Les Miacidés sont les premiers carnivores qui peuvent être rattachés aux canidés (éocène), mais il faut attendre l'oligocène (- 35 millions d'années) pour voir apparaître les plus anciens canidés vrais avec des genres comme *Cynodictis*, *Hesperocyon* (première formule dentaire identique au chien. 3/3, 1/1, 4/4, 2/3, structure de l'oreille semblable). Les caractères du crâne sont typiquement canins mais l'aspect général évoque celui d'une belette. (figure 2). C'est au cours du miocène que l'on observe une grande diversification et extension des canidés et où l'on peut suivre une série de changements gradués nous conduisant au type moderne avec *Tomarctus* et *Leptocyon* considéré comme directement sur la lignée des espèces modernes du genre *Canis* (tableau 2) (figure 3 et 4).

Figure 2 (78)

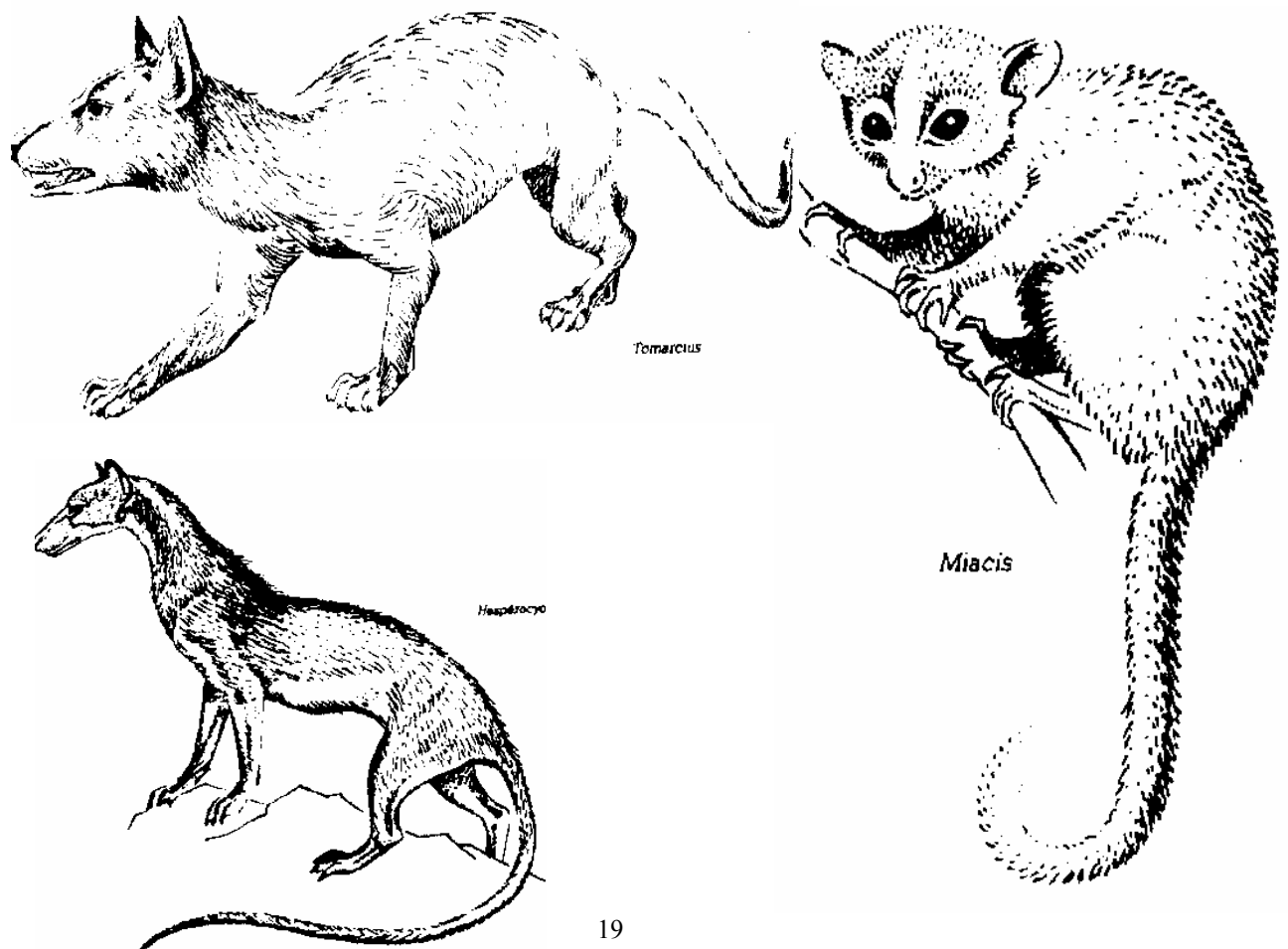


Tableau 2 - Evolution de l'anatomie des Canidés depuis l'ère tertiaire (276)

	CARNASSIERES	BULLE TYMPANIQUE	OS DU CARPE	DOIGTS
EPOQUE ACTUELLE				Griffes émoussées, 4 doigts à chaque membre, allongés et compactes, doigt 1 vestigial au membre antérieur
PLEISTOCENE 3 millions d'années – 10 000 genre <i>Canis</i>	Carnassières différenciées au tranchant longitudinal			
PLIOCENE 7-3 millions d'années genre <i>Tomarctus</i>		Bulle tympanique complètement ossifiée	Scaphoïde et semi-lunaire fusionnés, grande cohésion des os du carpe	4 doigts principaux à chaque membre, doigt 1 réduit présent uniquement au membre antérieur
MIOCENE 26-7 millions d'années genre <i>Cynodesmus</i>	Tranchant tend à devenir antéropostérieur			
OLIGOCENE 38-26 millions d'années genre <i>Cynodictis</i>	Carnassières pleinement différenciées tranchant oblique			Griffes acérées subrétractiles 5 doigts à chaque membre, le doigt 1 réduit non opposable
EOCENE 54-38 millions d'années genre <i>Miacis</i>		Bulle imparfaitement ossifiée	Scaphoïde et semi-lunaire tendent à fusionner	Griffes acérées subrétractiles 5 doigts) chaque membre, le doigt 1 diverge
PALEOCENE 65-54 millions d'années	Trois dents tri tuberculeuses tranchants petits obliques et transverses	Bulle tympanique non ossifié	Scaphoïde et semi-lunaire séparées	Griffes acérées subrétractiles 5 doigts a chaque membre, le doigt 1 partiellement opposable

EPOQUE	STADE CLIMATIQUE	DATE (en année)
HOLOCENE	Post Glaciaire	10 000 – 0
FIN PLEISTOCENE	Glaciation WURM II Interglaciaire WURM I-II Glaciation WURM I Interglaciaire EEM	30 000 – 10 000 40 000 – 30 000 70 000 – 40 000 100 000
MILIEU PLEISTOCENE	Glaciation RISS II Interglaciaire ILFORD Glaciation RISS I Interglaciaire HOLSTEIN Glaciation MINDEL Interglaciaire CROME Glaciation GUNZ II Interglaciaire WAALION Glaciation GUNZ I	230 000 400 000 1 Million
VILLA FRANCHIEN Début Pléistocène	Interglaciaire de TEGDEN alternance de forêts et de steppes	3,3 Millions
FIN PLIOCENE	Forêts denses	4 millions

Figure 3 – Evolution de la dentition supérieure gauche des Canidés (276)

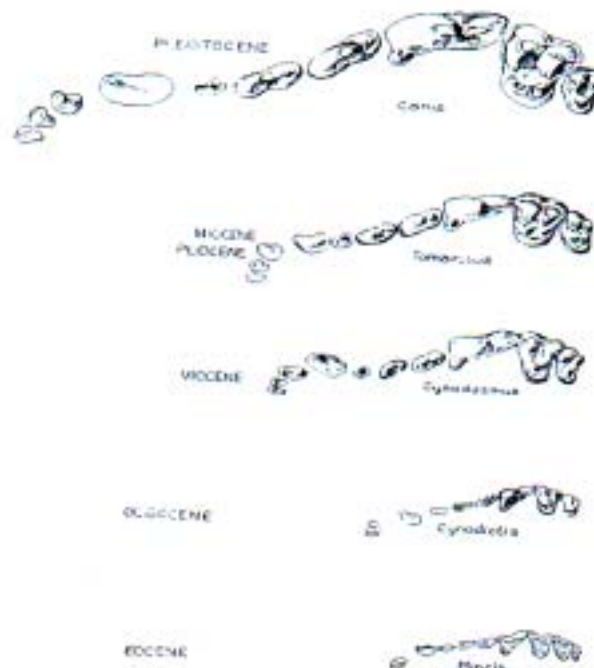
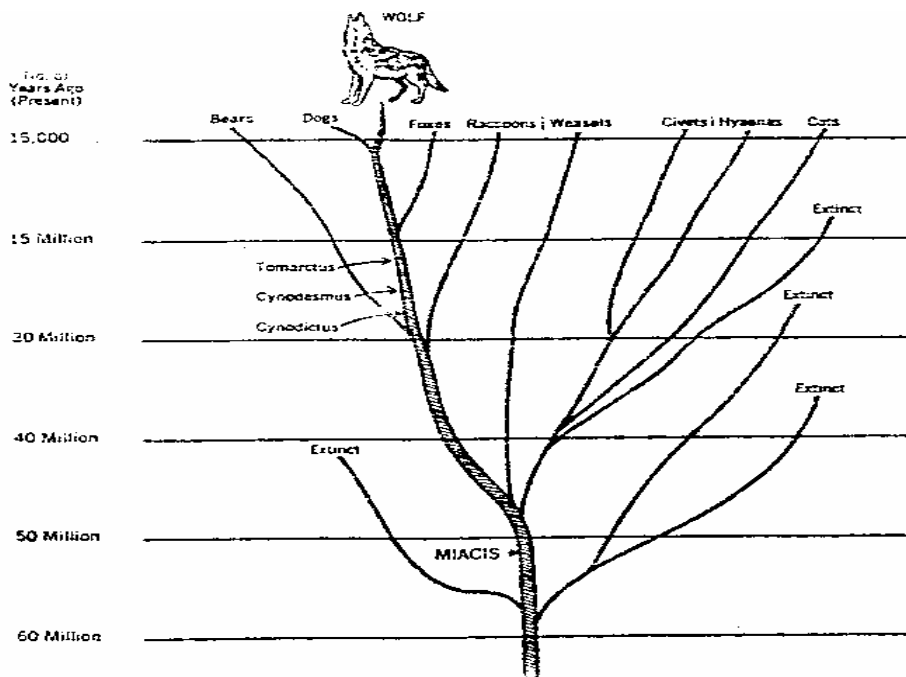


Figure 4 – Origines possibles du loup (155)



C) Les sous familles

Bien qu'il existe un consensus sur les genres inclus dans la famille des canidés il existe pourtant de nombreux désaccords sur le statut de plusieurs espèces et leur regroupement en sous familles. Une nomenclature classique basée sur les caractères morphologiques répartit les canidés en trois sous familles.

- ↳ Les *Cuoninés*, caractérisés par une carnassière inférieure avec une talonide comportant un seul denticule en forme de crête, regroupant trois genres actuels, *Spéothos*, *Cuon* et *Lycaon*.
- ↳ Les *Otocyoninés* ne contenant que le genre *otocyon* dont le nombre de dents peut atteindre cinquante.
- ↳ Les *Caninés* caractérisés par une carnassière inférieure avec une talonide en cupule et deux denticules, comprenant essentiellement deux genres *Vulpes* et *Canis*.

Clutton Brock et son équipe (46) ont passé en revue la famille des Canidés en utilisant une méthode numérique sur 90 caractères relatifs au squelette, au pelage, à l'anatomie interne et au comportement. Ses résultats confirmèrent que les trois genres les plus importants (*Canis*, *Vulpes* et *Dusicyon*), sont étroitement apparentés mais méritent bien d'être séparés. Aussi trois sous familles semblent bien se dégager, avec les canidés ressemblant au loup incluant le genre *Canis*, les canidés ressemblant au renard commun incluant le genre *Vulpes* et les renards sud américains avec le genre *Dusicyon*. Le dhole (*Cuon alpinus*) ainsi que le *lycaon* (*Lycaon pictus*) sont souvent associés au premier groupe. Le renard polaire (*Alopex lagopus*) au deuxième, le renard crabié (*Cerdocyon thous*) au troisième. Pour les autres espèces, elles font soit partie d'un quatrième groupe assez éclectique soit elles sont associées au troisième groupe. C'est le groupe 1 et le genre *Canis* qui nous intéressent ici.

III) Le genre *Canis*

A) Origines

Le premier membre du genre *Canis*, *Canis lepophagus*, apparaît vers – 10 millions d’années en Amérique (figure 5). Il a environ la taille du coyote actuel. En Europe, le genre *Canis* fait son apparition environ à la même époque en Espagne, avec *Canis cipio*, à partir duquel vont se diversifier les espèces du genre *Canis*. On commence alors à séparer les ancêtres du loup, coyote et chacal. Il faut attendre la fin du Villafranchien, il y a environ 2 millions d’années, pour voir apparaître l’ancêtre du loup, *Canis etruscus*, de taille légèrement inférieure au loup moderne. (figure 6). Il se développe sous la glaciation de Mindel à l’inverse de beaucoup de canidés, sans rapport avec le genre *Canis*, qui semble-t-il, moins adaptés au froid, disparaissent

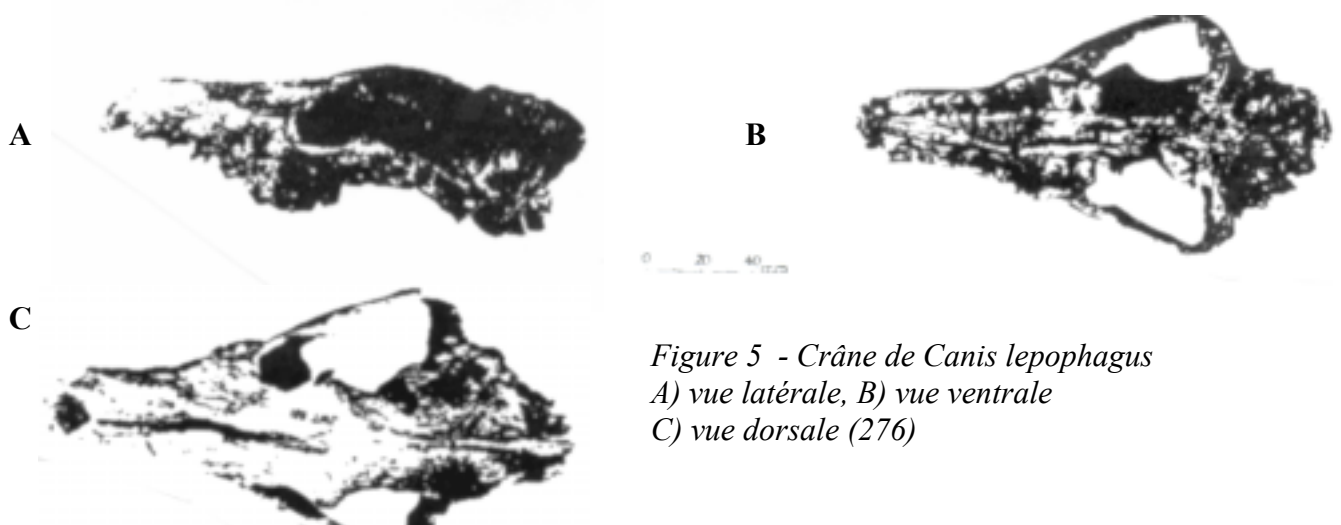


Figure 5 - Crâne de *Canis lepophagus*
A) vue latérale, B) vue ventrale
C) vue dorsale (276)

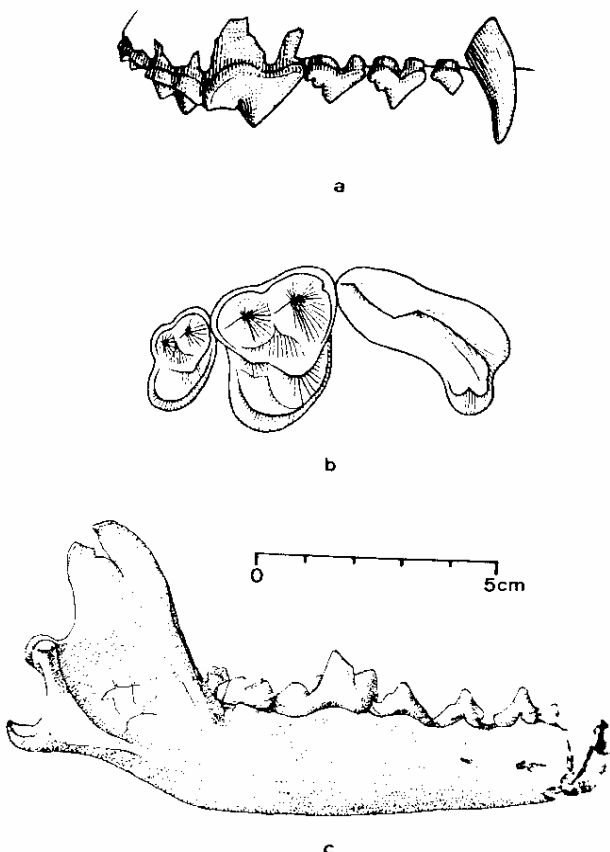


Figure 6 - La dentition de *Canis etruscus* (276)
a) maxillaire supérieur face externe
b) carnassière et tuberculeuses face occlusive
c) demi mandibule droite face externe

Les loups ne font leur apparition qu'à la base du pléistocène moyen en Europe soit vers – 1 million d'années. La stabilité morphologique de certaines populations a permis d'établir des sous espèces correspondant à des stades évolutifs précis. Au départ on rencontre des sous espèces plus petites comme *Canis lupus lubellensis* décrite par Bonifay (30). Ensuite durant le rissien, alors que le type lourd est pleinement réalisé au point de vue morphologique, des études métriques montrent une augmentation régulière de la taille jusqu'au wurmien où elle atteint son maximum. Les espèces vivantes actuellement sont d'une taille bien inférieure au loup wurmien. En Amérique du Nord le loup apparaît également au milieu du pléistocène. Au gré des glaciations les échanges par le détroit de Béring sont si nombreux qu'il devient difficile de séparer les populations de loups évoluant en Amérique et en Eurasie. Cependant une petite sous espèce de loup *Canis lupus edwardii* décrite par Gazin (110), du Sud Ouest des Etats-Unis, pourrait être l'ancêtre des petits loups d'Asie, *Canis lupus variabilis* et sa forme moderne *Canis lupus chanco*, dont nous verrons l'importance plus loin.

Le chacal et le coyote sont également apparus au début du pléistocène à partir de descendants de *Canis lepophagus* et *Canis cipio*, l'un sur l'ancien monde, le chacal en Asie et en Afrique, et l'autre sur le nouveau monde, le coyote.

L'ensemble des résultats présentés sont étayés sur l'analyse de caractères morphologiques rencontrés chez les fossiles. Ils prennent souvent en compte par exemple une description précise de la dentition, le nombre, l'orientation, la finesse, la forme de la mandibule, la forme précise de chaque dent. Par exemple, pour la carnassière, l'aspect de la talonide possédant ou non une crête, divisé ou non en deux cuspides, l'orientation de sa partie tranchante etc. Pour *Canis etruscus* par exemple, la deuxième molaire inférieure présente deux cuspides également développées alors que chez le loup l'externe domine la partie interne. La troisième molaire est comparativement plus développée que chez les loups car de même taille mais portée par des mandibules plus faibles. La première prémolaire est réduite mais la deuxième et troisième prémolaires sont de tailles comparables, l'une et l'autre possédant une denticule postérieure. La carnassière supérieure présente une talonide portant une denticule tranchante qui se rapproche de celle de la carnassière du chacal mais les tuberculeuses rappellent celles du loup. *Canis etruscus* possède une forte crête sagittale comme le loup mais son museau est sensiblement plus fin et plus effilé. La taille est plus petite, les os plus graciles. On comprend donc que l'établissement d'une linéarité est loin d'être évident et les propositions de filiation relèvent souvent de la subjectivité des auteurs. En fait tout se passe comme si l'établissement de l'arbre phylogénétique se faisait plus en épis que linéairement. Ceci pourrait être la résultante de différents facteurs. On peut par exemple supposer que l'ancêtre ne fut pas retrouvé ou conservé (du fait de l'action de l'environnement, les chances pour qu'un animal mort sur un site soit représenté dans les dépôts par un os identifiable se chiffrent à moins de 0,01 %, souvent beaucoup moins (109)). Une autre hypothèse serait que le passage d'une espèce à une autre procéda par de fortes variations, à l'encontre de l'aphorisme « *natura non facit saltum* » cher à Darwin.

B) Les espèces actuelles

Le genre *Canis* dont nous venons d'esquisser les origines supposées comprend à l'heure actuelle sept espèces sauvages et le chien domestique (tableau 3).

Tableau 3 - Le genre *Canis* et ses sous espèces (159)

Loup, *Canis lupus* (65 cm, 27-54 kg.) : vivant en Eurasie et Amérique du Nord, il possède de très nombreuses sous-espèces (MECH, 1970), les nordiques massives, celles du sud (Chine, Inde, Arabie) plus petites :

Eurasie

- loup arctique, *Canis lupus albus*
- loup commun, *C. l. communis*
- loup européen, *Canis l. lupus*
- loup sibérien, *C. l. turuchanensis*
- loup du Kamtchatka, *C. l. dybowskii/kamstchaticus*
- loup atlantique, *C. l. flavus*
- loup d'Espagne, *C. l. signatus*
- loup méditerranéen, *C. l. deitanus*
- loup des roseaux ou de Pannonie, *C. l. minor*
- loup des Balkans, *C. l. kurjak*
- loup de l'Altaï, *C. l. altaicus*
- loup de Mongolie, *C. l. dorogostaiskii*
- loup de Mandchourie, *C. l. rex*
- loup de Corée, *C. l. coreanus/hattai/tschiliensis*
- loup du Japon, *Canis l. hodophylax*
- loup turanien, *C. l. campestris*
- loup de Chine, *Canis l. chanco*
- loup du Tibet, *C. l. laniger*
- loup de l'Himalaya, *C. l. niger*
- loup de Bactriane, *C. l. bactrianus*
- loup de Caucase, *C. l. hairstanicus/cubanensis*
- loup arabe, *Canis l. arabs*
- loup indien, *Canis l. pallipes*

Amérique du Nord

- loup du Groenland, *C. l. orion*
- loup de l'île de Melville, *C. l. arctos*
- loup de toundra des îles de Banks, *C. l. bernardi*
- loup de toundra de l'île de Baffin, *C. l. manningi*
- loup de toundra de l'Alaska, *C. l. tundrarum*
- loup continental de l'Alaska, *C. l. pambasileus*
- loup de l'Archipel d'Alexandre, *C. l. ligoni*
- loup de Colombie britannique, *C. l. columbianus*
- loup de la vallée du Mackenzie, *C. l. occidentalis*
- loup de toundra du Mackenzie, *C. l. mackenzii*
- loup de forêt du Canada central, « timber wolf », *C. l. griseoalbus*
- loup de la Baie d'Hudson, *C. l. hudsonicus*
- loup du Labrador, *C. l. labradorius*
- loup de l'île de Vancouver, *C. l. crassodon*
- loup des Cascades Mountains, *C. l. fustus*
- loup des Rocheuses du Nord, *C. l. inermis*
- loup des Grandes Plaines, *C. l. nubilus*
- loup de forêt de l'Est, *C. l. lycaon*
- loup des Rocheuses du Sud, *C. l. youngi*
- loup des Mogollon Mountains, *C. l. mogollonensis*
- loup gris du Texas, *C. l. monstrabilis*
- loup du Mexique, *C. l. baileyi*

Loup de Caroline, *Canis, rufus* (30 kg.) : Sud-Est des Etats-Unis

Coyote, *Canis latrans* (55-60 cm, 15 kg.) : Amérique du Nord, dans des niches différentes de celles du loup, semblables à celles des chacals.

Chacal commun ou doré, *Canis aureus* (45-50 cm, 7-10 kg.), le seul chacal dont l'aire de distribution chevauche celle du loup, avec ses sous-espèces, *C. a. aureus*, *C. a. lupaster*, *C. a. doerderleini*.

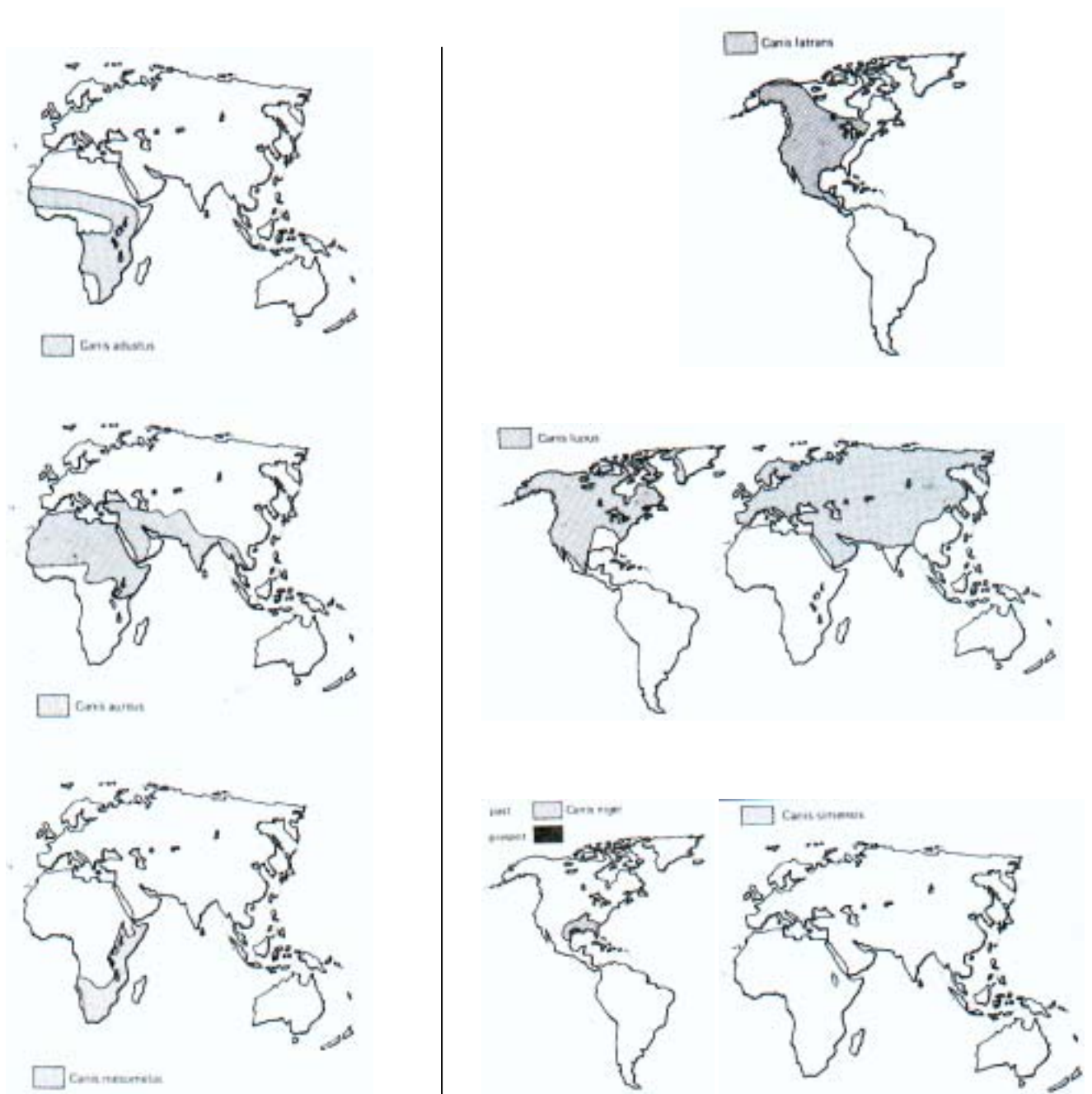
Loup d'Abyssinie, ou cabéru, *Canis simensis* (60 cm, 15-20 kg.)

Chacal à chabraque ou à dos noir, *Canis mesomelas* (40-45 cm, 7-14 kg.)

Chacal rayé ou à flancs rayés, *Canis adustus* (40 cm, 9 kg.).

La diffusion du loup couvre une vaste zone circumpolaire en Eurasie et en Amérique du Nord. La présence du loup a récemment aussi été établie en Afrique plus précisément en Egypte où pendant longtemps le loup égyptien était confondu avec le chacal doré. Les chacals forment le groupe des canidés remplaçant les loups en Afrique. Seul le chacal doré est retrouvé en dehors du continent africain. Le coyote quant à lui est présent en Amérique du Nord dans des niches écologiques proche du chacal en Afrique. Le coyote ainsi que le chacal doré ont des aires de distribution qui peuvent chevaucher celles du loup (figure 7).

Figure 7 – Distribution des espèces du genre *Canis* (268)



C) Le loup

Le loup regroupe un nombre important de sous espèces dont la morphologie est adaptée à des niches écologiques différentes et variées. Certaines de ces sous espèces, trop chassées, ont disparu.

Le pelage des loups est extrêmement variable. Un pelage noir chez les loups d'Europe et d'Amérique du Nord ou encore d'un blanc soyeux chez *Canis lupus arctos* au Canada. Un ton gris sombre chez *Canis lupus crassadon* de l'île de Vancouver alors que c'est d'un pigment de couleur cannelle que se pare *Canis lupus fuscus* sur la côte de la Colombie Britannique. Ainsi toute une palette de couleurs et ses subtils mélanges dessinent sur le pelage des loups une robe souvent adaptée à leurs niches écologiques, où l'osmose des couleurs avec la nature environnante devient évidente.

La taille est également variable d'une sous espèce à l'autre. C'est chez le loup indien, *Canis lupus pallipes*, et les loups de la péninsule arabique, *Canis lupus arabs*, que l'on rencontre les plus petits représentants de l'espèce. Un loup mâle adulte pèse alors un peu moins de vingt kilos pour un mètre trente de long, alors que des loups européens ou d'Amérique qui font entre soixante et quatre vingt kilos, ont une taille au garrot pouvant dépasser quatre vingt centimètres et une longueur du museau au bout de la queue allant jusqu'à un mètre quatre-vingt. En fait la taille des loups respecte assez bien la règle de Bergman (cité par 109) qui prédit que la taille moyenne des mammifères, qui sont homoiothermes (température supérieure à celle de l'environnement) varie en corrélation avec le climat. En effet la taille des loups des régions froides est nettement plus grande que celle des loups du Sud. Le déterminisme de telles variations est lié au fait que l'augmentation de taille s'accompagne d'une augmentation de volume à la puissance trois tandis que l'augmentation correspondante de la surface se fait au carré. En conséquence les pertes de chaleur et donc d'énergie sont relativement moindres chez les grands individus. La sélection naturelle favorisera les animaux d'une certaine taille, déterminée par les conditions climatiques.

On peut ainsi distinguer :

➤ Les loups méridionaux de petite taille, ils constitueraient une souche primitive, leur organisation sociale est moins développée, ils sont cantonnés actuellement dans la péninsule arabique, au sud de l'Asie et au Mexique avec *Canis lupus baileyi*.

➤ Des loups septentrionaux plus grands dont l'organisation sociale plus évoluée permet la chasse en groupe avec des populations intermédiaires reliant ces deux groupes.

D) Le chien

La dernière espèce appartenant au genre *Canis* est *Canis familiaris*, le chien. Répartis à travers le globe, tout le monde connaît la grande diversité des chiens. Rien qu'en France la Société Centrale Canine reconnaît plus de trois cent races, pouvant aller du chihuahua au dogue allemand, en passant par le teckel ou le boxer. Cette formidable diversité est la raison pour laquelle certains admettent encore de nos jours l'existence de plusieurs ancêtres pour nos chiens.

Dans la mesure où le chien est susceptible de produire des hybrides fertiles avec le loup et le chacal, Jane Unter en 1787, considérait ces trois canidés comme une seule espèce. A contrario, pour Linné, en 1758, le chien devait être une espèce séparée puisque sa queue recourbée sur elle-même (cauda curvata) n'était retrouvée chez aucun autre canidé. Il opposait chiens et loups par la variation de configuration de la queue du chien d'une forme de faucille

à une boucle tendue, alors que pour le loup elle était toujours droite lorsqu'elle était relâchée. Darwin considérait que le chien devait nécessairement provenir d'au moins une demi-douzaine d'espèces sauvages et avouait que l'on ne pourrait jamais s'assurer de son origine avec certitude. Depuis Darwin, le grand dilemme était de savoir si le chien descendait du loup ou du chacal. Lorentz considérait que certaines races descendaient du chacal d'autres du loup.

L'idée d'un polyphylétisme fut étayée par le fait que plusieurs canidés ont subi des tentatives de domestication. Hamilton Smith décrivait en 1839 la domestication du renard des Andes (*Dusicyon culpeus*) en Patagonie (48). C'est également le cas du renard gris (*Dusicyon griseus*) au même endroit ou le renard crabier (*Cerdocyon thous*) et l'azara (*Dusicyon gymnocercus*) au Brésil (48). Le renard commun ou le chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides*) ont été élevés en captivité pour leur fourrure (47). Ceci laisse donc supposer que d'autres espèces ont été apprivoisées et élevées en captivité de temps en temps et par conséquent, auraient pu être à l'origine de beaucoup de races actuelles. Que pouvons nous en penser aujourd'hui ?

IV - Taxinomie du chien parmi les Canidés : critères morphologiques

A) Problème posé par la diversité de *Canis familiaris*

Il semble admis aujourd'hui que les animaux domestiques sont d'origine monophylétique. C'est à dire que chaque forme domestique n'a qu'un seul ancêtre sauvage. En est-il de même pour le chien ? Les traits morphologiques de nos chiens domestiques présentent une diversité rencontrée chez aucune autre espèce domestique. Plus encore, les variations au sein de cette espèce sont plus importantes que celles existant entre les autres canidés qui lui ressemblent (chacal, loup, coyote) comme le révèle l'analyse morphométrique selon une méthode phénétique présentée dans la figure 8. La figure 9 illustre cette diversité.

Figure 8 – Matrice de distance pour cinq espèces de canidés à partir d'une méthode morphométrique utilisant des mesures crâniennes de proportions (51)

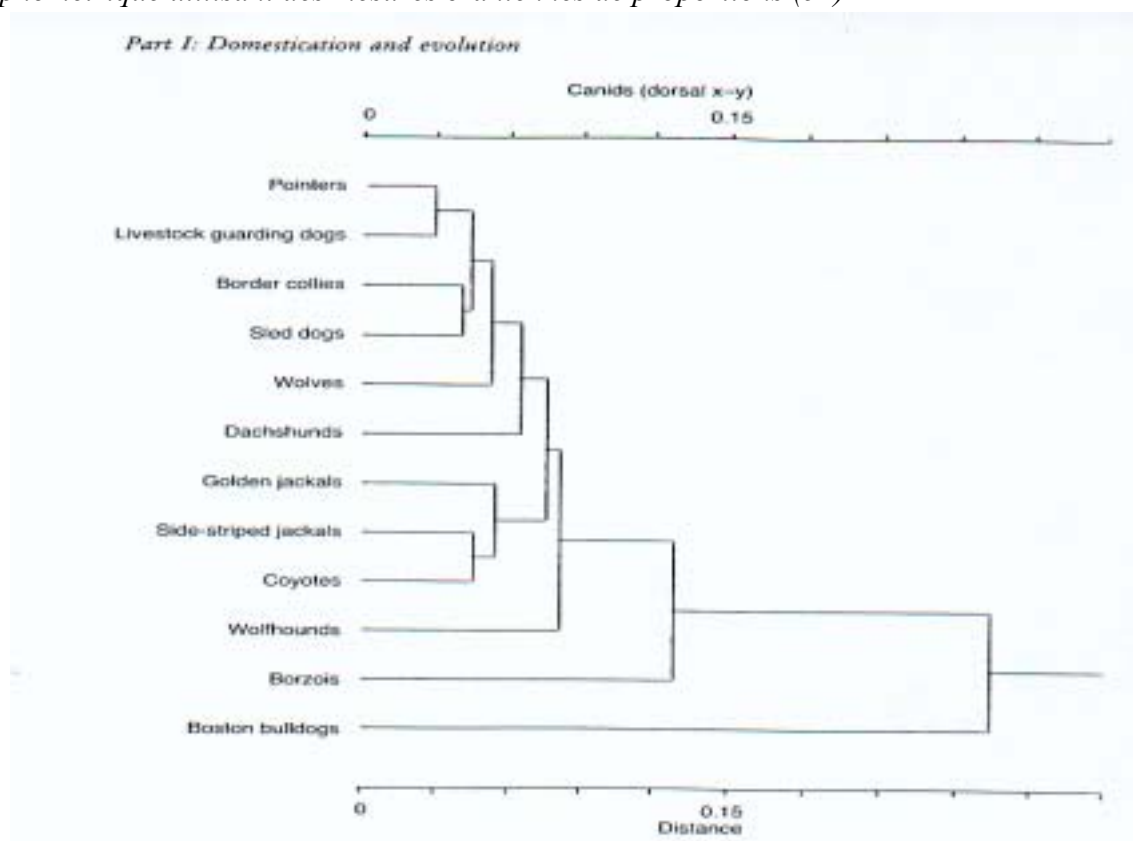
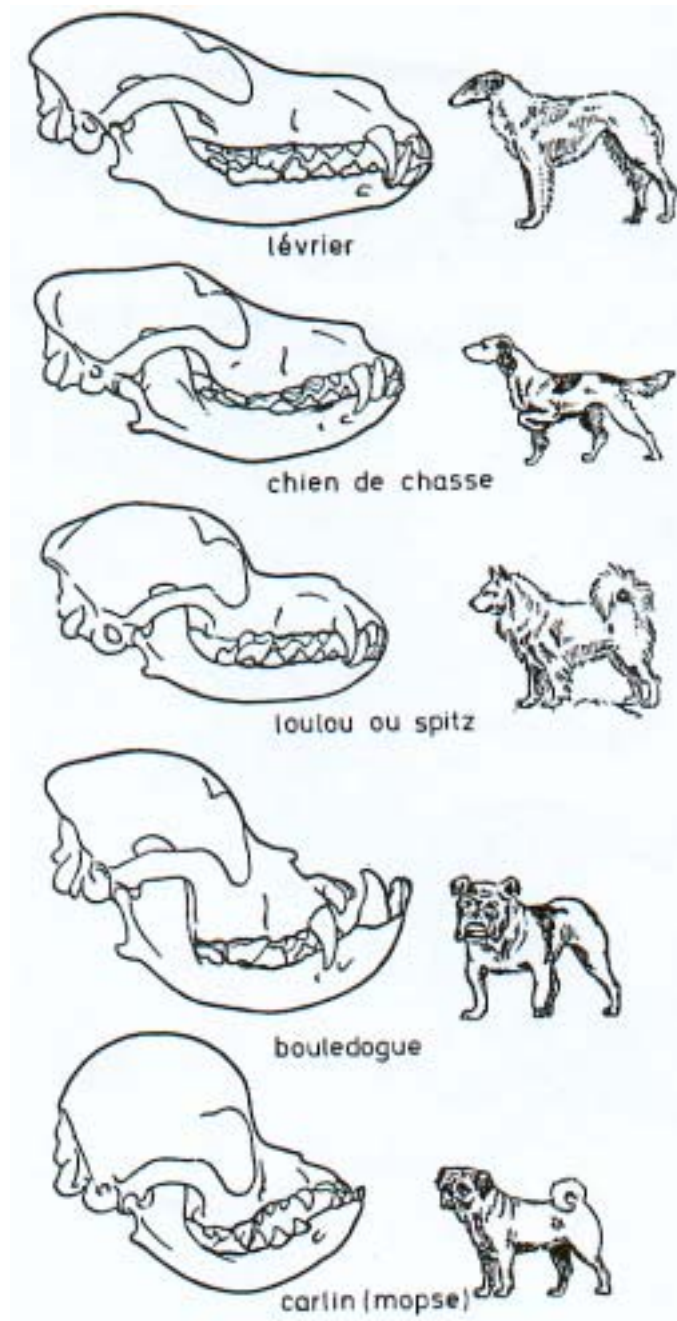


Figure 9 – La variation des races canines illustrée par quelques crânes (109)



Devant une telle variété, qui plus est, où la sélection artificielle a certainement joué un rôle considérable, il semble difficile d'établir une filiation simple et unique. On pourrait aisément supposer que les chiens nordiques comme le sibérien husky descendent du loup alors que d'autres races plus petites pourraient descendre du renard ou du chacal. Si l'on prend les critères ostéologiques distinctifs du chien et du loup, on s'aperçoit que pour certains traits comme la longueur de la carnassière supérieure, le chien est plus proche du chacal (tableau 4). Pourtant, en ne s'attachant qu'à un seul caractère, il est difficile de conclure puisqu'il nous faut distinguer s'il s'agit d'un caractère hérité d'un ancêtre commun ou s'il s'agit d'un phénomène de convergence (cf. chap. I). Aussi certains auteurs comme Olsen (cité par 276) préconisent une analyse multi variables.

Comment dès lors faut-il placer le chien dans la phylogénèse des Canidés ? C'est à Wayne que l'on doit l'une des études les plus intéressantes sur la comparaison morphologique entre chiens domestiques et canidés sauvages de par la variété des sujets et des caractères mesurés

Tableau 4 – Critères ostéologiques distinctifs du chien et du loup (109)

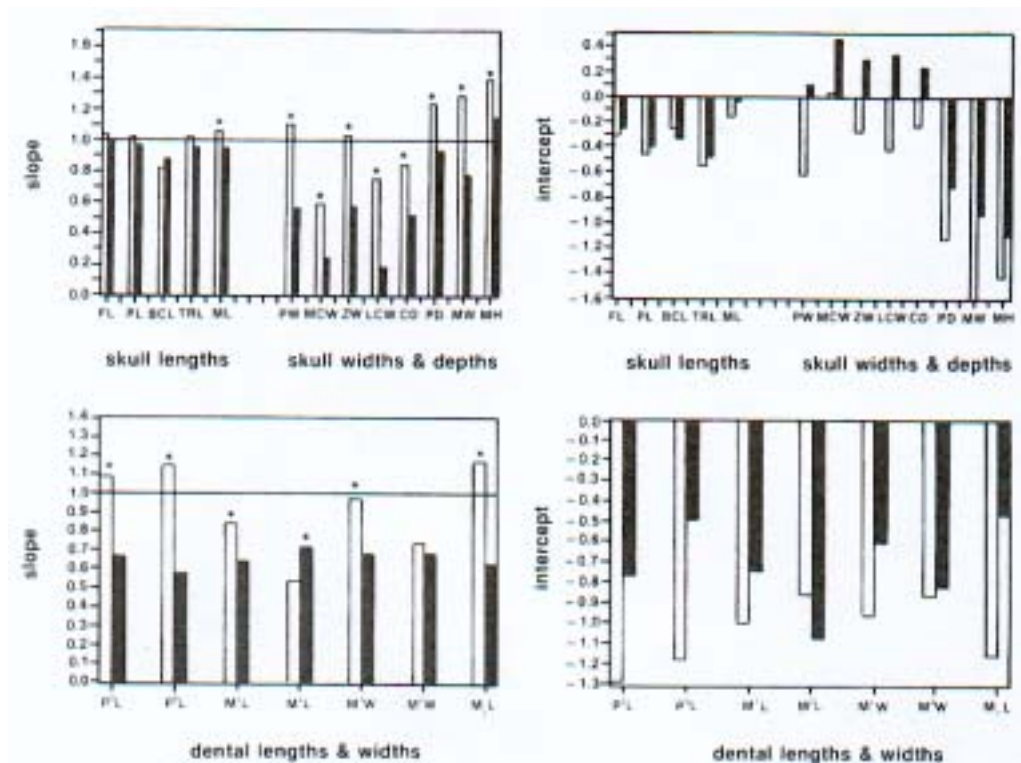
- Réduction générale de la taille et des dimensions osseuses.
- Raccourcissement de la face, visible surtout au niveau de l'os maxillaire, la rangée prémolaire pouvant subir une réduction de 20 % de sa longueur et la rangée molaire de 5-10 % (BÖKÖNYI, 1975). En conséquence :
- Dents jugales (prémolaires) resserrées, se chevauchant : longueur du processus alvéolaire < longueurs cumulées des prémolaires (ce détail peut s'observer chez le renard). DEGERBOL (1961) définit l'indice de chevauchement comme le rapport des longueurs additionnées des pré-carnassières à la distance entre les alvéoles de la canine et de la carnassière (au maxillaire).
- Longueur de la carnassière sup. P4 > longueur des post-carnassières M1+M2 chez le loup, < chez le chien (BOULE, 1919) ou le chacal (GARROD et BATE, 1937), avec l'exception du loup indien, *Canis l. pallipes* (CLUTTON-BROCK 1969).
- Longueur de la carnassière sup. P4 < 22 mm chez le chien, ≥ 25 mm chez le loup.
- Bord caudal du palais osseux en arrière des dernières molaires supérieures M2 chez le chien, à leur niveau chez le loup (ILJI N, 1941) (±).
- Processus zygomatique de l'os maxillaire très écarté chez le chien, formant un angle aigu chez le loup (SCHÄME, 1922) (±).
- Raccourcissement de la crête sagittale externe et protubérance occipitale externe beaucoup moins saillante chez le chien.
- Formation du stop, angle obtus entre le crâne et la face
- Sinus frontaux plus développés
- Yeux plus arrondis et dirigés plus en avant. L'angle orbitaire (STUDER, 1901) serait supérieur à 49° chez le chien, inférieur chez le loup (±).
- Bulles tympaniques volumineuses et arrondies chez le loup, réduites et aplaties chez le chien.
- Capacité crânienne réduite chez le chien.
- Mandibule plus convexe à son bord ventral.
- Processus coronoïde plus étroit et plus incurvé caudalement chez le chien et *C.l. chanco* (OLSEN et OLSEN, 1977).
- Longueur de la carnassière inférieure M1 < 23 mm chez le chien, ≥ 23mm chez le loup (23-24 mm : 7 % des loups eurasiatiques ; ≥ 25 mm : 93 % des sujets, de BEAUFORT, 1987)

2) Les études de Wayne

La première étude (296) s'intéresse à la morphologie du crâne. 21 mesures du crâne et des dents sont réalisées sur 202 chiens et 95 canidés sauvages. Une analyse bi-variable est utilisée pour comparer les chiens domestiques et les canidés sauvages à l'aide des données de longueur et de largeur des mesures obtenues. Des droites de régressions du type $y = a + bx$ sont établies pour les canidés sauvages et pour les chiens domestiques et ensuite comparées. Les modifications entre y et x sont allométriques si b est différent de 1 et isométrique si $b = 1$. La variable x est la longueur totale du squelette. C'est une variable indépendante qui sert de référence pour représenter la taille de l'animal. Y correspond aux différentes mesures réalisées. On cherche ainsi à comparer si les changements de taille entre espèces sauvages et entre races de chiens s'accompagnent des mêmes modifications, notamment en proportion sur le reste du squelette.

En ce qui concerne la croissance en longueur de la plupart des os de la face par rapport à la longueur du squelette, on observe une isométrie intra et inter spécifique, c'est à dire qu'une augmentation de taille s'accompagne de changements dans les mêmes proportions de longueur chez les canidés sauvages et domestiques (figure 10).

Figure 10 – Histogrammes des coefficients directeurs (slope) et des ordonnées à l'origine (intercept) pour les droites de régressions interspécifiques (blanc) et intra spécifiques (noir) pour différentes mesures de la longueur du squelette. Les astérisques indiquent les mesures statistiquement distinguables ($p < 0,05$) (296).

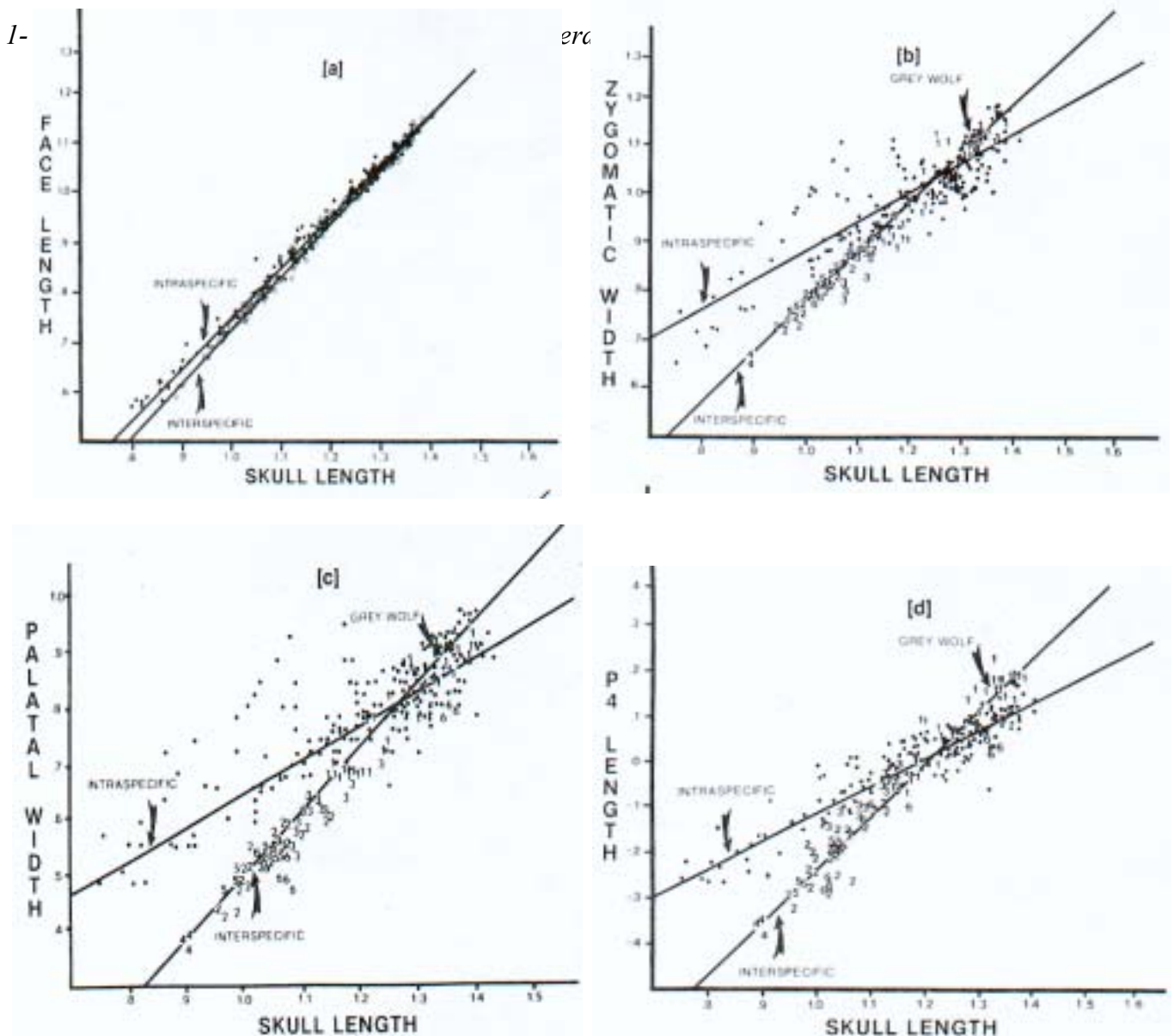


Ceci laisse supposer une faible variation possible, lors du développement, pour l'ensemble de la famille des Canidés, puisque l'on rencontre les mêmes similarités, pour des niveaux taxinomiques différents, qui ont subit des régimes de sélections différents. Par exemple, on peut logiquement supposer que l'homme n'a pas cherché de manière homogène, à accroître l'habilité de l'ensemble des chiens à attraper, démembrer ou mastiquer des proies

vivantes. De facto, la sélection de caractères comme la longueur de la face, du palais ou de la mandibule, aurait du être extrêmement différente de ce que l'on retrouve chez des espèces sauvages, ce qui n'est pas le cas. Pour toutes les races de chiens, on observe la même isométrie entre longueur des mesures de la tête et longueur du squelette. Hors, il semble peu vraisemblable que ce soit le résultat d'une même sélection par les éleveurs.

A contrario, les différentes mesures de largeur du squelette crânien, de longueur et de largeur des dents par rapport à la longueur du squelette, montrent une séparation entre races de chiens et espèces sauvages d'autant plus importante que la taille diminue. Toutes les petites races ont un squelette plus large que leurs vis-à-vis sauvages pour une même longueur de squelette. Cependant des droites de régressions se coupent pour des tailles importantes ce qui implique que les grands chiens sont similaires en taille et en proportion seulement avec leurs plus proches parents ressemblant au loup (1 de la figure 11) (cf. aussi Olsen 219).

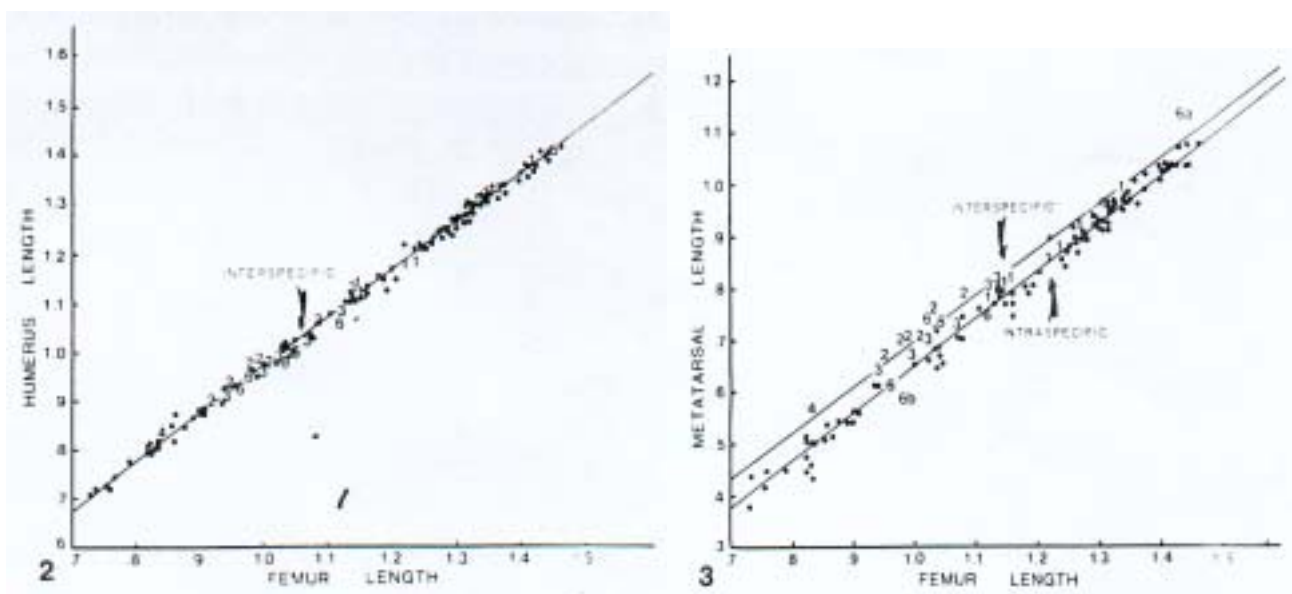
Figures 11 – a) Droite de régression des logarithmes des mesures de longueur de la face par rapport à la longueur totale du squelette pour les chiens (cercles clairs) et les espèces de canidés sauvages (cercles noirs) - b, c, d) Idem pour les mesures de largeurs de l'os zygomatic, et du palais et de longueur de la 4^{ème} molaire (296)



Une exception concerne l'allométrie de la longueur des dents. Les loups ont les dents plus longues que leurs vis-à-vis domestiques de même taille. Ces différences pourraient refléter une différence entre sélection naturelle et artificielle. Seule la molaire 2 (m2) ne suit pas cette règle. De plus pour cette dent, les régressions de largeur intra et inter-spécifiques ne sont pas significativement différentes. Mais chez les Canidés m2 est souvent vestigiale. C'est parmi toutes les molaires celle qui présente les plus importantes variations de morphologie. Par conséquent, les différences de longueur et de largeur pour m 2, par rapport aux autres indices dentaires, semblent s'étayer sur une différence d'intensité de sélection pour les fonctions dentaires chez les animaux sauvages et domestiques. Cet exemple pour la molaire 2 corrobore l'idée selon laquelle les différences observées pour les dents relèvent essentiellement de différences fonctionnelles, et donc soumises à la pression de sélection, plutôt qu'à de fortes variations de développement. L'exemple du renard à oreilles de chauve souris (*Otocyon megalotis*) est à cet égard assez saillant. Chez cette espèce, m 2 s'est dupliquée. Chez le chien on observe parfois cette duplication à travers des mutations spontanées, mais chez le renard à oreilles de chauve souris elle fut fixée, conséquence vraisemblable d'une adaptation à son régime insectivore. Il est donc difficile d'échapper au phénomène de convergence et d'utiliser ce caractère pour retrouver l'ancêtre du chien.

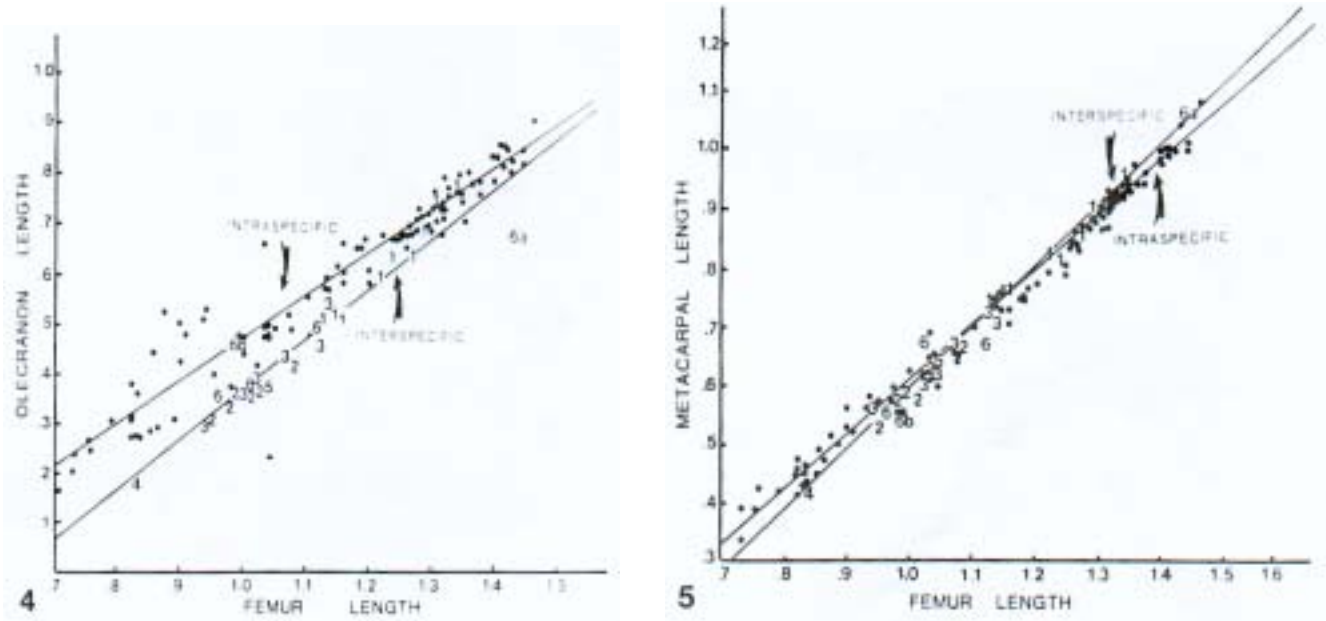
Une autre étude semblable (297) portant sur 21 mesures du squelette appendiculaire sur 118 chiens représentant 65 races et 192 canidés sauvages représentant 27 espèces fut réalisée. La variable indépendante de référence, (x), est la longueur du fémur. Dans un premier temps, on note que la plupart des os longs présentent une allométrie de croissance en longueur inter et intra-spécifique (b différent de 1). Pour certains os comme l'humérus les droites de régressions sont similaires (figure 12).

Figure 12 – Droites de régressions des logo rythmes des mesures de longueur de l'humérus et des métatarses par rapport à la longueur du fémur (297)



13). Pour l'olécrane, la scapula et les os métapodiaux les droites sont différentes (figure 13).

Figure 13 – Droites de régressions des logo rythmes des mesures de longueur de l'olécrane et des métacarpes par rapport à la longueur du fémur (297)

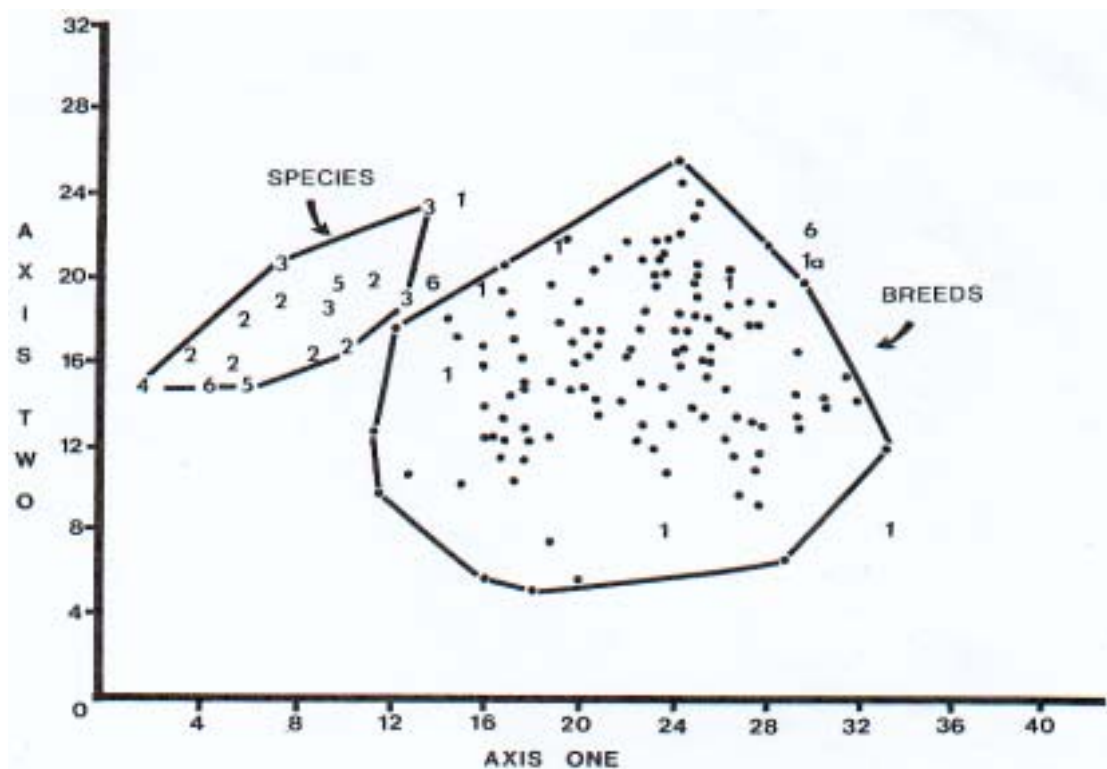


Elles sont proches l'une de l'autre, voir se croisent pour les espèces sauvages proches du loup et sont toujours éloignées pour des tailles proches du renard. En d'autres termes, les chiens, dont la taille est proche du loup, présentent les mêmes proportions que leurs vis-à-vis sauvages. A contrario ceux dont la taille est plus petite, ont généralement des os proportionnellement plus longs que leurs vis-à-vis sauvages de même taille. La même dichotomie entre petites et grandes races est observée pour la largeur relative des os pour des mêmes longueurs de fémurs. En effet les races de chien ont des os plus larges que les espèces sauvages pour les mêmes longueurs fémorales et ceci est davantage prononcé pour les petites races. Les différences observées pour certains os (olécrane ...) peuvent refléter des différences de locomotion entre les espèces sauvages et les chiens. Par ailleurs, des allométries semblables pour la plupart des autres os, laissent penser qu'une forte pression fonctionnelle n'est pas nécessaire pour expliquer la diversité des proportions des membres des Canidés. Pour les canidés ressemblant au loup, où le parallèle entre races de chiens et espèces sauvages est encore plus évident, une sélection portant sur la taille semble suffisante pour générer la diversité morphologique de ce genre. La sélection sur la taille, en limitant les compétitions interspécifiques, est vraisemblablement un facteur essentiel au déterminisme évolutif des Canidés. Une autre conclusion est intéressante : en dépit d'une extrême variabilité morphologique, le chien est beaucoup plus séparé des autres canidés qu'il ne l'est du loup.

Un deuxième type d'étude utilise une analyse multi variable afin de déterminer l'ensemble des similarités entre chiens et espèces sauvages. Les variations interspécifiques sont reproduites sur deux axes de telle sorte que les différentes positions reflètent des distances d'évolution (figure 14). Que ce soit pour les mesures des os du crâne ou des os des

membres, les conclusions sont similaires. Malgré une grande diversité de taille et de proportion, les races de chiens peuvent être clairement distinguées des espèces sauvages, sauf des canidés ressemblant au loup (*Canis*, *Cuon* et *Lycaon*). L'apparente disparité morphologique entre chiens et canidés proches du renard n'est pas uniquement secondaire à des différences de tailles puisque 30 % des chiens de l'étude ont des tailles inférieures ou égales. En fait, cette séparation reflète des différences au niveau d'autres mesures (profondeur et largeur du crâne, longueur et largeur des os, différence de morphologie de l'olécrane ou des métatarses). La très grande gamme de tailles et de conformations chez le chien domestique n'a finalement que très peu d'analogue naturel parmi les espèces sauvages. Plus de 94 % des chiens sont classés dans le groupe réunissant *Cuon*, *Canis* et *Lycaon*. Ainsi l'évolution au sein des chiens domestiques a produit des races dont les changements morphologiques n'ont quasiment pas dépassé les limites phylogénétiques. On remarque dans la figure 14 que le loup commun n'apparaît pas aussi proche de la plupart des races que le sont les autres canidés ressemblant au loup. Le point est situé à la périphérie du polygone. Cette disparité est liée à deux facteurs : d'une part les loups de l'étude étaient plus grands que la plupart des chiens utilisés, d'autre part les loups avaient des dents relativement plus grandes. Finalement, cette étude restreint le nombre d'ancêtres possibles du chien à trois espèces sauvages, le loup, le coyote et le chacal. Pourtant, comment placer le chien parmi ces trois espèces ?

Figure 14 - Positions des chiens et espèces sauvages sur deux axes d'une analyse de discrimination. 2 polygones sont dressés, un autour des espèces ressemblant au renard, un autour des chiens (1 a : *Canis lupus*) (297).



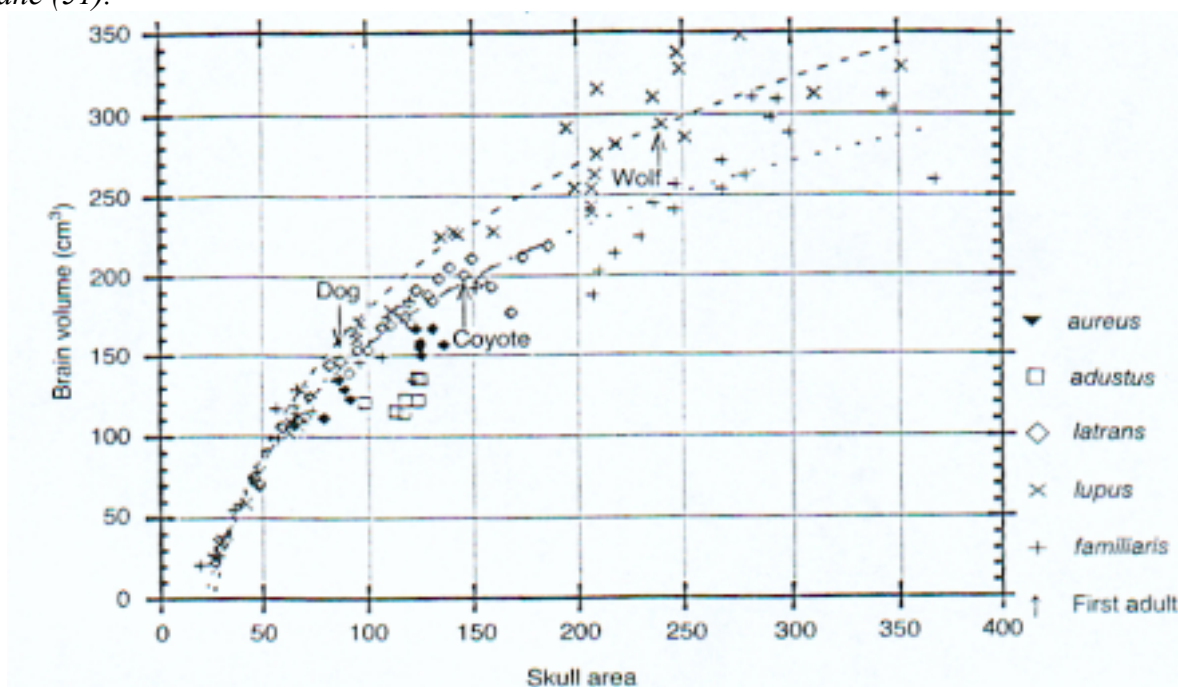
C) Conclusions

En ce qui concerne le coyote pour des raisons historiques et de distribution géographique, tout le monde s'accorde à l'heure actuelle à écarter la possibilité qu'il soit l'ancêtre du chien. L'argument de référence est sa répartition exclusive en Amérique du Nord, alors que la domestication du chien s'est déroulée sur l'ancien monde (cf. infra). Mais qu'en est-t-il pour le chacal.

En fait, la tâche est particulièrement délicate dans la mesure où le genre *Canis* présente une grande homogénéité. D'un point de vue ostéologique, l'une des seules manières de distinguer un crâne de loup d'un crâne de chacal est la présence chez ce dernier d'un cingulum bien différencié à la première molaire de la mâchoire supérieure (petit plateau sur la partie labiale qu'on ne retrouve pas chez le loup). De plus l'incision inférieure de l'os nasale est arrondie chez le loup tandis qu'elle présente une protubérance chez le chacal. Enfin, d'une manière générale, les crânes de loups sont plus grands que ceux du chacal. (31). Cependant ces deux espèces sont très plastiques. On observe un grand nombre de sous espèces, qui diffèrent notamment par la taille, à partir desquelles il est possible d'établir une imperceptible transition, des chacals jusqu'aux loups, en considérant n'importe quel caractère. Par exemple une ligne ininterrompue de crâne peut être arrangée en fonction de leur taille à partir du loup le plus grand jusqu'au plus petit chacal. (31). La longueur de la base du crâne varie de 148 à 200 millimètres chez le chacal et de 172 à 236 millimètres chez le loup. Il y a donc un chevauchement.

Pourtant différents arguments ont été apportés contre l'hypothèse du chacal comme ancêtre du chien. Les chacals se distinguent des chiens par une position plus oblique des yeux. La première molaire de la mâchoire supérieure du chien ne présente pas de cingulum. Par ailleurs, chez tous les animaux domestiques, dont la taille est semblable à celle de leur ancêtre sauvage, le cerveau est devenu plus petit suite à la domestication et cela s'applique également au chien par rapport au loup (cerveau 20 % plus petit pour un crâne de taille identique (51)). Hors, le chacal a un cerveau plus petit qu'un chien de sa taille (figure 15).

Figure 15 – Changements dans le volume cérébral par rapport à la taille du squelette au cours de l'ontogénèse pour cinq espèces de canidés. Alors que tous les membres du genre *Canis* présentent au départ les mêmes volumes cérébraux et la même taille de squelette, les loups développent des cerveaux plus volumineux que les chiens pour une même taille du crâne (51).



D'autres éléments ont également étayé cette hypothèse notamment en génétique. (cf. Infra). Par exemple on peut citer celui qui a convaincu Lorentz. Il découlait de la différence des hurlements entre chacals, chiens et loups. Le chacal hurle en commençant par un cri très aigu qui se transforme en décroissant en un son mélancolique, à l'inverse du chien et du loup où le cri commence doucement et s'élève graduellement, sauf peut être pour le basenji.

Dahr, (cité par 51) en utilisant différents indices céphaliques (rapport de la largeur sur la longueur de la boîte crânienne, longueur du museau sur largeur de la mâchoire par rapport à la longueur du squelette ...) pour des chiens actuels et des chiens de l'âge de pierre, conclut que ces derniers forment un groupe compact au milieu des chiens actuels dont ceux-ci dériveraient. Il conclut également que l'ancêtre du chien aurait un format dont la taille serait comprise entre celle du loup et celle du chacal, semblable au type du dingo actuel. Cette hypothèse est principalement basée sur le fait que le crâne du dingo ressemble de manière étonnante au crâne d'un chien néolithique *Canis familiaris poutiani*. Mais Hingham (276) démontre que les chiens du néolithique de Thaïlande ont plus d'affinité avec le loup de Chine, *Canis lupus chanco*, qu'avec le chacal commun ou le dhole et que ce type de chien descend donc probablement du loup. Ceci d'autant plus que les loups utilisés par Dahr étaient des grands loups nordiques. Ainsi actuellement, le loup est considéré par la plupart des auteurs comme l'ancêtre unique du chien domestique. Quoiqu'il en soit, comparer les canidés actuels n'est qu'un pis-aller. Il faudrait pouvoir comparer les animaux de l'époque où eut lieu la domestication. En effet, aussi bien la domestication que l'évolution naturelle ont modifié la morphologie des Canidés. Ainsi c'est en remontant à l'origine de la domestication que l'on peut retrouver des arguments intéressants. C'est également à travers elle que l'on pourra comprendre l'évolution vers le chien actuel.

CHAPITRE III

DU LOUP AU CHIEN A TRAVERS LA PALEONTOLOGIE

I) Les humains du paléolithique et les loups

A) Une association lointaine

La présence d'ossements ou d'empreintes de loups sur des sites d'occupation humaine s'observe dès le pléistocène moyen. Dans le site fossilifère de Zhoukoudian, au nord de la Chine on retrouve mêlés des restes d'hommes (*Homo erectus pekensis*) et des loups (276). Cette association remonte à environ – 500 000 à – 200 000 ans. C'est également le cas dans d'autres sites en Europe comme par exemple à Boxgrave en Angleterre daté de – 400 000 ans ou dans la grotte du Lazaret à proximité de Nice il y a environ 125 000 ans. Les restes de loups s'observent également au paléolithique supérieur comme par exemple dans les Pyrénées dans la grotte de Fontanet.

B) Le loup chinois un ancêtre du chien ?

Les loups découverts en Chine appartiennent aux nombreux petits loups du pléistocène chinois. Ils conservent les mêmes proportions que leurs congénères actuels mais néanmoins se distinguent par une crête sagittale moins prononcée et surtout par une carnassière inférieure de taille réduite (entre 22 et 24 millimètres contre 28 millimètres) (219). Par ailleurs, ils sont un peu plus petits et présentent un museau un peu plus fin. Ils sont nommés *Canis lupus variabilis* et sont certainement les ancêtres du loup chinois actuel *Canis lupus chanco* (figure 1). Leur taille et leurs proportions, plus proches des premiers chiens, en font des ancêtres vraisemblables des premiers chiens domestiques de Chine et de Mongolie, mais également des chiens qui ont probablement accompagné les premiers hommes à travers le détroit de Bering vers l'Amérique du Nord notamment entre – 14 000 et – 12 000 ans.

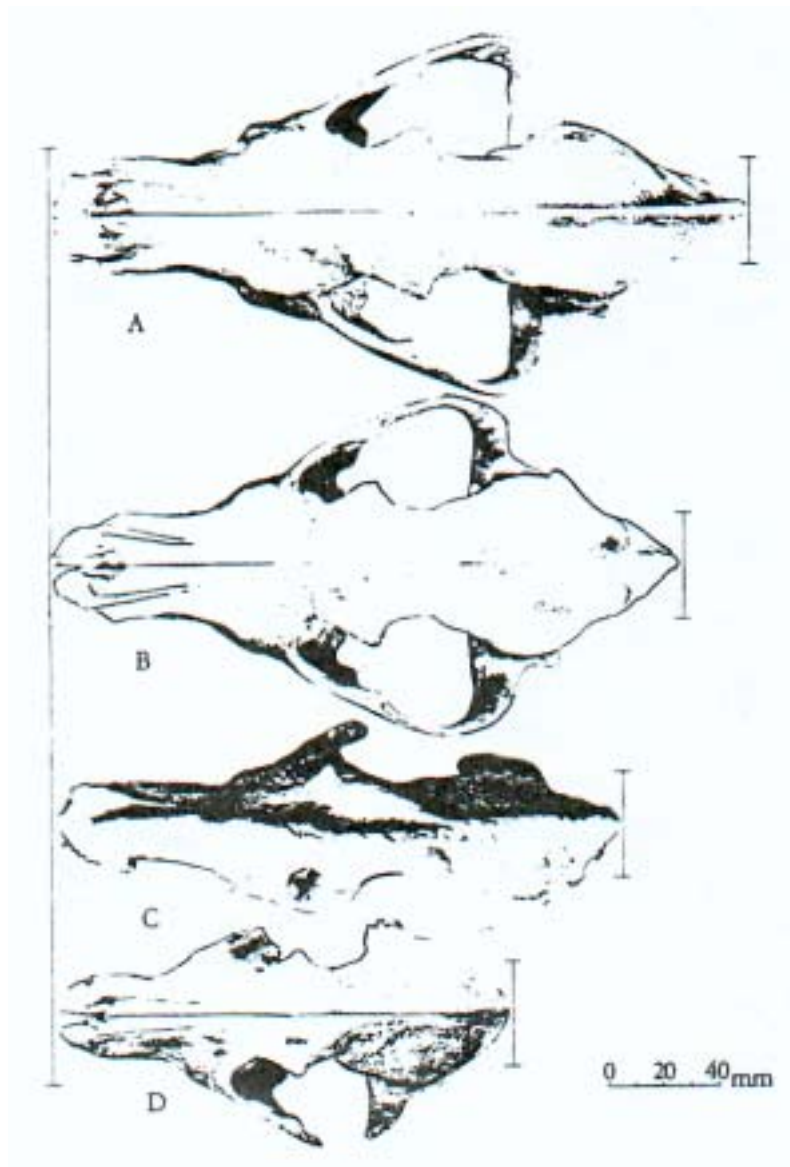
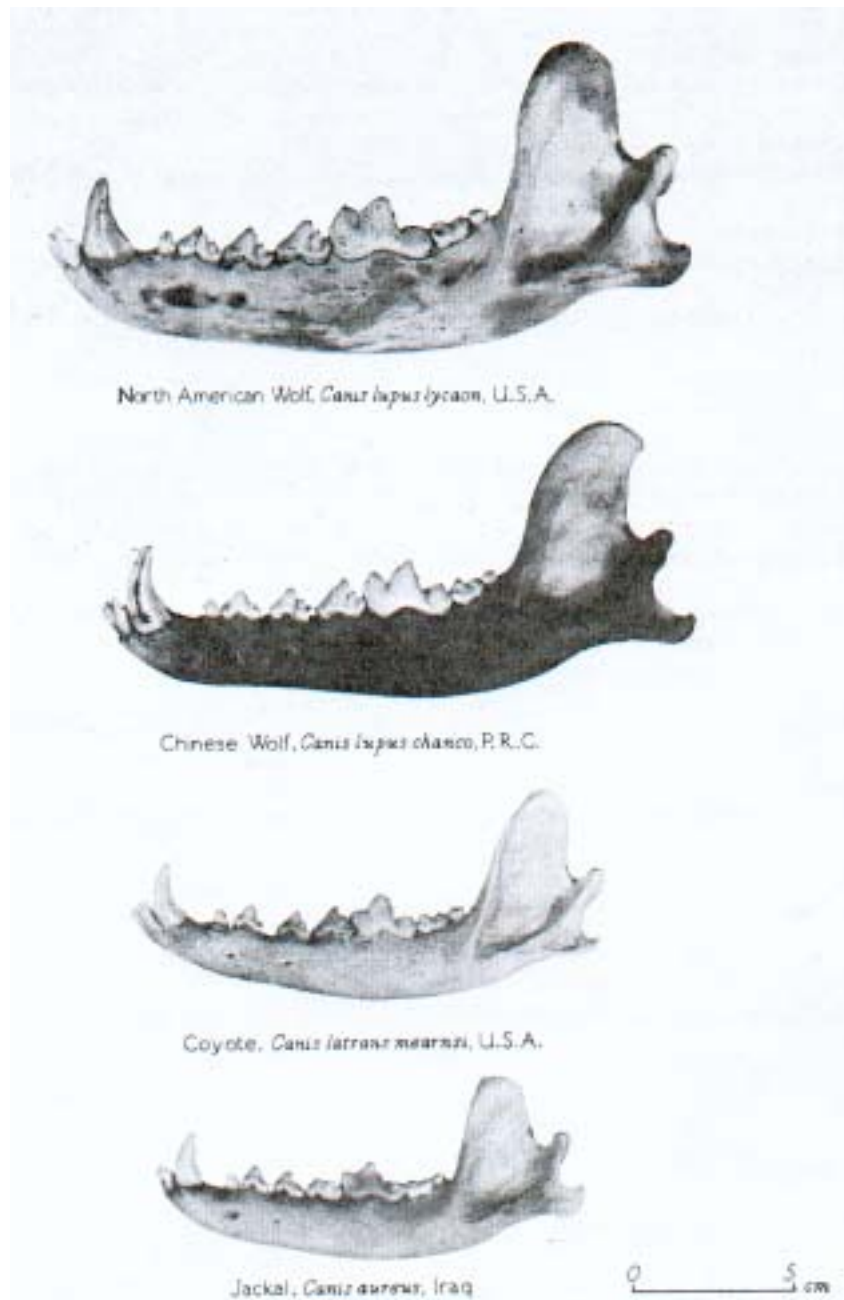


Figure 1 : Comparaison des vues dorsales des crânes de :
 A) *Canis lupus* (loup moderne occidental)
 B) *Canis lupus chanco* (loup moderne chinois)
 C) *Canis lupus variabilis* (loup pleistocène chinois)
 D) *Canis familiaris* (chien néolithique chinois) (276)

En outre, un trait qui permet de distinguer les chiens domestiques des canidés sauvages est présent chez le loup chinois moderne mais pas chez les sous espèces plus grandes. Ce caractère est une modification de l'apex du processus coronoïde du rameau ascendant de la mandibule qui est tournée vers l'arrière (figure 2).

Figure 2 – Canidés généralement considérés comme des ancêtres possibles du chien domestique (219)



La raison pour laquelle le chien possède ce caractère n'est pas claire mais il n'en demeure pas moins qu'il est généralement absent chez les autres canidés à l'exception du loup chinois. Le processus coronoïde est la zone d'attache des muscles masticateurs. Une hypothèse serait de considérer cette différence comme la conséquence d'une différence de régime alimentaire. Elle pourrait être liée à un régime de type omnivore (elle existe par exemple chez l'ours) puisqu'on ne le rencontre pas chez les carnivores stricts (chats, loutres, blaireaux par exemples) (219). Mais cependant, il n'y a pas d'arguments péremptoires qui mettent en évidence un régime plus varié chez le loup chinois que chez le loup nord américain.

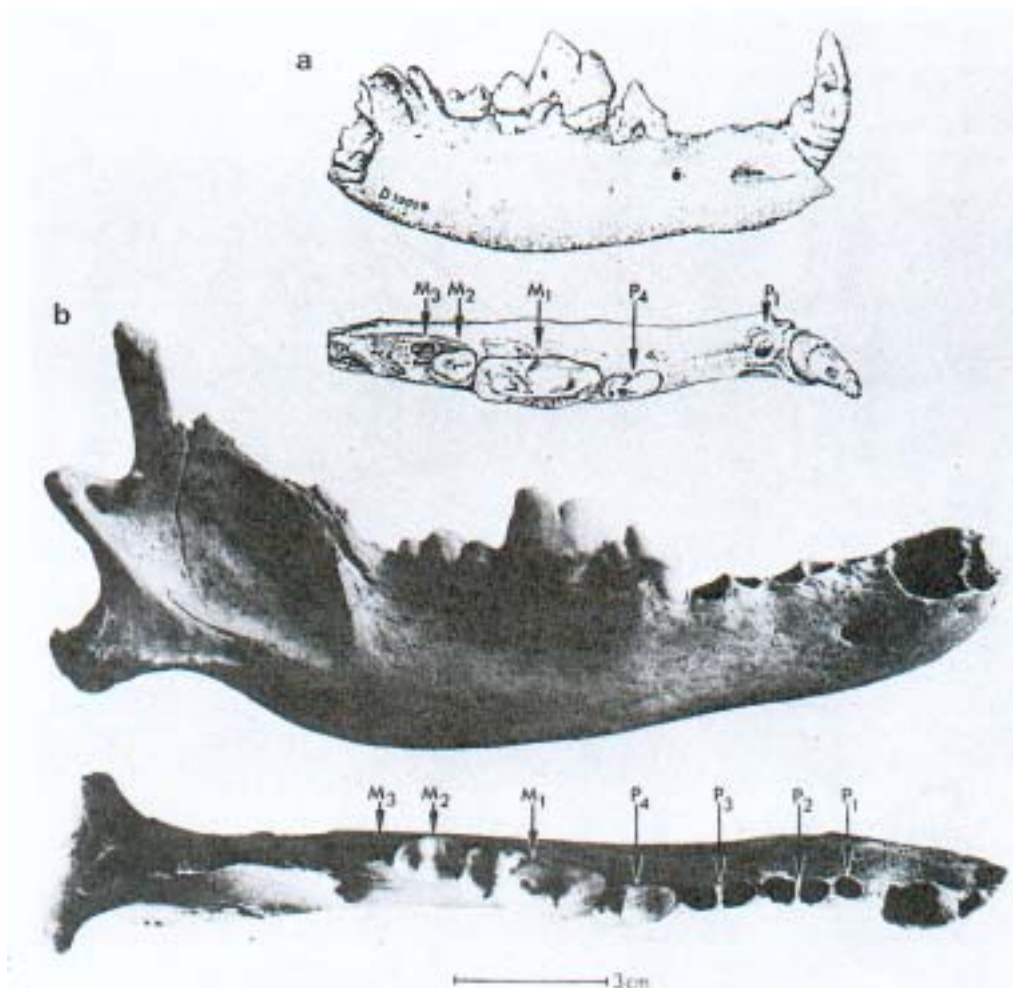
II) Les premiers chiens du mésolithique

Les données archéologiques montrent que le chien a été la première espèce animale à être domestiquée. Ceci s'est déroulé à la fin de la période glaciaire lorsque les êtres humains vivaient encore de la chasse et de la cueillette.

A) En Europe

L'une des plus anciennes preuves de l'existence du chien est une demi-mandibule trouvée à Oberkassel, à côté de Bonn, en Allemagne. Il s'agit d'une découverte faite dans une double sépulture datant du magdalénien, qui contenait des restes d'un homme de cro-magnon, assez âgé et d'une jeune femme. Cette sépulture est datée d'environ 14 000 ans avant Jésus Christ. Lors d'une première publication en 1919, les ossements du canidé furent pris pour des os de loup. A nouveau analysée en 1979, par Novis, celui-ci distingua cette mandibule de celle des loups du paléolithique supérieur de l'Europe centrale par sa taille plus réduite (figure 3) (26).

Figure 3 – a) Mâchoire du chien magdalénien de Bonn – Oberkassel
b) Mâchoire d'un loup magdalénien à Blaubeureu (Jura souabe) (26)

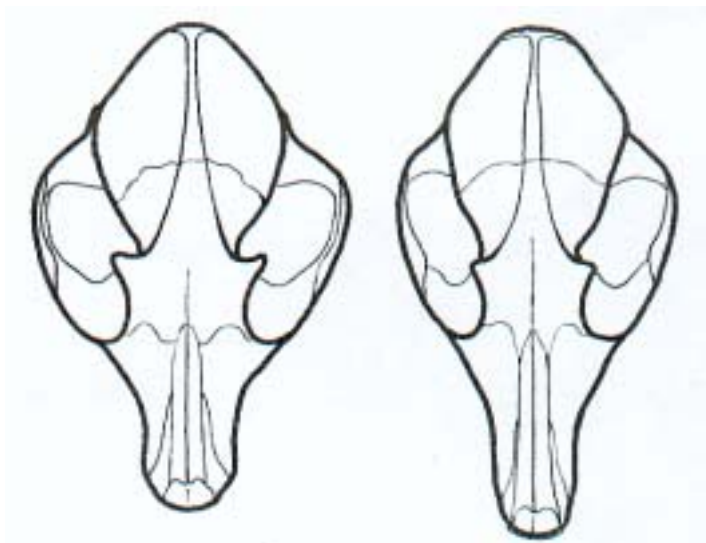


Par ailleurs, les deuxième et troisième prémolaires manquent et les alvéoles correspondantes sont absentes, ce qui indique une anomalie congénitale (oligodontie). Chez le

loup, cette anomalie ne touche que les dents peu importantes au point de vue fonctionnelle comme p1 et m3. Elle n'est que très rarement observée alors que c'est une anomalie fréquente chez le chien, depuis longtemps soustrait aux dures lois de la sélection naturelle. Ce raccourcissement de la mâchoire s'observe aussi pour d'autres espèces élevées en captivité ou en cours de domestication.

Figure 4 - Crânes de renards (26)

A gauche : d'un sujet élevé en jardin zoologique
A droite : d'un sujet ayant vécu en liberté



Par ailleurs, la taille de la carnassière est souvent utilisée pour différencier le chien et le loup dans les trouvailles préhistoriques. Chez le canidé d'Oberkassel, cette dent mesure 25,8 millimètres de long et 10,5 de large. Par comparaison avec celle d'un loup de la même époque (31 millimètres et 12 millimètres) on observe une diminution de la taille des dents qui associé à l'anomalie de dentition et au raccourcissement de la mâchoire nous indique que ce canidé est bien un chien domestique (26). L'interprétation de cette découverte est aussi soutenue par des trouvailles faites en Thuringe (Allemagne) provenant de couches magdaléniennes (- 11 000). Musil distingue les ossements des canidés découverts de ceux des loups du paléolithique supérieur par leur petite taille et également par le resserrement des dents jugales (26). Enfin il faut signaler des trouvailles dans le campement en plein air de chasseurs de mamouths de Mézin en Ukraine, datant de la dernière phase de la glaciation de Würm. Parmi les restes des canidés, pour la plupart des fossiles de loup semblables au loup local actuel *Canis lupus albus*, se trouvent trois ou quatre crânes à museaux raccourcis pouvant être des loups apprivoisés nommés par Olsen *Canis lupus familiaris* (figure 5).

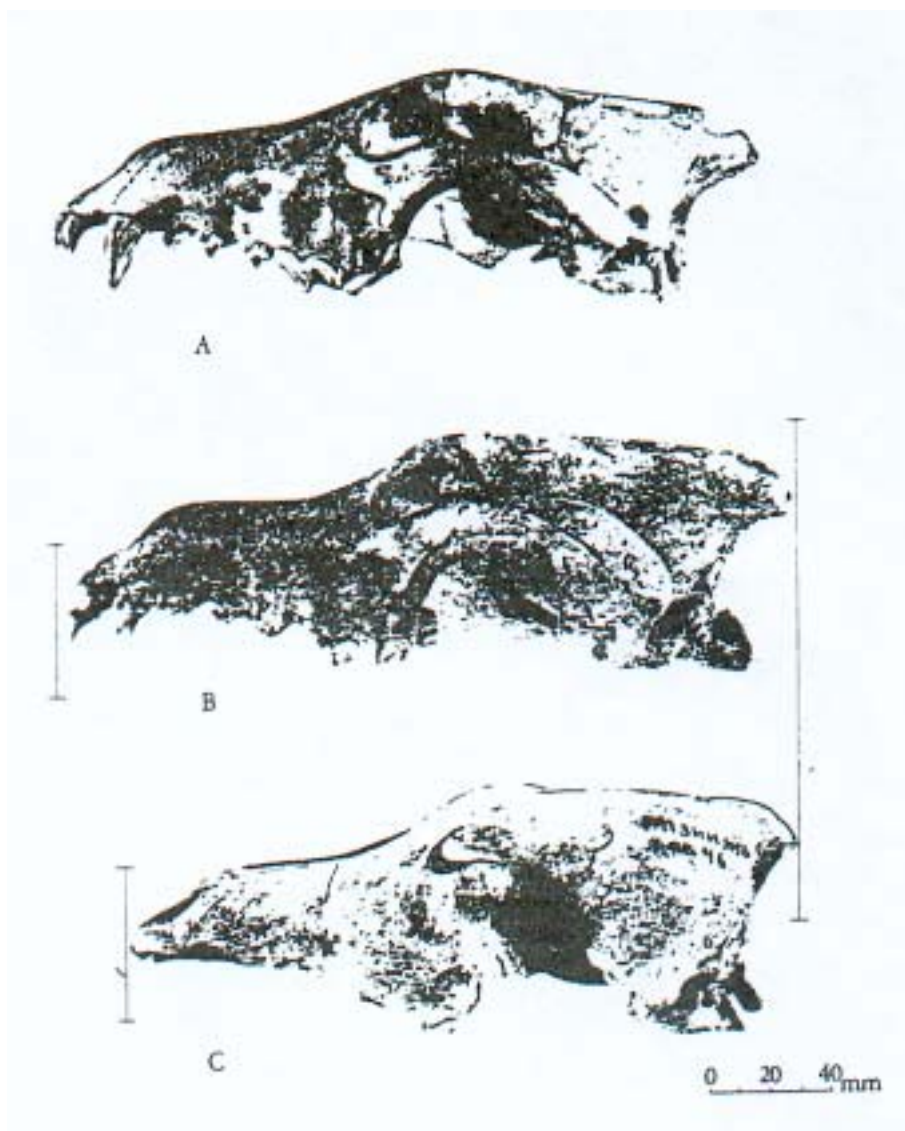


Figure 5 : Comparaison des crânes d'un loup actuel, d'un loup de la fin du paléolithique et d'un loup à face courte de la fin du paléolithique.

- A) Vue latérale du crâne d'un loup actuel, *Canis lupus albus*
- B) Vue latérale du crâne d'un loup paléolithique, *Canis lupus*, du site de Mezin.
- C) Vue latérale du crâne d'un loup à face courte du site de Mezin dans l'Ukraine (276).

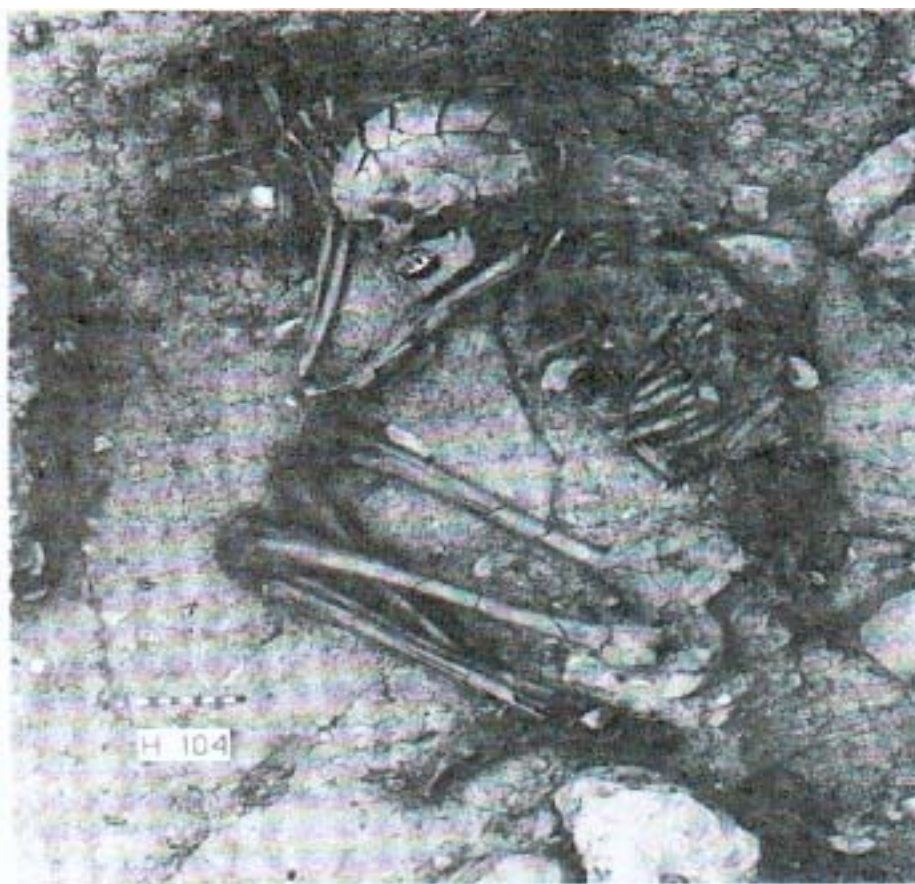
Un autre site intéressant est celui du mésolithique de Star Carr, sur la côte Est du Yorkshire en Angleterre. L'un des restes les plus anciens est un crâne de chien (reconnu par le chevauchement des dents), âgé de cinq mois, qui fut retrouvé à côté d'un crâne de loup complet et daté à environ 9 500 ans avant Jésus Christ. Plus récemment, durant la fouille du site de Seamer Carr proche du précédent, une vertèbre cervicale qui correspondait en âge et en taille au crâne du chien de Star Carr, fut retrouvée et datée aux environs de - 9 900 avant Jésus Christ. Clutton Brock considère qu'il est concevable que le crâne et la vertèbre cervicale appartiennent au même chien mais ils peuvent également provenir de deux chiens, n'ayant pas de liens de parenté entre eux (49). Selon Clutton Brock les chiens devaient être peu nombreux pendant le mésolithique. Ils devaient se croiser entre eux et par conséquent il ne devait exister que de faibles variations de tailles entre individus. Par ailleurs, l'étude de ces os a révélé que les chiens recevaient une part importante de nourriture sous forme de poisson. Les auteurs ont postulé que les habitants de ces sites vivaient une bonne partie de l'année près de la côte et obtenaient de la nourriture en pêchant, dont les chiens bénéficiaient.

B) Au Moyen Orient

En Asie occidentale, l'espèce de loups sauvages *Canis lupus arabs*, est l'une des espèces les plus petites de l'hémisphère nord, ce qui rend l'identification des fragments osseux des canidés des sites archéologiques, extrêmement difficile, la diminution de taille étant très minime.

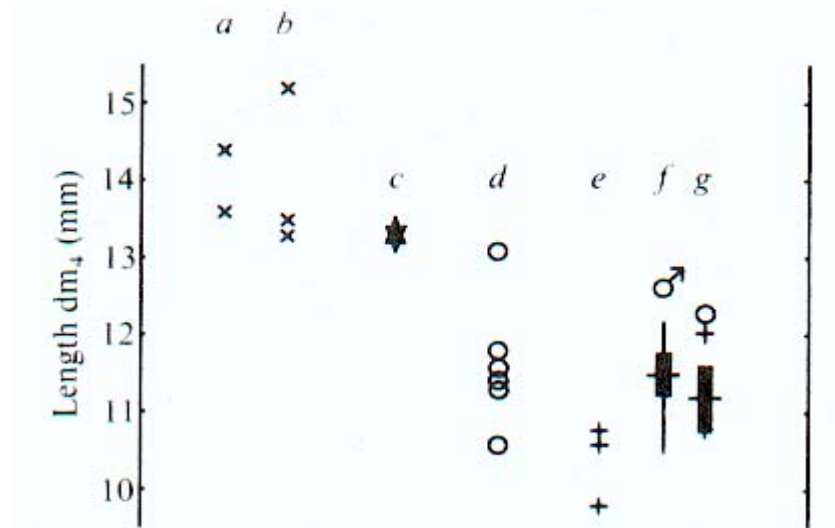
C'est le cas pour des sites Natoufiens de Palestine comme celui de Wady el Mughara du mont Carmel. Les squelettes de canidés identifiés au départ comme étant ceux de chiens furent réexaminés et les mesures qui en découlèrent étaient très similaires à celle du loup arabe moderne, à l'exception faite d'une taille légèrement inférieure et d'un palais un peu plus large. Ceci laisse supposer que ces canidés sont au moins des loups apprivoisés, d'autant plus, que l'on observe en parallèle, une diminution de la taille des bulbes tympaniques (26). Cette idée est en fait corroborée par la découverte d'autres sites Natoufiens au Proche Orient. L'un des plus intéressants est celui de Ein Mallaha en Israël daté de – 12 000 à – 10 000 (58). On y découvre l'existence d'une tombe contenant un squelette humain d'un individu âgé, posant sa main sur le thorax d'un jeune canidé, enterré de toute évidence avec lui (figure 6).

Figure 6 – Tombe à Mallaha montrant un squelette humain et celui d'un chiot vers sa tête (58).



L'étude des dents lactéales et des cartilages de croissance indique que l'animal était vraisemblablement âgé de quatre à cinq mois. La longueur de la couronne de la carnassière lactéale mesure 13,3 millimètres. Une comparaison faite avec la même dent de loups, de chacals et de chiens contemporains du même âge, de Turquie et d'Israël, indique que ce jeune fossile était soit un chien, soit un loup, mais pas un chacal (figure 7).

Figure 7 – Longueur maximale de la dernière molaire inférieure lactéale pour différents canidés
 a) deux loups de Turquie, b) trois loups d’Israël, c) chiot de Mallaha, d) six chiens de Turquie, Israël et Egypte, e) trois chacals de Turquie, f) quatorze chacals mâles d’Israël, g) six chacals femelles (58).



Par ailleurs, une mandibule de canidé adulte fut également retrouvée sur le site. La métaconide de la molaire m1 est faiblement développée comme chez le chien ou le loup, contrairement au chacal. Puisque les mâchoires de chien sont censées être plus courtes, en raison du chevauchement dentaire, notamment entre pm4 et m1 de la mandibule, que celle des loups, ces chevauchements ont été étudiés. L’index de chevauchement, défini comme la longueur de la couronne de m1 par rapport à la distance inter-alvéolaire entre p4 et m1, est de 0,67. Des chiens récents d’Israël ou d’Egypte donnent des valeurs de 0,65 à 0,7 alors que pour des loups récents, l’écart est de 0,62 à 0,67. L’utilisation d’un autre index révèle le même chevauchement entre chien et loup. Il semble donc difficile d’établir avec certitude la nature du canidé de Mallaha mais il semble de toute évidence être soit un chiot soit un jeune loup. (58).

Le site de Hayonim en Galilée nous fournit d’autres renseignements sur les relations entre hommes, chiens et loups. L’étage Natoufien des fouilles a révélé une carnassière inférieure appartenant à un chien ou à un loup, en raison du faible développement de sa métaconide. Elle fut datée à – 12 000 ans avant Jésus Christ. Si l’on compare la taille de m1 de ces deux sites avec celles de chiens et de loups, à la fois géographiquement et temporairement différents, ainsi qu’avec celles de chacals récents, plusieurs conclusions peuvent être tirées. Tout d’abord, les loups du pléistocène supérieur étaient plus grands que leurs descendants actuels. Ils ont, comme beaucoup de mammifères, régressé en taille à la fin du pléistocène. De plus, les chiens des sites archéologiques sont plus petits que les loups récents. Trois classes se dessinent. Les loups du pléistocène supérieur, les loups récents et les chiens domestiques. Or, la probabilité pour que les mesures de m1 de Mallaha et de Hayonim appartiennent aux loups modernes, est inférieure à 0,01 (38). Il s’agit donc plus vraisemblablement de chiens. Devis et Valois considèrent que la différence de taille entre loups du pléistocène supérieur et loups récents, résulte d’une augmentation de température à la fin du pléistocène alors que la différence de taille entre loups récents et chiens est corrélée à la domestication. L’apprivoisement du loup aurait été suffisant pour engendrer ce genre de changement de dentition. (58).

III) Les chiens du néolithique

A) Des découvertes sur l'ensemble du globe

Au cours de la période préhistorique suivante, entre – 9 000 et – 7 000, un grand nombre de restes de chiens fut découvert dans de nombreux sites à travers le monde. Les caractères du crâne et des dents, typiques des chiens, devenaient alors plus développés. Plus d'une centaine de fragments appartenant à des grands chiens domestiques ont été retrouvés sur le site de Jarmo en Irak (- 9 250 – 7 750) (26). Certains d'entre eux ont des dents dont la taille est comparable à celle des dents appartenant aux loups européens dont la population s'étend dans ces régions. Il est pourtant difficile de certifier s'il s'agit de loups apprivoisés ou de grands chiens.

En Chine, on retrouve des chiens sur des sites de – 7 000 ans avant Jésus Christ. Un des sites les plus riches de cette période se situe dans la province de Zhejiang. On y compte quatre niveaux d'habitation. Les deux niveaux inférieurs contiennent les restes d'une culture jusque là inconnue, vivant il y a plus de 6 000 ans. On y trouva six chiens qui sont de petites tailles. Leur museau est court et leurs dents sont serrées. En fait, les plus vieux restes retrouvés sont déjà ceux d'un animal bien évolué, ce qui laisse supposer que sa domestication est antérieure. Par ailleurs, les nombreuses fouilles des périodes suivantes ont toutes révélé qu'il existe une apparente variation de taille entre tous les chiens du néolithique chinois, qui restent tous distinguables du loup local. (276).

Sur la péninsule du sud est asiatique, aucun reste de chien n'a été découvert dans les sites antérieurs à 5 000 ans. En dépit de la relative pauvreté des restes de chien de cette région ceux ci revêtent une assez grande importance. Les études comparées réalisées par Hingham Kijjingam et Manly (cité par 276), ont montré qu'ils ont beaucoup plus d'affinité avec les loups *Canis lupus chanco* et *Canis lupus pallipes* qu'avec les autres canidés sauvages de la région, comme le chacal doré et le dhole. La relative pauvreté des restes de cette région peut s'expliquer par les fluctuations du niveau de la mer, qui à la fin du pléistocène, ont dû être importantes et engendrer la disparition pour toujours de nombreuses traces.

Au Japon, des restes de chiens ont été trouvés avec ceux de loups japonais *Canis lupus hodophilax*, sous espèce maintenant éteinte, sur le site de Tocibara datant de – 8 000.

En Amérique du Nord jusqu'en 1987, le record fossile des plus anciens chiens, provient de la grotte du Jaguar en Idaho. Les sédiments étaient datés à – 10 000. Cependant la datation de deux des fragments osseux a révélé une intrusion plus récente, – 3 200 pour la plus ancienne. (109). Ces dates ne réfutent pas nécessairement l'idée selon laquelle les humains d'Amérique du Nord, au début de l'holocène, possédaient des chiens domestiques. Cependant elles montrent combien il est nécessaire d'obtenir des dates au carbone 14 directement sur les restes d'animaux et surtout lorsque ceux-ci proviennent de grottes. Ce type de problème a été également rencontré à propos de la datation d'un fragment de mandibule à Palegawra, en Irak daté de – 12 000 puis réévalué à – 7 500. Quoi qu'il en soit, les restes canins de Jaguar Cave sont significativement différents de ceux des loups locaux *Canis lupus lycaon*. Ces restes plus petits présentent un raccourcissement des mâchoires, à l'origine d'un chevauchement dentaire. Par ailleurs les ossements sont significativement plus massifs que ceux du coyote actuel, le museau plus court.

Il faut remonter au nord du continent pour retrouver les premières transitions entre chiens et loups. En 1932 et 1953 vingt huit crânes plus ou moins complets de loups furent isolés des restes fossilisés recueillis à Fairbanks en Alaska. Leur datation est extrêmement délicate car ils furent découverts lors de sondage pour une exploitation minière de la région. Ce type de sondage ne tenant aucun compte de la stratigraphie du site, de nombreux restes d'âges différents furent mélangés. Cependant, selon toutes vraisemblances, ils auraient un peu

plus de 10 000 ans. Beaucoup des crânes retrouvés ont une région antérieure plus courte et moins large que les espèces sauvages. Deux d'entre eux n'ont pas toutes leurs prémolaires. D'autres ont toutes leurs dents mais disposées obliquement, un spécimen a des dents nettement plus petites, de la taille de celles des chiens d'Esquimaux. Le stop est par ailleurs plus marqué, les crêtes occipitales et sagittales sont plus basses. Les études comparées sur un large échantillon de loups d'Alaska actuels ont été menées et d'après Olsen (276) aucune n'a révélé des différences aussi marquées que celles trouvées parmi les loups des champs ossifères de Fairbanks. Aussi cet auteur voit en eux l'amorce des futurs chiens d'Esquimaux (figure 8 et 9).

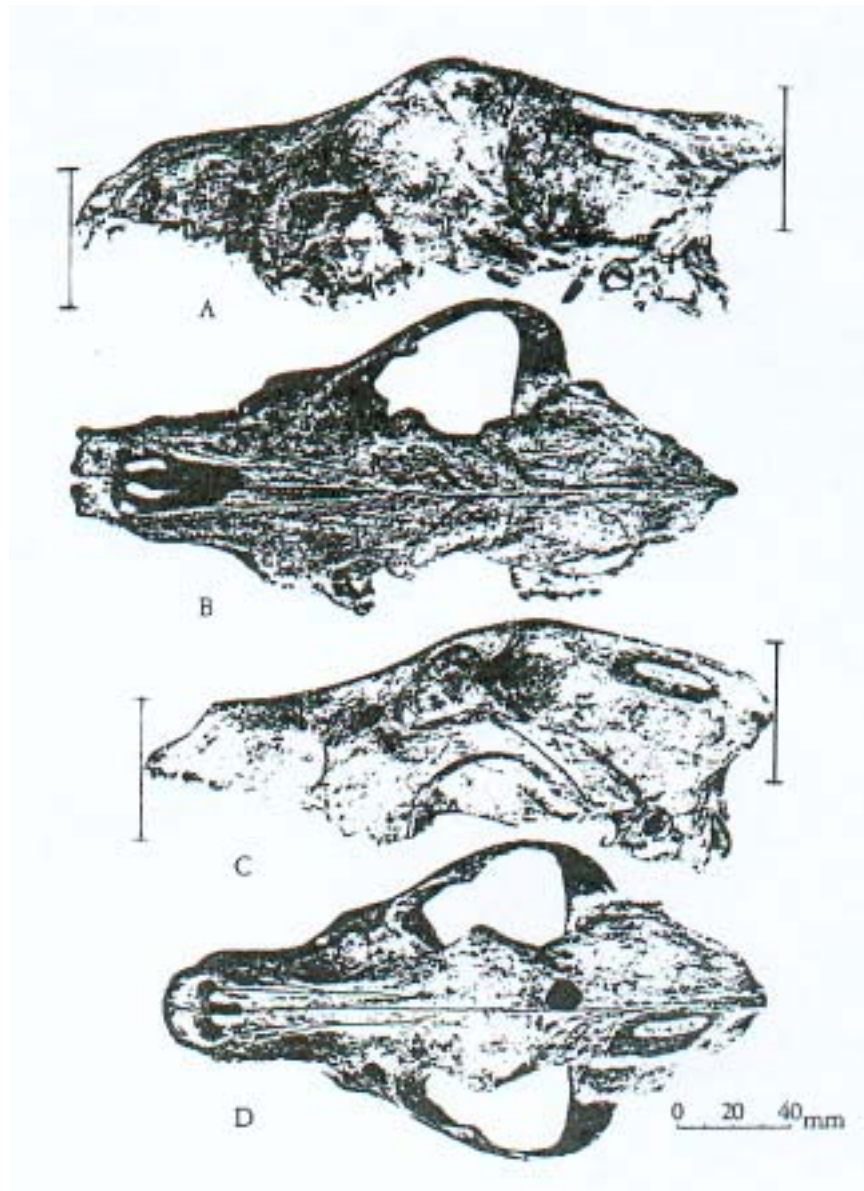


Figure 8 : Comparaison des crânes d'un loup normal et d'un loup à face courte de Fairbanks, Alaska.

- A) Vue latérale du crâne d'un loup normal*
- B) Vue dorsale du crâne d'un loup normal*
- C) Vue latérale du crâne d'un loup à face courte*
- D) Vue dorsale du crâne d'un loup à face courte (276).*

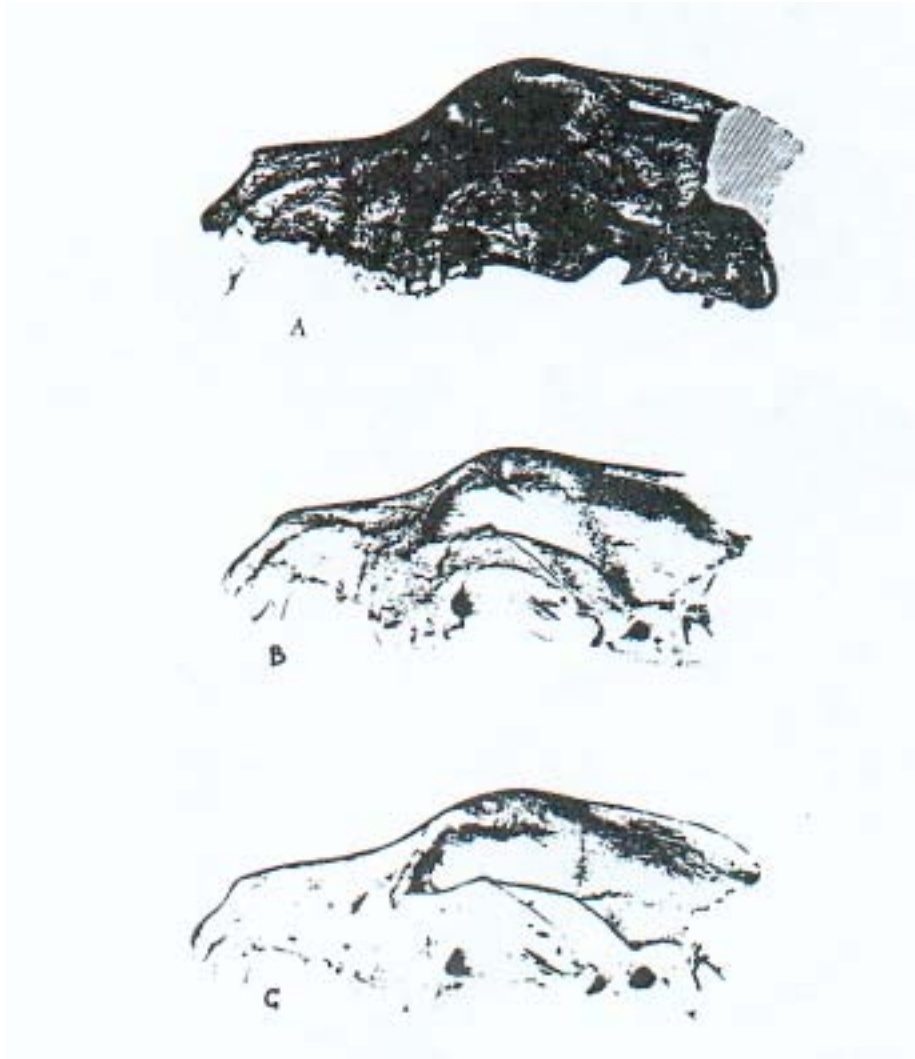


Figure 9 : Comparaison des crânes d'un loup à face courte, d'un chien groenlandais et d'un siberian husky.

- A) Vue latérale du crâne d'un loup à face courte du pléistocène d'Alaska
- B) Vue latérale du crâne d'un groenlandais
- C) Vue latérale du crâne d'un siberian husky (276).

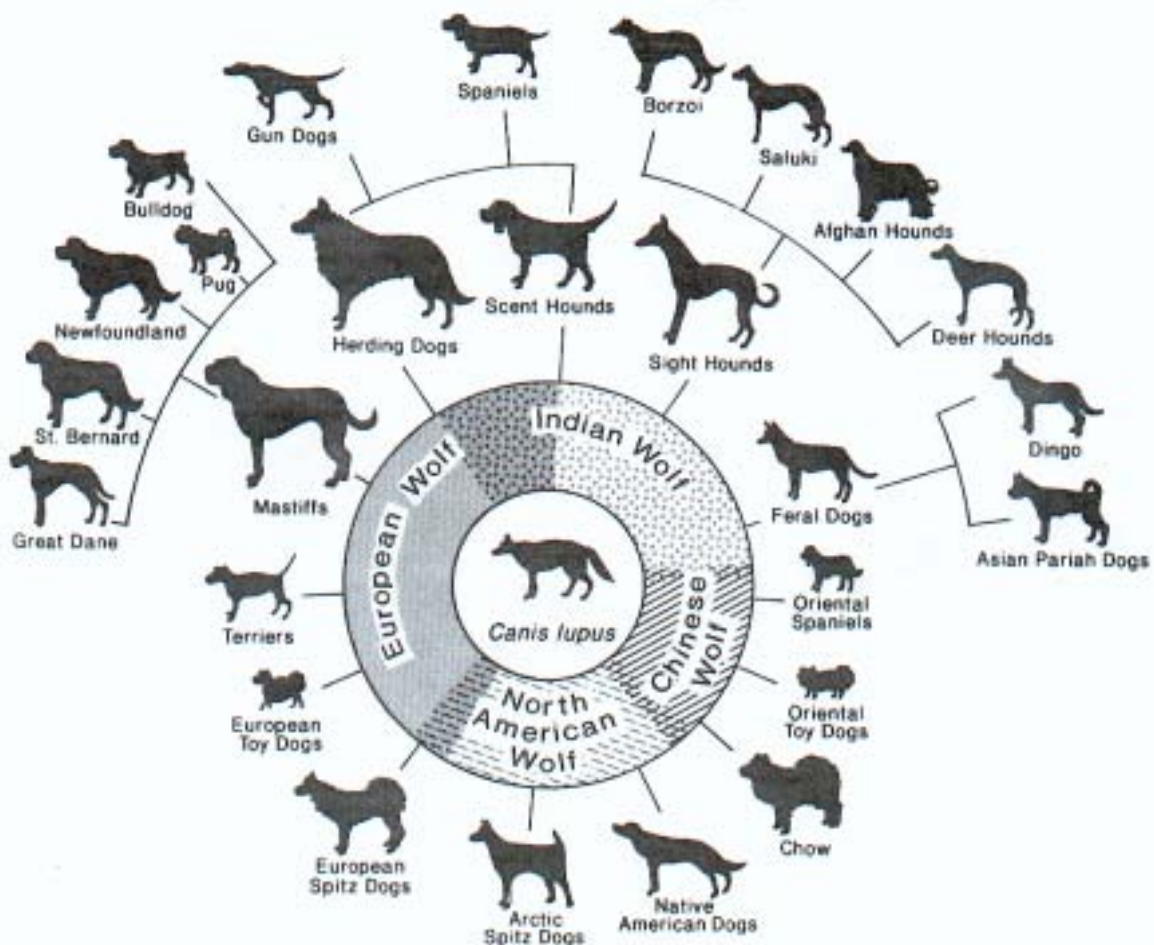
De nombreuses fouilles préhistoriques ont été réalisées sur les deux rives du détroit de Béring, notamment dans l'optique de découvrir les restes des lieux d'habitation des premiers migrants d'Asie vers l'Amérique. Mais malheureusement, les conditions climatiques et géologiques de la région sont extrêmement défavorables à la préservation des ossements. Aussi les résultats de toutes ces fouilles sont extrêmement minimes et beaucoup d'interrogations restent en suspens. On sait pourtant grâce à la découverte de cinq crânes de chiens, tout à fait comparables à ceux des chiens d'Esquimaux actuels (alaskan malamute et siberian husky), dans le village d'Iputak à l'ouest de l'Alaska, datant de - 1 000, que ces races semblent s'être différenciées très tôt (276). On peut ainsi se demander s'il y a eu migration de *Canis lupus variabilis* par le détroit de Béring ou transformation de cette forme en Asie, puis migration vers l'Amérique, ou encore éventuellement une domestication à partir des loups d'Alaska. En tout état de cause, il paraît vraisemblable que les flux et reflux des migrants humains comme des canidés, au gré des changements climatiques permettant le franchissement du détroit, autorisent plusieurs scénarios possibles.

Sur le reste du continent américain, des restes de chiens ont été retrouvés sur un site peu commun puisque situé en Amérique du Sud, en Patagonie chilienne. Ces restes sont datés de – 8 500 à – 6 500. Les fragments retrouvés s'apparentent plus au genre *Canis* qu'aux espèces sauvages locales comme le renard des Andes (*Dusicyon culpaeus*) ou le renard gris d'Argentine (*Dusicyon griseus*), ce qui laisse supposer, que les premiers colons humains ont apporté avec eux les chiens domestiques (276).

B) Les origines possibles du chien

Pour revenir à la question des origines du chien, il apparaît donc que les restes des premiers chiens ont été retrouvés en faible nombre en Amérique du Nord, en Europe de l'Ouest, en Russie, au Japon, en Amérique du Sud tout comme en Asie Mineure. Et dans presque tous ces lieux, hommes et loups étaient contemporains. Il est possible de considérer que plusieurs sous espèces de loups ont pu dès lors, être les ancêtres des chiens. En Europe et en Amérique du Nord il pourrait s'agir de *Canis lupus lupus*, de *Canis lupus albus* ou de leurs ancêtres, dont la vie est adaptée au climat froid. En Asie Mineure, Méridionale ou Centrale il pourrait s'agir des petits loups arabes (*Canis lupus arabs*) et indiens (*Canis lupus pallipes*) ou de leurs ancêtres plus grands. En Asie Occidentale du loup chinois (*Canis lupus chanco*) ou de son ancêtre *Canis lupus variabilis*.

Figure 10 – Les groupes principaux des races de chiens et leurs ancêtres possibles (48).



La figure 10 représente les quatre variétés géographiques de loups et les groupes les plus importants de chiens qui auraient pu en découler. Ainsi il semble peu vraisemblable d'envisager un centre de domestication unique.

Un autre site corrobore cette idée. C'est celui de Vlasac en Roumanie. Malgré son origine plus récente, - 5 400 à - 4 600 avant Jésus Christ il représente une culture humaine plus ancienne de chasseurs cueilleurs, probablement en raison d'un terrain montagneux isolé. Or, un grand nombre de fragments de canidés fut retrouvé et la plupart d'entre eux sont ceux de petits chiens domestiques. Cependant un petit nombre de fragments sont d'une taille et d'une morphologie intermédiaire entre le loup et le chien. Bökönyi (276) a suggéré que ces spécimens représentaient des chiens qui furent domestiqués in situ, à partir de loups locaux. Il faut cependant noter que de telles découvertes sont plutôt rares. Mais elles corroborent la théorie d'une domestication polycentrique.

Il semble pourtant que la plupart des restes de chiens domestiques, trouvés sur les sites préhistoriques dispersés à travers le monde, présentent une grande similarité en taille et en proportion ce qui pourrait indiquer qu'une petite population de chiens aurait diffusé à partir d'un petit groupe fondateur, dans les premiers temps préhistoriques. Sur le site de Bedburg Königshoven, en Allemagne, datant du mésolithique, la découverte d'un crâne d'un chien adulte a révélé qu'il était similaire en taille et en proportion à celui du spécimen de Star Carr en Angleterre. Or, ce crâne est beaucoup plus proche des restes ossifères des premiers chiens d'Asie Occidentale que des grands loups européens, comme celui de Star Carr par exemple. Ces données sont donc plutôt en faveur d'une théorie diffusionniste, des transversales ayant pu s'établir d'une région à l'autre aux grés des migrations humaines.

Un intérêt tout particulier peut être attribué à l'étude des chiens feraux. Certains d'entre eux furent isolés depuis très longtemps et par conséquent ils pourraient être des représentants actuels des chiens primitifs.

Prenons l'exemple du dingo d'Australie. Les données archéologiques indiquent que les humains ont colonisé l'Australie il y a plus de 40 000 ans. Or, aucun reste de dingo n'existe dans les plus vieux sites. Les premiers dingos sont apparus en Australie il y a moins de 12 000 ans. Cette hypothèse découle du fait qu'aucun reste n'a été découvert en Tasmanie, qui fut isolée géographiquement de l'Australie par le détroit de Bass environ à cette époque. En fait les restes les plus anciens date de - 3 500 ans. Le dingo présente des caractères associés à la domestication, en l'occurrence des marques blanches sur le pelage, un museau large, des dents très resserrées au niveau des prémolaires et des sinus frontaux importants. On peut donc le considérer comme un chien marron, c'est à dire redevenu sauvage. Or, l'anatomie du squelette est étroitement ressemblante à celle des petits loups indiens, *Canis lupus pallipes*, comme à celle des chiens parias d'Asie du Sud Est. Il est donc probable que le dingo descende directement des chiens originaires domestiqués à partir des loups indiens apprivoisés (Corbett cité par (48)). Une fois emporté en Australie, il a pu devenir un animal féral, s'étendre rapidement et vivre comme un canidé sauvage.

Un autre exemple intéressant est celui du chien de Caroline. Ces chiens vivent à l'état sauvage en Caroline du sud, à la périphérie du site de L'U.S Department of Energy's Savannah's River dans une zone de plus de 780 kilomètres carrés de forêts marécageuses. Cette région était habitée il y a plus de 2 000 ans par des aborigènes américains et des restes de chiens ont été trouvés en association avec eux sur les sites de leurs villages. Or, la morphologie de ces chiens ressemble étroitement à celle du dingo, en particuliers par leur taille mais aussi en raison d'une fourrure dense et courte, d'une queue avec une boucle fine, des oreilles dressées, d'un museau identique. (38). Ainsi on avança l'hypothèse selon laquelle ces chiens représentaient le type des chiens qui ont franchi le détroit de Bering, avec les hommes primitifs. Quoi qu'il en soit, ils ont la même apparence que les chiens parias en Inde

ou que les basenjis du Zaïre. Ces données sont donc également en faveur d'une théorie diffusionniste notamment à partir des loups d'Asie.

Pourtant, certains points sont à noter. Les animaux domestiques redevenus sauvages sont évidemment exposés à une sélection naturelle comparable à celle exercée sur leurs parents sauvages. Ils pourront donc subir des changements et retrouver des traits sauvages. Mais au cours de la domestication, une partie du patrimoine génétique de la forme sauvage a été éliminée par divers processus. Ainsi, même si la sélection naturelle arrive à effacer la partie du patrimoine due à la sélection subie pendant la domestication, elle ne peut recréer ce qui a été perdu. Or, d'une part, on ne connaît pas à l'heure actuelle, de groupes marrons qui ne possèdent plus du tout de traits domestiques, d'autre part le volume de leurs cerveaux par exemple, tout comme leurs tailles, restent au-dessous des valeurs observées chez leurs ancêtres sauvages. Par conséquent, il est difficile d'interpréter les données précédemment citées, d'une part puisque l'adaptation à des niches écologiques semblables peut avoir, par convergence, engendré le même type de ressemblances morphologiques, d'autre part, car des modifications engendrées par le processus de domestication, telle la diminution de la taille, ne sont pas réversibles. Ainsi, un chien peu descendre d'un loup de grande taille sans pour autant retrouver la taille de ce dernier car il est redevenu sauvage. Par conséquent, les deux théories sont possibles et ne s'excluent pas. Il est plausible d'admettre une diffusion du chien à partir de différents centres de domestications paléolithiques supérieurs, l'un vraisemblablement en zone périglaciaire Eurasiatique, l'autre en zone tempérée proche orientale. Il ne semble donc pas y avoir un Adam canin. Mais une question reste en suspens. Pourquoi et comment le chien est-t-il devenu une espèce domestique ?

CHAPITRE IV

L'EXPERIENCE DE LA DOMESTICATION

I) Entre hommes et loups une relation intime fondée sur la chasse

Les sites présentant les premières associations entre hominidés et loups révèlent une activité de chasse importante. Or, les activités de chasse entre loups et hommes devaient souvent se chevaucher. Les questions à se poser concernent donc les différentes interactions possibles entre ces deux espèces

A) Le loup comme proie

Les restes retrouvés montrent que les loups étaient tués par les chasseurs qui en contre partie pouvaient utiliser leurs peaux pour se vêtir et éventuellement les utiliser comme nourriture, comme certains peuples mangent des chiens encore de nos jours. (cf. en Afrique de l'Ouest, en Corée, aux Philippines) (259). La chair du chien était consommée dans l'Europe néolithique et dans l'Amérique pré Colombienne et l'était encore il n'y a pas si longtemps en Chine, en Nouvelle Zélande, au Ghana, au Canada et en Allemagne où la dernière boucherie canine a fermé ses portes à Munich entre les deux guerres (60). Grecs et Gaulois étaient également amateurs de cynophagie, Hippocrate proposait de la viande de chien dans ses régimes diététiques (134).

Figure 1 - Terre cuite peinte du site précolombien (300 B.C. – 700 A.D.) de Colima au Mexique occidentale. Chien du type dachshund, apparemment sans poil. Il s'agirait d'une race élevée pour la consommation (109)



Les poils étaient filés et tissés dans les Pyrénées jusqu'au 19^{ème} siècle ou en Amérique par exemple chez les Indiens Kwakiutl de la Côte Ouest du Canada. On peut donc aisément supposer ce type d'utilité chez les peuples primitifs (64). On peut ainsi supposer que les hommes pouvaient chasser le loup et ramener le produit de leurs chasses à leurs campements.

Pourtant la chasse du loup ne semble pas la plus facile. De Charlemagne à Napoléon ou si l'on veut de l'instauration des louvetiers et de la mobilisation cyclique des populations jusqu'à la fin de la bête du Gévaudan, le combat hommes loups, tantôt agresseurs, tantôt agressés, a connu des vicissitudes diverses, des alternances de succès et de revers. Pendant

longtemps la victoire de l'un sur l'autre fut incertaine ne laissant ni vainqueur ni vaincu. Les moyens utilisés dans cette lutte étaient pourtant considérables voire inégaux. Les écrits de ce type de chasse expliquent qu'il faut lancer des vagues successives de chiens limiers pour trouver les traces du loup et le débusquer, ne pas le perdre, attirer la meute canine qui au passage égorge les louveteaux. Les chasseurs nombreux et à cheval tiennent à la laisse les chiens de relais sur le terrain plat vers lequel on tente de rabattre le loup. Des lévriers frais et très rapides arrivent alors à retenir l'animal qui en se défendant se fatigue et ralentit. Ce qui permet de lâcher alors les gros mâtins lourds et puissants. Le loup, souvent déjà blessé au fusil n'a plus la moindre chance. Déchiré alors par ces énormes mâchoires, il ne peut parer les coups des pieux dont on le pique (64). Les hommes préhistoriques étaient loin de posséder tous ces moyens et en tout cas ne possédaient pas le chien. Aussi il ne s'agit pas là de remettre en cause toute la dextérité et l'ingéniosité dont devaient faire preuve ces peuples primitifs à travers l'action de chasse dont ils puisaient leur survie même, mais il semble plus vraisemblable de penser que ces hommes préféraient de beaucoup les petites proies peu combattives ou quelques bêtes herbivores mal protégées. Si bien qu'une relation hommes loups uniquement comme animal chassé pour satisfaire des besoins alimentaires voire tégumentaires paraît trop réductrice.

B) Le loup comme modèle

Les études sur les structures sociales des tribus humaines de l'époque et sur le comportement des hordes de loups nous éclairent sur ce qui a permis un développement et un rapprochement de ces deux groupes de chasseurs. L'homme, il y a plus de dix mille ans, vivait en groupes relativement restreints, formant de véritables unités sociales. L'étude de la faune, retrouvée sur les sites d'habitats, indique que l'*Homo sapiens sapiens* se nourrissait pour une bonne part de gibiers, le reste étant constitué de collecte de végétaux, de fruits, de baies, de racines etc. Ces unités sociales sont donc organisées autour de deux activités de survie principale : la chasse et la cueillette. De leur côté, les loups sont également organisés en unité sociale, la horde, dont le nombre de membres est un peu près égal à celui des hommes. Les loups sont réputés pour être de redoutables prédateurs même si en cas de jeun ils peuvent devenir charognards voire végétariens. Cette similitude de cadre général engendre de grandes similitudes d'infrastructures.

Pour la chasse, l'homme comme le loup chasse des proies très variées, lièvres, castors, poissons mais aussi des animaux plus gros que lui comme des cerfs, mouflons, rennes etc. La chasse est collective. Elle peut s'adapter à des terrains découverts ou boisés et être modifiée en fonction des circonstances. Les loups pourront choisir de préférence des animaux en détresse attirés par leurs plaintes ou des proies dont la cinétique souligne un handicap physique. Plus qu'une simple prédation ciblée sur les plus faibles c'est une grande persévérance et structuration qui caractérisent leur activité de chasse. Ils peuvent se relayer pour harceler leur proie, organiser des véritables battues où un groupe est chargé de rabattre la proie sur un autre en embuscade. Ils se servent de l'orientation des vents pour s'approcher des proies sans être sentis, sont capables lors de poursuite sur un terrain familier d'emprunter des raccourcis pour surprendre leur victime. C'est donc une chasse extrêmement élaborée. De son côté, l'homme, pour palier son manque de moyens physiques, chasse également en groupe. Le rythme de déplacement du gibier imprime celui des groupes humains comme celui des loups. Les conclusions faites sur les études permettant d'apprécier les méthodes de chasse des hommes du paléolithique, par extrapolation à partir des coutumes des sociétés de chasseurs nomades contemporains, ou par les études des restes fossiles des proies ou des armes sur les lieux d'habitations montrent que les techniques de chasse sont étroitement superposables à

celles des loups : pistages, battues, embuscades, harcèlements sur des animaux de préférence faibles, jeunes, blessés etc.

Ce type de chasse conditionne une socialisation et une hiérarchisation importante du groupe ou de la horde. Les éléments forts et donc aguerris participent à la chasse. Les femelles et leurs petits voir tout autre membre du groupe malade, blessé ou trop vieux attendent les fruits de la chasse. On observe aussi les mêmes préparatifs de chasse, hurlements et excitation du groupe de loups, chants et danses des chasseurs cueilleurs (37). Donc même gibier, même lieu de chasse, même technique de chasse voire même socialisation en résultant.

Autant d'éléments favorisant le rapprochement entre hommes et loups. Ces ressemblances ne sont pas en elles-mêmes responsables des premières domestications. Mais on ne peut omettre l'importance de ces ressemblances comme on ne peut omettre l'importance de la chasse en tant que besoin primitif pour la survie du groupe chez ces deux espèces.

C) L'homme et le loup dans une relation de type symbiotique ?

La relation qui pouvait unir ces deux prédateurs pouvait facilement conférer des avantages à l'un comme à l'autre. Il est difficile de croire que les loups pouvaient ignorer les actes de chasses de nos ancêtres, vivant sur un même territoire dont ils connaissaient chaque parcelle. Malgré leur adresse, les premiers hommes rataient parfois leur cible parce que les armes étaient rudimentaires. Comme les loups sont particulièrement efficaces dans la recherche de proies vulnérables, il est certain que suivre les chasseurs pouvait être avantageux pour capturer les animaux blessés qui s'étaient échappés. En outre, même si les aborigènes savaient utiliser presque toutes les parties d'une carcasse il reste que certains morceaux rejetés, sont appréciés par les loups (37). En suivant les chasseurs les loups pouvaient récupérer ces rebus. A l'inverse, les hommes ont pu bénéficier de la chasse des loups, tombant sur une proie fraîchement tuée, ils ont pu parfois les refouler par des armes ou l'utilisation du feu. Ils ont pu profiter des caches utilisées par les loups. Brandenburg a vu des loups enterrer 5 à 10 kilogrammes de viande et comme il le souligne il est peu probable qu'il fut le seul homme à avoir fait une telle observation (37). Les loups hurlent avant la chasse ou à proximité d'une proie fraîchement tuée. Les premiers hommes dont l'existence même dépendait de leur capacité à savoir où trouver leur gibier, surtout lorsqu'il s'agissait de troupeaux nomades, ne pouvaient pas ne pas s'intéresser aux préparatifs de chasse des loups. Même incapables de suivre la chasse et ne pouvant être présents au moment de la mise à mort, ils leur suffisaient d'arriver assez vite pour voir leurs efforts récompensés.

Certains auteurs étudiant les loups comme Olson, ou Balenberghé à qui il est arrivé d'arracher un morceau du butin des loups, considèrent qu'il est possible pour un homme aguerris, de subsister tout un hiver de cette façon. Il est peu probable que ces deux chercheurs aient été les premiers à profiter d'une telle aubaine (37).

L'étude des différentes domestications montre qu'elles peuvent emprunter des voies différentes mais que leur réalisation suppose toujours qu'un certain nombre de conditions préalables soient remplies. Autrement dit, la domestication n'a pu apparaître ou se propager n'importe où et à n'importe quel moment. Elle n'a pu qu'être le fait de peuples « qui étaient depuis longtemps des domesticateurs en puissance » (64). En l'occurrence dans notre cas, elle ne peut être le fait que de chasseurs déjà habitués à la fréquentation de la faune et du loup. Claude Lévi Strauss (64) écrit « pour transformer une bête sauvage en animal domestique, faire apparaître des propriétés qui étaient absentes à l'origine, ou pouvaient à peine être soupçonnées ; il a fallu n'en doutons pas, une attitude d'esprit véritablement scientifique, une curiosité assidue, toujours en éveil, un appétit de connaître pour le plaisir de connaître car une petite fraction seulement des observations et des expériences (dont il faut bien supposer

qu'elles étaient inspirées d'abord et surtout par le goût du savoir) pouvaient donner des résultats pratiques et immédiatement utilisables ». C'est dans un rapport de plus en plus intime avec la nature dans la conscience de sa place au sein de celle-ci que l'homme moderne voit le jour. Et c'est peut-être par ce goût du savoir, ce désir de connaître que l'homme a pu être attiré par le loup par exemple en l'observant chasser.

Les observations de Stephenson (270) sur les chasseurs Esquimaux Nunamiut d'Alaska soulignent à quel point ces peuples, à force de côtoyer le loup, ont une grande connaissance de sa biologie et de son écologie. De plus, ils considèrent cet animal comme un prédateur intelligent, habile et élégant. Leur organisation sociale, coopération dans l'élevage etc., leur inspire également une réelle admiration et lorsqu'un loup assoiffé se cache derrière les lumières d'un campement, ils en sont profondément amusés. Alors qu'ils sont en compétition directe avec le loup, ils ne manifestent aucune animosité à son égard. Les chasseurs Ojibwas, autochtones du Nord-Est du Minnesota, trouvaient quelque chose de familier et d'admirable dans le comportement des loups, comme d'ailleurs tous les autochtones d'Amérique du Nord (37). Ils voyaient les loups intelligents, endurants et vigoureux. Aussi c'est dans ce cadre que la domestication a pu se faire. Cette attirance a pu être réciproque lorsque les loups pouvaient profiter des restes de la chasse par exemple. Certains suggèrent qu'ils pouvaient bénéficier d'une certaine chaleur près des camps allant même jusqu'à considérer que c'est peut-être après tout les loups qui ont pris l'initiative du rapprochement, imaginant pour leur survie mutuelle une certaine solidarité et association, par exemple dans la défense du territoire de chasse contre les grands prédateurs solitaires, ours, tigres aux dents de sabres etc., avertissant leurs congénères du danger, ils prévenaient du même coup les hommes.

II) L'intégration des louveteaux à la vie de l'homme : une étape essentielle du processus domesticatoire

A) Pourquoi fut-elle nécessaire

Un autre point est essentiel. Pour que le processus de domestication se déroule harmonieusement, il faut que l'animal s'accorde avec la substitution d'un mode de vie naturelle au mode de vie des hommes. Pour cela, plus les modes de vie seront ressemblants, plus la substitution sera aisée. Si elle fut permise pour le loup, cela relève du haut développement social de cette espèce, de la similitude de ses rituels avec celles de l'homme, qui ont indéniablement contribué à un ajustement social mutuel de ces deux espèces. Et c'est peut-être par ce caractère très social de vie en meute que le loup a été la première espèce à être domestiquée à la différence du chacal ou du coyote plus solitaire. Les hybrides de chiens et de loups se montrent à cet égard nettement plus apprivoisables et moins créatifs à l'égard de l'homme que des hybrides chiens-chacals. (275). Par ailleurs, il est important de noter l'existence d'une période sensible chez le chiot comme chez le louveteau, au cours des premières semaines de vie, qui joue un rôle décisif dans la formation des premiers liens sociaux avec d'autres chiens et avec l'homme. Cette imprégnation par l'homme est d'autant plus forte si les animaux sont stressés et mal nourris.

On peut ainsi supposer que la première étape de la domestication a commencé lorsque des louveteaux ont été intégrés dans une zone d'habitat humain. En dépit de l'absence de changements anatomiques sur les sites du pléistocène jusqu'au paléolithique supérieur, qui suggère une absence de véritable dépendance dans les relations entre hommes et loups, on peut supposer que des associations fortuites se sont produites.

B) Comment a t elle pu se réaliser ?

Les louveteaux ont pu être récupérés et intégrés au groupe que ce soit par les chasseurs ou les femmes lors de la cueillette découvrant une tanière d'où s'est momentanément absentée la mère. Certains animaux pouvant servir de nourriture d'autres ont pu être élevés et intégrés au groupe comme cela peut se passer dans les sociétés indigènes actuelles. Joslin (141), rapporte par exemple le cas de louveteaux récupérés et élevés par les villageois dans le désert d'Iran après qu'un loup adulte fut capturé et tué par les bergers. De nos jours, par exemple sur des Iles de l'Océan Pacifique en Polynésie ou en Asie du Sud Est, des chiots et des porcelets sont nourris et allaités par les femmes, devenant un objet de jeu et de compagnie (60-259). Dans de nombreuses sociétés indigènes contemporaines, les hommes ramènent de la chasse les petits des animaux tués, ces derniers sont élevés au sein par les femmes au milieu des enfants et sont assimilés à la société humaine, de telle sorte que leur consommation deviendrait de l'anthropophagie et est interdite. L'exemple des Aïnous mérite une mention particulière pour la place qu'ils accordent à l'ours (64). Cette population des Iles Hokkaido de Sakhaline et des Kouriles au Nord du Japon pratique un culte de l'ours qui se distingue à la fois par le sacrifice (par fléchage puis étranglement) et la consommation rituelle de l'animal et par les soins et la tendresse dont celui-ci est entouré jusqu'à sa mort. L'ourson rapporté par les chasseurs grandit dans la maison où il joue avec les enfants. Il est nourrit par une femme au sein, ou avec de la nourriture pré-mastiquée donnée de bouche à gueule. Même lorsque devenu grand il doit être enfermé, sa cage est décorée et les mêmes témoignages d'affections continuent à lui être prodigués. Enfin l'heure du sacrifice venu, on implore le pardon de l'ours et sa mère nourricière manifeste son chagrin et sa colère contre ses meurtriers. Il est à noter que pour les Aïnous, l'ours brun est un visiteur du monde spirituel dont le but final dans sa vie terrestre est de réintégrer ce monde. En le tuant, il l'aide à effectuer ce retour, cette métamorphose. Or, certains peuples et tribus indiennes réalisent également ce type de cérémonie sacrificielle avec des chiens. (259).

Ces exemples corroborent la possibilité de relations semblables dans l'élevage de louveteaux. Certains de ces loups apprivoisés, une fois matures, sont devenus moins soumis et ont été tués ou ont quitté le camp. Un faible nombre pourtant de ces loups par exemple les plus dociles, ont pu rester avec les hommes et ont pu se reproduire avec d'autres loups apprivoisés qui pouvaient se nourrir des restes autour du camp. Les loups vivants à l'intérieur du campement ont pu ainsi apprendre à se plier aux règles d'une dépendance stricte. Les louveteaux se sont ainsi adaptés à une nouvelle stratégie alimentaire, recueillis par l'homme ils ont été privés de l'apprentissage de la chasse en accompagnant la meute et se sont ainsi trouvés tributaires des dons de leurs maîtres. Il faut considérer la manière dont le groupe originel de ces animaux a réussi à se maintenir dans ce nouveau contexte. A l'état sauvage, les possibilités de reproduction du loup sont limitées étroitement à son rang hiérarchique à l'intérieur de la meute. Pour un mâle sauvage rejeté du groupe, une femelle domestique devait être une chance. Dans un certain nombre de cas, celle-ci a pu élever ses petits près de l'homme. A mesure que la société du loup domestique se développait, la reproduction avec les loups sauvages a dû se raréfier, les animaux ont commencé à évoluer vers une forme de chien qui nous est familière.

III) Une domestication pour remplir des fonctions utilitaires ?

A) Le loup comme auxiliaire de chasse

Une fois cette première étape franchie, le chien a pu remplir un certain nombre de fonctions dans les sociétés préhistoriques comme auxiliaire de chasse par exemple. Prenons les premiers chasseurs, ils ne sont pas très rapides. Leurs armes sont simples probablement seulement des lances lorsqu'ils rencontrent le loup. Quand ils s'attaquent au gibier ils prennent le risque de se faire charger à leur tour. Ils perdent souvent leur proie blessée. Arrive le chien – loup, il est rapide et endurant. Il peut plus facilement retrouver le gibier. Il n'a pas besoin d'armes puisqu'il en est une. Il peut protéger les siens ou au moins attirer l'attention de la proie le temps pour l'homme de la tuer ou s'échapper. Brandenburg (37) a par exemple accompagné les Inuits qui utilisent leurs chiens pour distraire l'attention des ours blancs pendant qu'ils s'approchent pour les tuer. Ces chasseurs utilisent des sites d'embuscade préférentiels où les chiens suivant la technique des loups, rabattent les troupeaux de caribous durant leur migration. Au cours de la période paléolithique, les animaux étaient tués à courte distance à l'aide de gros lances pierres. Durant la période Natoufienne et celle correspondante du mésolithique en Europe, les techniques de chasses ont évolué pour permettre d'atteindre des proies à longue distance, à l'aide de flèches armées à leur extrémité de microlithes. Au cours de ces périodes, les chasseurs se sont adaptés aux nouvelles conditions climatiques suite au retrait des glaciers. Certains auteurs ont ainsi suggéré que ces changements de techniques de chasse étaient liés à ces améliorations climatiques. Notamment à l'extension des forêts dont la conséquence fut un changement au niveau de la faune, passant des grands herbivores des plaines aux mammifères forestiers plus petits. Clutton Brock (48-49) suggère que le développement d'instruments de chasse à distance serait directement lié à l'expansion du chien comme auxiliaire de chasse qui permettait aux hommes de traquer les animaux blessés et de les retrouver sur des terrains difficiles comme par exemple dans l'eau ou dans les terriers. Clutton Brock appuie cette idée par l'avantage considérable que pouvait représenter l'utilisation des chiens pour la chasse. Les Bochimans, peuple de chasseurs cueilleurs actuels, nous aide à mieux comprendre ce que pouvaient être les sociétés préhistoriques et par conséquent l'avantage que pouvait revêtir l'utilisation de chiens pour la chasse. Clutton Brock cite l'exemple d'un Bochimans qui avec l'aide d'une meute de chiens entraînés rapportait 75 % de nourriture au camp, tandis que six autres chasseurs sans chiens n'en apportaient que 25 %. Cette collaboration à la chasse est appuyée par le fait que l'on a montré pour le chacal par exemple que les canidés sont capables de chasser pour un autre prédateur. Le chacal à chabraque par exemple se précipite au milieu d'un troupeau d'ongulés en aboyant créant une diversion qui permet à la femelle guépard d'approcher sa proie sans être vu. Les chacals attendent ensuite que la femelle guépard termine son repas pour accéder à la carcasse.

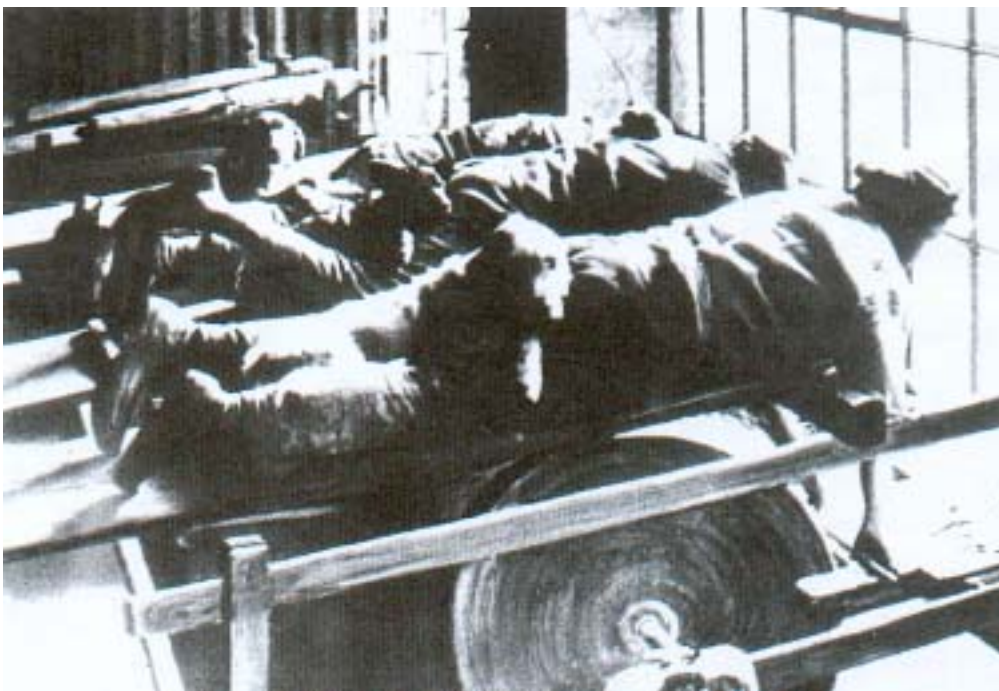
Les descriptions faites par les européens de la vie entre Aborigènes et dingos nous donnent un autre indice de ce que pouvait être celle des chasseurs cueilleurs il y a 12 000 ans. Les familles Aborigènes gardaient certains dingos comme animaux domestiques en utilisant d'autres comme partenaires de chasse et ils les mangeaient quand la nourriture était peu abondante mais les inondaient également d'affection. Megitt (48) décrit les associations qui allaient de la chasse des adultes, pour leur queue utilisée en tant qu'ornement vestimentaire porté autour de la tête, à la capture des jeunes, utilisés comme partenaires de chasse s'ils étaient vigoureux, ou alors comme nourriture s'ils étaient faibles. L'auteur cite un commentaire de Lumholtz en 1889, qui disait à propos du dingo « son maître ne le battait jamais mais le menaçait simplement. Il le caressait comme un enfant, mangeait les puces qui

étaient sur lui et alors, l'embrassait sur le museau. Ces dingos apprivoisés étaient cependant nourris très pauvrement et à par quelques os, ils devaient faire les poubelles pour eux-mêmes et on les reconnaissait de leurs vis-à-vis sauvages par leur pauvre condition ». Ceci nous donne une indication sur le stress nutritionnel auquel pouvaient être soumis les premiers animaux domestiques dans les temps préhistoriques. Aussi l'hypothèse de Juliett Clutton Brock peut sans doute être discutée mais elle illustre le type de rôle que le chien a pu jouer dans l'évolution de l'homme.

B) D'autres fonctions originelles possibles

Les scénarios concernant l'utilité du chien en tant que motivation du processus de domestication sont nombreux. Utilisés pour la chasse ou la garde comme on l'a vu. Pour le travail comme animal de trait par exemple. L'apparition d'une bête de somme permet l'évolution vers un mode de vie nouveau. Il devient possible de maintenir un campement fixe puisque les chasseurs peuvent partir plus loin et rapporter de plus grandes quantités de nourriture, autorisant des migrations plus importantes. Avant l'introduction du cheval en Amérique, les explorateurs espagnols observèrent des tribus indiennes qui déménageaient des villages entiers avec des trains de 500 chiens (37). Utilisés pour les sous produits, pour les fourrures, pour la chaleur qu'ils procurent comme chez les Aborigènes d'Australie et les Esquimaux, comme réserve de viande sur pieds, pour la consommation des rebuts de la chasse ou de la pêche, excellents éboueurs qui auraient pu se libérer de la tutelle directe de l'homme en suivant les campements humains et en chapardant comme le font encore de nos jours les chiens paries des villes d'Orient. Les raisons utilitaristes de la domestication du chien peuvent être nombreuses. Mais sont elles uniquement la cause ou plutôt la conséquence du processus de domestication ?

Figure 2 – Chiens chauffants. Les émondeurs couchés au dessus de la meule et du bras d'un torrent pour éviter des rhumatismes dus à l'humidité ambiante ont dressé leurs chiens à se coucher sur le bas de leurs reins (109)



C) Les limites des thèses utilitaristes

L'accroissement de l'efficacité de la chasse ainsi que le développement démographique des populations humaines et leur évolution vers un mode de vie sédentaire fondé sur l'agriculture ont vraisemblablement contribué à modifier de manière importante les contraintes écologiques subies par différents types de gibiers. Ces modifications pourraient faire partie de la série des événements contingents ayant orientés la sélection dans le sens d'une plus grande proximité entre les animaux et les hommes. Ceci permet d'entrevoir la manière dont la sélection naturelle a pu amener une relation de domestication à prendre un tour nouveau indépendamment de ce qu'elle était à l'origine. En effet, même si le loup ou le chien a pu être utilisé comme auxiliaire de chasse, cela n'implique pas que l'homme l'ait domestiqué dans ce but. Il ne faut pas confondre les fins et les moyens. Une société peut fort bien disposer de moyens sans savoir à quoi les employer jusqu'à ce que ceux-ci finissent par susciter des besoins que les acteurs ne soupçonnaient même pas auparavant. Prenons deux exemples. Pour Francis Sigault (64), il paraît exclu qu'on ait domestiqué des bovidés pour leur lait ou leur travail par exemple, car la possibilité d'obtenir du lait ou du travail était inimaginable quand on ne connaissait ces animaux qu'à l'état sauvage. Par exemple, le yack ne produit que cinq litres de lait en pleine période de lactation, ce qui fait dire à Sigault « que l'animal domestique soit finalement mangé c'est évident mais qu'il était domestiqué pour être mangé ce n'est pas vraisemblable ». Le même type d'exemple existe pour le mouton que l'on n'a pas pu domestiquer pour sa laine puisque son ancêtre sauvage et ses premiers descendants domestiques n'avaient pas de laine. Et Sigault de poursuivre, « pour domestiquer un animal, il faut d'abord le capturer vivant ce qui renvoie aux techniques de chasse. Il faut ensuite avoir un intérêt quelconque à le garder vivant ».

En fait, il est important dans l'étude de tout type de domestication animale, de s'intéresser au contexte culturel dans lequel il s'inscrit. Les animaux domestiques ont suscité de la part de l'homme tout un échafaudage d'idées et de croyances, toute une culture qui influe en retour sur le traitement dont ils font l'objet. Certains animaux sont par exemple sacralisés et élevés au rang d'objet de culte comme la vache dans l'hindouisme, l'éléphant père du Bouddha lui-même dans le bouddhisme, le taureau dans le proche orient ancien, Anubis dans l'Egypte pharaonique ou encore le loup dans la mythologie Ojiburas, qui a appris à chasser à Nanabush fils du vent d'ouest et d'une mortelle. Il apprit la méthode des loups mais aussi le tabou interdisant de tuer inutilement le gibier (37). C'est ce rapport symbolico-religieux entre la culture de l'homme et l'animal qu'il me semble intéressant d'approfondir pour mieux cerner les bases du processus de la domestication.

IV) La domestication à travers les représentations symbolico-religieuses des premiers hommes

A) Représentations animales et chamanisme

Reprenons l'exemple des jeunes animaux rapportés au campement par les chasseurs. On peut trouver une utilité particulière à ces animaux comme par exemple celle d'amusement des enfants. Mais cet acte d'apprivoisement a également un sens plus profond, qui trouve sa source dans les représentations des rapports entre l'homme et l'animal, propres aux sociétés de chasseurs cueilleurs. Pour les Indiens d'Amazonie par exemple, cet apprivoisement attentif et affectueux représente une contre partie, une réparation nécessaire à l'acte de prédation dont

les hommes se rendent coupable en chassant. Ceci ne peut prendre de significations que si l'on s'intéresse au fondement de la culture des peuples de chasseurs cueilleurs.

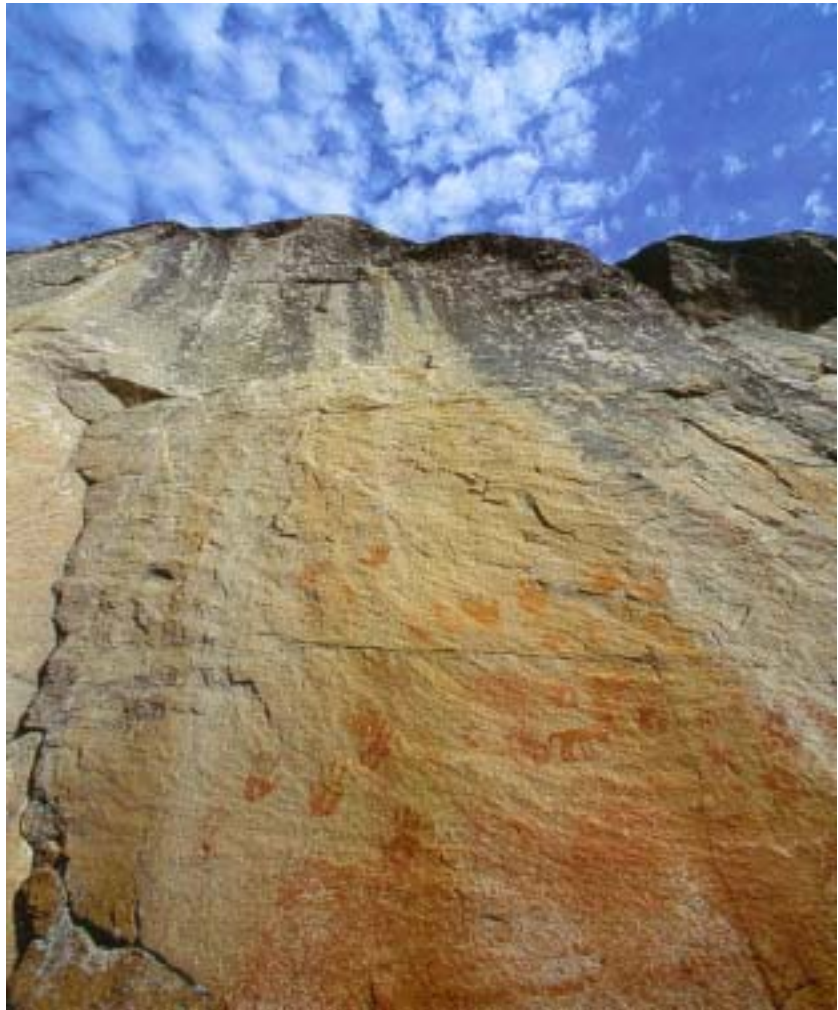
Ces sociétés ont souvent une culture fondée sur une philosophie chamanique qui inscrit l'homme dans un triangle, homme, nature, esprit, qui doit fonctionner équitablement. Le chaman devient le gardien comme médiateur d'un équilibre fragile. Chez les Inuits par exemple les très anciennes marques sculptées sur la pierre étaient considérées comme des représentations d'esprits auxiliaires : incarnation dans la pierre d'un intermédiaire entre la nature et l'esprit. Ces représentations étaient celles d'esprits d'animaux, d'esprits de gens décédés ou vivants, ou bien l'esprit de la pierre ou bien celui de l'atmosphère. C'est dans ce rapport extrêmement intime avec la nature que se place l'homme. Dans ce système de croyances et de rites, le chaman est l'intercesseur qui doit aller plaider la cause des humains auprès des grands esprits. C'est celui qui va consulter un esprit pour faire revenir le gibier quand il n'y en a plus. On croit par exemple que c'est un esprit au fond des mers qui commande les mammifères marins. On croit que l'esprit de la lune a un pouvoir important pour amener du gibier quand il n'y en a pas. C'est toute une myriade de significations que pouvait alors revêtir la perception des longs hurlements des loups lors de la pleine lune.

La philosophie chamanique se base sur une relation originelle avec les animaux, prolongeant leur relation à la nature jusqu'à leur origine commune avec eux dans un temps où l'homme et les animaux n'étaient pas différenciés et formaient une seule entité. C'est dans ce rapport à la nature que les relations qui unissent, qui plus est de façon vitale, l'homme et l'animal, sont nécessairement coopératives. Les chasseurs cueilleurs entretiennent un rapport avec la nature fondé sur l'échange de bons procédés. Il faut tuer le gibier pour se nourrir mais il faut le séduire pour qu'il puisse être tué. C'est sur cette crainte que les animaux, avertis par leurs congénères des mauvais traitements que leurs infligent les humains, ne se laissent plus prendre ou se vengent des chasseurs en les attaquant, que toute une série de rites s'établissent, comme leur présenter des excuses ou des friandises ou organiser des fêtes de réconciliation entre les animaux et les hommes. C'est dans ce même schéma de déculpabilisation que les Aïnous représentaient l'ours comme un visiteur du monde spirituel auquel il fallait redonner son essence. En fait, chez les Pygmées, les Amérindiens, les Esquimaux, les peuples Sibériens ainsi que les Aborigènes d'Australie « le monde animal est conçu à l'image du monde humain c'est un monde hiérarchisé » (60). Les Indiens Achmar par exemple se représentent la nature à l'image de leur propre société. Les animaux de la forêt sont pour eux des alliés ou des ennemis qu'il faut à l'instar de leurs partenaires humains séduire, contraindre ou écarter (64). On peut se demander si le loup de par son rôle dans la chasse et son type d'organisation ne faisait pas parti de ces espèces à séduire. Quoi qu'il en soit, l'homme a toujours éprouvé le besoin de donner du sens aux énigmes de l'expérience, du réel. C'est dans ce lien indissociable qui l'unit à la nature que le chamanisme inscrit l'homme. C'est certainement dans un lien proche que se situent les premiers hommes modernes.

L'homme moderne *Homo sapiens* a 100 000 ans. Rapporté à l'échelle de la vie sur terre il vient juste de naître. Or, il se caractérise par l'acquisition d'une pensée qui se représente. Les préhistoriens trouvent par exemple les preuves de ces idées dans l'apparition des sépultures dont les plus anciennes ont 95 000 ans, dans la création d'outils dont les pierres sont beaucoup plus taillées que l'usage ne le réclamait. Ce souci de perfection traduirait une recherche esthétique, une sensibilité certainement investie de dimensions sacrées que l'on retrouve depuis les débuts de l'homme. C'est également à travers les premières formes d'arts sous forme de céramiques ou de peintures rupestres que l'on trouve d'autres preuves anciennes. Ce désir de représentation pousse l'homme par exemple devant les sillons laissés par les griffes d'un ours sur les parois à les délimiter avec surprise, avec crainte et avec le désir de leur donner plus visiblement ce trait mystérieux qu'ils y découvrent. A travers par exemple les peintures de la grotte Chauvet datées de – 32 000 ans, on découvre un art élaboré

avec des figures animées, des perspectives représentées par le dessin de motifs sur plusieurs plans successifs se rétrécissant. La plupart des spécialistes considèrent que ces cortèges, parfois solennels, parfois exubérants, de figures animales qui tantôt se composent tantôt s'enchevêtrent, ont un rapport avec des rites magiques et que ces rites expriment un rapport mystérieux. Rapport d'intérêt, de conjuration, de complicité et presque d'amitié entre les hommes chasseurs et le foisonnement du règne animal. Beaucoup pense par exemple que les peintures préhistoriques sont des représentations chamaniques, par exemple, établies au fin fond des grottes, où l'écho de la voie crée une atmosphère propice pour accéder au monde des esprits.

Figure 3 - Le loup figure également en première place sur cette falaise du lac La Croix. Son rôle spirituel dans les cultures anciennes reste mystérieux (37)



Les maigres données sur la vie spirituelle de nos ancêtres paléolithiques ne contredisent pas, loin sans faut, les études ethnologiques sur les peuples de chasseurs cueilleurs, qui paraissent plus conscients que d'autres de leurs dettes envers l'environnement. Il ne s'agit pas de tomber dans le mythe du bon sauvage mais d'essayer de comprendre qu'elles pouvaient être les relations qui unissaient l'homme aux animaux et en particulier au loup. Il ne s'agit pas non plus de croire en l'hypothèse d'une religion unique dans laquelle on trouverait l'origine de la domestication, comme un pôle symbolico-religieux apparaissant comme une échappatoire qui peut expliquer n'importe quoi et son contraire. On peut très bien voir les peintures rupestres comme des images sans énigme, d'un style raffiné mais jaillissant, qui nous donnent le sentiment d'une spontanéité libre et d'un art inconscient, sans arrières pensées, presque sans prétextes et ouvert joyeusement sur lui-même. Pourtant, le chamanisme

à cette époque, il y en a eu probablement. Il s'est trop répandu dans le monde pour ne pas être très ancien. L'établissement d'une relation d'interdépendance profonde entre l'homme et l'animal porté jusqu'à un niveau transcendant de type symbolico-religieux, il est difficile d'en douter. D'autant plus que beaucoup de religions actuelles s'étaient encore sur le totémisme, l'animisme ou la métempsychose.

B) Représentations animales à travers l'exemple des rites mortuaires.

Il est intéressant de noter dans cette optique la précocité de l'intégration du chien dans les rites mortuaires. Nous avons vu l'exemple de la tombe de Mallaha il y a 12 000 ans contenant un chien et un homme. Mais on peut aussi citer les tombes humaines de l'âge de bronze en Chine où on a retrouvé 38 hommes sacrifiés et 439 chiens. (276). Les chiens étaient déposés soigneusement près des morts, parfois à côté d'objets de céramique, de bronzes. Les chiens étaient eux-mêmes parfois parés d'objets en bronze ou en jade. Ce type de coutumes mortuaires existe également en Amérique il y a plus de 6 500 ans. On a retrouvé des momies de chiens, avec des momies humaines portant un habit garni de poils de chiens, dans la grotte du chien blanc au nord ouest de l'Arizona. On a même retrouvé des tombes conçues pour les chiens avec des restes datant de 5 000 ans dans le Missouri mais également dans l'Illinois il y a plus de 6 500 ans (276) (figure 4 et 6).



*Figure 4 –
momies de chiens provenant
de la grotte au chien blanc
en Arizona
A) chien blanc,
B) chien blanc et noir (276)*

Figure 5 – Différentes phases de l'embaumement d'un chien domestique. Momie de la nécropole de Cynopolis. Egypte (293)

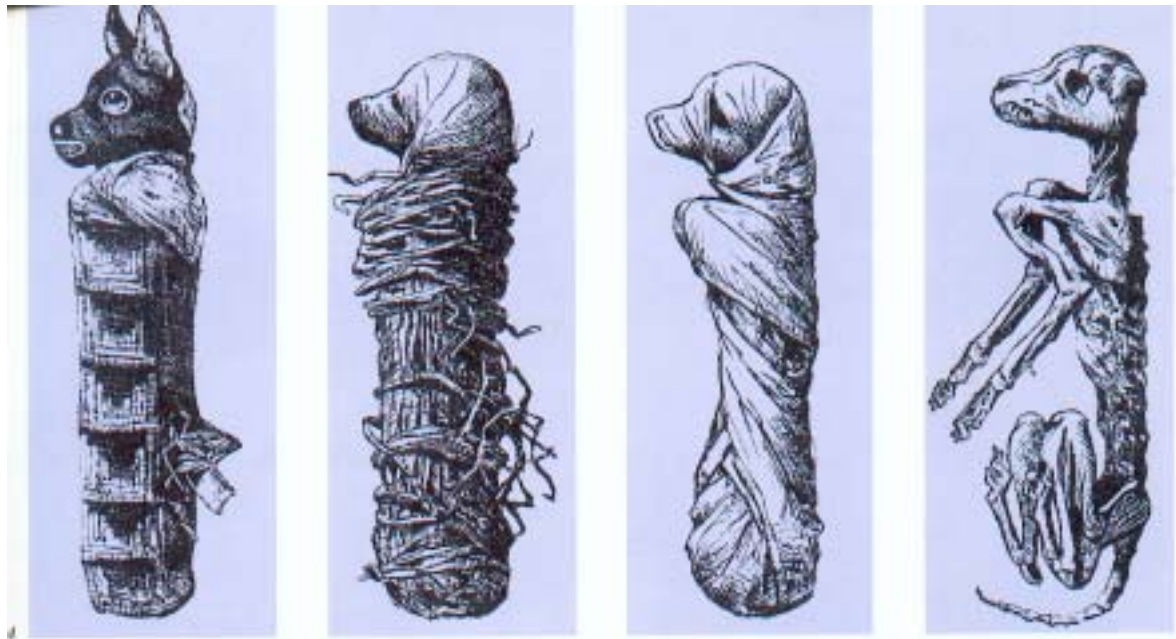
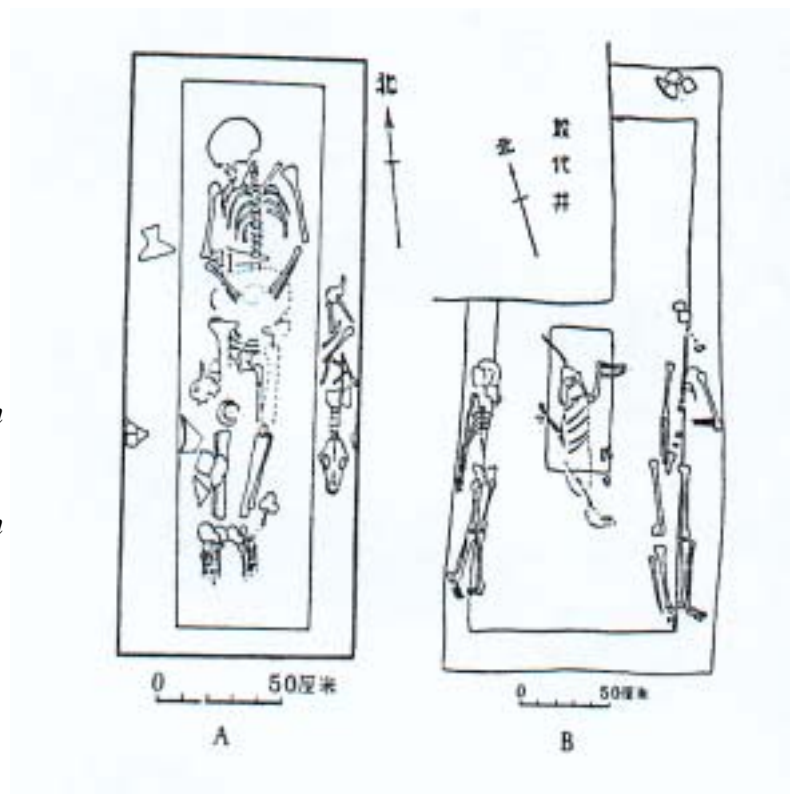


Figure 6 -
Tombes humaines
découvertes à Yin,
province de Henan.
A) Tombe humaine avec un chien
placé sur un deuxième niveau
avec divers objets
B) Tombe humaine avec un chien
placé dans le Yaokeng (276)



Ce type de coutume mortuaire envers le chien est devenu commun chez les peuplades indiennes primitives et elle nous incite à voir un témoignage précoce de l'affection portée aux animaux. Par exemple chez les Indiens Yurok de Californie, les chiens bénéficient d'un enterrement cérémoniel. Ce peuple considère que lorsqu'un homme meurt, l'esprit de son chien le précède dans l'autre monde comme un guide et un protecteur même si ce chien est encore vivant. Les Sioux Oglala voient en l'esprit du chien un messager pour plaider la cause de l'humanité. En Egypte, Anubis guidait et protégeait l'esprit des morts dans l'autre monde. (259). Il me semble donc tout de même important de s'attacher aux versions culturelles pour chercher à comprendre les liens qui pouvaient réunir l'homme et l'animal.

Figure 7 - Anubis dieu des morts à la tête de chien ou de chacal, embaume les défunts à Cynopolis (cité des chiens). Egypte, Moyen Empire (293)



C) Conclusions et limites

Un élément est finalement capital. La domestication est le fait du chasseur cueilleur nomade. C'est dans ce cadre où ces sociétés présentaient une forte propension à s'intéresser au monde animal que la domestication a pu avoir lieu. La chasse accordait nécessairement une importance considérable au gibier. Les espèces communément représentées sur les parois des grottes Magdaléniennes figuraient au tableau de chasse. Mais le loup n'est que très rarement représenté avec ces autres espèces. Ceci corrobore l'idée que le loup ne semblait par faire parti du gibier. Si l'homme s'est approprié cette espèce, ce n'était certainement pas dans la seule perspective immédiate de manger du chien. Ces sociétés pouvaient comme on l'a vu placer le loup sur un niveau d'égalité avec l'homme. Concurrent certes, mais certainement objet de fascination. Connaître le loup, c'est ainsi appréhender les secrets de la chasse. Connaître le loup, c'est aussi d'un certain côté devenir loup. Fascination devant ses hurlements et leurs échos lointains comme une passerelle vers un autre monde, mais fascination mêlée de craintes. La crainte qui a pu enfanter les Dieux pour que l'homme se positionne au sein d'un inconnu naissant. Cette fascination mêlée de craintes poussant l'homme vers ce désir de connaissance. Connaître le loup c'est alors appréhender les secrets mystérieux de la chasse. Comme le souligne Deleuze, « on devient animal pour que l'animal aussi devienne autre chose ». L'agonie d'un gibier tué aussi bien par l'homme que par son

concurrent direct se représente dans la pensée comme une zone d'échange entre l'animal et le loup. Une zone où le même pouvoir, la même puissance passe de l'un vers l'autre. Une zone où l'homme voit à travers le loup une image de lui-même. Le loup devenant homme, l'homme devenant loup, transfert pleinement atteint lorsque le loup est intégré au campement de l'homme, dans ce désir d'appropriation qui finalement renvoie à l'homme une image de lui-même d'être supérieur et tout puissant.

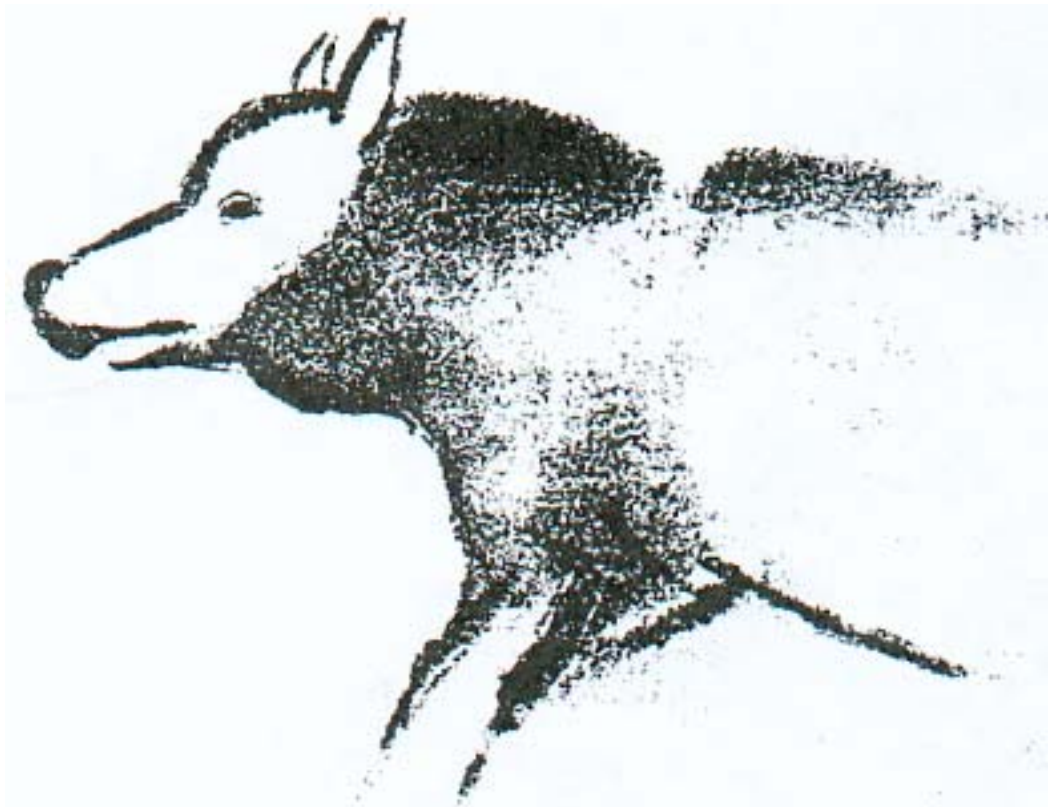
En fin de compte, le processus domesticatoire apparaît comme un ensemble intégré de techniques et de représentations étroitement dépendant du milieu culturel et social. L'un de ces aspects les plus remarquables mais aussi le plus soumis à une profusion de scénarios possibles est incontestablement la richesse et la complexité des représentations des animaux et l'influence déterminante que celles-ci exercent sur les formes et les modalités de la domestication. La socialisation de l'animal comme partenaire à séduire ou à contraindre, contribue, au moins autant que bien des impératifs écologiques, techniques et économiques à orienter les choix qui confèrent à chaque système domesticatoire sa physionomie et son style particulier. Et on peut rejoindre Digard lorsqu'il dit que « c'est sans doute parce qu'il se reconnaît dans les animaux domestiques que l'homme ne peut s'empêcher de procéder à cette transformation de ces rapports de forces en rapports de sens, à cette transformation de la chaîne technique en chaîne de symboles, comme pour se déculpabiliser et résoudre l'hideux dilemme moral que représente l'action domesticatrice d'appropriation de la nature ». Même s'il semble vain de remonter dans le temps pour comprendre les motivations profondes des peuples préhistoriques pour la domestication du loup, l'étude des sociétés de chasseurs cueilleurs actuels nous oriente vers différents scénarios possibles, mais elle laisse pourtant en suspens les liens insondables qui unissent l'homme à l'animal. Mais comme le dit Proudhon, « il y a de l'homme à la bête à tout ce qui existe, des sympathies et des haines secrètes dont la civilisation ôte le sentiment ». Les ethnologues qui ont essayé de comprendre l'ambivalence des comportements de différentes ethnies à l'égard du chien, ont suggéré que le chien était une menace potentielle car la ligne psychologique critique qui distingue l'homme de l'animal risquait toujours d'être effacée de par leur présence (Elemendorf cité par 259).

L'attrait du commencement, l'intérêt pour ce qui est premier, la recherche des possibilités originaires dont les sociétés humaines sont la constante mise en œuvre est une vaste tâche d'une profondeur saisissante portée par l'espoir, l'angoisse et l'illusion de l'homme au point zéro, le mot primitif comme illusion de nos déserts. L'ethnographie par son ambition de toujours remonter aux sources, semble souvent investie par la nostalgie d'une humanité non pas seulement différente mais plus simple, plus unie, plus proche de la nature et échappant à cette dénaturation que la puissance technique poursuivrait inlassablement. Rechercher et remonter aux origines de la relation qui a pu unir l'homme au chien s'inscrit aussi, d'une certaine façon, dans cette quête d'un sentiment originel. Pourtant, qu'il s'agisse d'un individu, d'un groupe, d'une civilisation, les embryons ne se fossilisent pas. Il y a donc toujours une lacune comme si l'origine, loin de se montrer et de s'exprimer en ce qui sort de l'origine, était toujours voilée et dérobée par ce qu'elle produit et peut être alors détruite ou consommée en tant qu'origine, repoussée et toujours d'avantage écartée et éloignée, soit comme originellement différée. Jamais nous observons la source, jamais le jaillissement, mais seulement ce qui est hors de la source, la source devenue la réalité extérieure à elle-même, et toujours un nouveau sens au loin de la source. Ainsi on peut faire l'histoire ou la préhistoire de la domestication, mais pour trouver l'essence même de sa genèse, je laisserai à chacun la liberté de se faire sa propre idée.

La domestication ne se résume pas à sa seule origine. Faire l'histoire des animaux domestiques c'est aussi comprendre qu'elle ne s'achève pas avec leur domestication et que c'est un processus continu de changements. La preuve en est, il suffit pour s'en faire une idée de comparer un loup avec un pékinois, un cocker ou un saint-bernard. Comment pourtant

expliquer cette formidable diversité morphologique inégalée au sein d'une même espèce si l'on considère le loup comme ancêtre de l'ensemble des chiens. Pour répondre à cette question, nous tenterons de définir la domestication pour l'ensemble des animaux puis nous nous attacherons aux variations parallèles subséquentes à cette domestication pour l'ensemble des espèces animales pour enfin s'intéresser plus particulièrement au chien et tenter d'expliquer cette incroyable diversité.

Figure 8 - Loup magdalénien (Grotte de Font-de-Gaume, Les Ezies-de-Tayac, Dordogne entre 14000 et 11000 avant Jésus Christ (159)



CHAPITRE V

COMMENT PASSER DU LOUP AU CHIHUAHUA OU AU SAINT-BERNARD



I) Aspects généraux de la domestication

A) Définition

L'adjectif français domestique apparaît au 14^{ème} siècle, appliqué aux animaux, littéralement de la maison, du latin *domesticus* de *domus* maison.

C'est à Geoffroy Saint Hilaire (1772-1884) que l'on doit le premier livre fondateur sur la domestication « La question relative à la domestication et à l'acclimatation des animaux utiles » (1849). Il distingue l'état de l'animal domestique, ou domesticité, du processus de réduction à l'état domestique ou domestication. Ce processus est décomposé en trois stades successifs. La captivité, état purement passif, l'état d'apprivoisement et la domesticité qui suppose un état actif de l'animal, de participation à son propre asservissement. C'est une conception dynamique de la domestication qu'il introduit, dont la finalité est délibérément utilitaire, les animaux domestiques devenant de véritables ouvrages de l'homme. Bökönyi considère la domestication « comme la capture et l'apprivoisement par l'homme d'animaux d'une espèce à caractéristiques comportementales particulières, leur éloignement de leur milieu naturel et de leur communauté reproductive et leur maintien pour le profit, sous conditions de reproduction contrôlée » (60). Certains auteurs décomposent le concept de domestication selon les variations de plusieurs variables indépendantes. L'anthropologue Tim Ingold parle d'apprivoisement, d'élevage et de reproduction. L'ethnologue François Sigault propose de remplacer la notion de domestication par celles indépendantes d'appropriation, de familiarisation et d'exploitation. (Par exemple, les animaux de compagnie comme appropriation sans exploitation, le gibier d'élevage comme appropriation sans familiarisation etc.) C'est un éventail de définitions qui fut donné depuis plus d'un siècle, mais chacune peut être contredite par des exceptions ou débordée par la variété des processus, des buts et des résultats de la domestication.

On peut se référer à divers exemples pour corroborer la difficulté d'établir une définition exhaustive. On citera la domestication du ver à soie (*Bombyx mori*), domestiqué depuis plus de 2000 ans par les chinois, il n'a plus que de lointains rapports avec son ancêtre bombyx mandarina. C'est un papillon incapable de voler, sa survie comme celle de sa larve, et donc son existence en tant qu'espèce, dépendent entièrement de l'homme. Darwin remarquait que si l'on plaçait des chenilles sur un mûrier, elles faisaient fréquemment la faute bizarre de manger la base de la feuille et par conséquent elles tombaient. On pensera à l'élevage du renne domestique allant du proto-élevage chez les Lapons de Scandinavie où se sont les hommes qui suivent leurs troupeaux en quête de pâturage, en passant par des formes d'élevage chez les Tchouktchis jusqu'au Toungouzes de Sibérie, de type éleveurs cultivateurs. On citera les tentatives de domestications du lamantin ou les processus de domestication menant à l'élevage de l'autruche ou ceux menant à nos animaux de compagnie, du chien au serpent en passant par le furet.

En fait l'étude de la domestication fait appel aux caractéristiques biologiques et biogéographiques de l'animal domestiqué, au milieu techno-économique de l'éleveur, au contexte culturel et social. « C'est une combinaison de plusieurs facteurs, de nature souvent différente, toujours plus ou moins interdépendants, qui confère à chaque cas son sens. Il n'y a pas une domestication mais des systèmes domesticatoires » soulignait Digard. (64). On peut simplement parler d'une action de l'homme sur l'animal dictée par des exigences fondamentales que sont la reproduction, l'alimentation et la défense contre les agressions de toutes natures afin d'assurer sa survie en tant qu'individu et espèce. Mais en même temps, il l'assujettit, le conditionne, le façonne et l'améliore en vue des services qu'il attend de lui. C'est une idée actuellement bien répandue qui présente la domestication, comme un processus qui favorise chez les animaux, l'acquisition des traits facilitant leur exploitation par l'homme.

Ce dernier utilise un arsenal de techniques domesticatoires pour la satisfaction d'une quatrième exigence, humaine celle-la, la familiarisation, l'apprivoisement ou le dressage, qui pour Digard, ne sont que différents degrés du même phénomène d'assujettissement de l'animal à l'homme. Digard va plus loin encore, en pensant que l'acte domesticatoire, peut être considéré en parti au moins, comme une fin en soit. L'homme peut consommer de l'animal domestiqué mais il consomme aussi de la domestication pour elle-même, pour l'image qu'elle renvoie d'un pouvoir sur la vie et les êtres, l'argument est en outre circulaire, la théorie étant à elle-même sa propre conclusion.

B) Sélection artificielle

Quoi qu'il en soit et comme le faisait remarquer Lacan, dans domestique il y a d'homme (121). Il est indéniable que ce dernier a une influence capitale sur l'évolution des animaux domestiques et si ses motivations profondes peuvent être sujettes à caution, les conséquences de la domestication sur l'animal ne font aucun doute. En effet, par l'intervention de l'homme, la sélection dite naturelle ne peut être que modifiée : par une action directe, (intervention sur la reproduction, élimination des animaux trop dangereux ou trop agressifs) mais aussi par une action indirecte (création de conditions de vie différentes de celle de l'état sauvage, colonisation de niches écologiques différentes de celles où vivaient les espèces souches, protection des animaux permettant la survie d'individus qui n'auraient survécu dans les conditions naturelles, et leur contribution au patrimoine génétique du groupe).

Darwin parle de sélection artificielle. Il en distingue deux formes. La première, méthodique, lorsque le sélectionneur essaie systématiquement de créer un nouveau type d'animal, par exemple en ne faisant se reproduire que certains animaux sélectionnés pour certains caractères. La seconde, inconsciente, sans que le sélectionneur ait une idée préconçue des résultats à venir. Le résultat de cette sélection artificielle est une grande diversité et plasticité des animaux domestiques. Darwin attire déjà l'attention sur ce phénomène en écrivant dans « la variation des animaux et des plantes sous l'effet de la domestication » « je n'hésite pas à affirmer que certaines races domestiques du pigeon diffèrent par leurs caractéristiques extérieures indubitablement autant que diffèrent entre eux les genres naturels les plus distincts ».

Ainsi c'est une grande diversité qui découle de la domestication mais également l'acquisition de caractères domestiques. De facto la domestication engendre une grande diversité de traits par rapport à l'ancêtre sauvage, apparaissant de manières isolées et indépendantes mais entraîne également des modifications que l'on retrouve chez la plupart des espèces domestiques. Essayons d'en appréhender les principales caractéristiques pour les rattacher à celles déjà mentionnées pour le chien.

II) Les variations parallèles des animaux domestiques

A) Changement de taille et de conformation

Les changements les plus visibles par rapport aux ancêtres sauvages sont sans doute ceux qui affectent la taille. On l'a vu, c'est un des critères qui fut retenu dans l'interprétation du passage du loup au chien. La plupart des chercheurs affirment que les animaux familiers se caractérisent au début de leur domestication par une diminution de la taille. Par la suite et notamment avec le développement de la zootechnie, la taille des animaux peut dépasser celle de leurs parents sauvages.

La diminution de la taille peut être le fait d'une adaptation à des changements climatiques ou à une diminution de la biomasse. Par exemple, une diminution de la taille du cerf élaphe serait due à son confinement progressif dans des territoires marginaux suite à l'expansion de l'habitat humain (109). C'est donc la découverte de restes de petites tailles d'une espèce à côté de restes de plus grandes tailles attribuables à la forme sauvage qui nous indique un changement spécial.

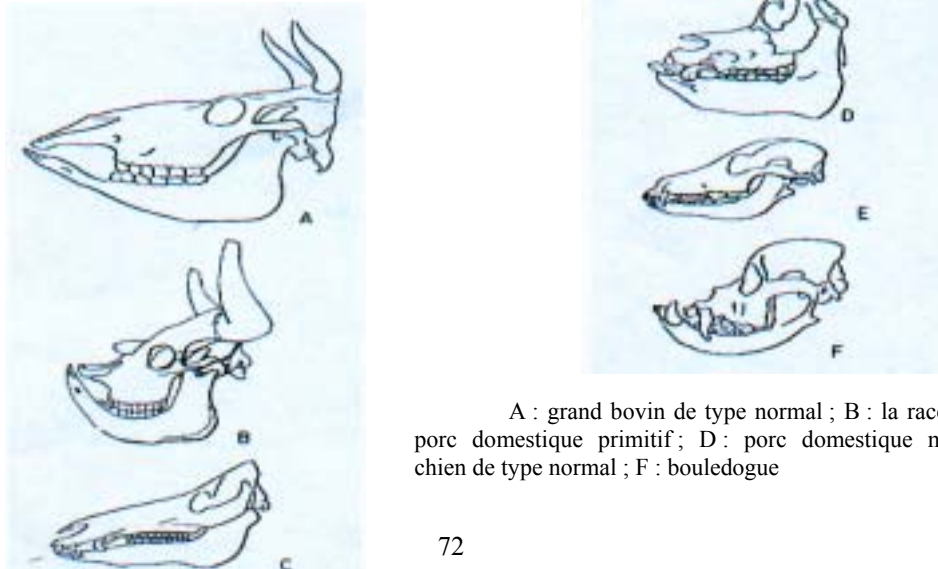
Pour le chien, cette diminution de taille, serait liée à des modifications alimentaires et notamment à la malnutrition des premiers chiens. La sélection naturelle aurait favorisé cette diminution de taille conférant un avantage aux animaux les plus petits compte tenu des besoins nutritionnels moindres.

Ces changements de taille n'affectent pas dans une même mesure les organes et les structures de l'organisme. Une simple diminution de taille se traduit ainsi par des différences de proportions subséquentes dites allométriques. Par exemple, la structure osseuse d'une souris ne pourrait agrandie à l'échelle géométrique correspondante supporter le poids d'un éléphant. Ainsi, ces modifications ne peuvent être confondues avec des changements dépendants de la variation de taille. Le chercheur allemand, Klatt (cité par 109), introduit à propos de la morphologie des animaux domestiques la notion de forme de croissance qui est « l'expression de la conformation corporelle soit sous une forme allongée et svelte soit sous une forme plus courte et plus robuste ». Ces formes existent chez les animaux sauvages mais chez leurs descendants domestiques les déviations par rapport au type moyen deviennent plus marquées par la sélection artificielle.

B) Modification des os et de la charpente osseuse

Pour la plupart des espèces domestiques, on observe une diminution de la longueur des os plus marquée que celles de la largeur et de l'épaisseur. Les proportions entre les os longs sont en générales différentes. Les bassets en sont un exemple chez le chien mais ces changements se rencontrent également chez le porc, l'alpaga ou le cheval. Pour le chien, alors que la relation avec l'homme devient davantage interdépendante à partir du paléolithique supérieur, au niveau du crâne, on observe une région faciale plus courte et plus large, un raccourcissement de la mâchoire, une mandibule plus convexe le long de son bord ventral, un processus coronoïde plus fin recourbé et plus concave sur son bord postérieur. Le stop est plus marqué. Les sinus frontaux sont plus importants, les yeux s'arrondissent et s'orientent davantage vers l'avant. Les bulbes tympaniques sont réduits et aplatis. Or, l'apparition de traits similaires s'observe pour des espèces domestiques fort différentes comme le gros bétail ou le porc.

Figure 1 – Variations parallèles du crâne (109)

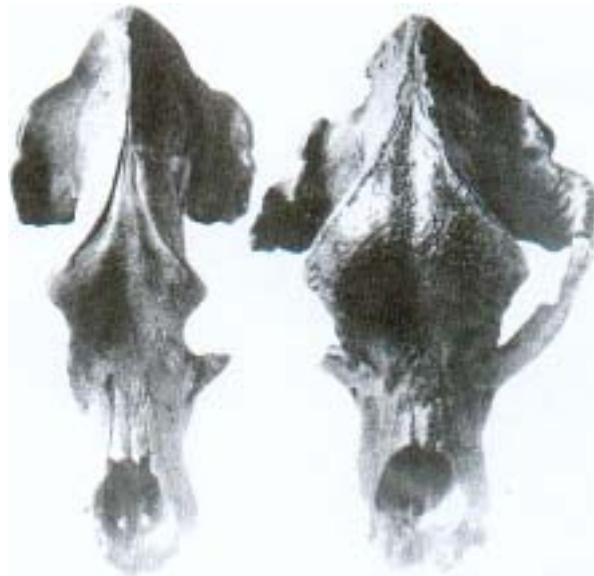


A : grand bovin de type normal ; B : la race Niata ; C : porc domestique primitif ; D : porc domestique moderne ; E : chien de type normal ; F : bouledogue

Par ailleurs, pour les espèces domestiquées, le nombre de vertèbres thoraciques et lombaires montre des variations fréquentes, la longueur et le port de la queue également. Ainsi on observe des moutons à longue queue et des chats sans queue. On constate également souvent des os surnuméraires comme chez le chien, la poule, le cheval, le lama ou les grands bovins. La taille des dents diminue. Les proportions entre leurs différentes parties changent et elles sont généralement plus serrées et se chevauchent. Comme on a pu le voir pour le chien, on constate souvent la perte de dents, oligodontie, ou la présence de dents surnuméraires, polyodontie.

Les variations citées précédemment sont celles que l'on retrouve chez l'animal domestique mais elles n'excluent pas la possibilité de les retrouver chez les animaux sauvages. On citera l'exemple de l'ours des cavernes (*Ursus spelaeus*) apparu il y a 700 000 ans et disparu 10 000 ans avant notre ère. Il tient son nom des nombreux ossements fossiles trouvés dans les cavernes. Ce n'était pas un troglodyte mais il hibernait et préférait pour ses périodes d'inactivité se cacher dans les grottes. Abel (109), étudia pendant les années 30 quelques 30 000 individus de la caverne des dragons en Haute Styrie. Il compara certaines variations à celles observées chez nos animaux domestiques. Il a pu ainsi mettre en évidence des types lévriers, des types carlins, des spécimens à dents numéraires, d'autres à dents serrées et chevauchantes ainsi que des formes naines et même géantes (figure 2).

Figure 2 - Crânes d'ours des cavernes de la Drachenhöhle à Misnitz de type lévrier (gauche) et de type carlin (droite) (109)



Certains ont parlé d'auto domestication suite à un relâchement de la sélection naturelle, dans la mesure où l'ours des cavernes avait peu d'ennemis naturels. Pour Abel, ce relâchement de la sélection naturelle eut comme résultat une dégénérescence de l'espèce, parce que les individus mal adaptés, n'étaient pas éliminés. Des recherches récentes ne trouvent pas de preuves de ce prétendu relâchement de la sélection. La grande variabilité fut plutôt reliée à des phénomènes qui ressemblent aux effets du principe de la dérive génétique. On entend par ce terme la perte de certains facteurs génétiques par l'effet du hasard, chez les petites populations, parce que les individus porteurs meurent avant d'atteindre l'âge de la

reproduction ou parce qu'ils sont tous du même sexe par exemple. Ces ours formaient certainement des populations plus ou moins isolées et sujettes à des changements aléatoires de leurs patrimoines génétiques qui aboutissaient à une grande variabilité. Le réchauffement du climat il y a 10 000 ans provoqua un retour de la forêt, ce qui réduisit encore le nombre de ces ours adaptés à une végétation ouverte, et par la suite conduisit à leurs disparitions par des accidents fortuits. Ainsi, il faut rester relativement prudent quant à l'interprétation de certaines modifications morphologiques. Prenons un autre exemple. Sur 404 crânes de *Canis dirus*, un loup géant Nord Américain actuellement disparu, il est intéressant de noter que sur 25 de ces crânes, on retrouve des caractères du rostre (concaves en avant des orbites) qui sont généralement attribués aux chiens et non aux loups. Or, on sait que ce loup n'a apparemment pas été influencé par l'homme et qu'il n'existe aucune trace de sa domestication, ni même d'association (109).

C) Peau et pelage

Souvent la peau paraît trop grande pour l'animal qu'elle enveloppe. Par conséquent, elle tombe en plis sur tout le corps, sur le cou ou ailleurs. La présence d'oreilles pendantes pourrait appartenir au même phénomène de croissance excessive de la peau. Comme chez le chien ou le lapin, on observe souvent une perte (albinos) ou une abondance de pigments, dont la distribution inégale peut faire apparaître des dessins variés et complexes. On peut avoir un arrêt de production des poils grossiers, du pelage extérieur et une rétention des poils fins du pelage interne dont le résultat est une robe à poils fins. Une croissance exagérée mène à des animaux de type angora alors que leur disparition produit des animaux chauves. Puisque la dopa 3 4 dihydroxy phenylalanine est à la base de la dopamine mais aussi des mélanines, Hemmer (cité par 109), suggère qu'un animal possédant peu de mélanines serait un animal fabriquant peu de dopamine et donc un animal moins excitable et moins sensible au stress, ce qui faciliterait les conditions d'élevage. C'est selon lui, ce qui expliquerait l'utilisation des couleurs comme critère de sélection mais cette signification psychologique des variations de couleurs est loin d'être établie.

D) Cerveaux et système nerveux

Une des variations parallèles les plus saillantes, rencontrée pour la plupart des espèces domestiques concerne une diminution relative du volume du cerveau par rapport aux ancêtres sauvages, notamment au niveau du néocortex (figure 3). Pour beaucoup d'auteurs, cette diminution engendrerait une diminution des capacités d'intégration des informations provenant des sens. Hemmer qualifie ce phénomène de « baisse des capacités d'évaluation de l'environnement ». Cet appauvrissement du monde perceptif irait de paire avec une diminution des réactions de peur, de panique ou de fuite, inhérente au processus domesticatoire. Une autre conséquence serait un relâchement des relations sociales, allant de paire avec une diminution de leur complexité et de leur différenciation. Nous aurons l'occasion de revenir plus en détail sur ces modifications, chez le chien par rapport au loup et sur les conséquences que l'on peut en tirer. Mais il est déjà intéressant de noter que les pertes de la qualité de la vision, de l'ouïe ou de l'odorat se rencontrent pour la plupart des espèces domestiques par rapport aux ancêtres sauvages. Par exemple, le porc possède moins de bâtonnets dans la rétine, altérant sa vision sous de faible intensité lumineuse. Il est en outre plus myope que le sanglier son ancêtre.

Figure 3 (109)

Diminution du poids du cerveau chez divers animaux domestiques, par rapport à leurs ancêtres sauvages ¹

Canard domestique	20 %
Souris de laboratoire	0 %
Rat de laboratoire	9 %
Cobaye	13 %
Lapin	13 %
Chat	24 %
Furet	29 %
Vison	5 %
Chien	30-34 %
Porc	34 %
Lama	19 %
Mouton	24 %

¹ Chiffres approximatifs, d'après plusieurs auteurs.

E) Changements physiologiques

Des changements importants de l'ensemble de la physiologie s'observent chez les animaux domestiques. Pour cadrer ces changements, que l'on étudiera plus en détail pour le chien par rapport au loup, on citera en premier lieu des changements profonds de la régulation hormonale, en particulier dans le cadre de la reproduction. A ce titre l'acquisition d'une maturité sexuelle plus précoce, parfois alors que la croissance n'est pas achevée, est une conséquence importante de la domestication. Le porc nain vietnamien en est un exemple. Le caractère cyclique et saisonnier de la reproduction est également très souvent modifié. La fertilité est très souvent augmentée mais elle peut s'accompagner de mises bas disharmonieuses nécessitant le recours à des césariennes..

F) Rapidité d'apparition des traits domestiques

Une question importante concerne la rapidité avec laquelle les traits domestiques sont apparus chez les animaux, lors de leur domestication. Les recherches de Beljaev (cité par 109), concernent la domestication du renard argenté, élevé en captivité depuis 1892 pour sa fourrure. En 1957, Beljaev pratique une sélection stricte de mâles ou de femelles au comportement domestique, c'est à dire non peureux et peu agressifs et cherchant le contact de l'homme. D'après ses expériences, une trentaine de générations suffirait pour que les changements morphologiques apparaissent dans le squelette des animaux passant à la domestication. Les pattes et la queue se raccourcissent, les mâchoires supérieures et inférieures subissent le même sort mais de façon inégale. La mâchoire inférieure peut dépasser l'autre et un espace vide entre les incisives supérieures et inférieures se crée. On observe par ailleurs des fourrures tachetées de blanc, des oreilles pendantes, des queues portées et enroulées comme celles des chiens. Si l'on tient compte du fait que cet élevage a commencé à la fin du siècle dernier, par conséquent qu'une présélection plus ou moins systématisée portant sur la qualité des fourrures, la fertilité et une reproduction régulière fut pratiquée, cela signifierait que cette domestication aurait nécessité, au maximum, 90 générations. Pour le chien, Bökonyi (cité par 109), a avancé les chiffres de 60 ans pour les

espèces de statures moyennes et de 120 à 150 ans pour les espèces plus grandes. Uerpmann (cité par 109), arrive à des estimations semblables pour le passage à la domesticité de la chèvre et du mouton (20 générations : 50 à 70 ans de transition).

La durée d'apparition des traits domestiques est indéniablement liée au rythme de la reproduction mais aussi à l'intensité de l'intervention humaine dans la reproduction des animaux. Les chercheurs de Novosibirsk pratiquaient une sélection sévère et systématique avec un but précis : produire des renards dont le comportement ressemble à celui des chiens.

Il semble peu vraisemblable que les hommes préhistoriques aient été investis par les mêmes motivations. Ils ne possédaient pas par ailleurs les mêmes moyens techniques, comme les clôtures pour maintenir les animaux en captivité. Aussi le taux de sélection préhistorique pouvait différer de celui des expériences de Sibérie. Il ne reste cependant pas moins surprenant de voir à quel point la domestication n'est pas nécessairement un processus de longue haleine. Dépendant du degré d'interdépendance homme animal et des fins visées, il semble facilement pouvoir se dessiner en quelques siècles maximum.

Ainsi, nous avons restitué les principales modifications, en particulier morphologiques, relative à la domestication des animaux. Si l'on a pu voir pourquoi le chien, selon des critères morphologiques descendait du loup, il nous reste cependant à nous intéresser au déterminisme nous conduisant du loup au chihuahua ou au dogue allemand. Ce déterminisme s'appréhende à travers l'étude des modifications des processus de développement et à travers la pedomorphose subséquente des chiens domestiques.



III) La pedomorphose des chiens domestiques

A) Une diversité intra spécifique corrélée aux modifications observées au cours de l'ontogenèse

En utilisant quatre races très différentes, le lhasa apso, le cocker spaniel, le labrador et le dogue allemand, Wayne a réalisé toute une série de mesures sur le squelette appendiculaire et sur le crâne tout au long de la croissance de ces animaux, au début, toutes les deux semaines puis tous les mois et ceci de l'âge de trois semaines jusqu'à dix mois (296-297). En comparant ces résultats avec ceux obtenus pour un grand nombre de chiens adultes de différentes races, il a mis en évidence une très grande similarité entre l'allométrie observée entre les différentes races et celles observées au cours du développement. Il est apparu que les proportions des membres ou du crâne d'un adulte d'une race de petite taille, représentaient les mêmes proportions que celles d'un chiot d'une race plus grande à taille équivalente. Pour Wayne, ceci signifie que les petites races sont juvénilisées ou pedomorphiques.

Les figures 4 et 5 illustrent ces résultats. A partir de la figure 4, on observe que le schéma de croissance obtenu au cours des différents stades de l'ontogenèse est semblable aux mesures obtenues pour des adultes de différentes tailles. Pour les mesures de longueur, on observe une tendance à l'isométrie. Pour les mesures de largeurs et d'épaisseurs, on observe une allométrie similaire entre l'échantillonnage intra spécifique et les mesures obtenues au cours de l'ontogenèse. Pour trois des huit mesures, il n'y a pas de différences significatives. Pour quatre des cinq autres, on observe des schémas variables selon les races (figure 5).

Les adultes des petites races sont situés au-dessus ou sur la droite de régression ontogénique. Ils présentent donc des proportions semblables à ceux des chiens de races plus grandes juvéniles, de même taille ou plus petits. Ainsi, les petites races sont à des degrés divers pedomorphiques. Dans les cas extrêmes, les adultes présentent les mêmes proportions que des bergers allemands nouveau-nés.

Les adultes des grandes races sont situés au-dessus ou au-dessous de la droite de régression ontogénique. Ils sont donc soit pedomorphiques, soit hypermorphiques (équivalent en proportions à des chiens qui prolongent l'ontogenèse des ancêtres).

Figure 4 – Histogramme des coefficients directeurs et des ordonnés à l'origine des droites de répressions entre la longueur du squelette et différente mesure de longueur, de largeur et de profondeur pour différents os du crâne.

Les histogrammes blancs concernent les mesures obtenues entres différentes espèces de Canidés.

Les histogrammes noirs concernent les mesures obtenues pour différentes races de chiens.

Les histogrammes rayés concernent les mesures obtenues au cours de l'ontogenèse du chien. (296)

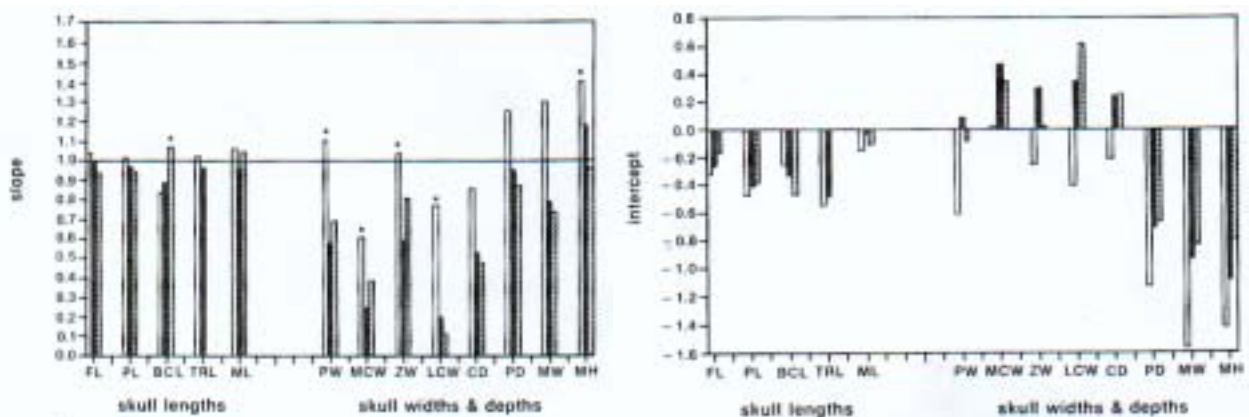
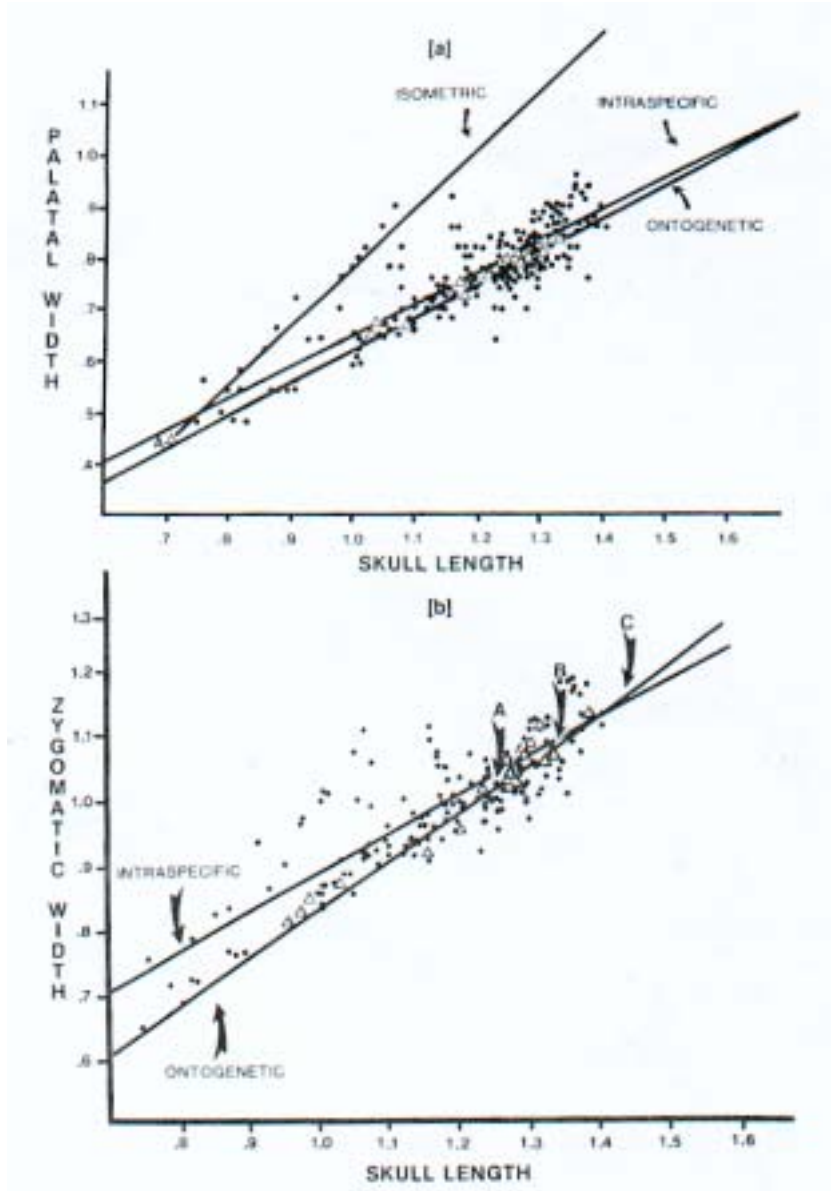


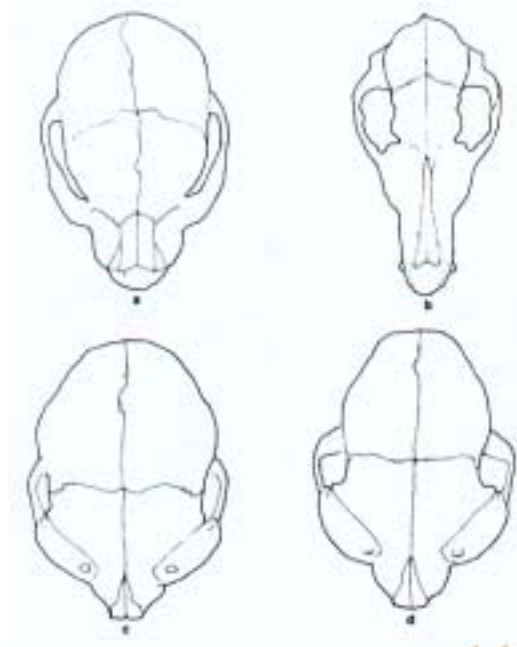
Figure 5 – Droite de régression logarithmique de la largeur du palais et le l'os zygomatique par rapport à la longueur du squelette au cours de la croissance (triangle) et pour des races adultes (points).

- a) La droite isométrique indique une extension des proportions des nouveau-nés pour des tailles plus grandes. Aussi beaucoup de chiens ont des proportions de nouveau-nés en tant qu'adultes.
- b) A représente un dogue allemand de 150 jours
 B Idem si le taux de croissance est multiplié par 0,5 (pédomorphique)
 C Idem si le taux de croissance est multiplié par 1,5 (hypermorphique) (296).



Le chien ou le loup présente d'importantes modifications entre un nouveau-né et un adulte, contrairement par exemple au chat (figure 6).

Figure 6 - a) vue dorsale d'un chien nouveau-né
 b) vue dorsale d'un adulte qui contraste avec celui du chiot nouveau-né
 c) vue dorsale d'un chat nouveau-né
 d) vue dorsale d'un chat adulte (296).



Les chiots ont un crâne large, arrondi, des orbites importantes et un palais large. L'adulte a un rostre plus long et un crâne effilé. Pour Wayne, cette diversité de conformation qui s'observe au cours du développement explique la grande diversité intra spécifique des adultes. Il observe en effet que la diversité de proportion au sein de différentes races est largement déterminée par la magnitude observée au cours des développements d'une seule race (en l'occurrence ici le berger allemand). Cette diversité de proportions chez les adultes de différentes races se retrouvant au cours du développement, chaque race pourrait être considérée comme une photo d'une étape de ce développement.

Ce parallèle entre l'allométrie intra spécifique et celle observée au cours de l'ontogénèse, est souvent expliqué par des altérations au cours du développement. Prenons l'exemple du taux de croissance du fémur et de l'humérus au cours du développement du lhasa apso, qui évolue de manière identique pour ces deux os. Un adulte de plus grande dimension peut être obtenu si l'on augmente le taux de croissance, soit durant la période néonatale, soit sur toute la période de croissance rapide, mais aussi si on augmente le taux de croissance initiale ou encore si on augmente la durée de la croissance. Or, pour les quatre races utilisées, les taux de croissances sont environ identiques de 25 à 250 jours. Puisque les nouveau-nés des différentes races sont très similaires dans leur conformation, la disparité entre les races s'explique par une augmentation du taux de croissance chez les grands chiens, comparativement aux petits, sur une courte période après la naissance ainsi que par une croissance prolongée chez les grands chiens (10 mois pour le lhasa apso par rapport à 2 ans pour le danois). Ces changements dans le taux de croissance peuvent s'expliquer simplement, par exemple par une déficience en hormone de croissance. Cependant, les altérations lors du développement, à l'origine de nouvelles races, sont sans aucun doute très complexes, la plupart des différences devant certainement être d'origine polygénique. Par exemple, pour expliquer une largeur du squelette pour certaines mesures (largeur du palais ...), plus importante pour certaines petites races que celles du squelette des juvéniles de même taille, il

faut, en plus d'une diminution globale du taux de croissance, une augmentation en largeur relative à celle en longueur plus importante pour ces petites races, par rapport à des races plus grandes. En d'autre terme, pour ces races, le taux de croissance en largeur est similaire pour petites et grandes races mais le taux de croissance en longueur est inférieur pour les petites races. Les adaptations locales, par exemple via une accommodation à la taille de l'œil pourraient expliquer de telles modifications (51).

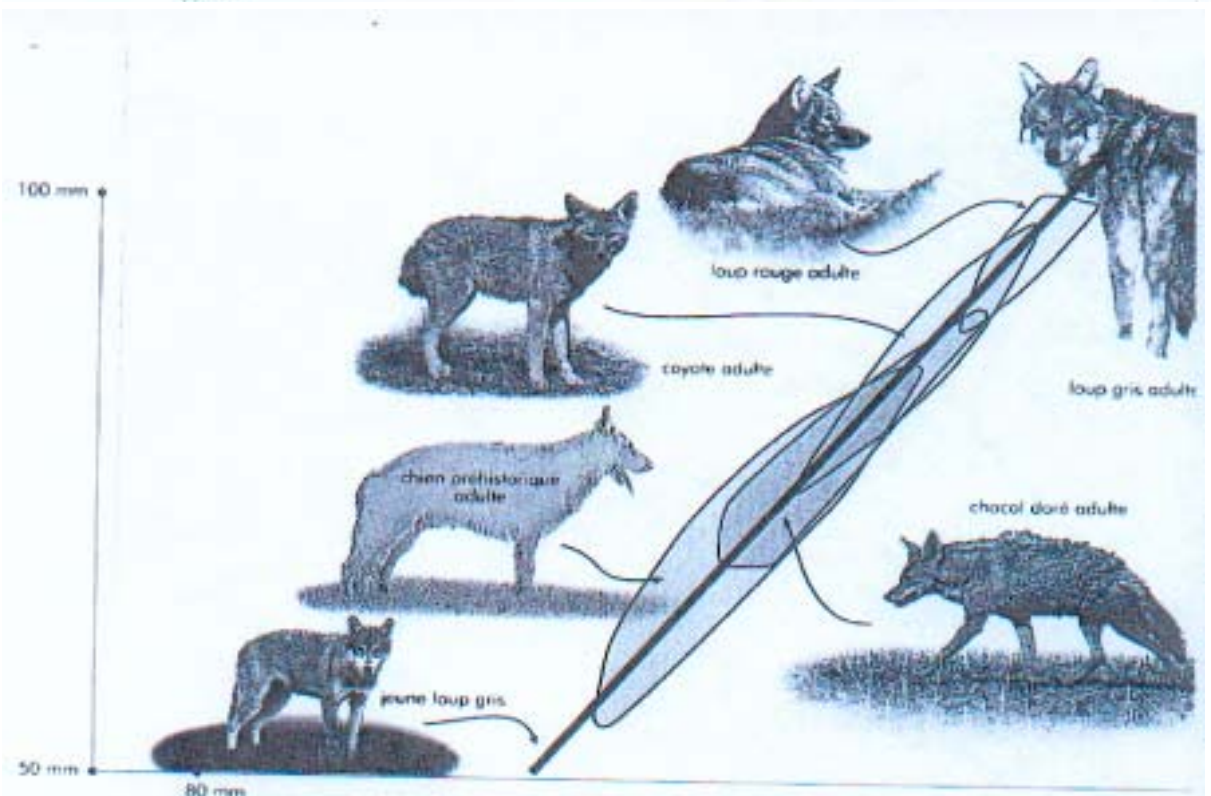
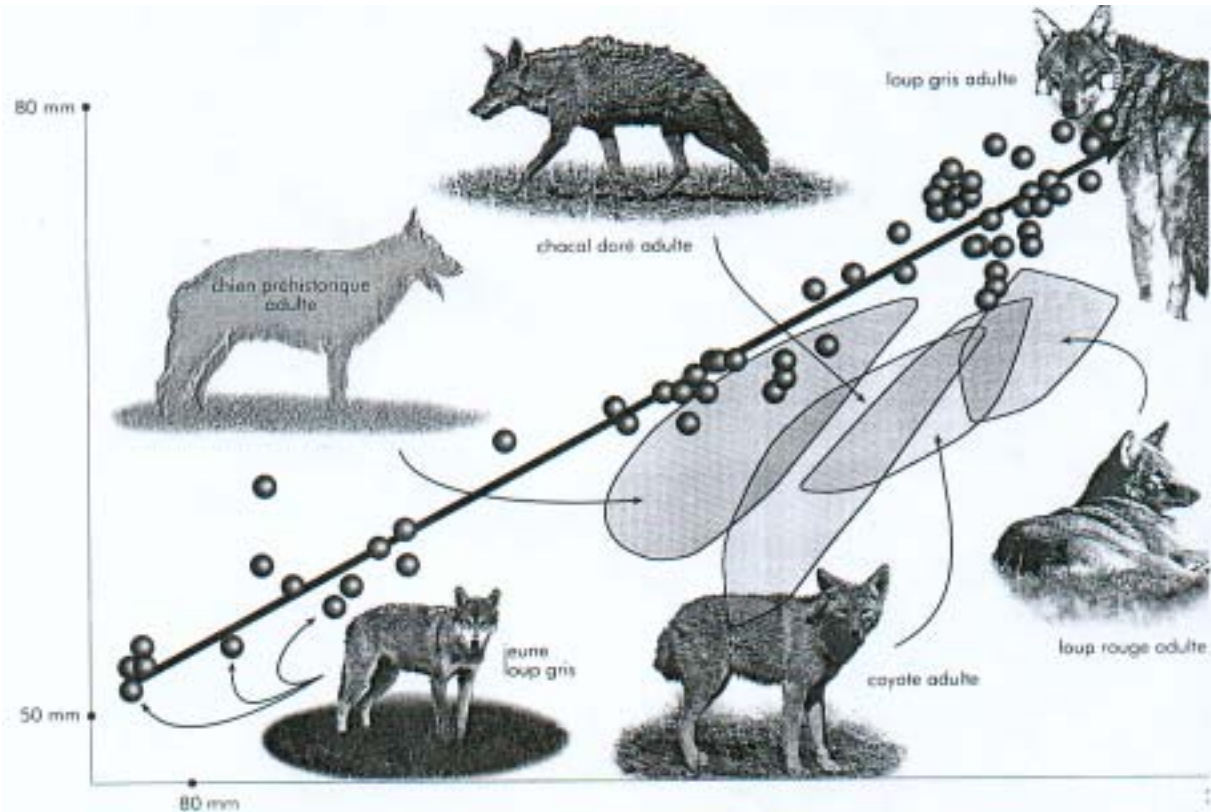
Cette étude souligne par conséquent, que des changements opérant au cours du développement, peuvent expliquer la grande diversité des races actuelles, sans avoir recours à plusieurs espèces fondatrices pour le chien. Par ailleurs, Wayne explique les différences entre chiens et espèces proches du renard, par la différence de conformation de leurs nouveau-nés. Sachant que le taux de croissance du fœtus est très proche chez tous les Canidés sauvages et que la croissance du crâne n'est pas isométrique pour la plupart des mesures, les différences de conformations observées, seraient dues à une durée de gestation plus courte (52 jours pour les espèces proches du renard et 63 jours pour les chiens et les loups).

B) La pédomorphose des premiers chiens

Le modèle général des changements s'opérant sous l'effet de la domestication semble indiquer que les animaux adultes ont conservé des caractéristiques juvéniles, comme l'explique leur morphologie crânienne plus proche des animaux jeunes, ceci dès les premières étapes de la domestication. Des changements comparables se rencontrent également chez le cochon par exemple, ce qui laisse supposer que cette tendance pourrait être due à des causes plus profondes qu'à un simple caprice de la nature. Morey (208), a cherché à vérifier cette hypothèse de pédomorphose chez le chien préhistorique. Dans cette optique, il a entrepris une analyse statistique des mesures crâniennes de chiens préhistoriques à l'époque des peuples de chasseurs cueilleurs, dont il est peu probable qu'ils se soient livrés à un élevage (65 chiens provenant des sites américains et Européens entre - 7 000 et - 3 000) et 222 Canidés sauvages, (loups gris, loups rouges, coyotes et chacals). Morey constate que la morphologie crânienne des premiers chiens représente un caractère unique qui ne pouvait être ramené à des modifications allométrique suite à une diminution de la taille. Une autre comparaison allométriques entre jeunes loups d'âges variables, Canidés sauvages adultes et chiens préhistoriques, a fourni un renseignement intéressant. Si l'on prend en compte le rapport entre largeur et longueur du crâne, les jeunes loups diffèrent de la plupart des Canidés sauvages et se rapprochent des chiens. Or, c'est précisément dans les mesures de largeur que les chiens adultes, modernes et préhistoriques se distinguent des Canidés sauvages adultes (figure 7).

La question demeure bien entendu ouverte, mais l'hypothèse selon laquelle les premiers chiens seraient de véritables pédomorphes évolutifs paraît plausible. Pour expliquer ce phénomène, Morey utilise la notion de cycle de vie, qui prend en compte la manière dont les modifications du processus de croissance peuvent interagir avec les fréquences de reproduction. Son hypothèse s'étaye sur le fait que les conditions auxquelles ont été confrontées les premiers Canidés domestiques, sont à l'origine d'une importante pression de sélection sur le rythme de reproduction, la taille des organismes et la compatibilité sociale. Dans ce cadre, la théorie du cycle de vie prévoit que la sélection peut favoriser un abaissement de l'âge de la première reproduction, constituant un moyen efficace pour accroître la fécondité. Pour Morey, ce changement se traduit par une réduction de la taille et la pédomorphose des descendants du fait de la réduction de leur durée de période de croissance. Il est en effet tentant d'établir un parallèle entre la maturité sexuelle des loups sauvages autour de deux ans et celle de la plupart des races de chiens entre six mois et douze mois.

Figure 7 – L'axe central figure le rapport des mesures entre la longueur du crâne et la longueur du museau chez le loup contemporain aux différents âges de la croissance ; mesures qui sont à comparer à celles effectuées sur des crânes de chiens préhistoriques et d'autres Canidés contemporains. Le chien préhistorique montre encore davantage sa proximité avec le jeune loup lorsqu'on mesure le rapport entre longueurs de crânes et largeurs de palais (diagramme ci-dessous) (208)



Les travaux de Wayne corroborent cette hypothèse. Comme on a pu le voir précédemment, la juvénalisation des caractères morphologiques chez le chien, peut s'expliquer par des altérations au cours du développement. Pour Wayne, une diminution de la période de développement, liée à l'avancement de la maturité sexuelle, peut faire partie de ce type d'altérations. Il semble cependant que chez le chien, la réduction des proportions du squelette est si importante, qu'elle a du être l'un des objectifs du processus de sélection (296-297).

L'homme, consciemment ou inconsciemment a pu intervenir sur d'autres facteurs du développement en fixant chez certaines races, en sélectionnant chez certains types de chiens, différents types de modifications du développement. On sait par exemple qu'un déficit en hormones de croissance d'origine génétique, suivant une loi mendélienne classique, explique le nanisme observé chez certaines races. Un autre exemple concerne la chondrodysplasie d'origine génétique. Elle traduit une distorsion au niveau des cartilages de croissances. La chondrodysplasie des os de la base du crâne et de la mâchoire supérieure explique la morphologie crânienne de deux races aux origines bien différentes comme le pékinois ou le bouledogue. La sélection artificielle de ce type d'altération du développement explique que ce type de mutations se retrouve chez différentes races à travers le monde. Or, il est vraisemblable que ce type de mutation n'aurait pas été fixé sans l'intervention de l'homme. La malocclusion, la perte de dents et la difficulté pour se nourrir, et donc le désavantage sélectif en résultant, n'auraient certainement pas permis le maintien de ce caractère dans la nature.

Après avoir analysé les principales modifications des caractères morphologiques entre chiens et loups, essayons d'appréhender l'avancée apportée par la biologie moléculaire, pour comprendre la phylogenèse entre chien et loup.

CHAPITRE VI

LA PLACE DU CHIEN PARMIS LES CANIDES VUE SOUS L'ANGLE DE LA BIOLOGIE MOLECULAIRE

I) Introduction à la taxinomie à travers la biologie moléculaire

A) Une carte d'identité génétique

L'avènement de la biologie moléculaire nous fournit un autre outil considérable pour l'établissement des liens de parentés entre espèces. Comme on a pu le constater, l'appréciation d'une relation de parenté, en fonction des caractéristiques morphologiques, peut être entachée d'une part de subjectivité. La révolution de la biologie moléculaire a bouleversé cette situation, en procurant un moyen nouveau de comparer les organismes sur le plan biochimique. Les caractères moléculaires sont chronologiquement les derniers à avoir été explorés. Ils n'interviennent dans l'établissement des liens de parentés que depuis 1962 et significativement depuis 1980.

Depuis les années 1980, on peut étudier directement le polymorphisme de l'ADN grâce aux enzymes de restriction, qui introduisent des coupures de l'ADN en des endroits particuliers. Il devient alors possible d'établir la succession précise des nucléotides, constituant de base de l'ADN et de les comparer pour mettre en évidence les différences, les mutations. L'analyse séquentielle d'acides aminés des protéines, ou de nucléotides des gènes, a permis de quantifier les différences entre espèces et d'établir des relations filiales entre elles. En effet, un gène peut se présenter sous plusieurs formes, appelées allèles, qui peuvent varier d'un individu à un autre. On peut ainsi caractériser un individu, une population ou une espèce par une véritable carte d'identité génétique. La variabilité génétique des populations naturelles est due à l'existence en de nombreux locus, d'états alléliques différents, à la multiplication de ces états par mutations ou recombinaisons intragéniques et enfin, au réassortiment de la variabilité qui existe pour chaque locus, via le brassage intra et inter chromosomique. Certaines des mutations ne disparaissent pas rapidement et persistent dans les populations de génération en génération. De ce fait, la majeure partie de la variabilité génétique provient de celle qui existait déjà de la génération précédente.

B) Les différentes formes de mutations à l'origine de la variabilité et de l'évolution des cartes d'identité génétique.

Suivant les niveaux auxquels ces changements surviennent on distingue les mutations géniques, chromosomiques et génomiques.

↳ Les mutations géniques

Les mutations géniques sont les mutations survenues dans une région limitée du génome. Elles peuvent modifier selon le point d'impact et le niveau d'observation ; la séquence d'un gène, celle d'un système de régulation, la viabilité, la fécondité ou l'apparence d'un individu. Les effets sur le génotype peuvent être négligeables à dramatiques et le sort de l'ADN muté va dépendre des forces évolutives qui vont s'exercer sur lui. Les changements les plus simples sont les remplacements d'une base par une autre (substitution), la délétion d'une base ou son addition, qui se produisent lors de la réplication du matériel héréditaire.

Ainsi après relecture des systèmes de réparation, les taux de substitution sont de l'ordre de 10^{-10} par cycle nucléotidique et par cycle de réplication.

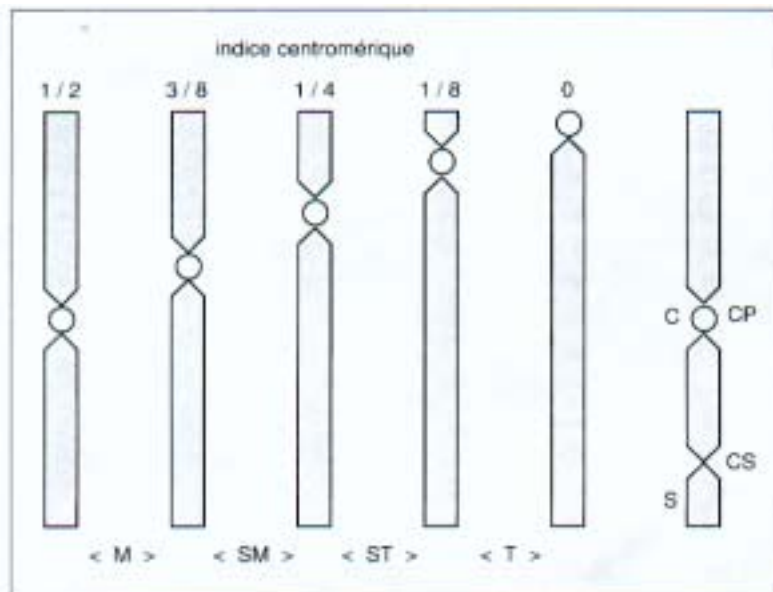
↳ Les mutations chromosomiques

Le deuxième type de mutations concerne les remaniements chromosomiques. La structure des chromosomes a des effets sur la plupart des caractères. Elle joue à ce titre un rôle essentiel dans l'adaptation et la diversification des êtres vivants, constituant parfois le facteur primaire de l'origine des espèces. Ces remaniements sont en relation avec la transposition d'éléments mobiles ou sont attribuables à des événements de recombinaison, faisant suite à des appariements entre des séquences répétées, dispersées dans le génome, en particulier au cours de la méiose. S'ils se produisent sur une partie de génome qui ne code pas pour une protéine donnée, ils peuvent s'effectuer sans rupture de l'information génétique. Ils peuvent être également à l'origine d'une anomalie empêchant la survie d'un individu ou de sa descendance (la reproduction d'un hétérozygote étant alors défavorisée). Ils constituent alors une barrière génétique à la manière de l'isolement géographique. Cependant, un désavantage génétique immédiat peut être compensé sur le long terme par un avantage associé à l'acquisition de nouvelles fonctions potentielles en terme populationnelle.

↳ Les mutations génomiques

Enfin les mutations génomiques sont à l'origine d'un changement du nombre de chromosomes. Pour rechercher les différences entre espèces, il convient donc de s'attacher à analyser les différences observées aussi bien au niveau génique que chromosomique (figure 1 et 2).

Figure 1- Morphologies possibles des chromosomes selon la place du centromère (267)



Classification générale des mutations

I - Mutations géniques

Changement héréditaire survenant dans un seul gène : nouvel état allélique.

II – Mutations chromosomiques

Changement de structure des chromosomes par perte, gain ou réarrangement de segments chromosomiques : intra chromosomiques (homosomiques), sur un bras (paracentrique ou homo brachial) ou deux bras (péricentrique ou hétéro brachial), inter chromosomiques (inter changes) entre homologues ou hétérologues :

- *Délétion* : perte d'un segment intercalaire ; la déficience est la perte d'un segment terminal ;
 - *Duplication* : répétition d'un fragment de chromosome ; inter chromosomique : le segment dupliqué est répété sur un chromosome non homologue ; intra chromosomique : répétition sur un même chromosome, non contiguë (même bras ou bras différents) ou contiguë (en tandem) ; la duplication d'un bras entier (chromosome acrocentrique), conduit à un iso chromosome ;
 - *Inversion* : retournement de 180° d'une portion de chromosome ; inversions simples : paracentriques (un bras), péricentriques (deux bras) ; inversions complexes : indépendantes, en tandem (contiguë), incluses ou chevauchantes ;
 - *Translocation* : déplacement de segments chromosomiques, intra chromosomique ou inter chromosomique ; translocations mutuelles ou réciproques sont des inter changes ; elles peuvent porter sur des bras entiers ;
 - *Fusion centrique / dissociation* : formation d'un métacentrique à partir de deux acrocentriques non homologues (fusion) ou inversement (dissociation) ; le nombre de bras d'un caryotype est appelé nombre fondamental (NF) ; fusion en tandem : formation d'un acrocentrique long à partir de deux acrocentriques non homologues.
-

III – Mutations génomiques

Changement du nombre de chromosomes sans changement de structure : hétéroploïdie recouvrant aneuploïdie et polyploïdie :

- *aneuploïdie* : changement du nombre de base de chromosomes, portant sur un ou quelques chromosomes entiers, mais non sur l'ensemble du lot haploïde (n) ;
 - *nullisomie* : perte de deux chromosomes homologues ($2n - 2$) ;
 - *monosomie* : perte de deux chromosomes homologues ($2n - 1$) ;
 - *trisomie* : trois chromosomes homologues ($2n + 1$) ;
 - *tétrasonie* : quatre chromosomes homologues ($2n + 2$) ;
 - *aneuploïdies doubles ou multiples (pseudo aneuploïdies)* : double trisomie ($2n + 1 + 1$) ;
 - *euploïdie* : présente du lot haploïde complet à un ou plusieurs exemplaires ; le lot haploïde est appelé le nombre de base (x) ;
 - *mono ploïdie* : un seul lot haploïde (remplace ce terme lorsque cette garniture caractérise une phase du cycle biologique qui n'est pas normalement haploïde) ;
 - *diploïdie* : deux lots haploïdes ;
 - *tri-, tétra-, penta-, exaploïdie* : présence de 3, 4, 5 ou 6 lots haploïdes ; les périssoploïdes sont de rang impair, les artioploïdes de rang pair ;
 - *auto polyploïdie* : répétition du même lot haploïde ;
 - *allopolyploïdie* : présence, pour un degré de ploïdie supérieur à 2, de lots haploïdes d'origines différentes ; un amphidiploïde est un allotétraploïde ;
 - *allopolyploïdie segmentaire* : allopolyploïdie pour laquelle existe une homologie partielle des lots haploïdes ;
 - *autoallopolyploïdie* : combinaison de l'auto- et de l'allopolyploïdie ;
 - *amphi ploïdie* : catégorie hétérogène regroupant les allopolyploïdes segmentaires, les allopolyploïdes,
 - *autoallopolyploïdes* : aneuploïdes résultant de l'addition ou de la substitution d'un chromosome étranger ;
 - *chromosomes surnuméraires* ou chromosomes B ou chromosomes accessoires ou extra chromosomes
 - *chromosomes supplémentaires* facultatifs, non homologues d'un élément de la garniture chromosomique normale.
-

C) Notions de mutation favorable, défavorable et sélectivement neutre

L'analyse des séquences nucléotidiques ou des acides aminés révèle deux types de régions.

Le premier type présente tant de différences qu'il est difficile de dégager des similitudes entre espèces éloignées.

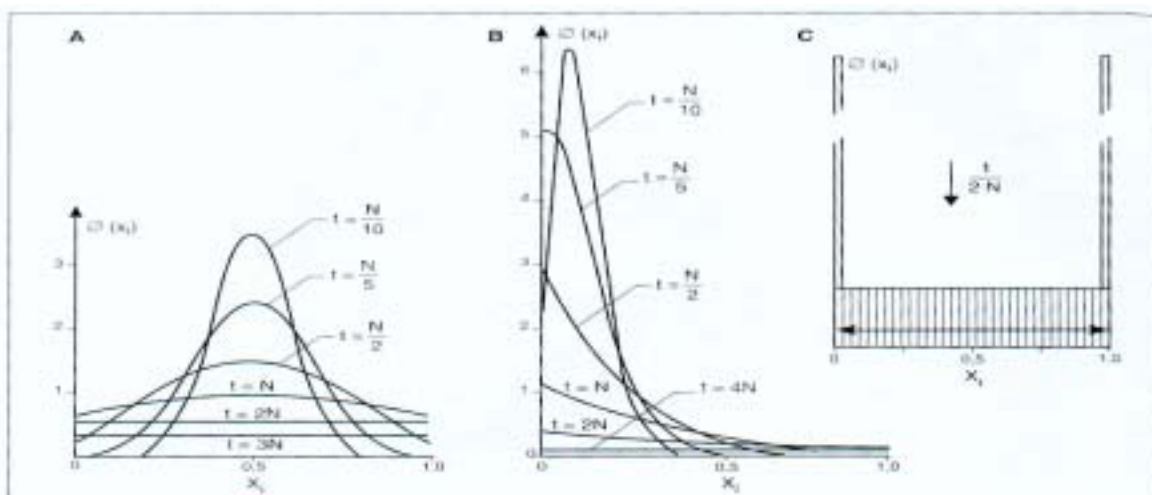
Le deuxième ne montre quasiment aucun changement entre espèces. Des mutations ont eu lieu, mais en interdisant le bon fonctionnement de la protéine elles ont été systématiquement éliminées au cours du temps puisqu'il n'existe plus de représentants. De ce fait, l'organisme porteur laissera à terme, moins de descendants. Ces mutations défavorables sont ainsi éliminées par la sélection naturelle. Ce type de région au rôle important dans la fonction de la protéine est soumis à une forte contrainte fonctionnelle. Les autres mutations non éliminées par la sélection naturelle sont soit neutres soit favorables. Or, si tous les changements étaient favorables, pourquoi les protéines, d'espèces très hétéroclites, ont environ les mêmes fonctions et les mêmes efficacités ? Il s'avère que la plupart des mutations conservées jusqu'à nos jours sont sélectivement neutres.

Pour expliquer la fixation d'une mutation, c'est à dire sa généralisation éventuelle dans la population, deux événements rentrent en jeu. D'une part, la sélection naturelle qui fixe les mutations favorables, largement minoritaires, d'autre part, la dérive génétique qui fixe les mutations neutres.

D) Dérive génétique, théorie neutraliste, horloge moléculaire

La dérive génétique est une forme de pression évolutive, qui provoque des variations aléatoires de la fréquence allélique, au sein d'une population, pour un locus donné. Par exemple, pour deux allèles, au cours des générations, on observe une tendance à l'homozygotie de telle sorte que la population finit par fixer l'un ou l'autre des allèles. Ainsi au cours de la dérive génétique, une grande majorité des allèles mutants neutres est perdue mais une minorité finalement se fixe (figure 3 et 4).

Figure 3 - Distributions de la densité de probabilité $\Phi(x)$ de la fréquence allélique x , dans des populations d'effectif N , soumises à la dérive génétique. En A et B, les fréquences alléliques initiales sont respectivement de 0,5 et 0,1. Après $N/10$ générations la distribution de probabilité est donnée par la courbe la plus élevée. Cette courbe tend à s'aplanir au cours des générations. A partir de $2N$ génération (A), ou de $4N$ génération (B), la distribution devient uniforme, toutes les fréquences alléliques dans l'intervalle $[0 ; 1]$ étant équiprobables. Les probabilités de fixation, non indiquées en A et B, sont représentées en C, pour une population de fréquence initiale 0,5 et après $2N$ générations. Dans ces conditions, les classes non fixées décroissent à un taux de $1/2N$, et celles fixées (0 et 1) s'accroissent à un taux de $1/4N$. (267)



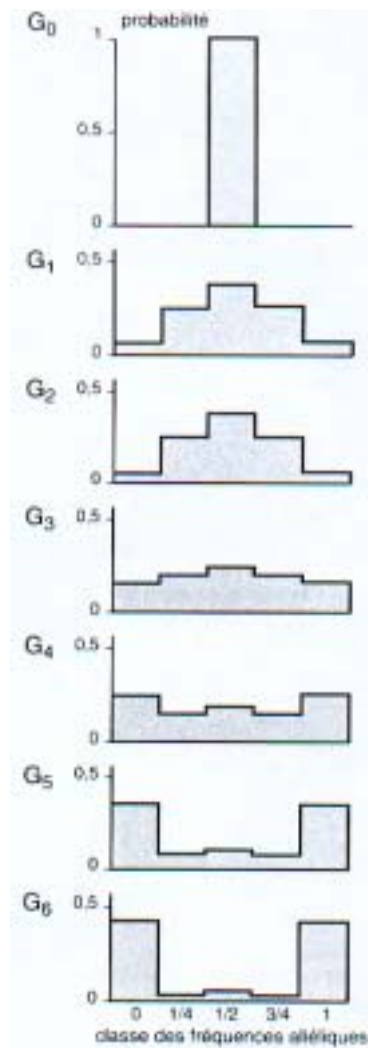


Figure 4 - Distribution des probabilités de la fréquence de l'allèle A_i au cours des générations, dans une population soumise à la seule dérive génétique ($2N = 4$). (267)

Pour expliquer le polymorphisme génétique, Kimura (267) avance une hypothèse appelée théorie neutraliste qui postule que l'essentiel de la variabilité moléculaire est sélectivement neutre, ou presque, et qu'elle est maintenue dans les espèces par l'équilibre, entre la pression de mutation et l'extinction ou la fixation aléatoire des allèles.

Par ailleurs, la théorie neutraliste introduit la notion d'horloge moléculaire de l'évolution, dont on verra l'importance un peu plus loin. Kimura montre que pour les mutations neutres, le taux de fixations des allèles est égal au taux de mutation. Si ce taux est identique dans différentes lignées, alors les fixations apparaissent constantes par rapport au temps absolu, au cours de ces lignées évolutives. Cela signifie que les allèles neutres d'un gène sont remplacés régulièrement dans le temps par d'autres. En d'autre terme, le gène a une vitesse d'évolution constante. Les séquences d'une même classe fonctionnelle de molécules, évoluent à des vitesses environ constantes au cours du temps, et à la même vitesse entre lignées évolutives distinctes. Les régions soumises à de faibles contraintes fonctionnelles évoluent plus vite et plus aléatoirement que celles dont la fonction est importante : « pour chaque protéine le taux d'évolution en terme de substitution d'acides aminés est approximativement constant par année, par site et pour diverses lignées, tant que la fonction, la structure tertiaire de la protéine, reste pour l'essentiel inaltérée » (267). Ainsi les séquences composant le génome seraient donc autant d'horloges moléculaires, battant chacune à un rythme constant qui lui est propre, dépendant de sa contrainte fonctionnelle. C'est en se référant à cette théorie que les chercheurs établissent des dates de divergence entre espèces.

Les régions présentant un taux élevé de mutations seront préférentiellement utilisées pour établir la phylogénie entre espèces présentant un ancêtre commun récent.

Dans ce cadre, l'analyse de l'ADN mitochondrial est particulièrement intéressante. Etant donné son utilisation dans les études phylogénétiques des Canidés documentées dans ce chapitre, il semble important d'explicitier pourquoi l'ADN mitochondrial paraît être un indicateur intéressant de l'évolution.

E) Intérêt de l'ADN mitochondrial

L'ADN mitochondrial comprend 16 500 paires de bases chez les mammifères. Il ne présente pas les grandes séquences non codantes trouvées dans l'ADN nucléaire. Les spermatozoïdes n'apportent pas de cytoplasme lors de l'ovogenèse. L'ADN mitochondrial est hérité de la mère. L'ADN mitochondrial présente la particularité d'évoluer rapidement. Les variations rencontrées résultent essentiellement de trois mécanismes (14).

Tout d'abord, en raison d'un manque de mécanismes de réparations efficaces comparativement à l'ADN nucléaire, le taux de mutation est supérieur. Par ailleurs, le modèle de transmission non mendélienne (cytoplasmique), qui implique la ségrégation au hasard lors des mitoses et méioses, explique une partie des changements évolutifs rencontrés sur l'ADN mitochondrial. Finalement, les variations peuvent résulter d'un mélange des génomes cellulaires contenant plus d'un type de mitochondrie. Ainsi, bien que l'ordre des gènes mitochondriaux fut conservé depuis 350 millions d'années, il existe un taux d'altération au niveau de la séquence nucléotidique, 10 fois supérieur à celui du noyau. Certaines parties ont ainsi évoluées particulièrement rapidement (pour trois des 22 gènes codant pour les ARNt mitochondriaux, le taux de changement a été 100 fois plus rapide que celui des gènes nucléaires correspondants).

On observe par ailleurs un grand polymorphisme au sein des espèces (deux hommes choisis au hasard présentent 0,4 % de différences) (14). Chez l'homme, on a identifié 163 sites de variations résultants de délétions ou additions de petits fragments d'ADN, ou encore de mutations ponctuelles. L'héritage maternel nous fournit de plus un modèle de distribution des gènes mitochondriaux plus simple que celui des gènes nucléaires, et facilite le tracé généalogique des différents groupes de populations. Par ailleurs, chaque clone de mitochondrie préserve une combinaison particulière de mutation qui évolue indépendamment des autres (à la différence des gènes nucléaires qui peuvent subir des combinaisons ou des reconversions).

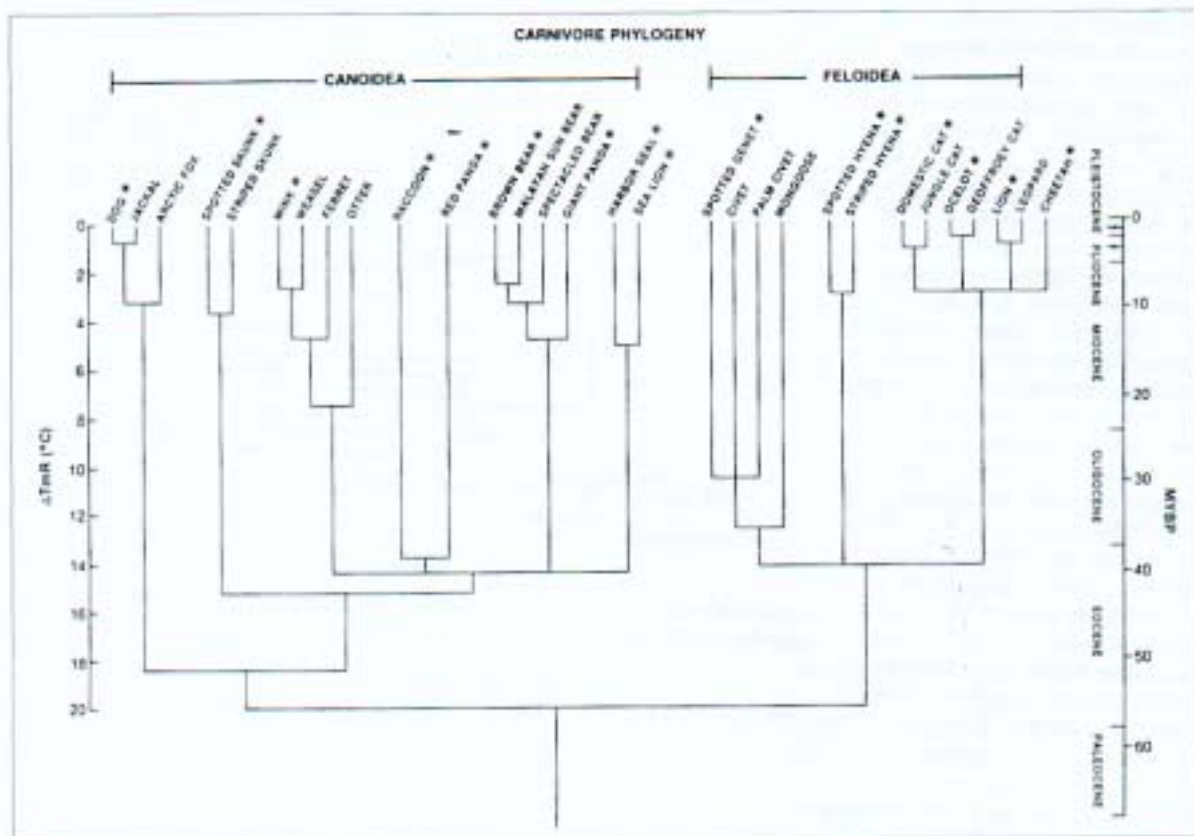
Ainsi, puisque l'évolution morphologique a souvent procédé sans beaucoup de changement au niveau des loci nucléaires qui codent les protéines (humains et chimpanzés n'apparaissent pas plus distants dans ces mesures que le sont les sous-espèces d'autres mammifères ou des espèces morphologiquement indistinguables de drosophiles), l'ADN mitochondrial, en raison de son fort taux de mutations, est particulièrement intéressant afin d'élucider la phylogénie des populations étroitement apparentées, qui présentent peu de variations au niveau moléculaire. C'est dans cette optique que son étude est importante dans l'établissement des relations de descendance chez les Canidés.

II) Les relations phylogénétiques de la famille des Canidés au sein de l'ordre des Carnivores

Les classifications basées sur les critères morphologiques ont souvent été l'objet de nombreuses controverses, certainement en raison des phénomènes de convergence au sein des groupes. L'utilisation d'approches moléculaires et biochimiques pour examiner les différences génétiques entre espèces, fournit une alternative pour étudier les relations phylogénétiques des Canidés avec les autres familles de Carnivores. Les très anciennes origines des familles de Carnivores actuels (entre - 40 et 50 millions d'années), supposent que leurs relations peuvent être étudiée en comparant les séquences de gènes qui présentent un faible taux de variation au cours de l'évolution. Une des méthodes les plus appropriées pour des divergences si anciennes, utilise des techniques d'hybridations d'ADN.

Pour établir une comparaison entre deux brins d'ADN appartenant à deux espèces différentes, c'est à dire la quantité de paires de base appariées, Wayne et Benveniste (301), utilise la stabilité thermique de l'hybride formé par ces deux brins. Ils définissent T_m comme la température ou au moins 50 % des hybrides sont appariées. Delta T_m comme la différence de T_m entre les deux brins d'ADN homologues (appartenant à la même espèce) et les deux brins d'ADN hétérologues (appartenant à deux espèces différentes). Delta T_{mr} est delta T_m réévalués à partir du pourcentage d'hybridation avec une séquence connue et marquée servant d'étalon. Elle représente le pourcentage final d'hybridation (figure 5).

Figure 5 – Arbre évolutif des Carnivores basé sur les différences de séquences d'ADN, L'échelle temporelle est établie par comparaison entre les divergences moléculaires et l'apparition du premier record fossile (301.)



Il en ressort deux points intéressants :

1) Les espèces existantes de Canidés sont étroitement apparentées entre elles (delta Tmr inférieur à 4°C) mais sont seulement d'une parenté éloignée avec les espèces des autres familles de Carnivores (delta Tmr supérieur à 18°C).

2) En supposant un taux constant pour l'évolution des séquences nucléotidiques, les Canidés divergent des autres Carnivores approximativement depuis 50 à 60 millions d'années au début de l'éocène, période à laquelle est rapporté le premier fossile de Canidé, par Galliano.

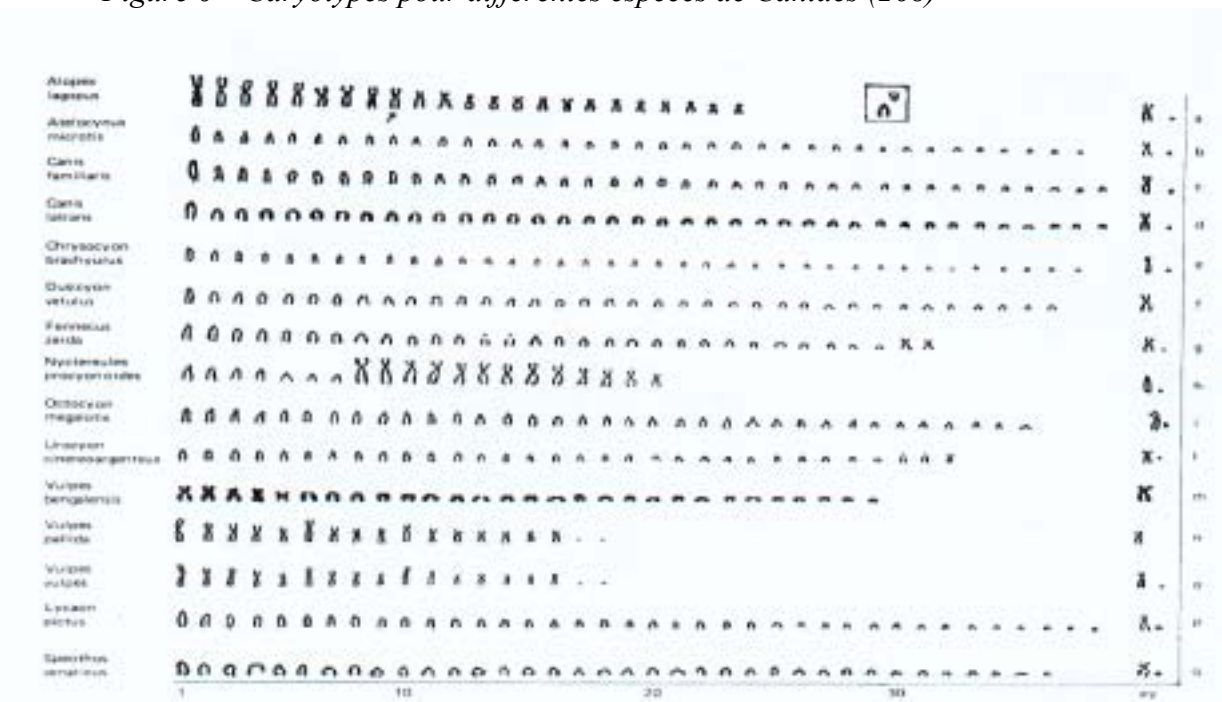
III) Les relations phylogénétiques entre les différents Canidés

A) Etudes fondées sur les variabilités enzymatiques et les différences de morphologie des chromosomes

1) Principe

Le problème posé par l'établissement d'une phylogénie de la famille des Canidés a été élucidé par l'utilisation de plusieurs techniques. La première consiste à comparer le polymorphisme enzymatique entre espèces par l'étude de la variabilité de migration électrophorétique des protéines enzymatiques (298). Ainsi les différences alléliques sont étudiées pour un grand nombre de loci et ensuite utilisées afin de calculer une distance génétique entre différentes espèces. La seconde consiste à étudier le polymorphisme chromosomique. La figure 6 présente différents caryotypes pour quelques espèces de Canidés. C'est à Wayne que l'on doit les principales études pour les Canidés (300-301). Les techniques utilisées consistent à faire éclater les noyaux (milieu hypotonique), à étaler les chromosomes métaphasiques, pour mieux décrire leur morphologie, à utiliser la technique de banding afin de faire apparaître des bandes spécifiques sur les chromosomes. Ici c'est le G banding qui est utilisé. Il consiste à colorer des chromosomes au giemsa après un court traitement à la trypsine ou à la soude. Les bandes sombres correspondront ainsi aux régions riches en adénines et en thymines.

Figure 6 – Caryotypes pour différentes espèces de Canidés (268)



On peut alors comparer des chromosomes en fonction de leur taille respective, de la position du centromère, des constriction secondaires et des différences entre bandes. Par exemple, on a réalisé un idéogramme de 460 bandes et marqueurs sur le chromosome 22 de fibroblaste. Ces analyses ont été d'une grande utilité en raison de la grande diversité morphologique des chromosomes des différentes espèces de Canidés, allant du renard roux qui a un faible nombre de chromosomes diploïdes ($2n = 36$) tous métacentriques, jusqu'au loup gris qui a un nombre de chromosomes élevés ($2n = 78$) et tous acrocentriques. Ce degré de variation contraste avec les autres familles de Carnivores au sein desquels le nombre de chromosomes et leur structure sont bien conservés. Ainsi le caryotype primitif des Canidés a été remanié dans différentes lignées, révélant l'histoire phylogénétique du groupe. Les résultats de ces études suggèrent quatre divisions phylogénétiques au sein de la famille des Canidés (tableau 1 et figure 7).

Figure 7 – Arbre consensuel de la famille du chien basé sur les distances génétiques entre les enzymes et les morphologies chromosomiques (305).

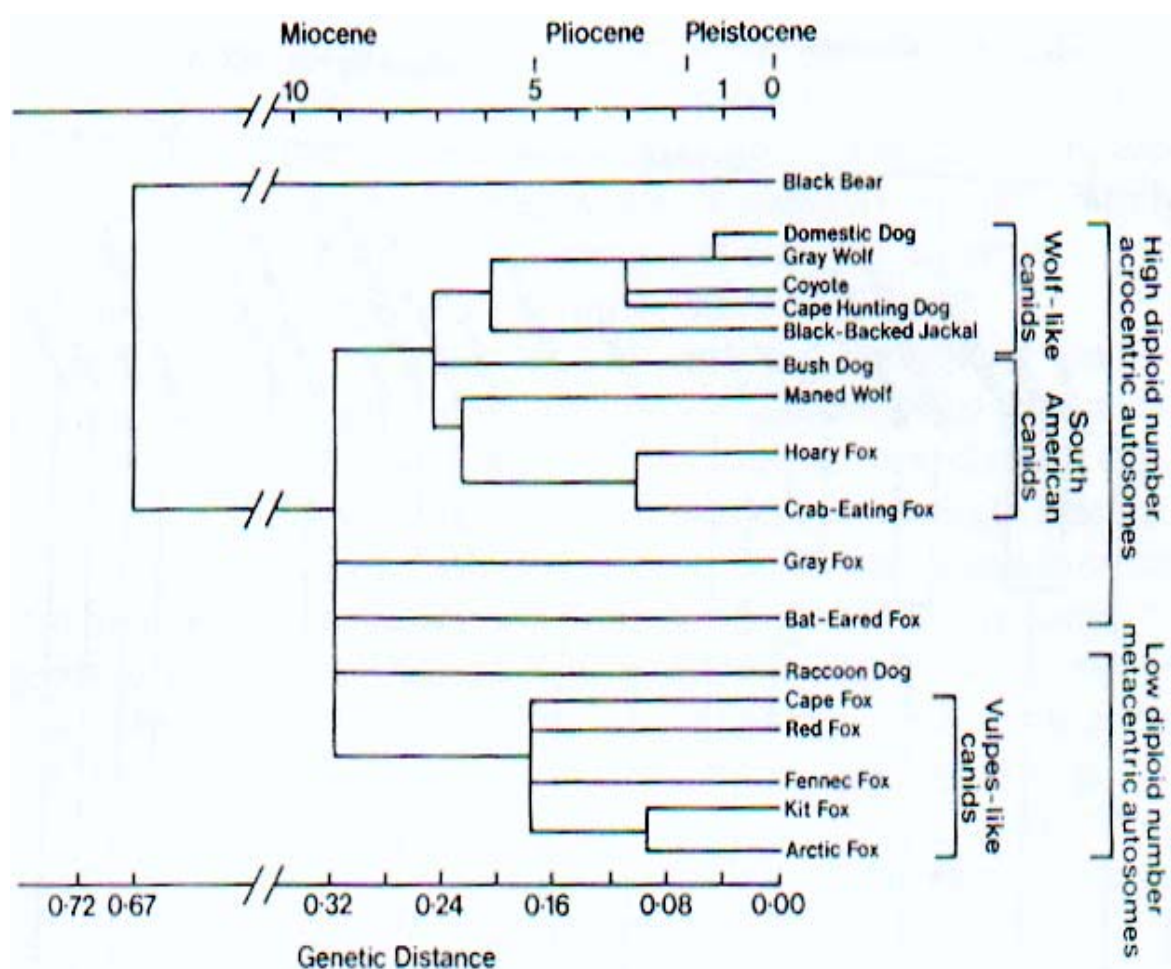


Tableau 1 – Les espèces de Canidés, leur distribution et leur nombre de chromosomes (305)

Species	Common name	Geographic range	2n ^a
Wolf-like canids			
Small (5-10 kg)			
<i>Canis aureus</i>	Golden jackal	Old World	78
<i>Canis adustus</i>	Side-striped jackal	Sub-Saharan Africa	
<i>Canis mesomelas</i>	Black-backed jackal	Sub-Saharan Africa	78
Large (12-30 kg)			
<i>Canis simensis</i>	Simien jackal	Ethiopia	
<i>Canis lupus</i>	Gray wolf	Holarctic	78
<i>Canis latrans</i>	Coyote	North America	78
<i>Canis rufus</i>	Red wolf	Southern US	78
<i>Cuon alpinus</i>	Dhole	Asia	78
<i>Lycaon pictus</i>	African wild dog	Sub-Saharan Africa	78
South American canids			
<i>Speothos venaticus</i>	Bushdog	Northeast S. America	74
<i>Lycalopex vetulus</i>	Hoary fox	Northeast S. America	74
<i>Cerdocyon thous</i>	Crab-eating fox	Northeast S. America	74
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Maned wolf	Northeast S. America	76
Red fox-like canids			
<i>Vulpes velox</i>	Kit fox	Western US	50
<i>Vulpes vulpes</i>	Red fox	Old and New World	36
<i>Vulpes chama</i>	Cape fox	Southern Africa	
<i>Alopex lagopus</i>	Arctic fox	Holarctic	50
<i>Fennecus zerda</i>	Fennec fox	Sahara	64
Other canids			
<i>Otocyon megalotis</i>	Bat-eared fox	Sub-Saharan Africa	72
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Gray fox	North America	66
<i>Nycterupes procyonoides</i>	Raccoon dog	Japan, China	42 ^b

^aDiploid chromosome number.

^bVariable number of B-chromosomes present.

1) Les Canidés ressemblant au loup comprennent le chien domestique, le loup gris, le coyote, le chacal.

2) Les Canidés sud américains incluent des espèces aux morphologies très diverses mais possédant un ancêtre commun récent.

3) Les Canidés ressemblants au renard, avec le renard roux, le renard arctique ou le fennec par exemple.

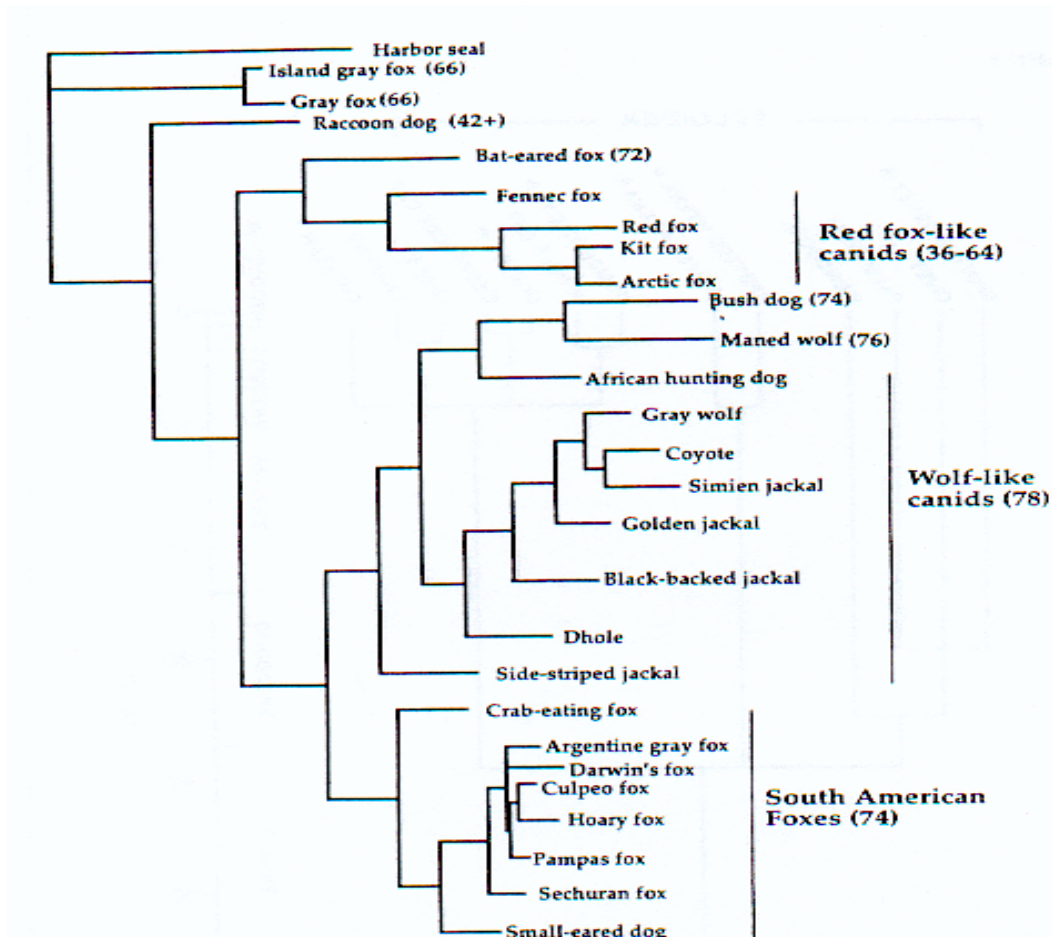
4) Un groupe atypique comprenant des espèces comme le renard aux oreilles de chauve souris ou le renard gris par exemple, qui représentent des lignées ayant évolué séparément depuis très longtemps. Le chien viverrin semble posséder le type de chromosomes le plus primitif et pourrait avoir de large partie de chromosomes en commun avec le chat (300). Les distances génétiques indiquent, en accord avec le record fossile, que ces divisions ont commencé il y a environ 10 millions d'années.

B) Etudes fondées sur l'analyse de l'ADN mitochondrial

1) Le genre *Canis*, un groupe monophylétique

Une autre technique fut utilisée pour reconstruire la phylogénie de la famille des Canidés en comparant 2001 paires de base de l'ADN mitochondrial codant pour le cytochrome B, le cytochrome C oxydase 1 et le cytochrome C oxydase 2 (306). Les conclusions qui en découlèrent furent que toutes les espèces du genre *Canis* forment un groupe monophylétique qui inclut en plus le dhole (*Cuon alpinus*), suggérant la nécessité d'inclure cette espèce dans le genre *Canis*. Le loup gris (*Canis lupus*), le coyote (*Canis latrans*) et le loup éthiopien (*Canis simensis*), forment un groupe monophylétique avec le chacal doré (*Canis aureus*) comme le plus vraisemblable taxon frère. Cependant, les différentes espèces de chacal n'ont pas d'ancêtre commun unique et exclusif (figure 8).

Figure 8 – Arbre de parcimonie de 26 espèces de Canidés basé sur l'analyse de 2 001 paires de base à partir de gènes mitochondriaux. Le nombre entre parenthèse indique le nombre de chromosomes diploïdes (306).

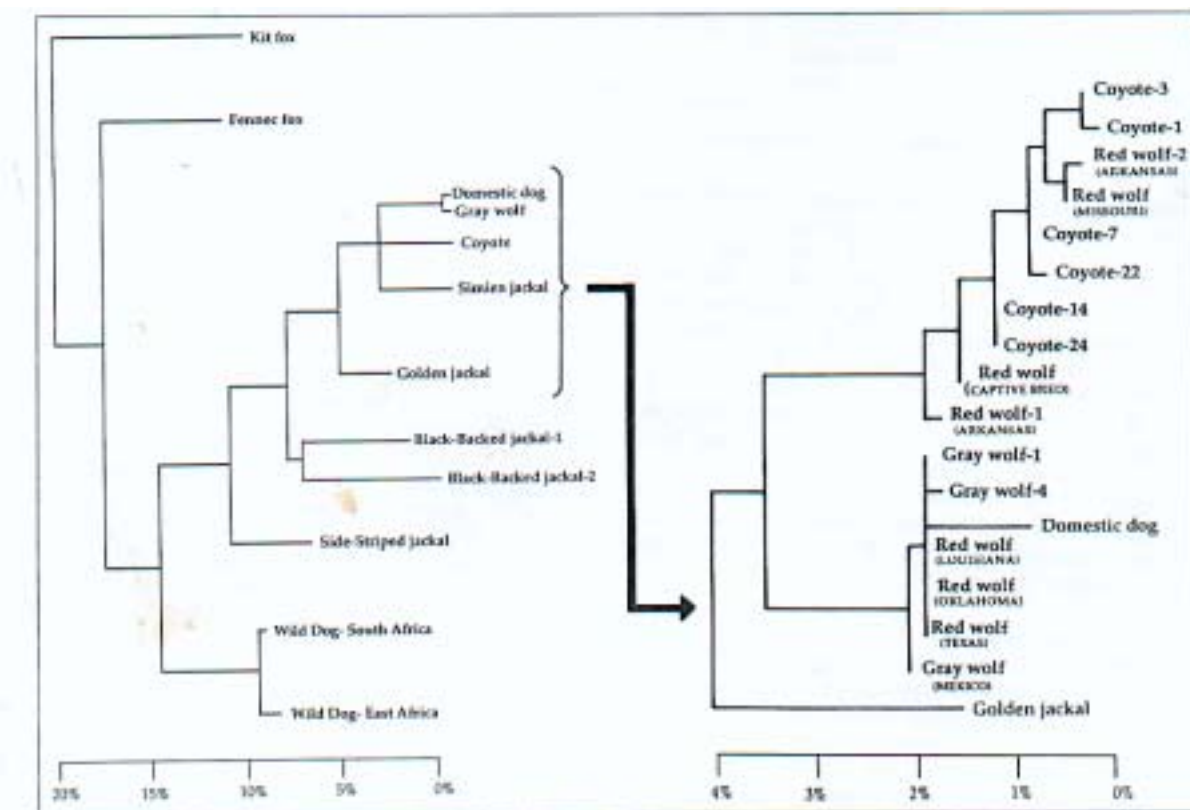


2) La place du chien

La position du chien, dans l'arbre, au sein du groupe des Canidés ressemblant au loup, fut déterminée par une étude préalable de Wayne (305). En raison de l'existence relativement récente d'un ancêtre commun des membres de ce groupe, et donc d'une relation de parenté étroite, Wayne, utilise comme précédemment, des séquences de gènes mitochondriaux, qui ont un taux de substitution largement supérieur à celui du génome nucléaire. Une analyse phylogénétique de 736 paires de bases codant pour le cytochrome b mitochondrial, révèle que seul le loup gris est directement relié au chien et donc seul le loup gris peut être considéré comme l'ancêtre du chien. A contrario de la réponse formulée par Lorentz par exemple, qui supposait que chaque espèce sauvage de loup ou de chacal pouvait potentiellement avoir engendré des races de chiens différentes, à la question, le chien descend-t'il du chacal, l'analyse de l'arbre nous révèle que non (figure 9).

Figure 9 – A gauche : arbre phylogénétique des Canidés ressemblant au loup, généré à partir d'une analyse de parcimonie de 736 paires de base du cytochrome b. L'arbre est enraciné à partir du renard véloce (kit fox). L'échelle représente le % de divergence.

A droite : arbre phylogénétique des loups gris, coyotes, loups rouges et chiens à partir de l'analyse de 398 paires de base du cytochrome b. L'arbre est enraciné à partir des séquences du chacal doré (305).



En effet, seul le loup gris est directement relié au chien. Par conséquent, il est le seul à pouvoir être considéré comme un ancêtre potentiel. Par ailleurs, lorsqu'une étude fut réalisée afin de comprendre l'origine du loup rouge, la construction de l'arbre, à partir de 398 paires de base du cytochrome b mitochondrial, fut réalisée par comparaison avec le chacal doré, avec qui les différences sont les plus importantes. En effet, il existe 30 substitutions de

nucléotides de différence avec le chien, entre 25 et 30 avec les loups ou coyotes, alors qu'entre chiens et loups, le nombre de substitutions reste inférieur à 7. Le pourcentage de divergence de la séquence nucléotidique, est de 7.5% avec le chien, entre 6 et 7 % avec le loup ou le coyote, alors qu'entre chiens et loups, le taux de divergence reste inférieur à 1,8 % (119). Les espèces du genre *Canis* étant interfécondes, d'autres espèces pourraient être considérées comme l'ancêtre du chien. L'arbre de la figure 9, montre que les coyotes et les loups éthiopiens, sont les Canidés les plus étroitement apparentés aux chiens et aux loups. Pourtant le taux de divergence entre ces deux groupes est toujours supérieur à 4 %, alors qu'entre chien et loup il est toujours inférieur à 1,8 % (115-119-302). Une analyse de fragments d'ADN mitochondriaux de sept races de chiens, ainsi que de 26 populations de loups répartis dans le monde, a révélé que le génotype entre les chiens et les loups, différait au plus, par la perte ou le gain de un à deux sites de restriction. Le taux de divergence est inférieur ou égal à 0,2 % (302-303). Par conséquent, il apparaît que la comparaison du génome mitochondrial entre les différentes espèces du genre *Canis* suggère le loup comme origine du chien.

Une des études les plus intéressantes concernant l'origine du chien, en particulier par le nombre de sujets utilisés, fut celle publiée par C. Vilà dans la revue Science en 1997 (290). Vilà et son équipe se sont proposés de séquencer 261 paires de base de la région de contrôle de l'ADN mitochondrial pour 141 chiens, représentant 67 races et 5 chiens croisés et 162 loups représentant 27 populations dispersées à travers le monde, de l'Europe à l'Amérique du Nord en passant par l'Asie. En raison de l'interfécondité des espèces du genre *Canis* et donc de la possibilité de les considérer comme des ancêtres du chien domestique, l'étude en question intégra 5 coyotes, 2 chacals dorés, 2 chacals à chabraque et 8 chacals à flancs rayés. Les premiers résultats qui nous intéressent pour l'instant sont les suivants : pas une seule des séquences rencontrées chez le chien ne diffère de celles rencontrées chez le loup par plus de 12 substitutions, tandis qu'elle diffère avec celle des coyotes, des loups éthiopiens ou des chacals par au moins 20 substitutions et deux insertions. La divergence moyenne entre chiens et loups est d'environ 1,5 % alors qu'elle est de 7,5 % entre chiens et coyotes.

C) Etudes fondées sur l'analyse des marqueurs nucléaires

1) Principe

L'important serait de savoir si les marqueurs nucléaires supportent également cette relation. En effet, l'ADN mitochondrial étant dérivé de la mère, un croisement entre un chacal doré mâle et une chienne n'aurait eu aucune répercussion sur l'haplotype mitochondrial de la descendance. Une des techniques d'étude s'intéresse aux microsatellites. Comme pour les autres mammifères, le génome canin est caractérisé par la présence de plusieurs classes d'éléments répétitifs. La première de celle-ci est l'ADN satellite qui est constitué par la répétition de certaines séquences très proches qui ne sont pas transcrites. Il existe, dispersées dans le génome, des régions constituées de courtes séquences répétées, dont les longueurs sont hyper variables, en raison des changements du nombre d'unité qui les constituent. On distingue les minisatellites (long de 100 à 20 000 bases), constitués par la répétition de 9 à 64 paires de bases et les microsatellites (longueur inférieure à 200 paires de bases), dont l'unité de répétition est de 1 à 5 paires de bases, (exemple (CA)_n, (GATA)_n, (GAG)_n). La séquence répétée, qui n'a pas de site de coupure, est repérée par une enzyme de restriction et donc encadrée par deux sites de coupures proches de ses extrémités. Les fragments sont séparés, voire clonés, puis repérés grâce à une sonde connue et marquée. On peut alors utiliser de véritables empreintes génétiques, pour établir des comparaisons entre individus, entre familles généalogiques ou entre populations.

Ces études présentent par ailleurs, un intérêt particulier pour les maladies génétiques spécifiques à certaines races actuelles de chiens, afin de mieux comprendre les bases génétiques pour les maladies chez tous les mammifères (307). (Exemple : ces études suggèrent que l'ordre des gènes du chromosome 9 du chien est similaire à celui du chromosome 17 u de l'homme est du chromosome 11 de la souris alors que les loci du chromosome 17 p de l'homme sont localisés sur le chromosome 5 du chien). Ainsi le chien semble devenir un modèle génétique attractif et tangible, ce qui sans doute permettra de mieux comprendre encore son génome et son évolution.

Pour revenir à ce qui nous concerne, une importante étude sur 10 microsatellites chez le chien, le loup, le loup rouge, le chacal doré et le coyote, a conclu que la distance génétique entre chiens et loups était toujours plus faible que celle rencontrée entre eux et des chacals ou des coyotes (108-133). De façon similaire, des études de distances génétiques, basées sur le polymorphisme enzymatique aboutirent aux mêmes conclusions (35-298 et Lorenzini cité par 291) (tableau 2).

Tableau 2 - Au-dessus de la diagonale : moyennes des divergences de distances génétiques, pour des paires d'espèces, basées sur l'analyse de 10 microsatellites (nombre de paires)

Sur la diagonale : moyennes d'hétérozygotie pour 10 loci (nombre de populations utilisées)

En dessous de la diagonale : divergences des distances génétiques basées sur des marqueurs enzymatiques (nombre de loci examinés) (291).

	Golden jackal	Coyote	Red wolf	Gray wolf	Dog
Golden jackal	0.412 ± 0.055 (1)	1.267 ± 0.255 (6)	1.459 (1)	1.093 ± 0.158 (7)	1.133 (1)
Coyote	0.240 (36)	0.583 ± 0.061 (6)	0.338 ± 0.052 (6)	0.515 ± 0.151 (42)	0.762 ± 0.153 (6)
Red wolf	Non disponible	Non disponible	0.507 ± 0.082 (1)	0.518 ± 0.161 (7)	0.874 (1)
Gray wolf	0.193 (36)	0.036 (44)	Non disponible	0.528 ± 0.067 (4)	0.672 ± 0.135 (7)
Dog	0.176 (36)	0.050 (43)	Non disponible	0.013 (44)	0.401 ± 0.055 (1)

Ainsi, confrontés aux données précédentes, ces résultats supportent clairement l'ascendance du loup pour le chien.

IV) Diversité génétique et origines du chien

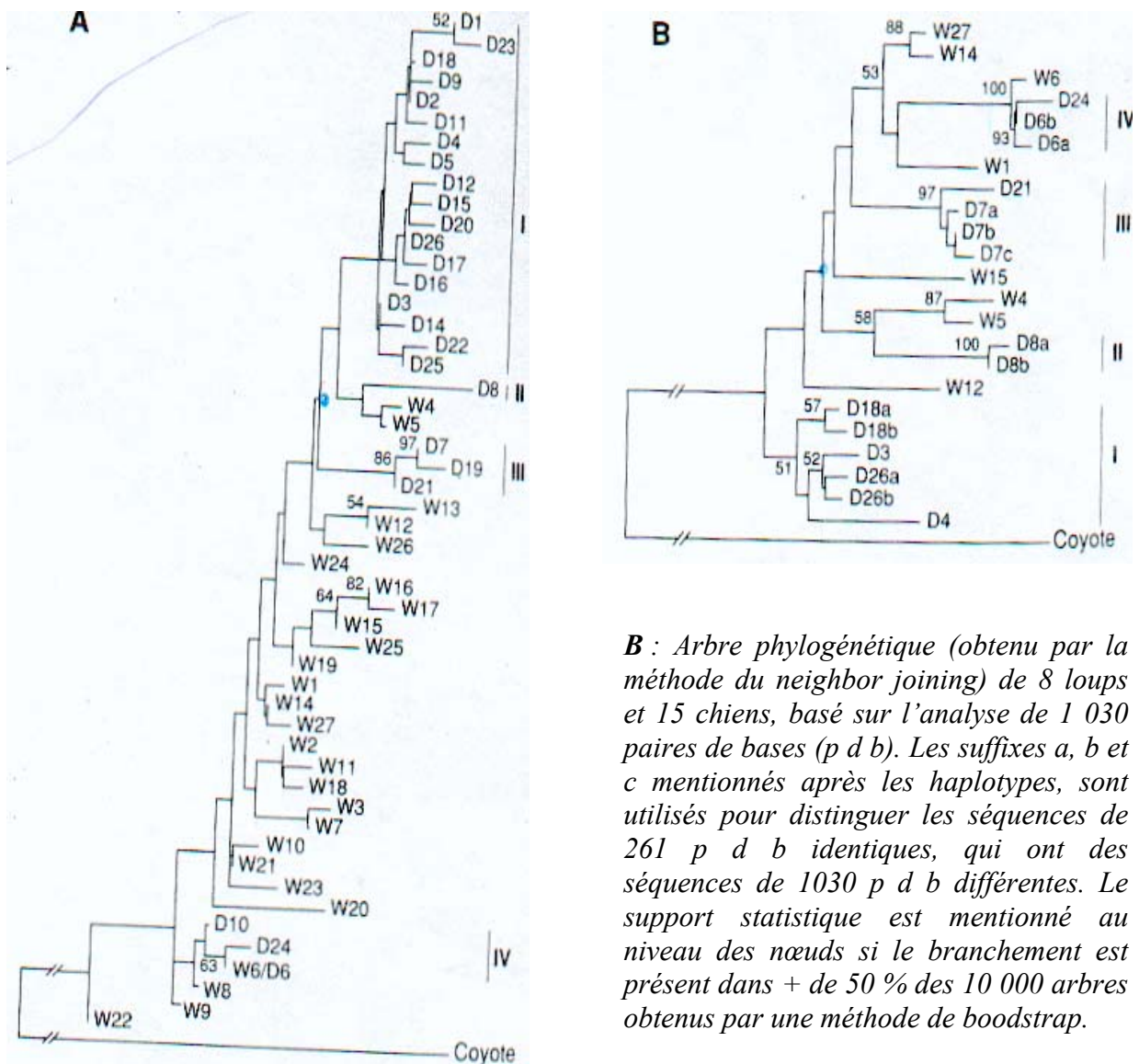
A) Différents groupes monophylétiques

La formidable diversité de la population de chiens à travers le monde, passant du chihuahua de poche au saint-bernard et dont Darwin s'est servie pour corroborer sa théorie sur les possibilités de sélection et de non-immuabilité des êtres vivants, se reflète t-elle au niveau génétique ?

Revenons à l'étude de Vilà. L'ADN séquencé révéla un fort polymorphisme aussi bien chez le loup que chez le chien. Ainsi, on nota 27 haplotypes de loups différents présentant une

divergence de séquences d'en moyenne $5,3 \pm 0,11$ substitutions, soit $2,1 \pm 0,4$ % avec un maximum de 10 substitutions (3,95 %). Chez le chien, 26 haplotypes furent trouvés. La divergence de séquence était similaire à celle trouvée chez le loup avec une moyenne de $5,3 \pm 0,17$ substitutions soit $2 \pm 0,7$ %, avec un maximum de 12 substitutions (4,67 %). Par ailleurs, la diversité des haplotypes trouvés chez le chien ne peut être reliée aux différentes races. Sur huit bergers allemands étudiés, 5 séquences distinctes furent trouvées. Sur 6 golden retriever on dénombre 4 séquences différentes. De plus, beaucoup de races partagent des haplotypes avec d'autres races, par exemple les haplotypes d4, d3, d5, d1 furent retrouvées respectivement chez 14, 14, 9 et 7 races, mais nous y reviendrons. A partir de ces résultats, un arbre phylogénétique a été dressé (figure 10).

Figure 10 (290)



B : Arbre phylogénétique (obtenu par la méthode du neighbor joining) de 8 loups et 15 chiens, basé sur l'analyse de 1 030 paires de bases (p d b). Les suffixes a, b et c mentionnés après les haplotypes, sont utilisés pour distinguer les séquences de 261 p d b identiques, qui ont des séquences de 1030 p d b différentes. Le support statistique est mentionné au niveau des nœuds si le branchement est présent dans + de 50 % des 10 000 arbres obtenus par une méthode de boodstrap.

A : Arbre phylogénétique (obtenu par la méthode du neighbor joining) entre chiens (141 individus représentant 67 races et 5 chiens croisés) et loups (162 représentant 27 populations à travers le monde) basé sur l'analyse de 261 paires de bases de l'ADN mitochondrial.

↳ L'arbre A présente les différentes séquences des chiens qui peuvent être rangées en 4 clades. Le clade 1 inclut 19 des 26 haplotypes. Ce groupe inclut les représentants de beaucoup de races ordinaires actuelles ainsi que des anciennes races telles le dingo, le chien chanteur de Nouvelle Guinée, le basenji ou le greyhound. Le clade 2 inclus l'haplotype d8 issue de deux races scandinaves, l'elkhound et le jāmthund. Il est étroitement apparenté à 2 haplotypes de loup trouvé en Italie, en France, en Roumanie et en Grèce. Le clade 3 contient 3 haplotypes retrouvés dans une variété de races telles le berger allemand, le sibérien husky ou le chien nu du Mexique. Le clade 4 contient 3 haplotypes identiques ou très similaires à l'haplotype w6 trouvé chez les loups de Russie et de Roumanie. Beaucoup de races ont des haplotypes qui se retrouvent dans plusieurs groupes (cf également Tsuda 281). Etant donné que les tests de robustesse, qui permettent de tester la solidité de l'arbre, ont révélé des indices faibles pour certains nœuds, un deuxième arbre fut établi à partir de 1 030 paires de bases de la région de contrôle de l'ADN mitochondrial.

↳ L'arbre B, séquencé pour 8 loups et 15 chiens, avec des représentants dans chaque clade, confirme l'existence de 4 clades monophylétiques.

Une étude plus récente réalisée par Savolainen et son équipe (250') analysa 582 paires de bases de l'ADNm pour 654 chiens, répartis à travers le monde, et 38 loups eurasiatiques. Les auteurs regroupent également les haplotypes de chiens en 4 clades. Ils distinguent cependant un cinquième clade à partir d'un haplotype isolé. Un sixième clade de 3 haplotypes est même suggéré, bien qu'il n'est pas séparé sur l'arbre, par des séquences de loups, du plus grand groupe de chiens.

B) Horloge moléculaire et origine de la domestication

Le nombre de nucléotides différents sur des séquences d'ADN similaires, appartenant à des espèces différentes, peut servir d'horloge moléculaire (théorie neutraliste). Ces différences permettent ainsi d'explorer le temps écoulé depuis l'apparition de l'ancêtre commun à ces espèces. Le groupe le plus varié, clade 1, présente une divergence maximale de séquences, entre les génotypes les plus différents, de 1 %. De ce fait, après avoir confirmé que le taux de substitution était similaire pour les séquences de chiens et de loups (Tajima cité par 290), Vilà conclut que le temps requis pour obtenir une telle diversité est estimé à 135 000 ans. En effet, les loups ont une divergence de séquences de 7,5 % avec les coyotes, dont ils sont séparés depuis environ 1 million d'années (ainsi estimé par le record fossile), aussi le loup et le chien pourraient avoir divergé de 1 million divisé par 7,5 c'est à dire environ 135 000 ans. La différence de séquences au sein du clade 1 implique une origine beaucoup plus ancienne que le suggère le record fossile archéologique qui comme nous l'avons vu est estimé à un peu près 14 000 ans.

Deux éléments méritent une attention particulière. Tout d'abord, une telle diversité de séquences au sein du clade 1, fait dire à Wayne qu'il faut, quoi qu'il en soit, beaucoup plus de 14 000 ans pour créer un groupe avec une telle diversité, partageant un unique ancêtre commun (207). De plus, le fait qu'aucune séquence de loup ne fut trouvée dans le clade 1 implique que c'est un groupe exclusivement monophylétique, qui ne contient que des chiens, et donc fondé par une population séparée génétiquement des loups. Par conséquent, l'hypothèse de la conservation d'une lignée ancestrale de loups dans ce groupe, ne peut être émise pour expliquer une date de domestication plus récente. Il faut au contraire que la séparation entre chiens et loups se soit déroulée il y a suffisamment longtemps pour avoir permis cette fusion en un seul groupe monophylétique. Ainsi, des relations paraphylétiques ne peuvent pas biaiser les dates d'origines, qui sont de plus estimées uniquement à partir des

divergences de séquences au sein du groupe monophylétique de chiens, plutôt que par des divergences de valeur entre ce groupe et les loups.

Cependant l'étude de Savolainen (250'), se distingue des propositions avancées par Vilà. En effet dans le plus grand clade (clade A), qui regroupe 71% des chiens étudiés, issus des différentes régions à travers le monde et plus de 70 haplotypes sur les 90 séquencés, l'auteur inclut trois haplotypes de loups retrouvés en Chine et en Mongolie. Considérant l'origine du chien dans l'est asiatique (cf. infra) il calcule un taux de substitution moyen, pour les chiens du clade A issus de cette région, de 3.39 (+/- 0.13). Le taux de substitution moyen pour la séquence étudiée est estimé à 7.1% (+/-0.4), à partir de la distance génétique moyenne entre chiens et loups et coyotes. En supposant une origine unique pour le groupe A et selon le principe évoqué ci-dessus, l'auteur conclut à une origine de la domestication il y a 41 000 +/- 4000 ans. Cependant il fut difficile de distinguer un nœud central pour ce groupe, au contraire 3 sous groupes furent définis. La distance génétique moyenne (nombre de substitutions) les séparant des nœuds suggéra alors les trois origines possibles du clade A à - 11 000 +/- 4000, - 16 000 +/- 3000 et - 26 000 +/- 8000 ans. L'origine des clades B et C (environ 25% des chiens de l'échantillon), sur des bases semblables de calculs, est estimée à respectivement - 13 000 +/- 3 000 et - 17 000 +/- 3 000 ans.

D'autres études réalisées sur l'ADN mitochondrial de chiens japonais supporte l'hypothèse moléculaire d'une divergence plus ancienne que celle indiquée par le record fossile. Okumura (217) trouva 4 clades distincts qui partageaient un ancêtre commun il y a environ 76 000 à 120 000 ans. Cependant, son étude n'inclua pas de Canidés sauvages, ainsi il est difficile de déterminer l'influence de ces derniers sur la variabilité des chiens japonais. L'arbre de Tsuda (281), réalisé avec 24 races de chiens et trois sous espèces de loups indiqua lui aussi une diverse et lointaine origine pour la domestication du chien. Il mit en évidence 2 clades majeurs. Le premier, comprenant le loup chinois, montre des variations importantes, le second, que de légères variations. Cependant, aucun de ces clades ne comprenait que des chiens.

C) Les différents paliers de la domestication

Que nous révèle d'autre l'analyse de l'arbre phylogénétique ? Tout d'abord, que penser de cette date de domestication beaucoup plus ancienne que celle apportée par l'étude des fossiles.

1) Un proto chien ?

Nous avons vu que la comparaison morphologique suggère que les premiers chiens ont un phénotype proche de celui du loup chinois. Mais la plasticité phénotypique des chiens est un problème lorsque l'on essaie de reconstruire leur origine. Certains chiens s'approchent étroitement du phénotype de loup sauvage alors que d'autres le font beaucoup moins (296-297). Par conséquent, la première apparition de chiens domestiques dans les records fossiles, révélée par leurs divergences phénotypiques à partir des loups, peut être trompeuse.

Vilà insiste sur le fait que la génétique, fournit des informations concernant la date où les chiens furent pour la première fois isolés génétiquement du loup, alors que les fossiles archéologiques documentent les premiers changements dramatiques de leur morphologie. Ainsi Vilà suggère de considérer l'apparition des premiers chiens différenciés dans le record fossile, non pas comme le premier évènement de domestication, mais plutôt comme la résultante d'un changement dans la sélection artificielle, corrélée à un changement de culture au sein des sociétés humaines.

Le passage, entre - 10 000 et - 15 000 ans, des sociétés nomades de chasseurs cueilleurs à des populations agraires sédentaires, pourrait avoir imposé un nouveau régime de

sélection sur les chiens et engendré des divergences phénotypiques par rapport au loup sauvage. Le chien originel aurait une morphologie de loup. Un élément susceptible de corroborer cette théorie, est la découverte des os de loup, en association avec ceux d'hominidés, dès le pléistocène moyen. Ainsi, loups et hommes vivaient dans les mêmes habitats il y a plus de 400 000 ans (75). Ces os pourraient être ceux de proto chiens. Il faudrait alors considérer qu'avant ce changement de culture, le rôle joué par le chien dans ces sociétés devait être complètement différent, vivant en relations moins étroites avec les humains, les chiens ont pu se cantonner à la protection et à la chasse.

Une autre alternative serait de supposer que le chien a une origine plus récente, et descend d'une espèce maintenant éteinte de Canidés, dont l'espèce vivante la plus proche était le loup (307). Federoff (75), va plus loin encore en considérant que la monophylie du groupe 1, résulterait d'un ancêtre d'une population de loups maintenant disparue, ou pas encore échantillonnée, si bien que ce chien de 100 000 ans ne serait en fait qu'un loup. La découverte d'haplotypes de loups dans le plus grand clade étudié par Savolainen irait dans ce sens.

2) Plusieurs évènements domesticatoires ?

Le second problème à analyser est la quantification du nombre d'évènements de domestication.

L'arbre phylogénétique montre que les séquences de chiens sont réparties en 4 clades. Ce résultat suggère soit que des loups furent domestiqués en plusieurs endroits à des temps différents, soit qu'il y a eu un événement de domestication suivi par plusieurs épisodes de mélanges entre chiens et loups.

Dans les clades 1 et 3 il n'y a pas d'haplotype de loup, ce qui montre que les chiens proviennent de deux ancêtres communs uniques, chacun de ces groupes étant fondé par deux populations de loups séparées. Par conséquent, ceci implique au minimum deux évènements de domestication séparés. Des hommes ont isolé des chiens à partir de loups et par la même créé ces deux clades. En fait, l'absence de loups dans le groupe 1 suggère, une fois la domestication du chien effectuée, la réalisation de croisements avec d'autres chiens plutôt que la recherche d'un autre stock génétique chez les loups sauvages. Wayne ajoute « ceci suggère qu'il faut une dextérité spéciale pour domestiquer un loup. Si cela se faisait plus facilement on aurait trouvé plus de séquences similaires à celles des loups dans les clades de chiens » (207). Le groupe 1 contient la majorité des haplotypes. Par conséquent la majorité des chiens actuels pourraient descendre d'une seule lignée femelle et d'un même événement domesticatoire.

Les deux autres clades incluent des haplotypes de loups. En deux occasions subséquentes, des chiens se sont donc accouplés avec leur ancêtre sauvage. Dans le groupe 4, on retrouve un haplotype identique entre loup et chien ce qui suggère une récente hybridation entre ces deux espèces.

Même si ces explications paraissent plausibles, il semble malheureusement difficile de distinguer les croisements inter-espèces des évènements de domestication. Dans les lieux contemporains où des populations de chiens féroces et de loups se chevauchent, il semble que les croisements entre ces deux espèces soient d'un impact minime sur le pool de gènes de ces espèces sauvages et domestiques. En étudiant les marqueurs génétiques mitochondriaux et ceux hérités des deux parents, Wayne et Vilà ont mis en évidence une absence de progression significative des marqueurs de chiens dans les populations de loups (292). Ceci laisse supposer que les croisements se font très rarement, que les hybrides se reproduisent rarement en milieu sauvage et ceci à priori pour des raisons essentiellement écologiques et comportementales plutôt que pour des raisons liées à des interférences humaines (292).

Une fois que les chiens furent domestiqués, cette invention sociale a pu être si utile, qu'elle s'est propagée aux autres populations humaines à travers le monde et par conséquent

la population canine a pu s'étendre sur une très grande surface. Par la suite, des croisements occasionnels avec des loups auraient permis les transferts de leurs ADN mitochondriaux.

Pourtant, il semble vraisemblable qu'en plus de 100 000 ans, le nombre d'origines de notre chien domestique soit beaucoup plus important que ce que suppose l'analyse de l'arbre.

Premièrement, l'héritage maternel de l'ADN mitochondrial occulte des croisements entre les loups mâles et les chiennes. Ces croisements sembleraient plus facilement couronnés de succès dans la mesure où les loups ont tendance à élever leurs progénitures dans des régions où les conditions sont plus difficiles (292).

Deuxièmement, l'ADN mitochondrial résultant d'un croisement entre chiens et loups a pu être perdu au cours de l'histoire de la domestication, les femelles de la portée ayant pu ne pas se reproduire, bien que les gènes nucléaires aient été transmis à la descendance mâle.

3) Une origine est asiatique ?

Savolainen (250') est partie de l'hypothèse suivante : si une population ancestrale et une population dérivée sont comparées, on peut s'attendre à un nombre d'haplotypes et à une diversité nucléotidique supérieurs pour la population ancestrale. Pour les deux clades les plus importants (clade A et B représentant 88.7% des chiens de l'échantillon) les résultats de l'auteur ont permis de proposer l'origine de cette population ancestrale. En effet les chiens issus de l'est asiatique présentent : un plus grand nombre d'haplotypes (après corrections liés à l'échantillonnage), un plus grand taux de substitutions et un plus grand nombre d'haplotypes uniques à cette région que les chiens issus des autres régions (Europe ou sud ouest asiatique). Selon cette étude on peut supposer que les haplotypes retrouvés à l'ouest d'une ligne Himalaya Oural proviennent des haplotypes de l'est de l'Asie à partir desquels ils ont divergés.

D) Distribution de la variabilité génétique au sein des différentes races de chiens

1) Une origine sibylline pour les races actuelles

Un autre fait fort intéressant est la diversité des haplotypes au sein de chaque race suggérant que les races sont dans leur majorité génétiquement diverses et ne sont pas bien différenciées. Tsuda (281), aboutit aux mêmes conclusions. Le tableau 3 indique que pour les dix sept races représentées par au minimum trois individus, quinze présentaient au moins deux haplotypes différents, souvent classés dans des clades différents. Puisque beaucoup de races sont censées être « pures » et originaires de peu de souches, ce haut degré de variabilité de l'ADN mitochondrial est inattendu. Le temps de fixation des séquences mitochondriales étant rapide (un quart du temps requit pour fixer un marqueur nucléaire), la perte de la variation aurait dû être rapide si les races étaient suffisamment pures. Comment expliquer cette forte variabilité ?

La plupart des races ont une origine récente, datant essentiellement du 19^{ème} siècle. Seules les mutations qui ont permis de définir les races ont pu être fixées mais ce n'est pas le cas pour la région de contrôle de l'ADN mitochondrial non soumise à la sélection artificielle. La diversité au sein des races peut donc s'expliquer par une diversité d'origine extrêmement importante. Par conséquent, on peut considérer que les races actuelles proviennent d'un pool de gènes très varié et extrêmement mélangé. Les relations entre les différentes séquences reflèteraient donc bien des divergences dans les pools de gènes ancestraux. Il paraît raisonnable de supposer que les chiens ont été transportés au gré des mouvements humains, comme compagnon, monnaie marchande, etc. Par conséquent les surfaces parcourues par le flux génétique sont extrêmement importantes. Il est d'ailleurs intéressant de noter qu'à part le

chien, seul un autre mammifère à cette rare combinaison d'une exceptionnelle diversité génétique et d'une distribution extrêmement hétéroclite tout au long du globe : l'homme. De ce fait, il semble évident que les éleveurs ont occasionnellement croisé leur chien pure race avec d'autres afin d'éviter les effets délétères associés à un haut niveau de consanguinité ou pour éliminer certaines imperfections génétiques. Une certaine vigueur hybride aurait pu être sélectionnée par les éleveurs. Les différents haplotypes rencontrés au sein d'une race peuvent dériver de tels croisements.

Les données issues de l'analyse du polymorphisme enzymatique et des micros satellites confirment l'hypothèse d'une très large diversité génétique des populations fondatrices des races actuelles.

L'analyse des micros satellites donne des moyennes d'hétérozygoties allant de 36 à 55 % au sein des races alors que des populations de loups sauvages ont des valeurs moyennes de 53 % (108-133-307). Un fort degré de variation fut également trouvé à travers l'étude d'enzymes portant sur 25 loci chez 2 959 chiens de 40 races différentes (Tanuba cité par 291). Il apparaît donc vain de trouver un élément originel pour la plupart des races actuelles.

Tableau 3 – Distribution phylogénétique des haplotypes de 17 races de chiens incluant le chien nu du Mexique et leurs distributions dans les 4 groupes d'haplotypes de chiens (291).

	I	II	III	IV
Chow chow (n = 3)	D1, D2, D3			
Border collie (n = 3)	D1, D5			
Wirehaired dachshund (n = 3)	D5			D10
Australian dingo (n = 4)	D18			
Norwegian elkhound (n = 9)	D3	D8		
German shepherd (n = 8)	D4, D5		D7, D19	D6
Afghanistan hound (n = 3)	D6			
Siberian husky (n = 3)	D3, D18		D7	
Jämthund (n = 3)		D8	D7	
Flat-coated retriever (n = 3)	D4			D10
Golden retriever (n = 6)	D4, D15			D6, D24
Labrador retriever (n = 6)	D4, D12			
Samoyed (n = 3)	D1, D4, D5			
Giant schnauzer (n = 3)	D4		D7	
English setter (n = 4)	D3, D5			
Irish setter (n = 3)	D1, D9			
Koloitzcuintli (n = 19)	D1, D3, D4, D26		D7, D21	D6

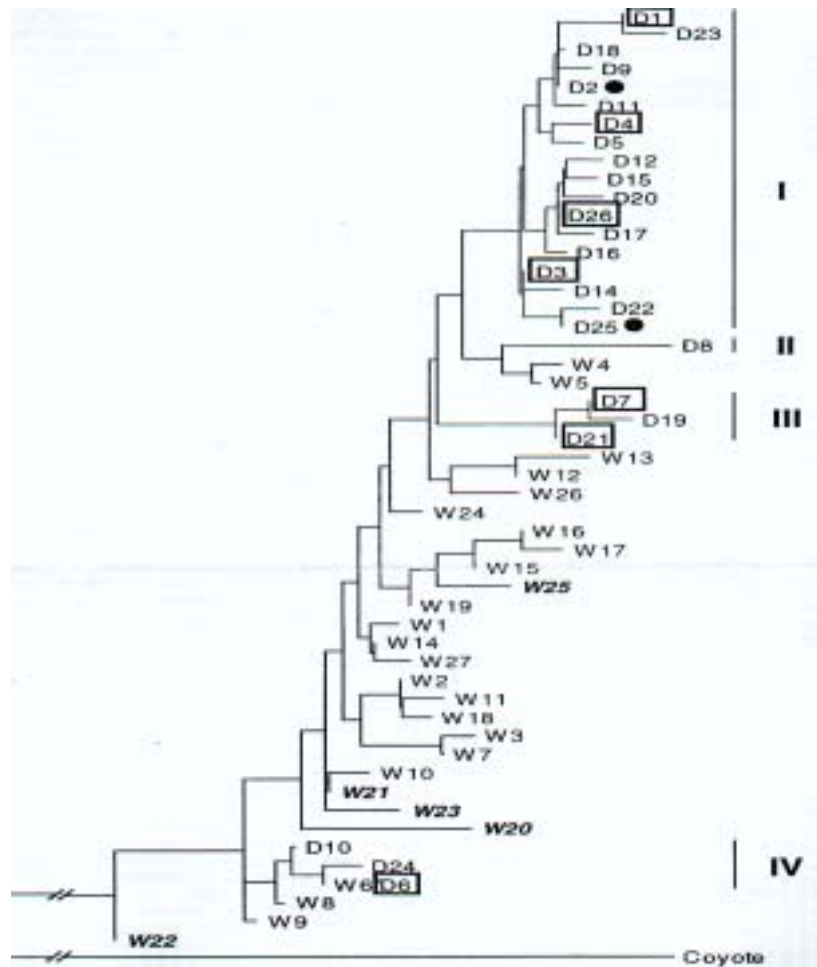
2) L'origine contrastée des races les plus anciennes

Les races plus anciennes telles le dingo, le chien chanteur de Nouvelle Guinée, le greyhound et le mastiff se sont développées lorsque les populations humaines étaient plus isolées. On peut donc supposer que certaines de ces races ont été indépendamment domestiquées à partir de populations de loups. Dans l'étude de Vilà, deux races scandinaves, le norvégien elkhound et le jāmthund définissent une classe distincte. Seules ces races possèdent l'haplotype d8, même si ce dernier n'est pas fixé (on retrouve le d3). Ceci suggère pour ces races, une origine ancienne et peut être indépendante, à partir des loups locaux. Wilton (308), a par ailleurs mis en évidence une différence de une paire de base au niveau d'un microsatellite permettant d'établir un diagnostic séparant le dingo des autres races. Le dingo a été isolé du chien domestique il y a environ 5 000 ans. Ainsi, l'isolation génétique entre certaines races, a été suffisante, pour engendrer une divergence significative de leur fréquence allélique.

Afin de déterminer si d'autres races anciennes, isolées depuis longtemps, dérivent directement du loup, une étude sur le chien nu du Mexique fut réalisée. Au contraire de la plupart des races, qui sont extrêmement diverses d'un point de vue génétique, le chien nu du Mexique trouve son origine dans un nombre limité de souches et a été subséquemment toujours croisé avec des individus de sa race, depuis des centaines de générations, ce qui a vraisemblablement réduit sa variation génétique. Par ailleurs, son ancienne origine nord américaine, suggère une possible séparation à partir des loups du nouveau monde. En effet, soit il a pu arriver avec les populations humaines par le détroit de Béring, soit il a pu être domestiqué indépendamment, à partir du loup américain, qui s'étendait encore récemment, du Mexique jusqu'au Cercle Polaire. Des archéologues ont récemment découvert des poteries représentant plusieurs chiens nus du Mexique, datant d'il y a plus de 2 000 ans. Des restes de fossiles reconnus par leur dentition incomplète, fréquente chez cette race, ont été retrouvés dans de vieux cimetières à proximité de Mexico et datant de plus de 2 000 ans. Tout au long de son histoire, notamment en raison de ses vertus religieuses, le chien nu du Mexique ne fut soumis qu'extrêmement rarement à des croisements avec d'autres individus. Il fut même protégé des conquistadors espagnols, qui voulaient éliminer toutes choses ne s'apparentant pas à la culture hispanique, en étant isolé par les hommes dans des villages de montagnes. Par conséquent, le chien nu du Mexique semble être un témoin idéal d'une race ancienne restée relativement pure.

L'étude réalisée sur 26 chiens nus du Mexique portant sur 394 paires de base de l'ADN mitochondrial comparée aux 261 séquences rapportées par Vilà, montre qu'ils contiennent des séquences identiques à celles trouvées dans d'autres races (figure 11). De plus, des représentants de tous les groupes, sauf du groupe II, ont été trouvés. Aucune des séquences du chien nu du Mexique n'était similaire à celles des loups d'Amérique du Nord, suggérant qu'il ne fut pas domestiqué indépendamment à partir d'eux. Par conséquent les populations de chiens, qui ont migré avec les humains dans le nouveau monde, notamment il y a plus de 10 000 ans, furent importantes et composites et elles avaient un ancêtre commun récent avec les chiens de l'ancien monde. Une remarque est à ajouter, aucun des haplotypes du chien nu du Mexique n'est partagé avec ceux du chien nu chinois, ce qui corrobore l'idée selon laquelle une uniformité phénotypique est loin d'être représentative d'une uniformité génotypique. La morphologie semblable de certaines races peut relever de relations parallèles, apparues en des endroits distincts au cours du processus domesticatoire.

Figure 11 – Arbre de la figure 10 auquel sont ajoutés les haplotypes de 17 chiens nus du Mexique (carré) et de 2 chiens nus chinois (ronds noirs) (291)



E) Diversité génétique au sein des populations de loups : un contraste entre ancien et nouveau monde

Un des derniers points auquel il faut s'attacher dans cette partie concerne la diversité génétique et la répartition de la population lupine. En effet, on a vu une forte diversité du patrimoine génétique chez le chien de telle sorte que très peu nombreuses sont les races que l'on pouvait considérer comme génétiquement isolées. Qu'en est-il des différentes populations de loups.

En ce qui concerne les loups d'Amérique du Nord, les résultats d'études portant sur l'analyse de l'ADN mitochondrial et sur le polymorphisme enzymatique ont abouti aux mêmes conclusions (305). Il n'existe qu'une infime divergence génétique entre les populations d'Alaska et du Sud Canadien et des génotypes identiques ont été retrouvés en des endroits très espacés. Des conclusions similaires sont faites pour le coyote. On sait que le loup est capable de parcourir de très grandes distances, certains loups ayant été observé sur des distances séparées de plus de 1 000 km durant leur vie. Ainsi, si ces résultats supportent l'idée que le flux génique est une force qui homogénéise les variations génétiques, il soulève également le doute sur la validité de nombreuses sous espèces décrites. Les différences permettant de les catégoriser portent sur le pelage, la morphologie squelettique et peuvent refléter des échantillonnages inadéquats, des évolutions rapides en fonction d'écotypes

spécifiques, des différences de nourriture. Les résultats moléculaires suggèrent quant à eux que ces différences phénotypiques ne signifient pas une longue histoire d'isolation génétique.

Par contre, les loups de l'ancien monde présentent une spécificité géographique. A travers l'Europe, les populations sont extrêmement fragmentées et de petites tailles, et à quelques exceptions près, chaque population possède des haplotypes uniques trouvés nul par ailleurs (305). On notera cependant qu'un loup bulgare ou mongolien et des loups d'Arabie Saoudite peuvent présenter les mêmes haplotypes (250'). Il y a des centaines d'années, la répartition des loups à travers toute l'Europe ressemblait à celle que l'on peut observer à l'heure actuelle au Canada et probablement ne présentait que de faibles subdivisions géographiques. Comme les habitats accessibles, ainsi que la taille des populations, ont diminué de par les pressions de l'homme, les génotypes se sont fixés au hasard dans les populations restantes créant un paysage génétique fracturé. Préserver chaque population séparément à travers des croisements de loups captifs, revient à continuer une sélection artificielle à grande échelle, qui n'est aucunement justifiée.

F) Conclusion

Finalement une trame se dessine. Le chien domestique ressort des différentes études comme une espèce génétiquement très diversifiée. Une bonne partie des races actuelles est apparue depuis le 19^{ème} siècle. Sur ces populations, de nouvelles mutations ne sont pas apparues comme des marqueurs d'identification de races. En effet, les différences importantes de morphologie et de comportement entre les races ne sont pas reflétées par les différences mises à jour par les techniques de génétique moléculaire. Mentionnons un autre exemple d'une étude, qui révéla que le profil génétique d'un american staffordshire terrier, était davantage similaire à celui d'un whippet qu'à celui d'un autre chien de la même race (274). Ceci corrobore l'idée selon laquelle phénotype et comportement ont évolué rapidement à travers des changements portant sur un faible nombre de gènes régulant le développement. Cependant, même des races plus anciennes, telle le chien nu du Mexique par exemple, ont présenté une même base fondatrice extrêmement diversifiée. Ces données laissent donc présager d'une population ancestrale de chiens il y a 1 000 ans, déjà extrêmement diversifiée. Préciser l'origine d'une telle population reste difficile, mais l'existence de deux clades, uniquement constitués de chiens, dont une présente une diversité particulièrement importante, suggère la possibilité d'au moins deux événements domesticatoires sur des populations de loups distinctes. Un des foyers, voir les foyers de la domestication sont vraisemblablement situés dans l'est asiatique à partir duquel les chiens auraient divergés. Ceci a pu se dérouler il y a peut être plus longtemps que ne le suggère le record fossile, il y a plus de 100 000 ans.

Cependant, il paraît difficile de croire en une Ève canine, tant d'autres points suggèrent la possibilité d'autres événements interférant dans le pool génétique de l'ensemble des chiens. Tout d'abord, les deux autres clades suggèrent soit la possibilité d'autres événements domesticatoires plus récents comme pour les chiens scandinaves à partir de populations locales de loups, soit la possibilité d'hybridation. De plus, même si dans un cadre sauvage chiens féroces et loups ne semblent se reproduire que rarement, (même si des cas d'hybridation furent observés en Israël (195) où dans le Nord du Groënland entre chiens et louves (168)), interférant peu avec la composition génétique des deux populations, l'intervention humaine influence encore la diversité génétique observée. Aristote, mentionnait déjà l'existence d'accouplements entre chiens et loups. En Babylonie, les chiennes en chaleurs étaient attachées en forêts, les hommes gardaient la troisième génération de ces accouplements, les deux premières étant trop féroces (134). De nos jours, aux U.S.A., plus de 100 000 hybrides de chiens et de loups existent, fréquemment croisés avec d'autres chiens par la suite, afin d'avoir des animaux plus dociles (307). La race récente (années 50) du sarlosse en est un autre exemple en Europe (race fixée en quelques générations par croisement entre

berger allemand et loup). Il semble indéniable que ce type de croisement a pu fournir une part conséquente de la matière première utile à une sélection artificielle ciblée mais variée. Pour Wayne (307), la préservation des pro géniteurs sauvages apparaît comme un point critique pour perpétuer l'évolution du chien domestique. Quoi qu'il en soit, la grande diversité génétique que présente les populations de loups à travers le globe, l'introgression de cette variabilité au sein des populations de chiens domestiques, par la possibilité de plusieurs événements domesticatoires et d'hybridations interspécifiques, auxquels s'ajoutent l'incontournable malléabilité et variabilité des croisements intraspécifiques, conséquences d'une sélection artificielle opérant depuis des millénaires et d'une incontestable mobilité de populations canines domestiques, suivant les flux migratoires des populations humaines, sont les composants essentiels du caractère diversifié des populations canines et constituent la trame complexe et sibylline, sur lesquelles achoppent les tentatives d'explications réductrices d'une origine unique du chien.

V) Mythe et réalité de l'approche génétique

A) Génétique et évolution : des résultats divergeant, l'exemple pour l'homme

Même si l'avènement de la biologie moléculaire fut un outil considérable dans l'évolution de la science de la taxinomie, elle est loin cependant d'être la panacée et de former un consensus au sein du monde scientifique. Les nombreuses études réalisées, notamment sur l'évolution de l'homme furent loin d'échapper à toutes critiques. Les reconstructions généalogiques des populations humaines s'accordent au moins sur un point, la diversité des résultats obtenus. Pour s'en convaincre, citons quelques-uns de ces résultats

Une des premières études de Cavalli-Sforza (cité par 13) en 1964 sur cinq systèmes de groupe sanguin, révéla deux grands ensembles. D'un côté l'Europe et l'Afrique, de l'autre l'Asie, Amérique et Australie. Vingt quatre ans plus tard, en multipliant le nombre de marqueurs génétiques des populations étudiées, le même auteur obtint un nouveau réseau en contradiction avec le précédant, séparant Africains et non Africains, ces derniers répartis en deux branches majeures (régions Sud Asiatiques et du Nord de l'Asie). L'homme moderne serait apparu en Afrique il y a 100 000 ans. L'arrivée en Australie et en Nouvelle Guinée serait fixée à 60 000 ans. La première occupation de l'Europe à partir de l'Asie Occidentale il y a 40 000 ans et celle de l'Amérique il y a 35 000 à 15 000 ans.

Wainscoat (cité par 13), à partir de cinq marqueurs dans la région du gène de l'hémoglobine, conclut à une origine commune des populations contemporaines en Afrique. Le rameau initial qui aurait donné naissance à toutes les autres populations correspondrait à un effectif de 600 personnes qui auraient quitté l'Afrique voici quelques 100 000 ans.

Cann (13), à partir d'analyses mitochondriales, attribue le berceau de l'humanité à l'Afrique, en raison du le plus grand degré de diversité de la population africaine, et l'origine de la lignée à une Ève africaine, qui aurait vécu il y a 200 000 ans. Cependant les données de Cann ont été contestées par exemple par Langaney (13). A partir des même données, il a obtenu des arbres où les populations caucasoïdes apparaissent plus proches de la population ancestrale hypothétique.

Benvenist en 1976, à partir d'une étude de l'ADN cellulaire de différents primates dont l'homme, suggéra quant à lui une origine Asiatique de l'homme (22).

Les différences observées pour l'homme s'apparentent à des problèmes similaires pour le chien. Par exemple, l'étude de Vilà, diverge en partie de celle de Tsuda ou de Savolainen notamment en ce qui concerne le nombre de clades monophylétiques obtenus.

B) Des problèmes situés entre échantillonnages, statistiques et méthodologie

En fait, le problème peut se situer à différents niveaux : la qualité des données, le choix de l'échantillon mais aussi la méthode de reconstruction utilisée.

Dans un premier temps, l'effectif doit être suffisant pour être représentatif des différents groupes et mettre en évidence des allèles rares. L'étude de Tsuda par exemple, n'utilise que 34 chiens. L'étude de Vilà, qui est plus exhaustive, ne permet cependant pas d'assurer que l'échantillonnage utilisé est représentatif de l'ensemble de la population canine (par exemple un seul Basenji, pas de chien Telomian de Malaisie ancienne race découverte par Scott en 1965 (257)). L'absence dans l'échantillonnage, d'un haplotype de loup, susceptible d'appartenir au clade 1, n'est pas garante indubitablement de son inexistence. Hors un tel haplotype pourrait remettre en question l'origine de la domestication du chien proposée par Vilà. Hors justement, dans l'étude de Savolainen le plus grand clade inclut des haplotypes de loups, qui peut remettre en question la monophylie du groupe..

Même lorsque l'échantillonnage et le nombre de marqueurs paraissent suffisants, il persiste une marge d'erreur statistique importante. Par exemple dans l'étude de Cavalli-Sforza sur l'homme qui portait sur 42 populations humaines et 120 marqueurs, il persista une marge d'erreur de 20 % (13).

Si les effectifs trop faibles peuvent ne pas être significatifs, en prenant en compte davantage de données, les arbres qui sont construits résistent mal à l'analyse. Il existe des méthodes statistiques comme la méthode bootstrap qui permettent d'évaluer la robustesse des arbres généalogiques obtenus. L'arbre de Vilà qui prend en compte le plus de chiens et de loups présente une robustesse limitée. Aussi l'auteur élabore un arbre statistiquement plus robuste, avec beaucoup moins de sujets, mais qui présente une association de cladogrammes différente du premier. Les critiques formulées à l'encontre des résultats sur l'homme concernaient le nombre d'arbres obtenus. Il est assez fréquent que les auteurs ne donnent pas le nombre d'arbres également parcimonieux mais se contentent d'en sélectionner quelques-uns pour la publication (13). Ainsi, avec les données de Cann, certains auteurs ont montré qu'il y a de très nombreux arbres (des milliers), également voire davantage parcimonieux et où l'ancêtre est parfois asiatique (13).

Aux aléas de départ et aux erreurs statistiques s'ajoutent des problèmes concernant la méthodologie des reconstructions qui impliquent une interprétation des données. Dans la méthode phénétique où l'arbre dit de similitude, est reconstruit, à partir de la ressemblance globale qui existe entre deux populations et d'une matrice de distance, la racine de l'arbre est placée au point de rencontre des deux populations, qui présentent la plus grande différence génétique et donc supposées les plus anciennes. L'arbre cladistique ou de parcimonie qui minimise le taux d'homoplasie (convergence, réversion), quant à lui, n'a pas forcément de racine. L'enracinement d'un arbre parcimonieux se fait souvent par comparaison extra-groupe. Si lors de l'étude d'un groupe, un caractère présent dans le groupe l'est également à l'extérieur du groupe, il est considéré comme primitif. Si il n'existe que dans le groupe étudié, il est dérivé. Cependant, les séquences analysées pour identifier les caractères primitifs et dérivés, et donc le sens des transformations, ont parfois été jugées comme étant trop différentes de celles des populations étudiées, pour que l'on puisse s'assurer d'une bonne estimation du sens des transformations (exemple du chimpanzé pour l'homme). Ainsi, des options d'enracinement différentes, peuvent conduire, pourtant à partir des mêmes données, à des arbres contradictoires, ne décrivant plus la même histoire évolutive (figure 12). Si les 5 méthodes utilisées par Vilà (maximum parcimony, neighbor joining...) ont toutes regroupé les haplotypes de chiens en 4 clades, la topologie au sein, et entre les clades, diffèrait en fonction des différents arbres obtenus. Finalement les résultats semblent variables en fonction du marqueur utilisé (les variations sont les plus grandes pour les populations Africaines lors

de l'utilisation de l'ADN mitochondrial mais lorsque l'on utilise les protéines ou les groupes sanguins, c'est les populations européennes qui présentent les plus grandes variations).

Figure 12 - Différents arbres possibles en fonction de l'option d'enracinement (13)

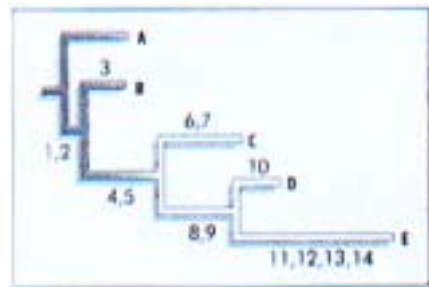
Le point de départ qui va permettre de reconstruire l'histoire évolutive des individus, des populations ou des espèces étudiées peut se faire de différentes façons.

Dans le cadre de la méthode dite de parcimonie, différentes options d'enracinement peuvent être utilisées et conduire à des résultats contradictoires.

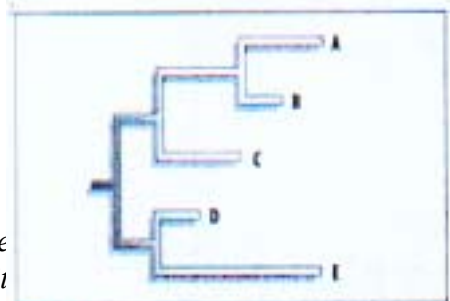
Si on considère, par exemple, une séquence d'ADN longue de 14 nucléotides pour cinq populations notées de A à E, on observe des mutations (pour chaque site noté de 1 à 14 sur la figure a) survenues au cours de l'histoire évolutive de ces groupes. L'analyse de parcimonie de ces données conduit à un seul arbre qui va minimiser le nombre de mutations (et donc maximiser les événements partagés) et qui a une longueur minimale de 14 pas (ou 14 changements évolutifs).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
A	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
B	G	G	G	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
C	G	G	T	G	G	G	T	T	T	T	T	T	T	T
D	G	G	T	G	G	T	G	G	T	T	T	T	T	T
E	G	G	T	G	G	T	G	G	T	G	G	G	G	G

Dans le cas où le critère de comparaison extra-groupe est utilisé pour orienter le sens des transformations évolutives (A étant le groupe extérieur au groupe étudié, par exemple la séquence d'un grand singe africain comme le chimpanzé quand on travaille sur des populations humaines), l'arbre obtenu (arbre b), présente une première dichotomie identifiée par deux mutations (T ← G pour les sites 1 et 2 de la matrice) qui isole le groupe A de l'ensemble B-E. Pour cet arbre, une seconde dichotomie isole B de C-D-E, puis le groupe C de l'ensemble DE. Les transformations pour chaque site sont indiquées sur les différentes branches.



Dans le cas où l'option d'enracinement choisie est celle dite du point-moyen, l'artifice mathématique utilisé va placer la racine de l'arbre au point médian de rencontre des deux branches les plus longues. La racine est placée au point de rencontre des 2 populations qui présentent la plus grande différence génétique et donc supposées les plus anciennes. La branche qui mène au groupe E étant caractérisée par 4 mutations (sur les sites 11 à 14) on a donc une distance entre les groupes A et E égale à 10 transformations, ce qui conduit à une position de la racine entre les ensembles A-B-C d'une part et D-E d'autre part. L'histoire phylogénétique est dans ce cas totalement différente de la précédente.



C) Théorie et controverses : horloge moléculaire et eve mitochondrial

Les bases théoriques qui servent de support aux résultats présentés ne sont pas exemptes de toutes critiques.

A cet égard, le concept d'horloge moléculaire est remis en question par certains scientifiques. Il semble en effet que les horloges ne tournent pas à la même vitesse selon les lignées et les périodes. Par exemple, le taux de mutation de l'ADNm est plus faible chez l'homme que pour les autres primates (13). Pour Brown (cité par 271), spécialiste de la génétique de l'évolution, « bien sûr qu'il existe des horloges mitochondriales, il en existe un très grand nombre ». Certes, différents gènes évoluent à des vitesses différentes en fonction de la pression de sélection qu'ils subissent et la seule exigence du modèle est de postuler que l'horloge d'un gène donné tourne à une vitesse constante. Or, une pléthore de données montre que de très nombreux gènes ne sont pas conformes à ce modèle. Des vitesses variables ont été décelées selon le groupe d'organisme étudié et même sur une seule branche de l'arbre phylogénétique (exemple du gène de la super oxyde dismutase, de la GPDH ...) les vitesses peuvent fluctuer avec le temps. Par exemple, le gène odysseus de la fertilité mâle chez la drosophile a varié davantage durant les derniers 500 000 ans que pendant les 700 millions d'années précédentes. De plus, certaines substitutions sont plus probables selon le gène, la position dans le gène et selon l'organisme concerné (271).

Le scepticisme gagne par ailleurs les données portant sur l'ADN mitochondrial. Le déterminisme des variations rapides de l'ADN mitochondrial pose encore certaines interrogations. Par exemple, Olivo (218), suggère la possibilité de génotypes mitochondriaux multiples au sein d'une lignée germinale maternelle dont l'expansion ou la ségrégation au cours de l'ovogenèse ou du développement précoce, participent aux changements génotypiques rapides. Les données récentes sur la complexité de la biologie mitochondriale posent également de nouvelles questions sur l'horloge de l'ADN mitochondrial notamment en ce qui concerne son origine uniquement maternelle.

Selon Eyre Walker (271), la microscopie électronique a montré que les mitochondries des spermatozoïdes pouvaient pénétrer dans l'œuf. Awadella (11), a révélé que l'ADN mitochondrial paternel pouvait se combiner avec celui de la mère. Si ces travaux étaient confirmés, un seul élément de combinaison suffirait à introduire instantanément des modifications multiples dans un fragment d'ADN ou à supprimer celle dont il était porteur, dérégulant totalement l'horloge. Par exemple, Walker et son équipe ont découvert que des modifications multiples sur un site d'ADN mitochondrial dit hypervariable, étaient beaucoup plus fréquentes qu'on n'aurait pu s'y attendre pour des mutations aléatoires. Selon l'auteur, ceci pourrait être dû à des recombinaisons qui rendraient erronées les estimations sur la vitesse de changement des nucléotides. Paabo (271), confirme : « s'il y a eu des recombinaisons l'Eve mitochondriale n'a pas existé ».

Pour conclure, il ne s'agit pas de remettre en question l'intérêt de l'avancée de la biologie moléculaire dans l'établissement des relations phylogénétiques entre êtres vivants et ce, d'autant plus si les résultats portant sur différents gènes, nucléaires comme mitochondriaux, pour une grande population, concordent (telle l'origine du chien par rapport au loup). Cependant, les quelques motions présentées ci-dessus, suggèrent un certain scepticisme quant à une interprétation trop rigide et péremptoire des arbres proposés, notamment en ce qui concerne l'horloge moléculaire mitochondriale. Par exemple, si l'étude de Vilà suggère fortement une séparation génétique, entre chiens et loups, plus lointaine que ne le propose les restes fossiles, les 135 000 ans proposés ne semblent pas cependant pouvoir faire figure d'une vérité absolue. Finalement, devant une pensée de la phylogenèse en termes d'arbres, avec ses points d'arborescence, ses racines et ses sommets, sur laquelle achoppe la pléthore des résultats et leurs contradictions, on ne pourra récuser l'existence de processus rhizomatiques dans la relation des êtres vivants, sans racine mais poussant au milieu des

choses. C'est dans ce même type de mouvements rhizomatiques que l'on peut croiser maintenant d'autres domaines, concernant l'entre chiens et loups. Notamment, à travers l'étude du comportement, au sens large du terme, de ces deux canidés, on cherchera à comprendre les lignes qui les séparent de celles qui maintiennent entre eux une certaine homogénéité dans leur devenir.

CHAPITRE VII

ALIMENTATION ET PREDATION CHEZ LE LOUP

I) Proies et régime alimentaire

Grand prédateur au sommet de la chaîne alimentaire, le loup a un régime essentiellement mais non exclusivement carné. Il consomme en moyenne 2,3 à 6,3 kilogrammes par jour, voire jusqu'à plus de 20 kilogrammes en un seul repas (41-253). La composition de ce régime est extrêmement variable en fonction des différentes proies disponibles elles-mêmes corrélées au biotope fréquenté et aux saisons.

A) Une préférence pour les ongulés

Malgré un régime très éclectique, le loup manifeste une préférence évidente pour les ongulés. Au nord du Canada, dans l'Ile Baffin, 98,5 % des excréments récoltés sont composés de restes de caribous. En Alaska (Mont Mc Kinley National Park) et dans les Territoires du Nord Ouest, le caribou est présent dans plus de 80 % des selles (237). En Pologne, le cerf élaphe est la proie la plus consommée (93,3 % des selles) (243). En Colombie Britannique (151) ou en Alberta (106), sur l'Ile Royale ou au Québec (201), l'orignal sera la proie préférée des loups. Alors que ce sera le cerf de Virginie dans le parc Algonquin en Ontario (52) et dans le Minnesota (181) ou le bison dans le Wood Buffalo National Park (42). En Europe Orientale, dans les régions de toundra au Nord, le renne mais aussi les bœufs musqués sont les proies principales. Plus au sud, dans la Taïga, elles sont remplacées par l'élan. Plus au sud encore, dans les forêts mixtes et caducifoliées, le cerf, le chevreuil et le sanglier seront les trois espèces principales consommées par le loup. Dans les déserts de Mongolie, les loups chassent également des chameaux. Dans les montagnes, les loups chassent différents ongulés adaptés à l'altitude (chamois, bouquetins, chèvres à bezoard, *Capra aegagrus*). Dans les steppes et déserts l'antilope saiga (*Saiga tatarica*) représente une part importante du régime alimentaire du loup. En Europe Centrale, cerfs, chevreuils et sangliers constituent la part essentielle du régime des loups. En Europe du Nord, le loup s'attaque intensément aux troupeaux de rennes semi-domestiques, plus au sud, ils se nourrissent plutôt d'élan. En Europe Occidentale, Balkanique et Méditerranéenne, le régime alimentaire varie en fonction des communautés d'ongulés : cerfs, chevreuils et marcassins en Bulgarie, sangliers en Italie, mouflons et chamois dans le Mercantour par exemple. Ainsi, les ongulés typiques d'une région ou d'un biotope, constituent la base du régime alimentaire qui varie d'une région à une autre (152).

Pourtant, même si dans la majorité des régions le loup consomme plus de 75 % d'ongulés (237), d'autres proies peuvent être consommées en grand nombre. Ainsi, le lièvre arctique est la proie dominante des loups des Iles Ellesmere. Le castor est également une proie essentielle en Amérique du Nord, notamment au printemps et en été. En Ontario, dans le parc Algonquin (294), alors que la consommation de cerfs passa de 73 à 33 % de 1963 à 1972, celle des castors augmenta parallèlement de 7 à 55 %. Dans les régions avoisinantes, les castors peuvent représenter 75 % du régime alimentaire du loup. Dans les régions proches de la mer Caspienne, où les ongulés sauvages sont rares, le loup se rabat sur des rongeurs tel le souslik (*Citellus fulvus*) (152).

Par ailleurs, alors que la consommation des grands ongulés est prépondérante en hiver, celle des lagomorphes et rongeurs augmente au cours de la belle saison. Durant cette période,

les loups sont attachés aux soins des louveteaux qui ne peuvent se déplacer avec le groupe. Ainsi, la chasse de proies plus petites ou de jeunes ongulés permet au loup, d'une part de ne pas trop s'éloigner du linceu, d'autre part de chasser en plus petit groupe ou en solitaire, une partie du groupe restant ainsi vers la tanière.

Les régimes alimentaires sont variables d'une année à l'autre. Par exemple, en Alberta (106), la consommation d'ongulés peut varier de 21 à 75 %, celle des castors ou des rats musqués de 13 à 52 % et celle du lièvre arctique de 2 à 20 %.

Un des éléments essentiels de la consommation du loup est la disponibilité (accessibilité et/ou abondance) des proies dans l'environnement fréquenté. Par exemple, dans certaines régions d'Europe Centrale, les loups, qui chassaient préférentiellement l'élan ou le sanglier, ont opté pour le cerf dès que sa densité eut augmenté.

Il semble que le loup sélectionne des proies vivant en groupe dans un environnement ouvert plutôt que les espèces aux mœurs solitaires fréquentant des milieux fermés. La facilité de capture peut donc déterminer le choix d'une proie plutôt qu'une autre même si l'espèce choisie est au bord de l'extinction alors que l'autre est abondante.

La préférence pour une proie particulière pourrait être transmise d'une génération à une autre, d'où le manque de réactions immédiates parfois observées face à une proie nouvelle. Avant les années 1960 par exemple en Russie du nord-est, l'élan et le lièvre variable constituaient l'essentiel du régime alimentaire, alors que le sanglier n'apparaissait que sporadiquement. Dans les années 1970, la densité de sangliers a augmenté considérablement, mais il est resté peu prisé. Il a fallu attendre les années 1980 pour que les sangliers représentent plus de 40 % du régime alimentaire du loup (152).

B) Un régime varié

Parmi les autres proies, on observe des poissons, des amphibiens, des oiseaux (19 % des excréments appartenant à une meute de loups du Wisconsin, dont le territoire se situe à proximité d'une colonie de hérons (244)), même si cette consommation reste plutôt anecdotique. Omnivore, le loup intègre également des invertébrés et des végétaux (graminées, baies, fruits), en partie issue de l'estomac des proies, à son régime. Salvador (250), en Espagne retrouve une espèce particulière de graminées (*Brachypodium sylvaticum*) dans 21 % des selles récoltées et pour 12 % des échantillons, c'est le seul composant observé. Boitani met en évidence des végétaux dans 11 % des selles et Castroviño dans 4 % (250).

C) Une prédation sur les proies domestiques non négligeable

En ce qui concerne les proies domestiques, on a pu constater que les loups s'intéressent davantage aux ovins, caprins et bovins (veaux essentiellement) qu'aux équidés. Par exemple, en Carélie au nord de la Russie, sur 1 092 proies domestiques tuées, on dénombrait 86,3 % de moutons et 0,4 % de chevaux (240). Les attaques sur des poulains sont cependant mentionnées dans les Abruzzes italiennes, en Espagne et au Portugal (152). La consommation du cheptel domestique dépend étroitement de la présence saisonnière des troupeaux sur le pâturage.

En Iran (141) par exemple, alors que les loups se nourrissent notamment d'une espèce de chèvre sauvage (*Capra ibex ibex*), les moutons et chèvres domestiques constituent la part essentielle de leur régime.

En Inde (249), les animaux domestiques sont les principales proies des loups. En fait, dans toutes les régions fréquentées par le loup, les animaux domestiques peuvent faire partie des proies chassées.

Les attaques ne sont pas constantes sur l'année et sont plus fréquentes à la fin du printemps et en été, notamment sur les jeunes. Dans la grande majorité des cas, elles ont lieu la nuit (90 %) (152).

En Espagne, qui comptait plus de 2 000 loups en 1988, les pertes causées par ceux-ci se sont chiffrées à plus de un million de dollars, principalement dans les régions montagneuses où le bétail n'est pas gardé (152). Au Pays Basques, la perte de bétail se chiffre de 0,1 % à 0,8 % selon les années, du cheptel total.

En général, le nombre de moutons tués reste faible, mais il peut être, dans certains cas considérable, comme en Savoie où un éleveur a perdu 177 moutons en une seule attaque. En Italie et en France, les loups tuent en moyenne 4 à 7 moutons par attaque. En fait dans certaines circonstances, les loups peuvent tuer plus de gibier que nécessaire. Ce phénomène s'observe chez les ongulés sauvages, (le nombre de cerfs tués peut être multiplié par cinq dans des conditions d'enneigement particulières), mais ce « surplus killing » (152), est surtout observé chez les animaux domestiques, notamment le mouton. Lors de prédation sur une proie, un fois celle-ci mise à mort, le loup commence à la dévorer. Il est probable que le stimulus nécessaire à l'interruption de la mise à mort et au passage à l'acte de consommation de la proie est l'absence de mouvement (152). La stratégie de défense d'une harde de cerfs, par exemple lors d'une attaque, est l'éclatement du groupe et la fuite. Quand un individu a été tué, plus rien ne bouge dans les environs et les loups commencent à consommer leur proie. Par contre, en cas de danger, les moutons se regroupent et fuient ensemble dans un mouvement de panique. Lors de l'attaque d'un troupeau de mouton, il n'y a donc pas d'absence de mouvements et tout se passe comme si le loup restait « enclenché » sur le comportement tué. En montagne, la topographie escarpée du terrain peut être un élément supplémentaire des pertes d'animaux pendant une attaque.

Un des premiers facteurs qui semble influencer la consommation d'animaux domestiques est l'abondance de gibiers sauvages. Par exemple, dans les provinces de Gennes en Italie, le régime alimentaire du loup se compose de 40 % de bétail et de 26 % d'ongulés sauvages. Par contre, dans d'autres régions comme la vallée Di Suza, où la densité de gibiers sauvages est beaucoup plus importante, les loups s'attaquent beaucoup moins aux cheptels (inférieur à 25 %). Un autre facteur essentiel est la surveillance proférée au cheptel. A cet égard, le chien de protection utilisé à cet effet depuis des millénaires, (on en compte plus de 40 races à l'heure actuelle), semble être le moyen le plus efficace même si l'âne a également montré des grands talents de gardien. Par exemple en Colombie Britannique, où les chiens sont utilisés, sur les 30 000 brebis vivant aux côtés de 6 000 loups, 150 000 ours, 8 000 pumas et des milliers de coyotes, seules 6 brebis furent tuées au cours d'une année (159).

Dans le Minnesota en 1981, les loups ont tué 110 moutons et 30 bœufs sur une population estimée à 300 000 têtes (310).

D) Un régime opportuniste adapté à la proximité humaine

Dans les régions fortement humanisées, le régime alimentaire du loup s'élargit aux activités de productions humaines, décharge, pastoralisme ...

Au Moyen Orient par exemple (196), le loup *Canis lupus pallipes*, est attiré par les campements humains en raison des détritiques qu'ils laissent à disposition, mais également en raison des proies présentes à proximité de terrains cultivés comme les lièvres ou les perdrix.

L'étude réalisée en Espagne (250), révèle une consommation de détritiques allant de 20 à 60 % selon les saisons (tableau 1). L'importance de ce comportement détritivore est également relaté par Boitani (27), pour le loup en Italie (jusqu'à 70 % de l'alimentation), par Mendelssohn (197), pour les trois sous-espèces de loups du Moyen Orient, *Canis lupus arabs*, *pallipes* et *caelestis*, et par des études faites pour les loups des Carpates vivant à proximité des villes roumaines. En Inde, Sahi (249), n'a pas observé ce type de consommation, mais il

fait mention d'un groupe de cinq loups se nourrissant, aux côtés de chiens, de hyènes et de chacals, de cadavres humains laissés à l'abandon à proximité d'une morgue. Il ne semble donc guère surprenant que des loups aient pu se nourrir de cadavres humains dans les temps de grandes famines ou d'épidémies. Les tableaux 2 et 3 présentent un récapitulatif du régime alimentaire du loup dans différents écosystèmes.

Tableau 1 – Nombre et pourcentage d'échantillons de chaque variété d'aliments sur 439 selles de 5 à 3 loups recueillies dans la province du Leon, Espagne (78)

Variété de nourriture	Nombre d'échantillons	Pourcentage des échantillons
☉ Mammifères :		
Cerf élaphe (<i>Cervus elaphus</i>)	<u>91</u>	<u>20,73</u>
Mouton (<i>Ovis aries</i>)	<u>67</u>	<u>15,26</u>
Sanglier (<i>Sus scrofa</i>) : marçassins	<u>64</u>	<u>14,58</u>
Porc (<i>Sus scrofa domesticus</i>)	36	8,20
Chèvre (<i>Capra hircus</i>)	31	7,06
Chien (<i>Canis lupus familiaris</i>)	28	6,38
Lièvre (<i>Lepus europaeus</i>)	21	4,78
Vache (<i>Bos taurus</i>)	21	4,78
Campagnol (<i>Microtus</i> spp)	16	3,64
Cheval / Ane (<i>Equus</i> spp)	16	3,64
Mulot (<i>Apodemus sylvaticus</i>)	8	1,82
Taupe (<i>Talpa</i> spp)	3	0,88
Campagnol aquatique (<i>Arvicola</i> spp)	3	0,88
Lapin (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	2	0,46
Musaraignes (<i>Soricidae</i>)	2	0,46
Hermine (<i>Mustela erminea</i>)	1	0,23
Petits mammifères non identifiés	6	1,37
Mammifères non identifiés	56	12,76
☉ Oiseaux :		
Poule (<i>Gallus gallus</i>)	10	2,28
Canard (<i>Anas</i> spp)	3	0,88
Oeufs	2	0,46
Alouette des champs (<i>Alauda arvensis</i>)	1	0,23
Oiseaux non identifiés	4	0,91
☉ Reptiles :		
Lézard ocellé (<i>Lacerta lepida</i>)	1	0,23
☉ Insectes		
	18	4,10
☉ Détritrus		
	<u>182</u>	<u>41,46</u>
☉ Matière végétale :		
Brachypode des bois (<i>Brachypodium sylvaticum</i>)	<u>95</u>	<u>21,64</u>
Graines et fruits non identifiés	49	11,16
Chêne vert Glands (<i>Quercus ilex</i>)	7	1,59
Chêne pyrénéen Glands (<i>Quercus pyrenaica</i>)	46	10,48
Pin (<i>Pinus</i> spp) Cônes	38	8,66
Busserole raisin d'Ours (<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>)	20	4,56
Autres plantes	117	26,65

Tableau 2 – Régime alimentaire du loup en Amérique du Nord (78)

Partout	Toundra et Taïga	Forêts mixtes ou de feuillus	Milieu de montagne	prairie
<ul style="list-style-type: none"> • Wapiti (<i>Cervus canadensis</i>) • Lièvre variable et autres lièvres (<i>Lepus spp</i>) • Souris commune (<i>Mus musculus</i>) • Rat et surmulot (<i>Rattus spp</i>) • Rat des bois (<i>Neotoma lepida</i>) • Spermophile de Harris (<i>Citellus harrisi</i>) • Marmotte (<i>Marmota spp</i>) • Ecureuils divers (<i>Sciurus spp</i> et <i>Tamasciurus spp</i>) • Renards divers (<i>Vulpes spp, Alopex spp, Urocyon spp</i>) • Poissons divers • Insectes divers : rares • Fruits et végétaux • Animaux domestiques : Bétail : en particulier mouton, chien • Charognes et détritrus 	<ul style="list-style-type: none"> • Bœuf musqué (<i>Ovibos moschatus</i>) toundra orientale subarctique : proie du loup arctique (<i>C. I. arctos</i>) • Lapopèdes (<i>Lagopus spp</i>) : proie du loup arctique • Lemming (<i>Dicrostonyx groenlandicus</i>) : proie du loup arctique • Caribou (Rangifer tarandus) • Orignal (<i>Alces alces</i>) • Castor (<i>Castor fiber</i>) Taïga • Mouflon de Dall (<i>Ovis dalli</i>) en altitude dans l'Alaska • Bison (<i>Bison bison</i>) sud de la Taïga : rare 	<ul style="list-style-type: none"> • Cerf élaphe (<i>Cervus elaphus</i>) • Cerf de Virginie (<i>Odocoileus virginianus</i>) • Castor (<i>Castor fiber</i>) climat plutôt froid • Lapin (<i>Sylvilagus spp</i>) • Bison (<i>Bison bison</i>) : rare • Reptiles divers : rare 	<ul style="list-style-type: none"> • Bighorn (<i>Ovis canadensis</i>) • Chèvres des montagnes rocheuses (<i>Oreamnos americanus</i>) • Cerf mulet (<i>odocoileus hemionus</i>) • Spermophile des rochers (<i>Otospermophilus variegatus</i>) • Antilocapre (<i>Antilocapra americana</i>) : rare • Reptiles divers : rare 	<ul style="list-style-type: none"> • Cerf élaphe (<i>Cervus elaphus</i>) • Cerf de Virginie (<i>Odocoileus virginianus</i>) • Lapin (<i>Sylvilagus spp</i>) • Spermophile des rochers (<i>Otospermophilus variegatus</i>) • Bison (<i>Bison bison</i>) : rare • Antilocapre (<i>Antilocapra americana</i>) : rare • Reptiles divers : rare

Tableau 3 – régime alimentaire du loup en Eurasie (78)

Partout	Toundra et Taïga	Forêts mixtes ou de feuillus	Milieu de montagne	Steppe et Prairie	Zone méditerranéenne
<ul style="list-style-type: none"> •Chevreuil (Capreolus capreolus) • Sanglier (<i>Sus scrofa</i>) : surtout marcassins • Lièvre variable et autres lièvres (<i>Lepus spp</i>) •Souris commune (<i>Mus musculus</i>) • Rat et surmulot (<i>Rattus spp</i>) •Ecureuil commun (<i>Sciurus vulgaris</i>) •Renards (<i>Vulpes spp</i>) •Plantes : Graminées Baies - Fruits • Charognes et détritrus • Animaux domestiques Cheval Mulet Ane Bovins Mouton Chèvre Porc Chien Oie Volaille en général 	<ul style="list-style-type: none"> • Renne (<i>Rangifer tarandus</i>) •Elan (<i>Alces alces</i>) •Cerf élaphe (<i>Cervus elaphus</i>) sud de la Taïga •Certaines antilopes : Saïga par exemple (<i>Saïga tatarica</i>) Taïga •Lagopèdes (<i>Lagopus spp</i>) • Lemming de Norvège (<i>Lemmus lemmus</i>) • Castor (<i>Castor fiber</i>) Taïga 	<ul style="list-style-type: none"> • Cerf élaphe (<i>Cervus elaphus</i>) • Daim (<i>Dama dama</i>) • Antilopes : saïga par exemple (<i>Saïga tatarica</i>) • Lapin de garenne (<i>Oryctolagus cuniculus</i>) •Musaraignes (<i>Sorex spp</i>) •Castor (<i>Castor fiber</i>) ► climat tempéré • Belette (<i>Mustela nivalis</i>) • Caille (<i>Coturnix coturnix</i>) •Gélinotte (<i>Tetrastes bonasia</i>) • Reptiles divers : lézards – Orvets – Couleuvres : rare 	<ul style="list-style-type: none"> • Musaraignes (<i>Sorex spp</i>) • Castor (<i>Castor fiber</i>) •Belette (<i>Mustela nivalis</i>) • Caille (<i>coturnix coturnix</i>) • Gélinotte (<i>Tetrastes bonasia</i>) • Bartavelle (<i>Alectoris graeca</i>) • Reptiles divers : lézards – Orvets – Couleuvres : rare 	<ul style="list-style-type: none"> • Cerf élaphe (<i>Cervus elaphus</i>) • Antilopes : Saïga par exemple(<i>Saïga tatarica</i>) • Lapin de garenne (<i>Oryctolagus cuniculus</i>) prairie • Musaraignes (<i>Sorex spp</i>) •Belette (<i>Mustela nivalis</i>) • Caille (<i>Coturnix coturnix</i>) • Gélinotte (<i>Tetrastes bonasia</i>) • Perdrix (Perdix perdix) • Bartavelle (<i>Alectoris graeca</i>) • Reptiles divers : lézards – Orvets – Couleuvres : rare 	<ul style="list-style-type: none"> • Cerf élaphe (<i>Cervus elaphus</i>) • Daim (<i>Dama dama</i>) • Lapin de garenne (<i>Oryctolagus cuniculus</i>) • Musaraignes (<i>Sorex spp</i>) • Belette (<i>Mustela nivalis</i>) • Caille (<i>coturnix coturnix</i>) • Perdrix (<i>Perdix perdix</i>) • Bartavelle (<i>Alectoris graeca</i>) • Reptiles divers : lézards – Orvets – Couleuvres : rare

II) Le choix des proies

A) Critères concernant la meute

Il semble exister, en général, une corrélation positive entre le nombre de loups dans une meute et la taille de la proie principale susceptible de nourrir le groupe.

Dans le Minnesota, par exemple, les meutes sont généralement de petites tailles (5 à 10 loups en moyenne) et elles chassent surtout le cerf. En Alaska par contre, les meutes sont plus nombreuses (10 à 20 loups) et ils s'attaquent préférentiellement à l'élan (50). Dans le parc national de Bialowiesza (Pologne) (152), les loups qui chassent en meute s'attaquent préférentiellement aux cerfs, tandis que dans la partie biélorusse du parc, où la taille des meutes est plus restreinte de par la pression de chasse humaine, les loups sélectionnent davantage le chevreuil.

Cependant, la taille de la meute n'est pas pour autant nécessairement reliée à la taille de la proie. Par exemple Mech (192), rapporte l'exemple d'une meute de 23 loups dans le Minnesota, où la proie principale est pourtant le cerf. Si la chasse en meute semble conférer un avantage dans la prédation des loups, l'hypothèse selon laquelle les loups vivraient en meute pour faciliter leur prédation sur de grandes proies, achoppe sur les résultats de différentes études. Hayes (132) et Post (239), ont montré qu'une augmentation de la taille de la meute s'accompagne souvent d'une augmentation du nombre de proies tuées, mais en général la consommation par individu diminue. Schmidt et Mech (253), qui ont passé en revue onze études portant sur différentes proies, ont mis en évidence une corrélation négative entre la taille de la meute et la quantité de nourriture acquise par loup et ce quel que soit la proie (élans, caribous, bisons ou cerfs).

Etant donné que des loups seuls peuvent tuer des proies comme des élans ou des bisons, que dans des grandes meutes c'est souvent la paire de reproducteur qui conduit les attaques, les auteurs considèrent que les loups vivent en meute essentiellement car les paires d'adultes peuvent partager avec leur descendance le surplus de nourriture résultant de la prédation sur les grands mammifères. En emmenant les jeunes avec eux à la chasse, les paires de reproducteurs limiteraient les usurpations de leur proie par les charognards et donc optimiseraient leur profit énergétique ainsi que ceux de leur héritage génétique (sélection de parentèle). Jusqu'à leur maturité physique et une expérience suffisante, les jeunes obtiennent vraisemblablement davantage de nourriture en restant avec leurs parents qu'en chassant par eux-mêmes. De plus, ils acquièrent une expérience au cours de leurs activités de chasse, améliorant leur fitness après dispersion (132-253).

Les loups solitaires, quant à eux, pourront s'attaquer à des proies de grandes tailles mais il s'agira plutôt d'animaux déjà blessés ou malades. Ils pourront également s'intéresser davantage aux anciennes carcasses délaissées par d'autres loups (309). Les jeunes loups se nourrissent plus volontiers de proies plus petites, d'arthropodes ou de fruits que leurs congénères plus âgés qui tuent en revanche plus d'ongulés sauvages (50).

B) Critères concernant la proie

1) Etat de santé de la proie

La prédation du loup s'applique en priorité aux animaux blessés ou malades. Parfois à première vue, les proies semblent saines mais en les examinant de plus près, on découvre qu'elles sont massivement parasitées (194) ou encore atteintes d'affections moins visibles à l'œil nu (arthrite, actinomycose, troubles de la dentition ...) (106). De par cette sélection sur les animaux malades ou affaiblis, le loup assaini, régule et équilibre les troupeaux d'ongulés, d'où les qualificatifs accordés par les Inuits au loup de « médecin des troupeaux ». Pour eux

« le caribou et le loup sont un car le caribou nourrit le loup mais c'est le loup qui maintient le caribou en bonne santé » (50).

2) Age de la proie

En Alberta, 60 % des carcasses analysées sont des veaux et des élan de plus de onze ans alors qu'ils ne représentent que 25 % de la population (106). Sur l'Île Royale (234), 43 % des proies tuées sont des animaux de plus de dix ans. Dans la toundra canadienne, sur 150 caribous tués au cours de la belle saison, 34 % étaient des veaux (194). En Espagne, 43 % des chevreuils consommés en été sont des faons (250). En Ontario, à partir de fin mai, une étude portant sur dix ans a révélé que 80 % des cerfs et 87 % des élan tués étaient des jeunes (294). Hayes (132) fait part d'une proportion de veaux sur cinq hivers variant de 12 à 55 % sans que ces variations soient corrélées à la disponibilité des veaux.

Même si les jeunes animaux ainsi que les individus plus âgés peuvent être préférentiellement consommés, cette règle est loin d'être immuable. Elle est sujette à caution au regard de la disponibilité de proies (répartition, densité ...), de leur évolution par tranche d'âge, des facteurs climatiques, des saisons ... Ainsi par exemple, en 1968, Wolfe et Allen (309), établissent un quota de 1 veau pour 9 adultes alors qu'en 1969, il est de 9 veaux pour 10 adultes. Cette différence semble être liée à une augmentation de la profondeur et de la densité de la couverture neigeuse augmentant la vulnérabilité des orignaux. Les mêmes variations furent observées le même hiver dans le Minnesota. Cette remarque souligne l'importance d'explorer un grand éventail de facteurs pouvant influencer le comportement de prédation du loup dans son écosystème.

C) Critère concernant l'écosystème

1) Topographie du territoire

L'organisation topographique du territoire a une influence importante sur le succès de la prédation des loups. Certains trajets et sites seront utilisés de manières régulières et préférentielles par les loups. Les fourrés et les terrains accidentés favoriseront la chasse à l'affût alors que des terrains avec des pentes très abruptes faciliteront la réussite des poursuites (24). Ces sites formeront des centres d'activités prépondérants au fil des années, une nouvelle meute empruntant les mêmes trajets que les occupants précédant.

On a constaté (151), que les élan étaient plus vulnérables dans des sites fortement utilisés par les loups, ceux-ci généralement à plus basse altitude correspondaient à des lieux où les proies se concentrent en raison d'une plus faible profondeur neige. Les loups se déplacent assez aisément dans la neige car ses pattes agissent un peu comme des raquettes. Si on compare le loup aux ongulés, son poids sur la surface de patte est moins important, de 89 à 114 grammes par centimètres carrés, contre 368 à 1 204 grammes par centimètres carrés pour l'élan. Le loup s'enfonce ainsi moins facilement dans la neige, surtout si elle offre une résistance de surface. Lorsque l'épaisseur de la couverture neigeuse est très importante et non gelée, l'avantage revient alors aux élan avec leurs grandes pattes. Si la croûte est gelée, l'élan s'enfoncera plus et l'avantage reviendra alors au loup (152).

Les élan par ailleurs, recherchent le couvert des conifères pour réduire l'attaque des loups. Ces lieux moins enneigés offrent un abri si l'épaisseur de neige augmente. Par ailleurs, ils limitent le repérage visuel par les loups. Ainsi, les lisières, les clairières sont les sites les plus dangereux. Si la couverture neigeuse est beaucoup plus importante une année, ces avantages seront moins significatifs.

En fait, chaque écosystème possèdera des caractéristiques qui lui sont propres mais variables d'une année sur l'autre, modifiant la répartition des proies, leurs déplacements mais

également ceux du loup. Par exemple, entre 1977 et 1978, Fuller (106), a observé une diminution du taux de prédation pour les loups d'une meute en Alberta (passage de 6,1 à 4,9 kilogrammes par loup et par jour) qui semble être corrélée à une diminution de la température et à une augmentation de la couverture neigeuse, rendant les déplacements plus difficiles (cf. augmentation du temps passé sur les sites de prédatons, voyages comparativement plus courts). Lorsque la neige est profonde et molle, la diminution d'activité qui en résulte réduit les chances de trouver des proies (96).

2) Interdépendance des différents niveaux trophiques

Etudier la dynamique de prédation du loup revient à s'intéresser aux différents systèmes impliqués dans la chaîne alimentaire. Une des études les plus pertinentes à ce sujet fut réalisée dans le parc national de l'île Royale sur une durée de 40 ans (171-232). La dynamique de l'ensemble de la chaîne alimentaire sur l'île est liée aux variations des trois niveaux trophiques (plantes, herbivores, carnivores) en interactions.

La population de loup pour toute densité d'élan intervient dans une grande proportion dans la mortalité des élans (232). Peterson (232), mentionne que 80 à 90 % de la mortalité des élans peut être attribuée à la prédation des loups.

Pourtant, au cours des années 1969 à 1972 elle n'intervint que dans 42 % des pertes enregistrées, lorsque la mortalité des adultes provenant de malnutrition était au plus haut. En effet, la disponibilité des sous-couches de sapins qui représente 59 % de la nourriture des élans, est un élément essentiel de la dynamique démographique des niveaux trophiques supérieurs, essentiel mais non suffisant (171). En fait, la dynamique de la végétation semble plus liée aux interactions loups élans, qu'aux modifications climatiques. Lorsque la densité des élans augmente, on observe parallèlement une diminution des pousses de sapins qui n'est pas corrélée aux conditions climatiques qui supposerait une augmentation des pousses (augmentation de la température et de l'humidité). L'augmentation de la population des élans est précédée par une diminution de la population de loups permettant une survie des veaux plus importante et une augmentation du nombre d'élans. Elle est suivie par contre d'une augmentation de la population de loup, notamment suite à une augmentation de la population d'élans plus âgés. Subséquemment, on observe une diminution de la population des élans. Par ailleurs, lorsque la densité en élans augmente, la disponibilité en végétation par individu diminue. Elle a pour conséquence, d'une part, d'augmenter le succès de prédation par les loups sur les animaux mal nourris, plus fragiles, d'autre part de retarder l'âge de maturation sexuelle (corrélé au poids de l'animal, poids^{1/4}) (232), et par conséquent la dynamique démographique de la population.

D'autres données concernant les variations des niveaux trophiques inférieurs et interagissant avec l'organisation de la prédation du loup sont intéressantes. Post (239), a exploré les conséquences sur l'écosystème des réponses comportementales des loups liées aux variations climatiques. Il apparaît que la variation annuelle du nombre de loups par meute en hiver, est corrélée positivement à l'épaisseur de la couche de neige. On observe parallèlement une augmentation du nombre d'élans tués par meutes, par individu et par jour, notamment en ce qui concerne les veaux et les élans de plus de dix ans. L'augmentation de la couverture neigeuse est reliée à une augmentation de vieux élans tués. L'augmentation du nombre d'élans tués (succès supérieur lors d'hivers enneigés) s'accompagne d'une augmentation du nombre de louveteaux et d'une diminution de la mortalité des loups l'année suivante, où les loups chassent en meutes de plus grandes tailles. Parallèlement, on observe une augmentation des sous-couches de sapins, liée d'une part à un plus faible nombre d'élans, d'autre part à une protection plus importante face au broutage des élans l'hiver en question, en raison d'une plus grande épaisseur de neige (cf figure 1 et figure 2).

Figure 1 – Dynamique de trois niveaux trophiques sur l'île Royale (239).

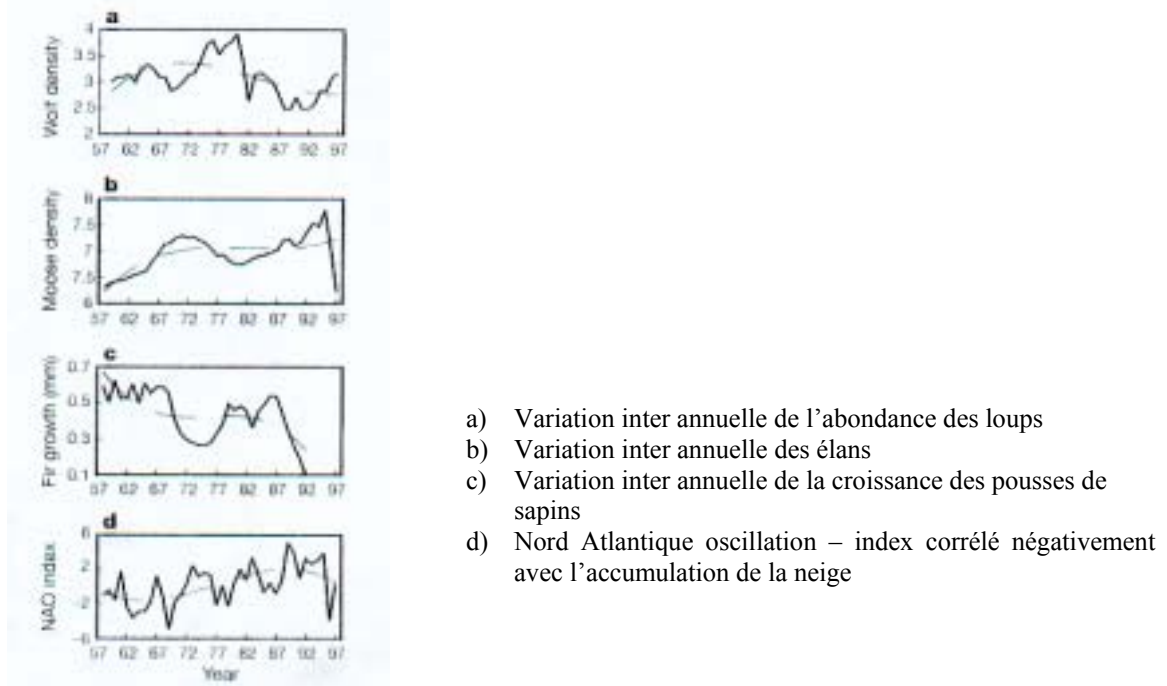
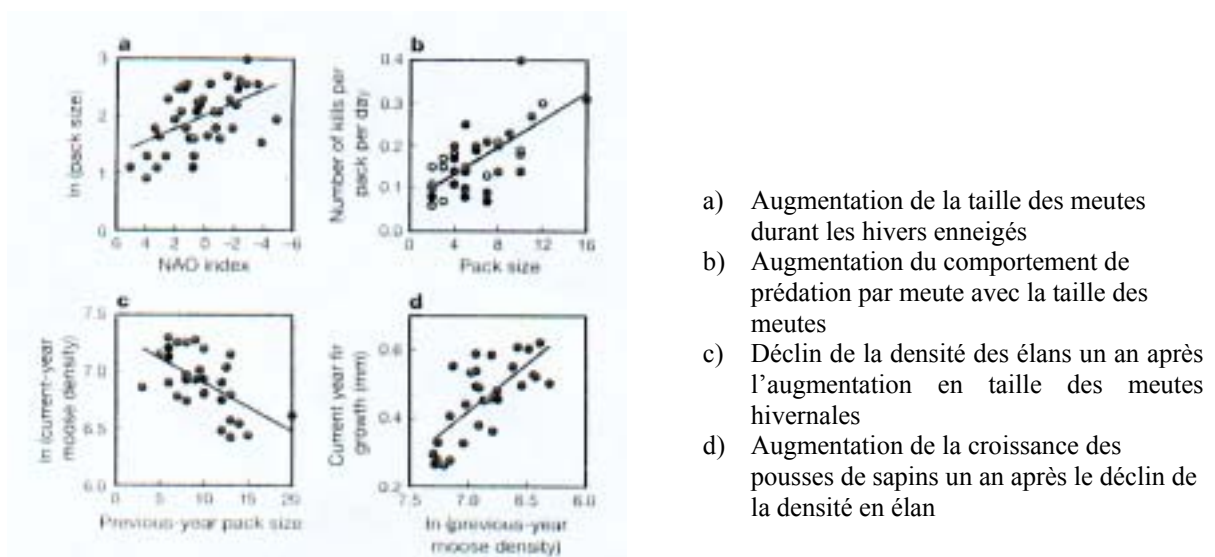


Figure 2 – Progression des influences climatiques sur les fonctions de l'écosystème : du comportement du loup à la croissance des sapins (239).



La taille de la meute est influencée par le nombre minimum d'individus pour trouver, tuer et se nourrir d'une proie et par la compétition sociale au sein du groupe. L'environnement (climat ...), peut influencer les comportements d'une espèce faisant preuve d'une organisation sociale complexe avec les conséquences sur l'environnement qui en découlent.

Cette étude semble accorder un avantage pour une population de loup de chasser en meute de grande taille dans la mesure où le nombre d'élan tués par jour et par loup devient supérieur. Cependant, comme on a pu déjà le voir, d'autres études ne corroborent pas ces résultats (132-253, Thurer cité par 14). Il apparaît dans ces études, certes une augmentation du nombre d'élan tués pour des meutes plus grandes mais cependant un nombre d'élan tués par loup (taux de prédation), inversement proportionnel à la taille de la meute. Par ailleurs,

contrairement aux résultats de l'île Royale, le taux de prédation ne fut pas corrélé dans l'étude de Hayes à l'épaisseur de la couverture neigeuse. Etant donné que la vulnérabilité des élan semble affectée pour une couverture neigeuse supérieure à 90 centimètres, (ce qui ne fut pas le cas dans l'étude Hayes), les quatre hivers dans le Yukon n'ont pas été assez sévères pour influencer le taux de prédation.

3) Compétition interspécifique

Cette étude dans le Yukon révèle également l'importance que peut prendre la compétition interspécifique sur les proies. Il s'agit, en l'occurrence, du rôle joué par les corbeaux, en grand nombre dans cette région.

Les loups et les corbeaux partagent souvent les cadavres. Les corbeaux s'évertuent, souvent en vain, à tirer sur la peau des charognes, mais dès que le loup à commencer le dépeçage, ils sont capables de le terminer à eux seuls. Il existe donc une réelle compétition alimentaire entre ces deux espèces. Brandenburg (36), explique que les corbeaux harcèlent peu les loups à allure dominante mais ceux à l'air soumis supportent les vols en piquer, les coups de bec. L'exercice reste souvent périlleux car certains loups font parfois place nette et les téméraires peuvent succomber sous un coup de dents.

L'influence des corbeaux est également fonction de la taille de la meute se nourrissant sur le cadavre. Dans le Yukon (132), il apparaît que les corbeaux peuvent soustraire 50 % de la biomasse d'ongulé disponible à une paire de loups et ce pourcentage passe à 33 % pour une meute de 6 et à 10 % pour une meute de 10. Cependant, les corbeaux n'ont pas que des interactions négatives sur la consommation des loups. Ils peuvent par leurs cris orienter ou attirer des loups vers des charognes (36).

Cette compétition avec les corbeaux est un exemple de compétition interspécifique. Elle existe également avec de nombreuses autres espèces. Ballard (12), rapporte plusieurs exemples de confrontation entre des loups et des grizzlis, en Alaska, sur des carcasses, en des lieux où la densité des proies était faible. Les loups parvenaient avec plus ou moins de succès à supplanter leurs rivaux, les deux espèces réussissant le plus souvent à se nourrir à tour de rôle. Les interactions agressives pouvaient cependant se solder par la mort d'un des protagonistes. Des observations similaires avec des ours noirs, espèce sympatrique du loup en Alaska, au Canada ou dans le Minnesota, sont également mentionnées. Joslin (cité par 152), rapporte l'exemple d'une louve tuée par un ours noir à proximité de sa tanière. Roger (cité par 152), a noté quelques interactions dans son étude dans le Minnesota de 1969 à 1979. Dans la majorité des cas, elles restaient neutres, mais une année où la population de cerfs de Virginie était en déclin, une meute de neuf loups a contraint un ours à quitter sa tanière, avant de la tuer ainsi que ses petits. Si ces exemples font figures d'anecdotes, ils soulignent cependant les possibilités de compétitions interspécifiques, que l'on retrouve également avec le lynx, le coyote, le renard, le glouton, le vison ... (25), et le rôle qu'elles peuvent jouer dans certaines conditions écologiques, chaque système et écosystème présentant ses avantages et inconvénients spécifiques.

Finalement, il semble donc important de comprendre l'évolution de la population du loup, au sein d'une dynamique plurifactorielle tendant vers un équilibre toujours instable, où les différents facteurs (climat, végétation, population en proies, population en loups, en compétiteurs ...), interfèrent les uns avec les autres, dans un système qui suit une évolution de type chaotique (cf. théorie du chaos de Prigogine), en tendant vers un attracteur, limité dans un ensemble de possible. Tout élément extérieur de forte importance (grand bouleversement climatique, introduction d'une nouvelle population de loups, épidémie ...) modifie la nature même du système évoluant alors vers un nouvel attracteur.

III) Techniques et comportements de prédation

La variété des niches écologiques et des biotopes fréquentés par les loups suppose des techniques de chasse éclectiques en fonction des proies rencontrées.

A) Prédation sur les petites proies

1) Sauts de souris

Pour chasser les petites proies, le loup utilise une technique commune à de nombreux canidés. Il bondit des quatre pattes, à 45°, sur sa victime qui se trouve bloquée au sol avant d'être avalée. Mowat (cité par 155), décrit une louve chassant les souris qui dévora vingt trois souris en quelques minutes. Le repérage de ces proies se fait par le flair ou l'ouïe notamment à travers une épaisse couche de neige sous laquelle les petits rongeurs peuvent circuler. Mais la vue intervient également lors des techniques d'embuscade à la sortie des terriers.

2) Lièvres et lapins : une coopération en alternance

Les lièvres (*Lepus* spp) et les lapins (*Sylvilagus* spp) ont l'habitude de s'échapper en zigzaguant ou en effectuant de brusques virages. Chassant à deux, les loups forcent alors la proie alternativement sur les deux flancs, épuisant celle-ci par cette technique de déploiement et l'obligeant finalement à perdre du terrain. Rejointe, elle est alors le plus souvent achevée d'une morsure à la nuque mais toutes les parties du corps peuvent être saisies.

Le loup peut simplement se précipiter sur sa proie ou débourrer, pour un lièvre sortant d'un bosquet ou pour un mulot sortant d'un trou, faisant jouer sa vitesse d'exécution, même si cette technique est loin de toujours porter ses fruits. Typiquement, au moment de l'assaut, la tête est baissée, les oreilles dressées, le cou est tendu. Les sauts de souris peuvent également s'observer sur ce type de proies (78).

B) La prédation sur les grandes proies

Le mode de prédation qui fait l'originalité du loup parmi les Canidés, comme du lycaon (*Lycaon pictus*) en Afrique du Sud, est la chasse en meute sur gros gibier. Cette chasse en meute coopérative, lui permet de tuer des proies telles que des bisons voire même des ours (261). Nous allons chercher à explorer ces techniques de prédation à travers des exemples sur différents types de proies.

1) Les loups et les bisons (*Bison bison*)

a) Une prédation difficile

Carbyn (42) a étudié le comportement de prédation des loups sur les bisons (*Bison bison*) du Wood Buffalo National Park en Alberta.

Durant l'été, les loups sélectionnent préférentiellement les troupeaux avec des petits. Les bisons développent des stratégies de défense afin de protéger leur progéniture. Les petits sont généralement gardés en avant du troupeau, entourés par les adultes qui forment un bouclier autour d'eux. Si les loups s'approchent trop, les adultes n'hésitent pas à les charger. Par ailleurs, les petits en danger, courent vers leur mère, l'adulte le plus proche, le reste du troupeau, voire se réfugient dans l'eau. Leur rapidité, leur grande agilité une fois au sol et la réponse très rapide d'adultes pour les défendre sont autant d'obstacles pour les loups.

Ainsi, la stratégie des loups est d'isoler le petit du reste du troupeau. Patrouillant autour du troupeau, l'encerclant, cherchant la moindre opportunité, ou attendant à distance que la mère et son petit s'en éloignent, les loups se mettent alors à charger pour jeter la panique afin de disperser au maximum les bisons. Une partie des loups subit la défense des adultes tandis que les autres, profitant de la diversion, vont contourner la troupe dans l'optique d'intercepter le veau avant le retour des mâles ou de la mère.

Au cours des nombreuses tentatives sur 24 heures, 11 offensives répertoriées par Carbyn ont porté leurs fruits. Au cours de ces 11 attaques, le veau fut mis à terre plusieurs fois, que ce soit par un ou plusieurs loups, et blessé en plusieurs endroits, notamment en arrière du flanc gauche, au-dessus du membre antérieur vers la poitrine, au niveau de l'épaule, du front et des parties distales des membres postérieurs. La chasse, qui a duré de 7h20 du matin à 18 heures s'est révélée infructueuse car le veau était encore vivant les jours suivants. L'analyse d'autres parties de chasse a souligné la mort de deux veaux. Au cours des autres jours d'observation, il s'est avéré que les loups avaient plus de réussite si le troupeau était poursuivi en forêt, dans la mesure où la vulnérabilité des veaux augmentait, la végétation formant un obstacle plus important que pour les adultes, à leurs mouvements.

Au cours des 102 jours d'une étude menée dans le même parc (41), 166 contacts entre loups et bisons ont été observés dont 51 interactions entre des bisons et un loup seul.

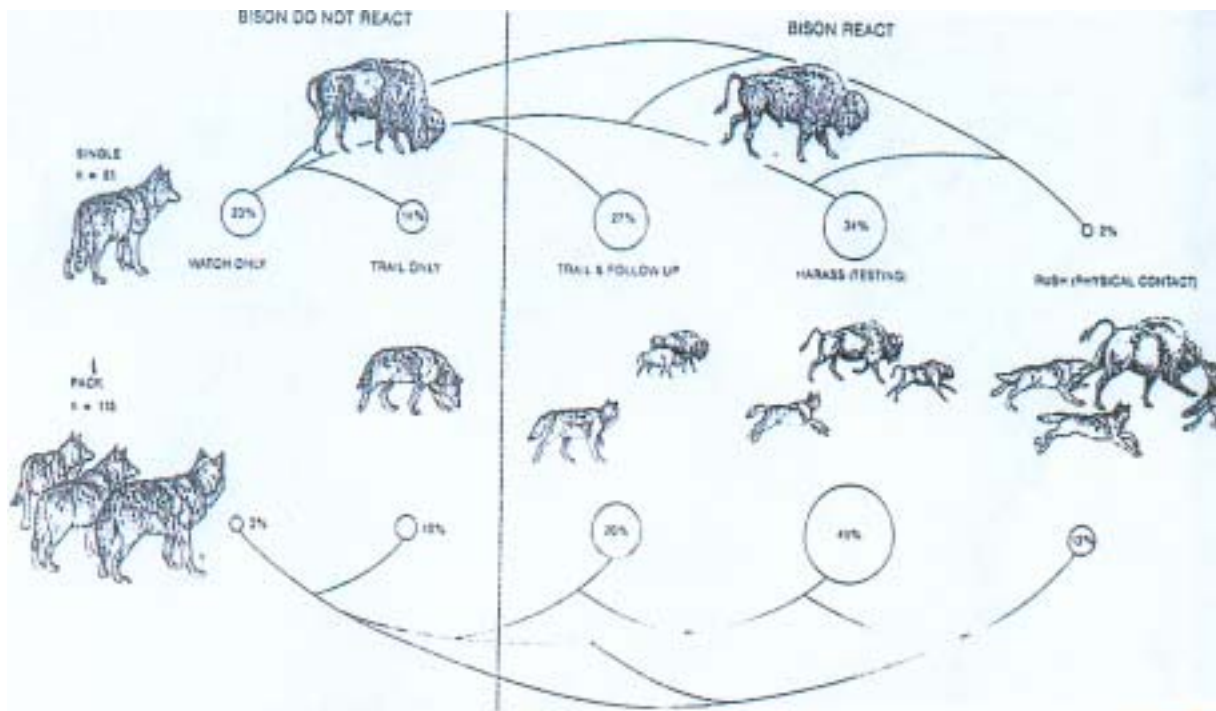
Dans l'ensemble, les loups seuls observaient les bisons sans les suivre (23 % des observations), les traquaient sans les poursuivre (14 %), les traquaient avec poursuite (27 %), les harcelaient sans entreprendre de contacts physiques (34 %). Très rarement (2 %), il y eut attaque proprement dite.

Les autres observations mettent en cause les hordes de loups : traques avec poursuites (26 %), harcèlement (48 %), attaques avec contact physique (13 %) (figure 3).

Le loup seul semble donc moins enclin à porter une attaque à ses fins, d'où une adaptation possible de la chasse en meute pour ce type de proies. Par ailleurs, les séquences préliminaires à la chasse (regarder, tester) sont les exercices les plus souvent entrepris, comme si les loups jugeaient du moment le plus opportun pour la réussite de leur tentative.

On peut se demander si l'activité des loups seuls ne s'apparente pas à celle d'un éclaireur. D'autant plus que seulement 3 % des observations sur des meutes les situent en train d'observer. De plus, les loups seuls réagissent plus souvent avec des troupeaux de taureaux (34 % par rapport à 5%), ce qui suggère que les meutes semblent délibérément cibler les proies plus vulnérables. Dans cette étude, aucune information ne nous est donnée quant à l'appartenance ou non des loups solitaires à une meute. Il est donc difficile de juger l'hypothèse selon laquelle chaque individu du clan pourrait jouer un rôle différent, que ce soit au cours de la coordination des actions de chasse ou de leur préparation. Un rôle de sentinelle pour veiller aux mouvements du troupeau assuré successivement par plusieurs loups ou par un loup particulier, n'est cependant pas à exclure. A cet égard, sur l'île Ellesmere, Brandenburg (37) a apporté l'exemple d'une chasse conduite par la femelle alpha. La meute quitta la tanière puis parcourut 30 kilomètres en ligne droite directement sur un troupeau de bœufs musqués. La veille, la femelle fut observée par l'auteur, surveillant le troupeau. Pour Brandenburg, elle avait dû noter la présence de jeunes veaux vers lesquels elle conduisit la meute qui finit par tuer l'un d'entre eux.

Figure 3 – Analyse séquentielle des interactions entre bison et loup de la simple observation au harcèlement jusqu'au contact physique (41)



b) Des rôles différenciés

Au cours des études sur la meute du Wood Buffalo National park, il apparaît que certains loups ont un rôle de diversion, par exemple pour subir les attaques de la mère et attirer l'attention de celle-ci, tandis que d'autres suivent le veau. Ce rôle peut être aussi bien assuré par le mâle leader que par d'autres loups.

Les attaques ne font pas intervenir à chaque fois toute la meute. Une attaque est portée par une femelle seule, d'autre par deux loups, pourtant il semble que le leader tienne un rôle particulièrement important. Souvent devant lors des poursuites, c'est le seul à accélérer lorsque les autres sont exténués. Lors des charges au sein du troupeau, il semble plus insistant et persévérant.

En ce qui concerne la notion de leader au cours des activités de prédation, Mech (191), assume qu'il est raisonnable de penser que tout membre expérimenté qui a l'opportunité d'initier une attaque peut le faire. Cependant, les reproducteurs sont généralement en meilleure position pour initier les attaques si tous les membres de la meute sont ensemble. En fait, le couple reproducteur constitue souvent les seuls adultes expérimentés d'une meute. Lorsque d'autres adultes restent avec la meute, ils pourraient prendre plus ou moins part aux activités de prédation. Dans une meute du Yellow Stone (286), une femelle, sœur de la reproductrice, faisait par exemple bénéficier le reste du groupe de ses aptitudes à la course, elle était particulièrement insistante dans ses poursuites et souvent la première à tomber sur la proie. Frame (cité par 59), relate également le cas de meute où le leader dans les activités de chasse n'était apparemment pas un dominant. En fait, il faut comprendre une meute comme un ensemble de singularités, aux aptitudes particulières et différenciées, dont le groupe tire partie de manière optimale.

Dans une étude sur la prédation du loup en captivité, Sullivan (272), a clairement mis en évidence une grande variabilité individuelle des comportements de chasse, sans corrélation pourtant avec la hiérarchie supposée. Le mâle alpha par exemple ne réalisa aucune capture,

restant à proximité du groupe. Lors de la chasse, il entrait en action lors des mouvements cruciaux de mise à mort. Le mâle de bas rang était le plus alerte et il réalisa le plus grand nombre de captures et de mises à mort. La femelle alpha fut située en seconde position en ce qui concerne le nombre de mises à mort et de captures. Elle fut celle qui passa le moins de temps à réaliser ces captures. Une autre femelle montra très peu d'intérêt et le mâle bêta quasiment aucun intérêt.

L'étude de Fox (85), sur des louveteaux, met également en évidence une grande différence de réactivité devant des proies vivantes, (en l'occurrence des rats). Les plus subordonnés et timides étaient les moins actifs mais une facilitation importante fut observée lorsqu'ils étaient avec des loups plus réactifs. Cette facilitation sociale et l'existence d'un leader suivi par les autres apparaissent pour Fox, comme la base d'une chasse en meute coordonnée. A cet égard, il est indéniable que le couple reproducteur sera tout particulièrement suivi par leurs jeunes et leur insistance dans les activités de chasse sera vraisemblablement reliée à leur rôle parental, devant assurer la survie de leur descendance (condition d'autant plus saillante dans leur milieu sauvage).

Les propos des Esquimaux corroborent les observations des scientifiques. Les Nunamiut, esquimaux d'Alaska, connaissent bien l'écologie des loups, par la pratique ancestrale de la chasse exercée sur cette espèce. Certains chasseurs ont pu tuer plus de 500 loups au cours de leur vie (270). Leurs propos soulignent l'importance d'insister sur la notion du comportement des loups en tant qu'ensemble de singularités et non pas du loup. En effet, pour les Nunamiut, il existe une grande différence individuelle dans le comportement des loups et ces différences se reflètent également dans le comportement de prédation. Les loups d'une meute ne jouent pas des rôles identiques. Par exemple, dans une meute de cinq loups, seuls deux d'entre eux, exécutent la grande majorité des actions de prédateurs, le reste de la meute jouant des rôles périphériques dans la chasse. De plus, les animaux âgés ou jeunes prennent rarement une part active dans la chasse. Ils certifient par ailleurs qu'un loup expérimenté, et en bonne condition, peut capturer n'importe quel caribou s'il le décide. Si leur expérience corrobore le fait que les loups tuent un grand nombre de caribous affaiblis, maintenant la vigueur de la population, ils assurent que les loups font également preuve d'une grande habileté pour chasser des animaux de grandes tailles et bien portants. Il est souvent admis que les loups évitent les efforts inutiles, n'effectuant que de courtes poursuites. Cependant, les chasseurs Nunamiut documentent des poursuites de plus de dix kilomètres. Un loup par exemple a poursuivi une femelle caribou sur plus de dix kilomètres à travers la toundra, puis la chasse a continué durant trois kilomètres à travers une étendue neigeuse plus profonde où les deux animaux ont ralenti, alternant tous les cent mètres des phases de course et de marche. Le loup restait simplement à distance de sa proie. Une fois que celle-ci eut quitté l'étendue enneigée, elle descendit le long d'une pente dépourvue de neige. Le loup choisit ce moment pour attraper et tuer sa proie 70 mètres plus loin. Revenons à l'étude de la prédation du loup sur les bisons.

c) Des stratégies ciblées

Autant il semble que les veaux soient préférentiellement recherchés, autant tout individu adulte en difficulté est une proie potentielle. Si la mise en mouvement de fuite du troupeau semble plus porteuse de réussite, à l'instar de la chasse aux bœufs musqués, c'est certainement lié au fait qu'elle permet de repérer l'individu susceptible de présenter une faiblesse. Une fois repérée, toute la meute se focalise sur l'animal, faisant preuve d'une grande patience pour arriver à ses fins. L'étape essentielle est de maintenir l'animal à l'écart du reste du troupeau.

Un autre exemple est assez révélateur des stratégies qui peuvent être utilisées lors de chasse en groupe (36). Quatre loups trottent dans le vent en direction d'un troupeau de bisons

comme s'ils cherchaient à ce que les bisons sentent l'approche du danger. Ces derniers ne tardent pas à humer l'air et tout le troupeau tourne la tête vers le danger. Pendant ce temps, deux autres loups ont rampé soigneusement dans l'herbe haute, sous le vent, sur la crête de la colline. Dans la prairie, les quatre loups chargent soudainement. Aussitôt la horde s'enfuit. Les loups les talonnent, les pressent séparant un animal, en écartant un autre, fendant le troupeau, jusqu'à isoler un veau et sa mère. Ces deux là sont poussés à grand train dans la pente, jusqu'au sommet, d'où surgissent les deux chasseurs embusqués. La mère a infléchi subitement la direction de sa course, le veau l'imita trop tard. Cinq des loups l'assaillent tandis que le sixième poursuit la femelle pour l'éloigner définitivement et revient.

L'étude menée par Smith (266) sur les bisons du parc du Yellow Stone, souligne l'importance de la mise en mouvement du troupeau. Si tel n'est pas le cas, les loups abandonnent vite tout intérêt. Cependant, les loups peuvent faire preuve d'une grande persévérance. Ainsi, une meute de 14 loups attaqua un troupeau de 55 bisons durant près de dix heures. Les loups se sont vus poursuivre le troupeau dans des aires non ou peu enneigées, pour les attaquer en des lieux où la couverture neigeuse était profonde. La chasse s'est soldée par la mort d'une femelle, attaquée de toute part par les 14 loups. Dans cette étude sur les onze bisons tués, la majorité était des jeunes ou des adultes de pauvre condition, mais des bisons en pleine condition apparente furent également la cible des loups. 17 des 57 interactions observées impliquaient des louveteaux avec des adultes et dans 5 cas des louveteaux seuls.



2) Chasse aux bœufs musqués (*Ovibos moschatus*)

Grand ongulé grégaire à longue fourrure, des terres Arctiques, pesant plus de 600 kilogrammes, les bœufs musqués présentent des tactiques proches de celles des bisons pour se défendre. Ils se regroupent à la moindre alerte, les taureaux faisant face aux dangers à la périphérie du groupe, les femelles et les petits étant protégés à l'intérieur. Leur technique de défense en bouclier immobile a fait le bonheur de beaucoup de chasseurs mais elle est un rempart difficile à franchir pour les loups. Le cercle des défenses est quasi impénétrable. La seule chance pour les loups est d'user de patience. Brandenburg (37) observe une meute surveiller sans discontinuer un troupeau de bœufs musqués, comme un round préliminaire

destiné à tester chacun des animaux. Encerclant le troupeau, ils harcèlent les adultes jusqu'à que l'un d'eux plus émotif s'affole et charge pour de bon, créant alors une brèche où les loups s'engouffrent pour semer la panique et isoler par exemple un jeune (78).

3) La chasse aux caribous (*Tarandus caribou*)

Le caribou est la forme géographique nord américaine du renne d'Europe septentrionale (*Rangifer tarandus tarandus*). L'immigration des caribous peut être comparée à celle des gnous de Tanzanie comptant plusieurs centaines de milliers de têtes. Ils migrent vers le grand nord à partir d'avril, évitant l'embourbement lié au dégel, pour mettre bas en juin, dans la toundra du nord, traversant les 3 200 kilomètres carrés des vastes paysages hostiles des terres stériles. Ils reviennent en automne pour passer l'hiver sous la protection des immenses forêts Arctiques du sud. Au cours des migrations, les caribous sont suivis par les loups qui vont mettre bas sur un territoire à 260 kilomètres du lac Aberdeen où se regroupent les caribous. Ceux-ci repassent dans la région des loups, lors de la migration d'automne, d'où ils sont suivis de nouveau vers les forêts du Sud, où les deux espèces vivent à proximité.

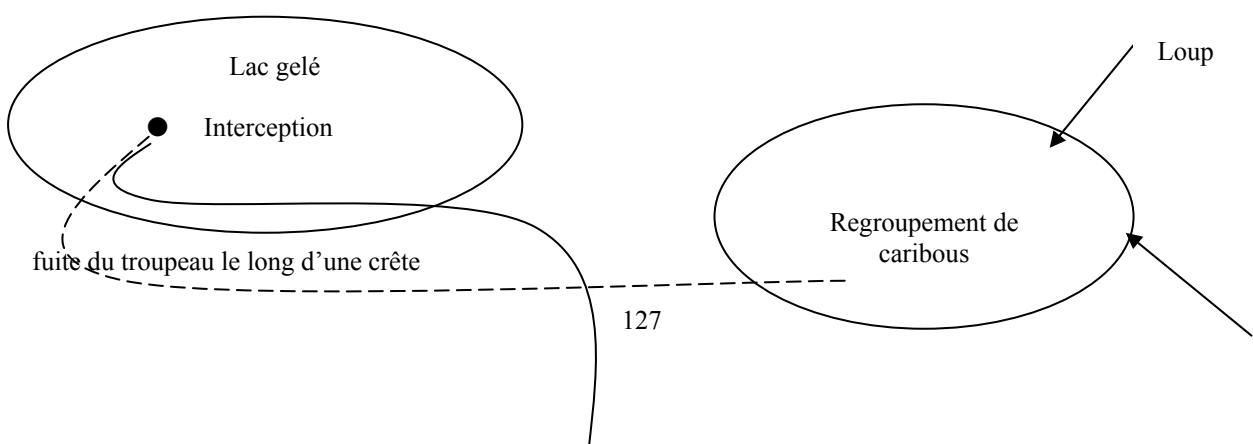
Les caribous ont comme atout essentiel leur vitesse, 60 kilomètres par heure contre 50 pour les loups. Déjà un faon de trois semaines est plus rapide qu'un loup. De ce fait, la plupart des observations de chasse sont celles de vastes champs de manœuvres. Une partie des loups se dirige au centre du regroupement. Ils sont vite dépassés mais ils orientent, une partie au moins du troupeau, vers un troisième loup en embuscade. Dans les rochers où les embuscades sont plus faciles, les chances de réussite sont alors optimisées. Les loups peuvent anticiper les directions prises par les caribous et alors chercher à intercepter un individu (figure 4).

Une fois la panique jetée, ils ciblent l'animal qui aura perdu pieds. Le moindre mouvement non naturel sera observé et l'animal poursuivi. Si l'animal est mordu, le sang est pisté afin de le retrouver au milieu des milliers d'autres (283). Si les tentatives de poursuites sont nombreuses, une fois une proie ciblée, la persévérance des loups, leur débauche d'énergie et la puissance de leur assaut ultime en font des prédateurs redoutables.

Les morsures peuvent avoir lieu au jarret, au niveau de la croupe pour déséquilibrer leur proie et la faire chuter. Souvent, ils peuvent courir de manière parallèle avant de bondir au niveau de son épaule. Une fois au sol ou déséquilibré, les morsures à la gorge entraînent rapidement la mort de l'animal notamment par arrêt cardiaque suite au choc violent (commotio cordis 152). Les autres loups arrivant peuvent alors saisir le caribou en différents endroits, notamment au niveau du museau par exemple, pour le maintenir au sol.

Même si les chances sont optimisées lors d'une action collective, Buckholder (cité par 155), décrit l'attaque d'une caribou femelle adulte, rattrapée par un seul grand loup noir et harcelée sur 200 mètres. Mais il décrit également une chasse en meute, où les loups avaient pisté un petit groupe de caribous le long d'une crête enneigée. Ils engagèrent la chasse à la fin de la crête, le groupe des caribous se dispersant dans la pente : trois vers la gauche, un vers la droite. Quelques loups suivent le caribou solitaire et l'abattent à deux cents mètres de là, rejoints peu de temps après par les autres.

Figure 4 – Exemple de manœuvre pour 3 loups conduisant à l'interception d'un caribou (283)



4) Chasse à l'élan (*Alces alces*)

Il existe sept sous espèces d'élans réparties dans les régions nordiques de l'ancien et du nouveau monde. La plus imposante des sous espèces (*Alces alces gigas*) se rencontre en Alaska et pèse jusqu'à une tonne.

Buckholder (39) relate un exemple de prédation. Un jeune élan adulte se trouvait en haut d'une pente quand il fut repéré. Il fut épié quelques instants comme le prouve une zone de 20 mètres sur 6 piétinée, qui semble indiquer que les loups se sont tapis là dès qu'ils ont aperçu leur proie. Puis les loups se dispersèrent, trois vers la crête en direction de l'élan, les six autres descendant cette même pente. L'élan, en fuyant les trois loups du haut se jeta sur les six du bas. L'affrontement fut court si on se fie aux traces de la zone d'attaque.

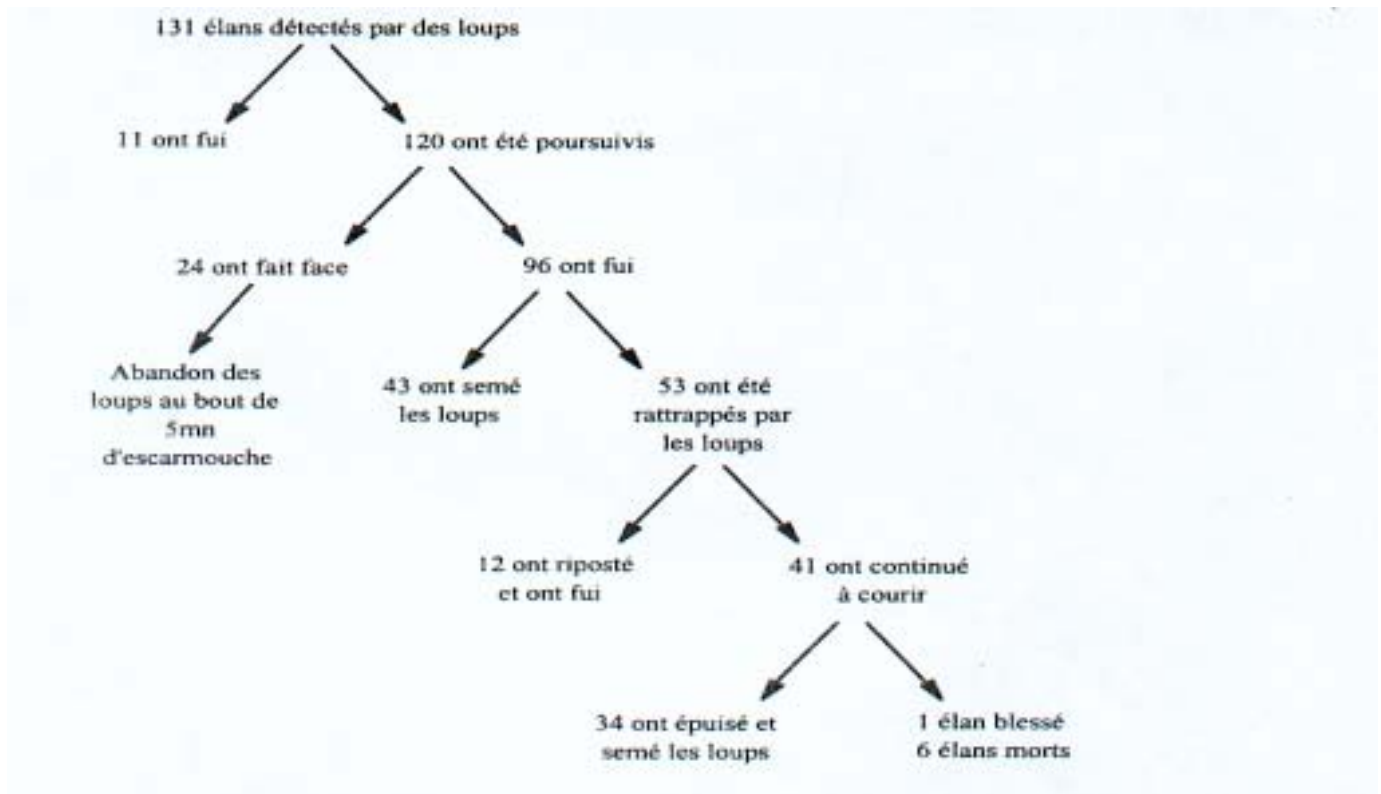
Haber (cité par 96), relate une partie de chasse où le groupe approcha un élan. Tous, sauf le leader se couchèrent en attendant que celui-ci fasse le tour de leur proie. Ses congénères ont alors poussé la proie contre lui. Il cite également l'utilisation d'une stratégie de leurre, de distraction, où un loup s'approcha d'un élan bien à découvert, allant même jusqu'à hurler alors que les autres membres de la meute se glissaient en rampant derrière leur proie sans soupçon.

Comme pour toute proie, la réussite n'est pas toujours de mise.

Mech (cité par 194), retrace l'attaque de cinq loups sur un élan. Ces derniers lui mordirent les pattes arrières et les flans sans pour autant qu'il n'arrête sa course. Par deux fois il tomba au sol et se releva, la seconde fois, l'un des loups le saisit au museau mais il réussit quand même à gagner un bosquet, d'où il fit face aux loups à coups de cornes. Le lendemain, Mech constata que le cervidé était toujours vivant mais les loups avaient disparu. Mech parle d'un taux de réussite sur l'Ile Royale (179), de 8 % pour les élans et pour les cerfs en Ontario de 25 % l'hiver 1 et 63 % l'hiver 2, les variations étant attribuées au changement des conditions d'enneigement (237). La figure 5 relate l'évolution de 66 chasses impliquant 131 élans sur l'Ile Royale. Mech considère que les grosses proies telles que l'élan sont souvent attaquées par derrière, sur les flancs, la croupe ou les membres postérieurs. Souvent un loup saisit un élan par le nez et le tient tandis que le reste de la meute saute sur sa croupe. Young (cité par 194), explique qu'un loup peut cramponner ses crocs dans le muflé élastique d'un élan d'une manière si tenace qu'il peut se retrouver suspendu au-dessus du sol.

En plus de ses atouts physiques, les sabots d'un élan peuvent tuer un loup, l'élan utilise souvent une technique de repli dans l'eau pour fuir les loups. Ces derniers, contrairement à l'élan, sont loin d'être à l'aise dans cet élément. Pourtant, Johnson (cité par 194), observa un loup se nourrissant d'une carcasse flottante d'élan. Nelson (211), relate la chasse d'un cerf par une meute de loups dans une forêt du Nord Est du Minnesota. Durant près de cinq heures, les loups ont poursuivi un cerf qui nageait le long d'un lac. Durant cette période, les loups poursuivaient l'animal en longeant les rives du lac. Ils faisaient preuve d'une grande habilité pour juger de l'endroit où le cerf voulait émerger afin de l'intercepter, obligeant ce dernier à rebrousser chemin. Plusieurs fois les loups ont sauté dans l'eau en suivant le cerf sur une cinquantaine de mètres. Une fois le cerf épuisé, un loup sauta à l'eau avant de le rattraper et de l'attaquer au niveau de l'encolure, de la tête, suivi à tour de rôle par d'autres loups. Une fois morte, la victime fut ramenée sur le bord. Ainsi même si le refuge aquatique est souvent une solution adaptative des proies pour se débarrasser de leurs prédateurs, certaines observations relatent les talents de nageur du loup si sa proie est à bout de forces. Selon Smietana (cité par 152), l'hiver les loups poursuivent parfois leur proie vers une rivière, pour la tuer dans l'eau, car en cette période les sabots ne tiennent pas sur la glace, contrairement aux griffes des loups.

Figure 5 – Devenir de 131 élan détectés par des loups sur l’île Royale (50).



Smith (152), relate 81 interactions avec des wapitis. Les loups ont attaqué 53 fois sans succès et 20 interactions se sont soldées par la mort de la proie. Les loups commençaient à s’approcher des hordes avant de se précipiter pour faire éclater le groupe. Si les wapitis restaient bien regroupés, la chasse cessait rapidement. Dans le cas inverse, les loups poursuivaient en principe le groupe le plus restreint. Les loups tuent les adultes en courant à leur côté pour les saisir sous le cou. Quand ils attaquent un jeune, ils le mordent plutôt sur le haut de la nuque. Si plusieurs loups sont impliqués, les autres parties du corps sont attaquées. Sur les jeunes faons, les loups se précipitent directement sur lui pour le saisir et s’enfuir avant l’intervention de la mère. Souvent ces tentatives éclairs ne font qu’affaiblir le jeune et plusieurs tentatives sont nécessaires.

5) Autres espèces

Les espèces montagnardes comme le bigorne (*Ovis canadensis*) ou la chèvre des montagnes rocheuses (*Oreamnos americanus*), sont plus difficile d’accès et moins chassées par les loups. C’est essentiellement le terrain escarpé qui permet à ces animaux agiles d’échapper à leurs assaillants. Les loups peuvent cependant les diriger au bas d’une pente où sont embusqués d’autres loups. Mais une topographie escarpée peut aussi aider à la capture d’une proie. Ainsi dans le Caucase, les loups poursuivent les cerfs pour les faire dérocher (152).

Nous venons de parcourir quelques exemples de prédation des loups. Face à un grand éventail de proies aux stratégies défensives éclectiques, le loup a développé des techniques de prédation adaptées à l’espèce chassée faisant de lui un prédateur redoutable dans des biotopes très différents. Essayons maintenant d’établir une synthèse sur le mode de prédation du loup.

IV) Synthèse sur la prédation du loup

A) Recherche de la proie

1) Cérémonial de départ

Les parents sont la plupart du temps les premiers à réveiller les autres membres de la meute (191). Souvent la femelle tente de réveiller le mâle. Les deux se mettent alors à hurler puis après quelques salutations amicales de l'ensemble du groupe, ils se mettent en route. Après quelques kilomètres, le voyage peut s'interrompre si les jeunes louveteaux ont suivi. La femelle les reconduit alors à leur tanière, quitte à surveiller quelques temps un peu plus loin qu'ils ne suivent pas de nouveau (270). Parfois, lorsque le couple reproducteur a quitté le site, la femelle peut revenir cinq à trente minutes plus tard comme si elle avait suffisamment motivé le mâle de continuer seul (191). Quand les louveteaux sont plus vieux, la femelle accompagne le mâle et le reste du groupe sur de plus longues périodes. Tout au long de l'année, avant de partir à la chasse sous l'initiative des leaders, les loups se rassemblent en remuant la queue. Ce rituel ressemble à celui que réalisent les louveteaux pour solliciter la régurgitation des adultes. Parfois ce rassemblement se termine par un hurlement collectif. Mech émet l'hypothèse que ce rituel pourrait servir à motiver le leader. En tout état de cause, il apparaît comme un instant de bien être et d'excitation collective qui pourrait motiver l'ensemble des individus impliqués. L'observation de Ballard (12), va dans ce sens. Alors qu'un ours se nourrissait d'une carcasse d'élan, deux loups adultes et deux jeunes d'un an furent observés. Trois des loups se sont alors resserrés l'un contre l'autre frottant leur museau et remuant la queue avant de se séparer et de charger l'ours, le supplantant de la proie.

2) Quête de la proie

Les loups se mettent en marche, généralement le leader à leur tête. Ils se déplacent en file indienne minimisant ainsi les débauches inutiles d'énergie. Ils parcourent alors leur territoire, dont ils connaissent chaque ruisseau, chaque sentier. Ils se déplacent généralement contre le vent percevant ainsi l'odeur.

Leur odorat est un élément essentiel pour la découverte de la proie. Le loup comme le chien en tant qu'espèce macrosmatique présente des aptitudes olfactives très développées. Leur muqueuse olfactive est largement plus développée que celle de l'homme par exemple (200 cm² pour le labrador avec 225 millions de cellules olfactives, 170 cm² avec 200 millions de cellules olfactives pour le berger allemand contre 4 à 10 cm² pour 10 millions de cellules pour l'homme) (152). Le mucus qui dissout et concentre les molécules odorantes où baignent les cils plus longs et plus nombreux des récepteurs, est présent en plus grande quantité assurant une meilleure sensibilité. Le bulbe olfactif est par ailleurs beaucoup plus développé. Quarante fois plus de neurones seraient impliqués dans l'olfaction.

Les meilleures conditions pour flairer les odeurs sont réunies quand le sol est plus chaud que l'air. Situation rencontrée surtout le soir, lorsque les prédateurs se mettent en chasse.

L'humidité de l'air joue également un rôle important, un degré d'hygrométrie trop bas dessèche les muqueuses. Si l'humidité augmente, les molécules odorantes hydrosolubles se concentrent autour des gouttelettes en suspension dans l'air, les rendant plus détectables.

C'est donc tout un univers difficilement appréciable par l'homme qui imprime les comportements de prédation du loup. Mech (179), parle d'une détection possible à une distance de plus de un kilomètre. Une fois leur proie détectée, les loups se rassemblent en remuant la queue comme en signe de congratulation mutuelle. Au cours de leur quête, il leur arrive plus rarement de sentir une piste au sol notamment pour rechercher un animal blessé.

Là encore leur aptitude olfactive leur est très utile. Mech rapporte qu'une meute a suivi les traces d'un élan dans une vallée depuis une crête à près de vingt cinq mètres de distance (152).

B) Approche de la proie

Les loups, une fois leur proie potentielle localisée, peuvent rester des heures à l'observer. Puis ils peuvent disparaître et revenir le lendemain au même poste de surveillance.

En d'autres occasions, les loups décident d'approcher leur proie en file indienne sous le vent, les oreilles et museau sont portés vers l'avant, jambes fléchies, corps proche du sol et tout se fait en silence. En fin d'approche, la meute se déploie. Chaque loup maintient une certaine distance avec son partenaire voisin formant un filet de traqueur. Les loups peuvent également se dissimuler dans les accidents du terrain en avant du parcours de la proie tandis que le reste de la meute poussera par derrière le gibier dans le piège. Quoi qu'il en soit, l'approche furtive se termine à quelques dizaines de mètres de la proie. Parfois, jusqu'à dix mètres sans être détectés (152).

Celle-ci ayant repérée les loups peut alors se mettre en fuite. Brandenburg (36), considère qu'un élément essentiel dans le déclenchement de la fuite est le regard fixe des loups sur leur proie que cette dernière ne pourrait supporter. Quoi qu'il en soit, la mise en mouvement de la proie est un point essentiel puisqu'elle déclenche immédiatement la chasse. Par contre l'immobilité semble diminuer les comportements de poursuite.

Dès l'âge de trois semaines d'ailleurs, le mouvement de la proie est un stimulus essentiel qui déclenche déjà les réactions d'orientations d'approches et d'attaques (83). Fox note de plus que la réaction de poursuite est immédiate si la proie s'éloigne alors qu'elle est différée si elle s'approche, les louveteaux faisant le tour de l'animal avant de la poursuivre (97).

C) Rush : test de la proie

La plupart des grands ongulés même jeunes sont parfaitement apte à distancer les loups à la course ou à leur tenir tête en combattant. Ainsi, pour faire face à ce problème, les loups, souvent sous l'initiative d'un leader, chargent la harde afin qu'elle éclate et que ses membres se dispersent. Se faisant, ils cherchent à repérer les individus susceptibles de présenter des faiblesses, qu'ils chercheront à isoler. Si tel n'est pas le cas, les poursuites peuvent rapidement avortées. Inversement si la meute a mis en évidence une victime potentielle, les loups feront preuve d'une grande persévérance. Wolfe (309), cite le cas d'un élan tué cinq jours après la première blessure.

L'objectif de ces rushs est de jeter la panique au sein de la harde augmentant ainsi les chances d'isoler une victime. Pour accentuer l'effet de panique, certains loups peuvent faire diversion en approchant bien en évidence alors que les autres membres du groupe attaquent par surprise.

La vision du loup qui est un point clé au cours de ces phases semble particulièrement adaptée. Doté d'une forte proportion de bâtonnets (augmentant la vision dans les conditions lumineuses pauvres), d'un tapetum lucidum (cellules spécialisées derrière la rétine ayant le pouvoir de réfléchir une faible luminosité, doublant la quantité de lumière parvenant aux récepteurs), le loup possède une vue particulièrement adaptée au crépuscule et à l'aube. Le champ visuel du loup de 250° constitue un avantage dans les espaces ouverts. Une concentration importante de récepteurs sur l'horizon de sa rétine lui confère une acuité visuelle plus large.

Il peut voir plusieurs détails sans pour autant focaliser son regard sur un objet particulier (152). Pendant l'attaque d'une proie, il garde ainsi un œil sur ses partenaires, tout

en maintenant le contact visuel avec la proie. Tout comme le chien, il a la capacité de repérer des objets en mouvements sur de grandes distances (cf. les bordercollie qui obéissent aux signaux de leur maître à plus de un kilomètre). Or, ce point est essentiel pour distinguer un mouvement anormal au sein d'un troupeau en fuite.

D) Poursuites

Les poursuites sont en fait relativement rares. Ce qui semble tout à fait logique afin d'éviter une dépense d'énergie inutile. Une fois la poursuite lancée, Mech considère que la chasse s'arrête si elle n'est pas couronnée de succès au bout de trois kilomètres, elle persiste rarement plus de cinq kilomètres.

Il ne faut pas ainsi confondre poursuite, où une forte dépense d'énergie s'effectue avec une vitesse allant de 55 à 65 kilomètres heure, et recherche d'une proie, le loup étant capable en période de disette de parcourir jusqu'à 100 kilomètres en une journée à la suite des troupeaux, multipliant les tentatives de poursuites jusqu'à ce qu'une proie affaiblie soit rejointe (78).

Lors des poursuites, certains ont songé à une technique en relais, mais il semble plus simplement, que les brusques crochets ou les virages effectués par le gibier profitent aux poursuivants les plus en arrière. Pourtant au cours de ces poursuites comme on a pu le voir, les loups sont capables d'anticiper les trajets que vont emprunter leurs gibiers. Il est à noter qu'au cours de la poursuite de leur proie, les loups peuvent émettre des vocalises. Ils « yip ». Ce comportement cité par Mech (96) reste cependant un événement mal documenté, mais il pourrait signer une excitation importante.

E) Mise à mort

Comme on a pu le voir, toute attaque ne conduit pas à la mort de l'animal. La plupart du temps, lorsqu'un loup réussit à ralentir ou déséquilibrer la proie par ses morsures et les chocs corporels via l'épaule ou la hanche, les autres poursuivants en profitent pour la harceler à leur tour.

Certains auteurs ont cherché à mettre en évidence un lieu d'attaque préférentiel en fonction du type de proie. Il semble simplement que l'objectif essentiel est de faire chuter la proie. Ainsi, pour les petites proies, le loup cherchera à les plaquer au sol et pour les proies plus grosses l'attaque se fera en fonctions des opportunités, aux membres postérieurs, dans les flancs, la croupe, l'épaule ou la nuque. Plusieurs individus pouvant ensemble intervenir à des endroits différents. Quoi qu'il en soit, une fois renversée, la proie est généralement achevée par de multiples morsures aux flancs et à la gorge. La mise à mort ayant lieu de toute façon le plus rapidement possible.

On pourra noter que bons nombres de comportements utilisés dans la prédation se retrouvent déjà chez les louveteaux, notamment incorporés dans leurs jeux intraspécifiques (83-96). C'est par exemple le cas des jeux de poursuites où les louveteaux cachés en embuscade bondissent successivement sur leur proie « à tour de rôle ». Dans ces jeux de poursuite, un louveteau peut essayer de faire trébucher un congénère en lui mordant les pattes arrières ou le flanc. Dans les jeux de lutte, les tentatives de déséquilibre utilisées à la chasse comme le fait de bousculer son adversaire avec l'épaule ou avec la hanche, s'observent fréquemment. C'est donc une intégration de comportements appris par imitation des plus âgés et/ou, par apprentissage par essais erreurs et de comportements innés qui se développent et s'affinent dès le plus jeune âge pour se poursuivre tout au long de l'ontogenèse, qui permettra au loup de réaliser une prédation efficace à l'âge adulte. Le schéma 6 présente un dessin récapitulatif des différentes phases de la prédation du loup.

Figure 6 – Schéma récapitulatif des techniques de prédatons possibles (78)



F) Organisation du comportement des meutes autour de leur proie

Les loups restent plusieurs jours sur le site du repas.

En hiver, une meute de dix loups étudiée par Füller (106), est restée sur le site en moyenne 1,5 jours (de 1 à 6), si la proie était un veau, et 2,5 jours (de 2 à 12), dans le cas d'un adulte, alors que le temps moyen entre deux mises à mort fut de 4,7 jours. Sur l'île Royale, les loups sont restés de 2 à 5 jours à proximité des proies tuées (309). Dans le Yukon (132), les loups sont restés en moyenne 2,6 jours sur les sites où des veaux furent tués et 2,9 jours pour les élans adultes. Si la proie était plus petite comme pour les caribous, les loups restaient en moyenne 1,3 jours. Une différence significative fut observée en fonction de la taille de la meute, notamment pour les veaux. Mesnier (201), cite le cas d'une meute restée plus de trois semaines à proximité d'une carcasse d'élan. La plupart du temps, la quasi-totalité de la carcasse est consommée, même si parfois les loups peuvent retourner sur d'anciens sites pour consommer les restes.

En été, l'organisation de la meute est différente. En général, tout n'est pas consommé. Les loups emmènent une partie de leur butin dans la tanière pour les partager avec les petits et les autres membres de la communauté qui n'avaient pas pris part à la chasse (36).

G) Devenir de la proie

1) Protocole des repas

L'animosité autour des carcasses peut être extrêmement variable d'une meute à l'autre, les conditions de famine augmentant les tensions au sein de la meute. Pourtant Buckholder (96), fut impressionné par le manque d'animosité et de compétition, pour un cadavre autour duquel il y avait de considérables battements de queues et des jeux de tractions avec les pièces de viande. En moyenne, le loup ingère 0,1 à 0,37 kilogrammes par kilogramme de loup et par jour. Mais cette consommation n'est pas toujours régulière et le loup peut rester plusieurs jours sans manger, pouvant ingérer plus de 6 kilogrammes au repas suivant. Schmidt (253), rapporte même des exemples où les loups peuvent manger de 20 à 45 kilogrammes. Le couple reproducteur et les louveteaux ont souvent un accès prioritaire, mais nous aurons l'occasion d'y revenir.

2) Les caches alimentaires

Les loups se gavent pendant des périodes qui peuvent aller de 20 minutes à 1 heure. Ils disparaissent ensuite furtivement pour aller cacher des morceaux de viande ou le contenu de leur régurgitation.

Ce comportement de cache se décompose en trois phases bien distinctes (235).

Au cours de la première, le loup qui a sa nourriture dans la gueule, réalise une inspection du site, olfactive et visuelle. Parfois au cours de cette phase, le loup tape légèrement avec l'une ou l'autre de ses pattes antérieures, sur le sol. Cette séquence peut se répéter sur un autre site.

La seconde phase est une phase d'excavation qui consiste à gratter le sol avec une patte (parfois alternant avec l'autre), et/ou à creuser avec les deux pattes d'un mouvement alternatif, dans une position fléchie et relativement rigide. Cette phase se termine lorsque la nourriture est déposée dans la dépression ainsi engendrée.

La dernière phase est une phase qui alterne des comportements de tassements verticaux, réalisés avec le museau ou les dents supérieures, et de recouvrements horizontaux, effectués avec le museau, poussant la terre ou la neige sur la nourriture déposée dans le trou. Ces mouvements sont deux fois plus fréquents que les précédents, mais dans tous les cas, le

comportement d'enfouissement commence par un mouvement de tassement et finit dans la majorité des cas par un mouvement de recouvrement. C'est également le cas suite à l'interruption subséquente à une distraction. Cette phase se termine lorsque le loup quitte le site.

La séquence des comportements moteurs que le loup utilise pour dissimuler sa nourriture présente une extraordinaire régularité quel que soit le substrat, la saison ou le sexe de l'animal. Chaque phase présente une succession de mouvements que l'on ne retrouve jamais dans les autres phases. De plus, la phase d'ensevelissement qui débute toujours par un mouvement vertical de tassement à l'aide du museau, alors qu'un mouvement de la patte pourrait aboutir au même résultat par exemple, laisse supposer une stéréotypie de ce comportement généré par un facteur endogène (une fois initiée, elle se poursuit jusqu'à son terme). La même stéréotypie de séquence fut établit pour le coyote (236). Il est à noter également que lorsque l'animal retire sa nourriture du trou pour un autre site, il ne recrée pas au niveau site mais continue la séquence où il l'avait arrêtée.

Les sites de caches servent de provisions alimentaires que le loup utilise ultérieurement. Une fois vidé complètement, les loups marquent le site vide (123), le stimulus déclencheur semble l'odeur de nourriture couplée avec son absence physique. Ce dépôt d'urine permet au loup de minimiser le temps passé à investiguer des sites préalablement exploités. Le fait que ce marquage n'est jamais réalisé par le loup lors de l'enfouissement, va à l'encontre de l'hypothèse selon laquelle le dépôt d'urine servirait à relocaliser le site. D'autant plus qu'il attirerait d'autres individus. Il est à noter que seuls les loups qui réalisent un marquage dans d'autres contextes, en l'occurrence les individus de hauts rangs, par exemple lors du dénouement d'une rencontre agressive, lors d'accès à la nourriture ou à la reproduction, marquent les sites de cache. Finalement, le comportement de marquage des sites de cache est un comportement très répandu dans la famille des canidés, puisqu'il fut également mis en évidence chez le coyote (125) ou le renard (123), même si chez ce dernier chez qui le contexte social est moins prégnant, tous les individus peuvent marquer.

V) Comportement de prédation et coopération sociale

La prédation chez le loup est souvent interprétée en terme de coopération. La notion de coopération est inférée d'un comportement dirigé vers un but commun à deux individus qui se traduit par un bénéfice en terme de fitness (probabilité de répandre ses gènes dans la population) pour l'acteur et le receveur. A cet égard, la prédation semble apparaître comme l'un des exemples les plus saillants, deux ou plusieurs individus agissant ensemble vers un but commun qui est de saisir une proie.

Boesch (cité par 44), opérationnalise la définition de la coopération suivant la complexité croissante d'organisation entre les chasseurs. Quatre niveaux de coopérations sont alors définis et fondés sur l'existence ou non, de simultanéité des comportements dans le temps et l'espace.

Le premier niveau utilise la notion de similarité quand les chasseurs concentrent des actions similaires sur la même proie mais sans relation spatiale ou temporelle entre eux.

Au deuxième niveau, il existe une synchronie, c'est à dire que les chasseurs essaient de relier leurs actions dans le temps.

Au troisième niveau, il existe une coordination, c'est à dire que les chasseurs essaient de relier leurs actions dans le temps et l'espace.

Au dernier niveau, il existe une collaboration caractérisée par des actions complémentaires des chasseurs vis à vis de leur proie.

Selon cette classification, le loup réalise une chasse coopérative de dernier niveau. La réalisation d'embuscades, l'utilisation d'une stratégie de leurre permettant l'approche

inaperçue d'autres loups, l'attaque simultanée d'une mère et son petit, semblent en effet conférer au loup une stratégie de type collaborative.

Lyons (1967), a cherché à reproduire de manière expérimentale, la manifestation d'une coopération entre loups. Un loup est placé dans un enclos au sein duquel une plate forme s'allume pendant 10 secondes toutes les 45 secondes. Lors du stimulus lumineux, si le loup monte sur la plate forme la lumière reste allumée et une lumière au-dessus d'un levier d'un deuxième enclos s'allume. Si le deuxième loup présent dans cet enclos appuie sur le levier situé sous la lumière, alors les deux loups reçoivent un renforcement alimentaire. Les loups ont réalisé avec succès ces tests, aussi les auteurs ont considéré ce processus comme un analogue de coopération en milieu sauvage, qui la démontre.

Pourtant, quelques remarques sont à apporter.

Tout d'abord, on peut se demander dans quelle mesure le comportement de chaque loup est contrôlé, soit individuellement par le stimulus lumineux, soit par le comportement du partenaire, seul cas où l'on peut parler de coopération.

Par ailleurs, l'approche de la coopération comme ci-dessus présentée, n'est pas exempte de toutes critiques. La définition de Boesch traduit une complexité d'organisation croissante, sans pour autant préjuger des capacités cognitives sous-jacentes, nécessaires. Elle considère seulement l'atteinte d'un but commun sans analyser la communication entre les sujets. En effet, si plusieurs individus ajustent leur action dans la réalisation d'une tâche commune, la coordination observée est le plus souvent interprétée sous une forme téléonomique, où chacun des partenaires aurait l'intention de coopérer. Une telle intention ne peut se concrétiser que grâce à une communication, à une différenciation de point de vue. Il faut en effet bien différencier une juxtaposition de deux comportements d'apprentissage individuel et une communication intentionnelle qui devrait présider à la réalisation du comportement coordonné, seul cas où l'on puisse vraiment parler de coopération. Une telle communication intentionnelle est un transfert d'un signal déterminé, fondé sur le savoir de l'émetteur et l'effet de ses actions sur le récepteur (44). Ainsi, la coopération implique une réciprocité : chaque individu est censé se mettre à la place de l'autre, c'est à dire impute des états mentaux à lui-même ainsi qu'aux autres (44 cf. theory of mind de Premack et Woodruff en 1978). Ceci suppose donc que l'émetteur attribue un savoir à son congénère receveur (une compréhension de son rôle et de celui de son partenaire). Si j'émet tel signal, je sais qu'il fera ceci c'est à dire je sais qu'il sait qu'il faut faire ceci dans telle situation). Cette approche, proche de la psychologie animale tente de cerner ce que l'animal comprend de la situation et par conséquent comment il acquiert cette capacité au cours de sa vie sociale et ce qu'il comprend des interactions dans lesquelles il est engagé. Selon cette approche cognitive, pour parler de coopération, il faut donc observer une coordination et une collaboration mais également mettre en évidence une communication entre partenaires et l'existence d'une réciprocité de la tâche. Par exemple, pour des chimpanzés qui recevaient de la nourriture, si les deux singes tiraient en même temps sur la même poignée, on a pu observer une communication par l'analyse du regard du mâle adulte tirant sur sa poignée après avoir regardé si le jeune tirait sur la sienne (44). Une telle communication n'a pas été explorée dans l'étude de Lyons.

En milieu sauvage, l'observation d'une communication intentionnelle reste difficile. Haber (96), qui observa une meute où le leader se coucha alors que ses congénères approchèrent un élan pour le pousser vers lui, n'observa aucune indication détectable pour engendrer cette coopération. Par conséquent, il ne s'agit pas ici de remettre en cause les possibilités d'une coopération dans la prédation chez le loup mais plutôt de souligner le voile qui existe sur la compréhension d'une telle coopération. Ceci notamment en terme des capacités cognitives sous-jacentes nécessaires, (relatives en particulier à l'attribution de savoir ou à l'imputation d'états mentaux à soi-même ainsi qu'aux autres), mais également en terme des voies par lesquelles pourrait passer une communication intentionnelle. Une telle

communication suppose la connaissance de l'intention du partenaire fondée sur les éléments comportementaux de ce dernier et des expériences antérieures. C'est donc encore un vaste champ d'investigation qui reste à explorer afin de mieux comprendre la prédation chez le loup et son ontogenèse d'une chasse coopérative en meute.

CHAPITRE VIII

LA PREDATION CHEZ LE CHIEN

I) Etude de la prédation chez les chiens errants

A) définition

Plusieurs termes ont été utilisés pour classer et catégoriser le type de vagabondage des chiens. Ainsi dans la littérature, on rencontre les dénominations de chiens errants, vagabonds abandonnés ou ensauvagés. Mais aussi les chiens pariahs, les chiens feraux, les chiens laissés libres (free ranging). Ces mêmes termes prennent des significations variables en fonction du milieu de vie, urbain, suburbain, ou rural. Les chiens ont ainsi été classés selon des caractéristiques comportementales et écologiques.

Scott et Causey (256), distinguent par exemple les chiens apprivoisés qui manifestent un comportement amical à l'égard de l'homme, des chiens feraux qui expriment un comportement agressif ou de fuite (distance de fuite d'une centaine de mètres) (78).

Daniel et Bekoff (56-57), distinguent les chiens en fonction de leur habitat type, urbain, rural ou sauvage et de leur socialisation à l'homme. Les chiens feraux représentent une population de chiens domestiques non socialisés à l'homme (manifestant une forte agressivité à l'approche des expérimentateurs), distincte des populations de chiens récemment abandonnés par l'homme, vivant à proximité des communautés humaines.

Un autre critère de distinction concerne le degré de contrôle et de dépendance à l'homme. Fox (88), distingue trois types de chiens pariahs (chiens rencontrés au Nord de l'Inde, considéré comme un chien à demi domestiqué vivant aux alentours des villages).

❶ Les chiens fixés sur une famille humaine et dont le territoire ne s'en éloignent guère.

❷ Les chiens fixés sur une famille humaine, mais erratiques.

❸ Les chiens non fixés sur une famille humaine, avec ou sans tanière.

Genovesi (111), semble trouver un consensus à ce sujet et distingue :

❶ Les chiens sous contrôle de leur propriétaire.

❷ Les chiens ayant un propriétaire mais parfois libre de vagabonder.

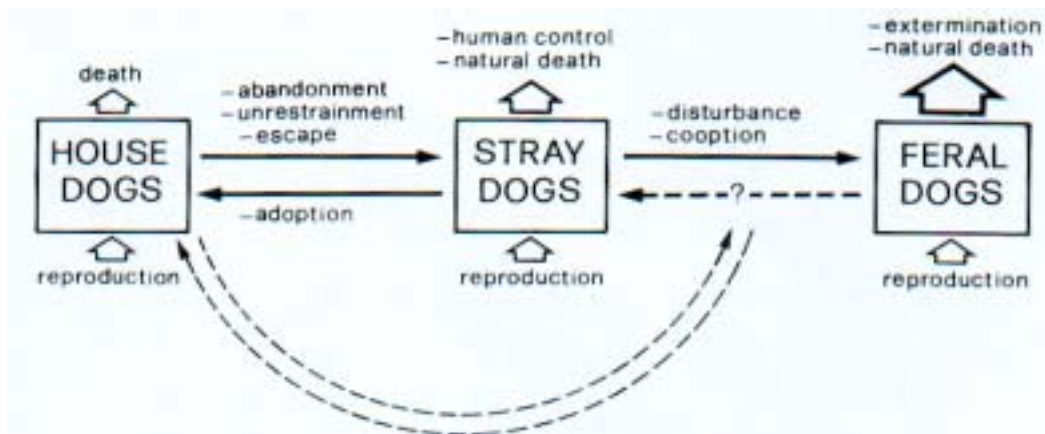
❸ Les chiens errants sans propriétaire mais dépendant de l'homme pour leur subsistance.

❹ Les chiens errants sans propriétaire redevenus sauvages qui vivent sans aucun contact avec l'homme. La quatrième catégorie serait celle des chiens feraux qui vivent à l'état sauvage sans source de nourriture et sans tanière intentionnellement fournie par les hommes et qui ne montrent aucune évidence de socialisation à l'homme, mais plutôt un évitement continu des contacts humains. Cette diversité de définitions rend d'autant plus difficile la comparaison des résultats des différentes études. La grande variabilité des habitats rencontrés corrobore cette idée, tout en soulignant la forte flexibilité écologique et comportementale du

chien. Cependant, un des éléments essentiels de cette catégorisation reste la nature de la relation chien homme (29). Dans le cas des chiens errants, ils maintiennent ou recherchent un lien social avec l'homme. Dans celui des chiens feraux ils vivent avec succès sans contact avec l'homme et les relations sociales, si elles existent le sont avec d'autres chiens.

Par ailleurs, il est important de considérer que le statut d'un chien peut changer au cours de sa vie sous l'influence de facteurs naturels ou artificiels (29-57-212-256). Par exemple, une population de chiens feraux peut être constituée de chiens nés dans le milieu sauvage et d'autres recrutés parmi la population de chiens errants des villages voisins (figure 1). L'âge auquel se déroule cette transition est également un élément essentiel pour l'analyse des comportements ultérieurs manifestés par les chiens errants (57). En effet, les liens sociaux réalisés avant l'âge de trois mois auront une influence indiscutable, tant sur l'attachement à l'homme que sur les activités qui lui sont corrélées. En prenant en compte l'ensemble de ces facteurs et toutes les précautions d'interprétation qui en découlent, il apparaît cependant très intéressant d'étudier le comportement alimentaire et de prédation de ces types particuliers de chiens qui se sont soustraits, à des degrés divers, de leur dépendance à l'homme, mais surtout de l'influence que peut exercer ce dernier sur l'expression des comportements du chien. Par cette voie, on cherchera ainsi à mettre en évidence les homologues, les différences de comportement du chien, par rapport à celui du loup dans un contexte de survie se rapprochant plus au moins de celui de son ancêtre.

Figure 1 – Un modèle de la féralisation. La taille des flèches est proportionnelle à la dimension relative du processus (29).



B) Comportement alimentaire des chiens feraux ou errants

1) Un comportement détritivore essentiel voire exclusif

Quel que soit l'environnement investi par les chiens, la consommation de déchets issus des activités humaines, constitue la composante essentielle voire unique du régime alimentaire des chiens plus ou moins livrés à eux-mêmes. Ce comportement détritiphage s'organise en fonction du degré de sociabilité et de promiscuité dans lequel vivent les chiens avec l'homme.

A Baltimore par exemple (18), les chiens prélèvent directement leur nourriture dans les poubelles des particuliers emportant parfois leur butin dans des zones à l'abri du regard des hommes. D'autres plus sociaux à l'homme sont nourris directement par lui. Un autre élément faisant valoir la prégnance de ce comportement détritiphage, est la corrélation rencontrée, chez les chiens pariahs en Inde, entre la concentration en chiens et la densité des

habitations humaines, notamment dans les zones où se concentrent les magasins de nourriture (222).

On rencontre le même type de comportement alimentaire dans les zones rurales ou sauvages. Mac Donald (170), en Italie dans les Abruzzes, fait part d'une population de chiens sans propriétaire qui organise ses activités alimentaires essentiellement dans le village, restant plus ou moins sociabilisée à l'homme. D'autre part une population de chiens feraux vit en forêt. Dans les deux cas, les chiens dépendent de l'activité des hommes. Pour le premier, les chiens se nourrissent presque exclusivement des détritiques domestiques, que ce soit dans les zones de récoltes des poubelles ou ceux directement fournis par la main de l'homme. Dans le second, tous les chiens se nourrissent dans la décharge publique, même si une meute de chiens feraux tout en évitant les activités humaines, utilise en plus les sources alimentaires du village, qu'ils explorent régulièrement.

Comme on a pu le voir, le loup lorsqu'il en a la possibilité utilise fréquemment comme ressource alimentaire les détritiques des décharges. Les chiens plus ou moins sauvages réalisent donc le même type de comportement alimentaire. Cependant, en ce qui concerne l'accès à ces ressources alimentaires, il leur est plus facile à la fois car le processus de sélection lié à la domestication et la socialisation précoce éventuelle, les a rendus moins craintifs à l'égard de l'homme, mais aussi car ils sont moins pourchassés par l'homme (27). Que l'utilisation d'une nourriture facilement disponible puisse être comparable entre chiens feraux et loups, semble être aisément prévisible. Qu'en est-il cependant pour les autres proies potentielles et l'activité de prédation ?

2) Les autres ressources alimentaires et le comportement de prédation

La prédation des chiens feraux sur le gibier sauvage ou le cheptel domestique a été l'une des raisons principales des études sur les chiens feraux et errants. études notamment engendrées par les accusations de la presse populaire. Quand est-il réellement ?

a) Prédation sur les espèces sauvages

↳ Les petites proies

Plusieurs auteurs ont observé des chiens feraux chassant et se nourrissant de rongeurs, lapins ou lièvres (29-43-170-256), mais peu de détails nous sont rapportés. Cependant, quelques précisions nous ont été fournies par l'étude des chiens feraux vivants à 60 kilomètres de toutes populations humaines sur les Iles Galapagos (150). Ces chiens sont à l'origine de prélèvements importants sur les iguanes marins (*amblyrhynchus cristatus*). Ils chassent généralement en groupe, accélérant juste avant de bondir sur leur proie, à plusieurs, pour la mordre à des endroits différents avant de la tuer. Les iguanes sont la source principale de nourriture des chiens de ces aires, réduisant ainsi de 27 % chaque année leur population. Sur Pine Water Cags dans les Iles Bahamas, les migrations de chiens domestiques, suite à la construction d'un complexe touristique, ont conduit à la disparition des iguanes (15 000 individus réduits à néant en quelques années) (111).

Dans les milieux insulaires de l'Italie, les chiens errants ont représenté une menace pour certaines espèces d'oiseaux, telle que la mouette royale. De nombreux cas de prédation de chiens domestiques et ensauvagés ont été observés sur des colonies d'avocettes et de sternes au moment de leur nidification.

On peut citer également le cas d'une femelle berger allemand en Nouvelle Zélande, qui avant qu'elle ne soit abattue, avait tué 500 des 900 kiwi (*abterix australis*) présents localement (111). En ce qui concerne les chiens feraux étudiés par Boitani (29), durant trois

ans dans les Abruzzes, l'auteur n'a observé aucune prédation sur des proies domestiques ou sauvages si ce n'est la poursuite de lièvres et d'écureuils qu'il qualifia plutôt d'un comportement de jeu que de prédation. Sur les trois meutes suivies, une seule semblait se nourrir à partir d'espèces sauvages. Cette conclusion fut tirée de l'analyse des selles où des traces de lièvres furent rencontrées. Quand est-il pour les plus grandes proies ?

↳ Les grandes proies

Dans l'étude de Boitani, seuls les restes de sanglier furent retrouvés dans les selles, semble t'il issus d'un comportement charognard. Le même type de doute persiste quant à l'origine de la mort d'un petit cerf de Virginie, carcasse sur laquelle un groupe de chiens feraux s'est nourri pendant une semaine en Alabama (256). Cependant, au cours des vingt mois de l'étude, aucune prédation sur des cerfs ne fut révélée par Scott et Causey. Ainsi par exemple, sur 100 heures d'observations d'une zone où se situait la tanière d'une meute de chien mais aussi le lieu de mise bas des cerfs, aucune attaque ni poursuite ne fut observée (256).

Nesbitt (212) citant Hawkins, relate que sur 687 cerfs marqués, tués entre 1962 et 1968 dans l'Illinois, où résidait une population de chiens feraux et de chiens errants, 7 % seulement furent attribués à des chiens. Les cerfs étaient déjà blessés ou pris dans les pièges destinés à attraper les chiens. La majorité des proies étaient des faons.

Sweeney, Corbett, Olson, Progulske (cités par 29), corroborent cette idée puisque sur l'ensemble des poursuites étudiées de cerfs par des chiens, aucune ne s'est soldée par un succès.

Sur les 30 mois d'une étude réalisée en Alabama (43), qui a permis de suivre 94 chiens feraux dont 23 étaient marqués, alors que des poursuites de cerfs furent régulièrement établies, seule une observation a pu suggérer que les chiens aient tué un petit faon. Ainsi, la majorité des auteurs (Boitani citant également Causey, Gibson mais aussi (212) et (256), s'accorde à dire que la prédation des chiens feraux reste suffisamment anecdotique pour ne pas avoir un rôle régulateur sur les populations sauvages.

Cependant, Lowry cité par Boitani (29), rapporte le cas de 12 cerfs tués sur 39 poursuites dans l'Idaho. Boitani cite également des auteurs (Denney dans le Colorado, Dawning en Virginie) qui mentionnent des cas de cerfs tués par des chiens feraux. D'autres études semblent mentionner l'importance de l'impact des chiens errants sur la prédation des grands ongulés. Leconte (111), a révélé que sur 109 cervidés retrouvés morts en une année en Haute-Savoie, 33 avaient été tués par des chiens errants. Dans les Alpes, Esteve a estimé l'impact de la prédation des chiens errants entre 13 et 26 % de la mortalité des chamois (125). En 1998 sur le territoire Suisse, des gardes faunes ont retrouvé 912 chevreuils tués par des chiens (152). Cependant, ces études ne distinguent pas le rôle des chiens laissés libres par leurs propriétaires des éventuels chiens feraux.

Ces résultats apparemment contradictoires, s'expliquent par la variabilité des conditions locales notamment en ce qui concerne l'existence d'une autre source possible de nourriture. Il est également vraisemblable que certains individus ou certains groupes acquièrent la possibilité, la motivation et l'habileté nécessaire à la poursuite et la mise à mort des cervidés sauvages, capacités par la suite maintenues à travers une transmission de type culturelle. Il existe en tout cas, une expression variable des comportements de prédation en fonction des différents groupes de chiens feraux étudiés. Finalement, l'activité de prédation des chiens feraux sur les grandes espèces sauvages est très variable en fonction des écosystèmes mais reste plutôt anecdotique, notamment en ce qui concerne la mise à mort et donc le bénéfice vital que peut en tirer la meute.

On peut se demander par ailleurs la valeur téléonomique d'un tel comportement pour la meute. Fox relate l'activité matinale estivale d'un groupe de trois chiens dans la ville de Saint-Louis qui passent plus de trois heures tous les matins dans un parc à traquer les écureuils (88). Les activités d'observation puis de poursuite s'apparentent au comportement de prédation observé chez les loups. Cependant, à chaque fois les écureuils trouvent refuge dans l'arbre. Sur 61 tentatives, Fox a observé 61 échecs. Tout comme Boitani, il explique ce comportement par l'existence d'un renforcement positif s'apparentant au comportement de jeu. Ainsi, l'observation de certains patterns moteurs du comportement de prédation pour des chiens retournés en milieu sauvage, pourrait relever de l'expression d'un atavisme, s'exprimant de manière variable en fonction des groupes d'individus et des milieux. La simple réalisation du comportement suffirait à constituer le caractère renforçateur ou motivationnel susceptible d'en faire perdurer l'expression, tout en perdant sa finalité adaptative originelle de survie alimentaire (de mise à mort et de consommation). C'est ce qui pourrait également expliquer le fait que les chiens laissés libres de vagabonder par leurs propriétaires et donc généralement bien nourris, occasionneraient des dommages plus importants sur le cheptel domestique alors que les premiers agents incriminés sont pourtant des loups ou les chiens feraux (29-212).

En 1998 par exemple, sur 35 000 moutons présents dans les alpages, 160 furent tués par des loups alors que plusieurs centaines le furent par des chiens errants (285). Quelles sont ces activités de prédation sur les animaux domestiques ?

↳ Prédation sur le cheptel domestique

Là encore, les données sont variables.

Nesbitt (212) et Scott (256), ne rapportent aucun cas de prédation sur le cheptel au cours de leurs études, tout comme Boitani (29), dans son étude dans les Abruzzes. Le même auteur mentionne l'existence de dommages sérieux, occasionnés par des chiens errants dans d'autres lieux. En Israël, Mendelsohn estime que les chiens feraux tuent 10 à 15 fois plus d'animaux domestiques que les loups, se nourrissant rarement de leurs victimes (195). Un des exemples de l'influence des chiens errants nous est donné par une étude réalisée en Australie sur des chiens voyageant régulièrement ou sporadiquement en dehors de chez eux. 59 attaques sont répertoriées : une partie par des individus seuls (20), une autre par des chiens groupés en paire, généralement un mâle et une femelle (32), le reste par des groupes de 3 à 7. 51 de ces attaques ont engendré la mort de 578 moutons. Une simple paire a tué 90 moutons en un mois sur quatre fermes. Un seul chien a tué 58 moutons en un an, dont un fois 13 en une heure. En règle générale, les chiens partaient en expédition par suite d'un confinement inadéquat. Les chiens pouvaient former des groupes notamment des paires entre une femelle et un mâle et les chiens impliqués dans les actes de prédation étaient des chiens de grande taille de type berger. Mais on rencontrait également des petits terriers impliqués uniquement dans les actes de prédation en groupe et qui semblaient jouer un rôle d'initiateur, recherchant activement la compagnie d'autres chiens et dirigeant alors de longues excursions. Au cours des comportements de chasse, les petits terriers exerçaient un rôle de catalyseur en encourageant et stimulant les gros chiens à passer à l'acte (Coman cité par 111).

C) Conclusion

Ainsi, l'analyse du comportement de prédation sur des chiens plus ou moins soustraits à l'influence de l'homme, révèle une certaine homologie avec le comportement du loup. A l'instar du loup, le chien peut conserver la capacité de chasser, tuer et se nourrir des proies sauvages. En présence d'une autre source de nourriture disponible, en l'occurrence les déchets

des activités humaines, les deux espèces s'en nourrissent principalement. Cependant, il n'y a que peu d'exemples où des chiens survivent sans l'aide de cette source potentielle contrairement aux loups. De plus, l'activité de prédation chez les chiens retournés à l'état sauvage, reste peu voire pas développée. Et ceci surtout sur les grands ongulés, proies principales pour le loup. Certes, les chiens feraux, comme on le verra, vivent essentiellement en groupes mais cette qualité ne semble pas leur apporter l'avantage d'une chasse coopérative en meute sur grands gibiers. Souvent le comportement de chasse lorsqu'il persiste, apparaît comme un atavisme qui a perdu son but initial de permettre la survie de l'espèce. C'est en particuliers le cas chez certains chiens errants, dont le comportement de prédation ne conduit presque jamais à la consommation de la proie.

Il semble cependant essentiel de ne pas élaguer la grande variabilité des comportements rencontrés. Cette variabilité dépend indéniablement des conditions locales par exemple : la disponibilité en proies et des autres sources de nourriture, les conditions de dépendances à l'homme, les facultés adaptatives singulièrement différentes d'un individu à un autre, d'un groupe à un autre, en fonction des contraintes naturelles variables imposées par le milieu.

Finalement l'étude des chiens feraux présente l'avantage d'utiliser une base de comparaison : la contrainte du milieu de vie, semblable au loup. Mais il n'en demeure pas moins que les chiens en question sont des animaux retournés à l'état sauvage, et par conséquent présentaient avant ce retour, des caractéristiques semblables aux chiens entièrement domestiqués. L'étude de la prédation des chiens encore au contact de l'homme peut nous permettre de mieux appréhender et comprendre la variabilité observée dans l'expression du comportement des chiens plus ou moins retournés à l'état sauvage. Nous aborderons ce problème sous deux angles différents. Le premier s'attachera à explorer la persistance d'un comportement naturel de prédation chez le chien et ses modifications. Le second, cherchera à mieux appréhender la variabilité des expressions de ce comportement en fonction des différentes pressions sélectives liées à la domestication.

II) Exploration du comportement naturel de prédation à travers une enquête

A) Matériel et méthode

Dans une étude sur le comportement de prédation naturel du chien, Fleurot a tenté grâce à une enquête, de confirmer ou d'infirmer l'hypothèse selon laquelle le chien domestique est capable s'il en a l'opportunité, de se comporter en prédateur au même titre que ses parents sauvages (78). La question posée était, la domestication et la sélection ou le dressage ont ils beaucoup ému ou modifié le comportement de prédation chez le chien. Pour se faire, Fleurot a soumis un questionnaire à des propriétaires par l'intermédiaire de quatre revues cynophiles (figure 2).

Les réponses obtenues rendaient compte du comportement d'un échantillon de 322 chiens représentant 70 races, 14 croisés et des corniauds. La grande majorité, habituellement, était promenée en liberté (278 chiens). 66 % des échantillons étaient composés de chiens chasseurs. Les chiens ont été répartis en 10 groupes de races officiellement reconnues par la société centrale canine et un groupe de corniauds (figure3).

Pour étudier les réponses, une séquence comportementale de prédation fut décomposée en quatre phases. Recherche de la proie : questions 4, 13, 14,16 ; technique de capture : réponses 5 à 12 et 15, 17, 25 ; mise à mort : réponses 18, 19, 20 et destination de la proie : réponses 21 à 24 (ingestion, rapport aux autres membres du groupe, mise en réserve). Nous allons présenter les principaux résultats de cette étude.

Figure 2 – Questionnaire proposé par C. Fleurot. Pour étayer sa thèse sur le comportement de chasse chez le chien (78).

VOTRE CHIEN SAIT-IL CHASSER TOUT SEUL ?

1. Quelle est la race ou le genre de votre (vos) chien(s) ?

- | | |
|---------|----------|
| 1 | 6 |
| 2 | 7 |
| 3 | 8 |
| 4 | 9 |
| 5 | 10 |

2. Chassez-vous avec votre chien ?

- Oui
Non

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

3. Promenez-vous votre chien à la campagne :
en laisse ?
en liberté ?

4. En liberté, votre chien :
décrit des zigzags plus ou moins réguliers
en flairant le sol
flaire fréquemment dans le vent
se promène sans prêter d'attention apparente
aux odeurs environnantes

5. Votre chien a-t-il déjà essayé d'approcher
une proie, ou un objet insolite pour lui,
en progressant prudemment à couvert ?

- oui
non

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

6. Lui est-il déjà arrivé de guetter embusqué
à la sortie d'un trou que son occupant sorte ?

- oui
non

7. Lorsque votre chien a repéré une proie enterrée,
creuse-t-il pour la capturer ?

- oui
non

8. Eventuellement, va-t-il jusqu'à s'enfouir
pour aller la chercher ?

- oui
non

9. Arrive-t-il à votre chien de marquer l'arrêt ?

- oui
non

10. Le fait-il : (une seule réponse la plus fréquente)
sans raison le plus souvent ?
sur un objet insolite pour lui ou une proie potentielle ?

11. Comment le marque-t-il ? (une seule réponse)
 en se figeant sur place sans lever de patte
 en se figeant sur place une patte en l'air

12. Dans ce cas laquelle ? (une seule réponse)
 une antérieure
 une postérieure
 n'importe laquelle

13. Quelle genre de proie recherche-t-il
 plus volontiers ?
 petit gibier à poils (lapins, lièvres, ...)
 petit gibier à plumes
 gros gibier : cervidés
 sangliers
 autres (petits rongeurs, taupes, insectes
 reptiles) lesquels ?

14. Votre chien est-il volontiers charognard
 à l'occasion
 oui
 non

15. Lorsque votre chien a repéré une proie potentielle
 qu'il poursuit :
 se fait-il entendre ?
 (aboiments, gémissements, hurlements, ...)
 semble-t-il manœuvrer pour la rabattre vers
 vous ?
 la poursuit-il au hasard ?

--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

16. Votre chien s'est-il déjà précipité
 sur des troupeaux d'animaux domestiques ?
 oui
 non

17. Si oui : (une seule réponse parmi les deux qui suivent)

le faisait-il au hasard parmi le troupeau ?
 essayait-il d'isoler un animal en particulier ?

si oui, essayait-il de le rabattre vers vous ?
 oui
 non

18. Votre chien a-t-il déjà tué des proies ?

oui
 non

19. Etait-ce :
 du petit gibier ? oui
 non
 une grosse proie ? oui
 non

Dans ce cas comment s'y est-il pris ?
 (par exemple : égorgement, éviscération, ...)

autres proies ? (rongeurs, reptiles, insectes ...)

Lesquelles ? oui
 non

20. Lorsque votre chien tue une petite proie,
bondit-il brusquement dessus après un bref
arrêt ?

oui
non

21. Quand votre chien a capturé une petite proie,
qu'en fait-il spontanément ? (une seule réponse)

il la laisse repartir
il la tue et la mange
il la tue et la laisse sur place
il la rapporte intacte à vous ou à la maison
il la rapporte blessée à vous ou à la maison
il la rapporte morte à vous ou à la maison
il la tue et l'enterre

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

22. Votre chien joue-t-il volontiers
à rapporter un objet ?

oui
non

23. Quand il rapporte, le fait-il : (une seule réponse)
à vous ?
ailleurs ?
à qui ou quel endroit plus particulièrement ?

24. Votre chien a-t-il l'habitude de creuser des
trous pour enterrer un objet ou une proie ?

oui
non

25. Si vous avez plusieurs chiens :
Ont-ils déjà pisté ensemble une même proie ?

oui
non

si l'un d'eux poursuit une proie :
se fait-il entendre ?

oui
non

Les autres vont-ils le rejoindre ?

oui
non

Manoeuvrent-ils ensemble pour se relayer ?

oui
non

Manoeuvrent-ils ensemble pour rabattre la
proie vers l'un d'entre eux ou vers vous ?

oui
non

Figure 3 - PRINCIPALES RACES DANS CHAQUE GROUPE DE CHIENS (78)

GROUPE I	GROUPE II	GROUPE III
<i>Chiens de berger et de bouvier (sauf chiens de bouvier suisses)</i>	<i>Chiens de type Pinscher et Schnauzer, Molossoïdes, Chiens de bouvier suisses</i>	<i>Terriers (Chiens propres à la chasse sous terre)</i>
<ul style="list-style-type: none"> - Bearded Collie - Beauceron - Berger allemand - Berger belge - Berger bergamasque - Berger catalan - Berger de Castro Laboreiro - Berger de Maremmes-Abruzzes - Berger des Pyrénées - Berger de Tatra - Berger hollandais - Berger norvégien - Berger picard - Berger polonais de vallée - Berger Shetland - Berger suédois - Bobtail - Border Collie - Bouvier des Ardennes - Bouvier des Flandres - Briard - Caô da Serra de Aires - Caô da Serra da Estrella - Charplaninatz - Colley d'Ecosse - Kelpie : Berger australien - Komondor - Kuvasz - Mudi - Puli - Pumi - Schipperke - Welsh Corgi Cardigan - Welsh Corgi Pembroke 	<ul style="list-style-type: none"> - Aïdi - Bouvier bernois - Bouvier d'Appenzell - Bouvier de l'Entlebuch - Grand Bouvier de Suisse - Boxer - Bulldog anglais - Bullmastiff - Dobermann - Dogue allemand - Dogue de Bordeaux - Dogue du Tibet - Fila brésilien - Hovawart - Landseer - Leonberg - Mastiff - Mâtin de Naples - Mâtin des Pyrénées - Mâtin espagnol - Montagne des Pyrénées - Pinscher - Rottweiler - Saint-Bernard - Schnauzer - Shar-Pei - Terre-neuve - Tosa 	<ul style="list-style-type: none"> - Cairn terrier - Dandie dinmont terrier - Fox terrier - Glen of Imaal terrier - Irish terrier - Jagdterrier - Scottish terrier - Skye terrier - Welsh terrier <p style="text-align: center;">(Autres)</p> <ul style="list-style-type: none"> - Airedale terrier - Australian terrier - Bedlington terrier - Border terrier - Bull terrier - Kerry blue terrier - Lakeland terrier - Manchester terrier - Norfolk terrier - Norwich terrier - Sealyham terrier - Silky terrier - Soft coated wheaten terrier - Staffordshire bull terrier - Terrier de Bohême - West highland white terrier - Yorkshire terrier
GROUPE IV	GROUPE V	
<i>(Chiens propres à la chasse sous terre)</i>	<i>Chiens de type Spitz et de type primitif (Chiens nordiques de chasse)</i>	(Autres)
<ul style="list-style-type: none"> -teckels 	<ul style="list-style-type: none"> -Chien d'Ours de Carélie -Chien d'Ours de Thal-Tan -Elkhound -Grahund -Jämthund -Laika -Lundehund -Spitz de Norbotten -Spitz finlandais 	<ul style="list-style-type: none"> -Akita-Inu -Alaskan malamute -Basenji -Chow chow -Eurasier -Groenlandais -Hokkaido-ken -Samoyède -Sanshü -Sibérien husky -Spitz loup -Grand Spitz -Spitz moyen -Petit Spitz -Spitz japonais -Spitz nain

GROUPE VI*Chiens courants et chiens de recherche au sang*

- Anglo-Français de petite vénerie
- Grand Anglo-Français
- Petit Anglo-Français
- Ariégeois
- Basset artésien-normand
- Basset Bleu de Gascogne
- Basset Fauve de Bretagne
- Grand Basset Griffon vendéen
- Petit Basset Griffon vendéen
- Basset hound
- Beagle
- Beagle harrier
- Billy
- Grand Bleu de Gascogne
- Petit Bleu de Gascogne
- Briquet Griffon vendéen
- Bruno du Jura
- Chien courant de Hanovre
- Chien courant des Balkans
- Chien courant de Transylvanie
- Chien courant d'Istrie
- Chien courant grec
- Chien courant suisse
- Chien courant tricolore yougoslave
- Chien courant tyrolien
- Chien courant yougoslave de montagne
- Chien d'Artois
- Cirneco de l'Etna
- Coonhound noir et feu
- Dachsbracke
- Foxhound
- Foxhound américain
- Français blanc et noir
- Français blanc et orange
- Français tricolore
- Grand Gascon-Saintongois
- Petit Gascon-Saintongois
- Petit Griffon Bleu de Gascogne
- Griffon Fauve de Bretagne
- Griffon nivernais
- Grand Griffon vendéen
- Hamiltonstoväre
- Harrier
- Hygenhund
- Levesque
- Otter-Hound
- Plott Hound
- Poitevin
- Porcelaine
- Rastreador brasileiro
- Redbone Coonhound
- Rhodesian ridgeback
- Saint Hubert
- Schillerstövare
- Segugio italiano
- Slovendky Kopon
- Smalandstövare
- Wachtelhund

GROUPE VII*Chiens d'arrêt*

- Braque allemand
- Braque Bleu d'Auvergne
- Braque de l'Ariège
- Braque de Weimar
- Braque du Bourbonnais
- Braque français
- Braque hongrois
- Braque italien
- Braque Saint Germain
- Cesky Fousek
- Drahthaar
- Drentse Padjshond
- Epagneul bleu de Picardie
- Epagneul breton
- Epagneul de Pont Audemer
- Epagneul français
- Epagneul picard
- Gammel Dansk Høsehund
- Korthals
- Langhaar
- Münsterlander
- Perdigueiro português
- Pointer
- Pudel-Pointer
- Sabueso espanol
- Setter anglais
- Setter gordon
- Setter irlandais
- Spinone
- Staby-Hound
- Stichelhaar
- Wetterhoun

GROUPE VIII*Chiens leveurs de gibier, rapporteurs et chiens d'eau**(chiens leveurs de gibier)*

- Clumber spaniel
- Cocker
- Field spaniel
- Springer spaniel
- Sussex spaniel
- Welsh springer spaniel

(Chiens rapporteurs)

- American water spaniel
- Barbet
- Chesapeake bay retriever
- Curly coated retriever
- Flat coated retriever
- Golden retriever
- Irish water spaniel
- Labrador retriever
- Novia scotia duck tolling retriever

GROUPE IX*Chiens d'agrément ou de compagnie*

- Affenpinscher
- Bichon bolognais
- Bichon frisé
- Bichon havanais
- Bichon Maltais
- Boston terrier
- Bouledogue français
- Caniche
- Carlin
- Petit chien lion
- Chien nu chinois
- Chien nu du Mexique
- Chihuahua
- Coton de Tulear
- Dalmatien
- Epagneul Cavalier King Charles
- Epagneul King Charles
- Epagneul japonais
- Epagneul nain continental
- Epagneul tibétain
- Griffon belge
- Griffon branbançon
- Griffon bruxellois
- Lhasa-Apso
- Pékinois
- Shih-Tzu
- Terrier tibétain
- Toy terrier

GROUPE X*Lévriers et races apparentées*

- Barzoï
- Deerhound
- Galgo
- Greyhound
- Irish Wolfhound
- Lévrier afghan
- Lévrier hongrois
- Petit lévrier italien
- Pharaon hound
- Podenco iberico
- Saluki
- Sloughi
- Whippet

B) Résultats

1) Recherche de la proie

Tous les groupes de races présentent des chiens qui recherchent le gibier avec des préférences variables en fonction des groupes.

Les chiens chasseurs recherchent préférentiellement le petit gibier tandis que les non-chasseurs recherchent dans des proportions similaires tous les types de gibiers (environ 50 %).

36 % des chiens se sont précipités sur les troupeaux d'animaux domestiques avec un penchant supérieur à 50 % des individus pour les groupes II, III, IV et VI à agir envers le bétail comme envers des proies potentielles. 33 % des chasseurs contre 43 % des non-chasseurs sont attirés par les troupeaux, ce qui va en faveur de l'hypothèse selon laquelle il s'agit d'un reliquat de comportement prédateur naturel inhibé par la sélection voire le dressage.

Parmi les autres proies, les petits mammifères terricoles comme les rongeurs, taupes ou musaraignes sont les proies les plus recherchées (27 % et ceci pour tous les groupes). Viennent ensuite, insectes, reptiles, oiseaux, hérissons et amphibiens.

Pour 11 % des chiens, tout ce qui bouge devant eux est une proie en puissance. Pour presque tous les groupes, les chiens ont tendance à poursuivre tout animal qui s'enfuit devant lui. Comme dans le cas précédent, les chasseurs se sont en majorité détournés de ce type de proie, alors que les chiens non-chasseur restent pour la moitié d'entre eux motivés par ce type de prédation. Tout ce passe comme si la sélection de chiens chasseurs avait influencé la recherche de la proie en détournant l'intérêt du chien de certaines proies naturellement motivantes vers le gibier le plus intéressant pour l'homme.

En ce qui concerne le comportement de charognard qui s'inscrit à l'état sauvage, comme un schéma de recherche de nourriture, il apparaît que la plupart des groupes sont forts motivés par la recherche de charognes. Ceci pour 58 à 100 % de leur représentant. Seuls les groupes IV et VII sont plus réservés (40 et 34 %). La proportion de chiens chasseurs et non-chasseurs portés sur la nécrophagie est assez proche (51 et 63 %).

En conclusion il apparaît que 100 % des chiens de l'étude sont motivés par le gibier, 36 % par les troupeaux et 59 % pour les autres proies. La majorité des groupes s'intéresse surtout aux petits gibiers à poils (lièvres et lapins). Le groupe VI semble plus motivé par les sangliers et le groupe VII par le gibier à plumes. Les groupes II, III et IV paraissent fortement attirés par les troupeaux, de même que les petits mammifères, comportement sur lequel la sélection et le dressage à la chasse ne semblent pas avoir d'incidences majeures.

Les chiens de l'étude apparaissent donc en majorité comme des prédateurs de gibiers à poils et petits mammifères. Certains groupes seulement sont plus portés sur la recherche de grosses proies (II, III, IV, VI) tandis que le groupe VII apparaît avoir été plus particulièrement sélectionné pour la chasse aux gibiers à plumes.

Dans le processus de découverte, 93 % des chiens ont une recherche sensorielle active (vue, ouïe, odorat), 7 % découvrant leur proie par hasard. Il existe un écart de 18 % (99 et 81 %) entre chasseurs et non-chasseurs ce qui dénote l'incidence d'une sélection et d'un dressage sur le développement d'une aptitude par ailleurs tout à fait naturelle. Le sens principal est le flair. Seul 2,4 % chassent à vue. C'est à dire 8 chiens dont 7 sont des lévriers, chiens sélectionnés pour des chasses à courre aux lièvres, qui n'autorisent qu'une poursuite à vue où la vitesse prévaut. Il est tout de même indéniable que les chiens courants qui voient leur gibier chassent également à vue durant la période où le contact visuel est possible. Il reste cependant intéressant de noter que les lévriers représentent un exemple de sélection d'un comportement naturel qui laisse ordinairement prévaloir la recherche de proie en flairant le sol ou le vent,

comportement qui se retrouve chez 9/10^{ème} des chiens même chez des races non sélectionnées pour la chasse.

2) Technique de capture :

a) Chiens en solitaire

La poursuite est la technique la plus communément utilisée. Vient ensuite le fouissage, caractéristique plutôt des petits mammifères terricoles. Enfin l'arrêt, l'approche furtive de la proie à couvert et l'embuscade sur la trajectoire de la proie sont familières à plus de la moitié des chiens.

Tous les groupes sont enclins à poursuivre une proie à la course. Entre 90 et 100 % des chiens de chaque groupe (sauf pour le groupe VII des chiens d'arrêt, chez qui on a tenté de réprimer cette aptitude, 72 %).

Le fouissage est présent chez plus de 90 % des groupes III, IV, V et VIII et seul le groupe X semble peu performant dans ce domaine (33 %). Les autres groupes présentent des proportions entre 60 et 80 %. Le fouissage a donc que peu été modifié par sélection sauf pour le groupe X, il reste une tendance presque naturelle chez presque tous les chiens.

L'approche à couvert est présente à 100 % chez les chiens du groupe II. La plupart des autres chiens se trouvent également habiles avec des proportions variables mais supérieures à 50 %. Seuls les groupes III, VI, V sont assez médiocres dans ce domaine, respectivement 44, 0 et 26 %.

L'embuscade est réalisée à plus de 70 % chez les chiens du groupe IV, V, VIII et IX alors qu'elle existe pour des proportions de 40 à 60 % pour les autres groupes.

L'arrêt est réalisé pour 90 à 100 % des chiens des groupes II, V et VII. Les groupes III et VIII sont moyennement performants alors que les groupes IV, VI et X le sont fort peu. Pour ce type de comportement, contrairement à ceux précédemment cités, il existe un écart important (22 %) au profit des non-chasseurs. Aussi, tandis qu'on développait cette aptitude naturelle chez certaines races (groupe VII), d'autres furent sélectionnées pour tout à fait autre chose et parfois subissaient des modifications anatomiques entravant la pratique de l'arrêt (groupe VI, X, pattes courtes des teckels).

Il faut noter finalement que 64 % des chiens utilisent 3, 4 ou 5 techniques. Les chiens du groupe IV utilisent couramment 3 techniques (embuscades, fouissages, poursuites). Ceux du groupe V de part le large usage des 5 techniques (67 %) apparaissent très polyvalents. Les résultats des autres groupes montrent une appartenance moyennement dominante à l'une ou l'autre classe.

b) Chiens en groupe

L'auteur considère qu'une action coordonnée comprend un cri d'appel à l'attention des autres membres du groupe lors de la découverte de la proie, un raliment du groupe sur la proie, le rabattage de la proie de l'un à l'autre ou la reprise apparente du relais par l'un au l'autre membre, lors d'une fuite en zigzags de la proie. Sur 69 groupes de chiens, soit 214 individus, une action coordonnée fut notée pour 58 % des groupes.

3) Phase de mise à mort

Sur les 322 chiens, 73 % tuent leur proie après l'avoir capturée. 7 méthodes de mise à mort sont répertoriées. Les proportions de chiens utilisant chacune d'entre elles sont :

⇨ Saut-de-souris (= bond après arrêt)	: 61 %
⇨ Broiement	: 20 %
⇨ Fracture de la colonne vertébrale	: 12 %
⇨ Etranglement (broiement du coup)	: 5 %
⇨ Egorgement	: 22 %
⇨ Etouffement (morsure au nez)	: 3 %
⇨ Eventration	: 9 %

Le saut-de-souris est la méthode préférentielle pour tous les groupes sauf le groupe IX qui utilise plutôt le broiement. Seule une faible proportion des chiens de ces groupes réalise une mise à mort. Le saut-de-souris est réalisé sur les petits mammifères et le gibier à poils en très grande majorité (96 %) mais également sur les amphibiens, reptiles ou insectes. Les méthodes les plus utilisées ensuite sont l'égorgeage sur les lièvres, lapins, oiseaux mais surtout sur les grosses proies de type ongulés, le broiement sur les petites proies type mammifères terricoles et à la rigueur lapins et lièvres (tableau 1).

Il semble donc que les chiens, bien que manifestant des goûts assez éclectiques en matière de recherche de proies ne parviennent aisément à leur fin que sur les petits mammifères type rongeur, musaraignes et les petits gibiers à poils (lièvres, marcassins ...).

Tableau 1 – Proportion des chiens de chaque groupe utilisant chaque méthode de mise à mort (78)

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	XI	X	C
Saut-de souris	31	40	78	60	100	36	46	36	10	42	80
Broiement	18	20	47	20	100	3	7	14	20	8	20
Fracture de la colonne vertébrale	13	10	11	20	67	1	7	7	0	33	0
Etranglement	5	0	0	0	67	0	2	21	0	0	40
Egorgeage	9	10	64	20	67	4	12	7	0	33	0
Etouffement	0	20	5	0	0	1	3	0	0	0	0
Eventration	4	0	0	20	0	17	7	0	0	0	0

4) Destination de la proie

Dans 27 % des cas, les proies repartent vivantes. Elles sont tuées et laissées sur place dans 26 % des cas, tuées et mangées dans 19 %, tuées et rapportées dans 68 %, tuées et enterrées dans 37 %. La majorité des chiens arrivent à tuer leur proie qu'ils rapportent ensuite, soit à leur maître, soit chez eux, soit à un autre chien. Ce comportement s'apparente au rapport de nourriture à la femelle allaitante et à la portée ou au gardien de celle-ci chez les loups. L'enfouissement est pratiqué par 1/3 des chiens. Pratique comme nous l'avons vu précédemment, également réalisée chez le loup. Ce comportement d'enfouissement fréquemment rencontré chez les chiens fait également preuve comme chez le loup d'une importante stéréotypie d'action. De ce fait, le chien peut réaliser ce comportement dans un contexte qui paraît inadapté. Par exemple, le chien peut prendre son os, le porter derrière le rideau de la salle à manger et gratter le parquet, pousser l'os à l'emplacement où il vient de gratter et faire des mouvements de recouvrements et de tassements contre le plancher, pour repousser la terre imaginaire sur le trou qu'il n'a pas creusé pour s'en aller ensuite tout content. Cependant, ce même chien ne fera plus de tentative sur un sol où il n'a aucune chance d'y réussir une fois qu'il l'a réalisée à l'extérieur. Ceci fait dire à Lorentz (165), que certaines configurations de stimuli, correspondant aux conditions d'utilisations normales du comportement en question, exercent une fonction de dressage alors que leur absence produit l'effet inverse. On verra plus loin que cette notion est importante.

Finalement, ¼ des chiens tuent la proie mais ne la mangent pas. ¼ des chiens laissent échapper leur proie et l'abandonnent sur place. Ceci semble découler soit d'une altération du comportement de prédation, soit du maintien du comportement de type juvénile où l'animal joue avec sa proie sans l'ingérer (83). Finalement, seuls 19 % des chiens tuent et mangent leurs proies. Le facteur lié à la faim pourrait être une raison de cette observation. En effet, nos chiens en général bien nourris se trouvent repus et n'auraient donc aucun besoin d'ingérer leurs proies. Pourtant, le fait d'être bien nourri n'empêche pas pour autant un comportement de prédation. Il semble peu probable que ce facteur seul empêche l'ingestion sans empêcher la prédation. Selon Fox, c'est la présence de sang qui déclencherait la consommation de la proie chez les louveteaux, présence peut être absente dans certains cas de mise à mort (83). Une autre hypothèse serait de considérer le comportement prédateur du chien comme un comportement de type juvénile. Le chien jouerait à apprendre à chasser. Seule une partie des chiens aurait un comportement de type adulte et finaliserait la prédation en ingérant leur proie, voire en l'enterrant. Pour la plupart des groupes l'item tuer et rapporter est la destination principale des proies. Le groupe IV cependant a une tendance très nette à enterrer ses proies. Les chiens du groupe VI ont plutôt tendance à abandonner leur proie après l'avoir enterrée. Il est d'ailleurs frappant de voir qu'une fois le gibier tué, les chiens courants ne semblent plus s'intéresser à leur proie. Est-ce par le respect d'une préséance du maître, chef de meute, (ce qui semble peu probable puisque aucun comportement de soumission n'apparaît lors de ces moments, le chien arrive sur le gibier mort voire lèche une partie du sang puis s'en va), ou par extension d'une juvénilité comportementale, la question reste ouverte.

5) Les séquences comportementales

Cette étude nous amène à conclure sur le caractère complet ou incomplet de la séquence comportementale de prédation chez le chien domestique. Nous avons considéré cette séquence comme complète pour un individu lorsqu'on a pu noter chez celui-ci : une recherche active d'une ou plusieurs proies, une ou plusieurs techniques de capture, une ou plusieurs techniques de mise à mort, une destination précise de la proie après sa mise à mort. Il s'avère que 40 % des chiens présentent une séquence de prédation complète, alors que 60 %

ont une séquence incomplète. On note que dans ce cas, il manque systématiquement soit la phase de recherche active, soit une destination de la proie tuée, soit même la phase de mise à mort de la proie. Il semble donc que pour une majorité assez moyenne des chiens, cette séquence comportementale de prédation se soit effritée, avec la domestication et la sélection, par ces deux extrémités chronologiques. A savoir, chercher activement une proie et la tuer après capture pour se nourrir ou nourrir son groupe social. En revanche, une bonne partie conserve encore de façon intacte ce comportement naturel.

On constate que seuls les groupes V et X comportent une majorité de chiens présentant une séquence complète. Le comportement prédateur des chiens de ces races serait donc assez proche d'un comportement naturel avec l'expression d'une polyvalence, vis à vis des proies, de la technique de capture et de mise à mort pour le groupe V tandis qu'une spécialisation dans la poursuite du petit gibier à poils apparaît chez le groupe X.

Pour les groupes I, IV, VI et IX, les proportions observées sont sensiblement équivalentes à celle de l'ensemble de la population. On observe donc chez ces groupes une tendance à l'effritement de la séquence comportementale naturelle de prédation.

Par contre les groupes II et VII sont en équilibre et comportent donc une bonne partie de chien dont le comportement est complet. L'influence de la sélection et du dressage semble ainsi réduite.

Enfin les groupes III, VIII et les groupes de corniauds ont une tendance nettement prédominante à présenter une séquence incomplète, ceci étant sans doute la conséquence de la sélection et du dressage. Ceci peut sembler paradoxal puisque ces groupes comportent des races sélectionnées pour la chasse ou des croisements divers pour les corniauds. En fait, il apparaît que ces races furent sélectionnées pour un type d'activité assez précis, fouissage ou rapport essentiellement, impliquant une minimisation des autres activités.

Ainsi, les groupes V, X en premier lieu et II et VII semblent être ceux chez qui la prédation apparaît souvent comme un comportement naturel. Par ailleurs, il semble que la sélection et le dressage à la chasse ont une double influence sur ce comportement, inhibant certaines aptitudes pour mieux en développer d'autres, mais aussi stimulant le comportement de prédation d'une façon générale. En facilitant l'instinct de prédation d'un chien, certaines attitudes ou certains comportements latents ont tendance à apparaître de façon plus évidente.

C) Discussion et conclusion

Il est indéniable que les 322 chiens étudiés sont insuffisants pour généraliser ces résultats à l'ensemble des chiens. De même, certains résultats sont entachés d'imprécision du fait du faible effectif de certains groupes. Si l'interprétation des résultats par le biais du calcul des pourcentages est rendue plus aisé, sa fiabilité diminue avec l'effectif considéré. Cependant, pour les groupes I, III, VI et VII, les résultats semblent davantage fiables. Le fait que la population étudiée fasse preuve d'un assez bon échantillonnage de groupe ainsi que des proies et des méthodes de prédation des chiens, permet cependant de trouver un intérêt certain à cette étude qui donne une orientation générale des activités prédatrices naturelles et actuelles du chien.

L'effritement pour 60 % des chiens du comportement de prédation reste une donnée essentielle de l'influence de la domestication et de la sélection. D'une façon générale, le chien apparaît à travers cette étude surtout comme un prédateur de petites et moyennes proies. Petits gibiers à poils ou petits mammifères qui sont les victimes les plus recherchées autant que les plus fréquentes. Le chien est également volontiers charognard. En revanche, la recherche des grosses proies semble relever plutôt de la sélection et du dressage par l'homme. Quoi qu'il en soit, cette recherche s'effectue dans la grande majorité des cas de façon active au flair, aptitude qui a sans doute le plus intéressé l'homme dans le processus de sélection. En matière

de capture de la proie, le chien apparaît le plus souvent comme pluridisciplinaire, ceci de façon très naturelle. De même, il est volontiers coopératif lorsqu'il en a l'opportunité. Pour tuer, trois méthodes prévalent, correspondant aux types de proies préférentielles du chien : le saut-de-souris, le broiement et l'égorgement. Enfin, l'étude des destinations des proies capturées relève à la fois de la prédation des loups et de la domestication, l'homme pouvant se substituer à la meute, le jeu à la prédation.

III) Prédation et sélection à la chasse

Très vite au cours du processus de domestication, le chien se révéla par ses sens plus développés que ceux de l'homme et sa course plus rapide, un auxiliaire précieux à la chasse. Intéressé par ces qualités, l'homme s'attacha à les développer, à les affiner par croisements raisonnés, tout au long des générations de chiens et inventa ainsi la sélection et l'élevage. Cette sélection a permis de créer des races de chiens de chasse spécialisées dans un type d'activité particulier. C'est cette sélection à différentes techniques de chasse que nous nous proposons de présenter tout en essayant de comparer ces techniques avec celles du loup.

A) Les chiens courants

Les chiens courants sont utilisés pour pister à la course le gibier à poils tel que le cerf, le chevreuil, le sanglier, le lièvre, le lapin voire le renard et le daim.

Dans ce type de chasse, les chiens opèrent en meute mais ils peuvent être utilisés comme chasseurs solitaires. Les animaux chassés présentent la caractéristique de fuir lorsqu'ils se sentent traqués. Ainsi, le travail des chiens consiste à prendre la piste odorante du gibier traqué et à la suivre, soit pour faire passer le gibier devant un chasseur posté, soit pour la chasse à courre, le poursuivre jusqu'à pouvoir rejoindre la proie épuisée pour si possible l'encercler et l'immobiliser (mettre aux abois) en attendant l'arrivée des chasseurs qui la mettront à mort (hallali).

La proie ne se contente pas de fuir droit devant elle, elle s'applique à brouiller les pistes afin de mettre les chiens en défaut. Pour éviter ces défauts, les chiens doivent faire preuve de différentes qualités.

1) La vitesse

La vitesse est un premier élément. Elle permet de réduire l'écart des chiens par rapport au gibier. En effet, celui-ci peut profiter de son avance pour revenir sur ses pas et s'échapper de côté (hourvari). Il peut également faire des boucles devant, ou derrière les chiens, les ramenant aux traces déjà foulées, ce qui augmente ses chances de les faire perdre sa trace. Pour les chiens chassant en meute, il est recommandé que l'ensemble des chiens chassent à une vitesse similaire pour éviter que des chiens trop à la traîne radotent sur des voies déjà foulées ou partent sur un autre gibier, risquant alors de rallier sur eux d'autres chiens, disloquant ainsi la meute.

2) Le nez

Le nez est une qualité primordiale. C'est avec son flair que le chien courant accomplit l'essentiel de sa tâche.

Cette qualité est mise à l'épreuve pour suivre le droit du gibier. C'est à dire, aller dans le sens de sa progression pour ne pas se laisser abuser par exemple lors d'hourvari. Pour que la chasse soit un succès, il faut que les chiens suivent le même gibier du début à la fin, ceci

afin de pouvoir épuiser le gibier mais également afin que les chiens ne s'épuisent pas pour rien. Or, le change est une des ruses les plus courantes des cervidés ou du sanglier, à savoir tenter de fourvoyer les chiens sur un autre animal, soit un jeune adulte que le gibier force à bondir, soit un animal d'une harde que la proie traverse.

Les sangliers par exemple, peuvent suivre les pas d'un renard pour ruser les chiens. Certains individus d'une meute peuvent être de véritables spécialistes du change.

La finesse du nez est également utile dans d'autres circonstances, par exemple lorsque le gibier s'engage sur un chemin rocailleux ou encore dans l'eau, surfaces qui gardent fort peu l'odeur de la proie. Le gibier utilise fréquemment ces chemins, faisant même des allers retours pour faire perdre ses traces aux chiens. Les chiens peuvent rester un moment « à donner au perdu » sur ces chemins, comme s'ils étaient traversés par un sentiment de frustration. Certains chiens seront plus persévérants que d'autres, chacun avec des tempéraments différents. Un chien pourra scrupuleusement suivre la trace, le nez collé au sol, un autre décrira des cercles plus grands pour rechercher l'odeur plus fraîche, pour retrouver l'entrée du gibier dans le bois. Certains meneurs actuels prisent surtout les chiens au nez fin qui chassent le nez au vent à la manière des loups. Ce qui permet d'éviter de trop se fourvoyer lors des défauts ou de refaire inutilement le parcours nocturne du gibier lors de l'attaque.

Une fois la trace du gibier trouvée, le chien donne alors plus de voix, attroupant les autres membres de la meute. S'agit-il d'un comportement de coopération ? Certes, les chiens cherchent à atteindre un objectif commun, mais il semble que la reprise de la voix soit plus liée à l'excitation croissante de la trace retrouvée qu'à une communication intentionnelle à l'égard des autres chiens. Le ralliement semble vraisemblablement le fruit d'une sommation d'apprentissages individuels (si tel chien donne de la voix alors si je le rejoins mon comportement sera récompensé car je trouverai une odeur plus intéressante).

3) La persévérance

Contrairement au loup qui sélectionnera plutôt des proies présentant une faiblesse quelconque, l'homme s'est toujours attaché à capturer les plus beaux animaux, les plus vigoureux. Ainsi, la chasse de tels animaux, promettant d'être longue et difficile, il a fallu sélectionner des chiens courants aux qualités exceptionnelles d'endurance et de persévérance. Contrairement au loup, qui généralement arrête de poursuivre une proie après cinq kilomètres de course infructueuse, les chiens doivent sans cesse s'attacher à suivre la voie du gibier pouvant parcourir plus de 50 kilomètres. Il est à noter, que là encore, la persévérance de chaque chien fait preuve d'une grande variabilité individuelle. Par ailleurs, elle semble s'accroître si les chiens chassent à plusieurs. Par exemple, deux chiens ensemble peuvent partir plusieurs jours en chasse alors que ces mêmes chiens seuls auront tendance à revenir plus rapidement. Ce comportement est donc semblable à celui du loup où la persévérance du leader, par exemple, se reporte, détint, se généralise au reste de la meute. Réaction motivant en retour le leader puisque ce dernier peut s'arrêter si les autres ne le suivent pas (155).

4) La voix

La voix est également un élément essentiel de la chasse à courre, permettant aux chiens de coordonner leur action de chasse en meute mais également utile à l'homme pour connaître la position des chiens. C'est pourquoi les chiens courants ont soigneusement été sélectionnés pour leur aptitude à donner de la voix lorsqu'ils traquent un gibier. Là encore, une forte variabilité individuelle demeure. Certains chiens pourront par exemple donner sur du frais alors que d'autres ne donneront de la voix qu'une fois le gibier lancé. On distingue idéalement les hurleurs et les cogneurs. Les premiers ont un cri filé, harmonieux et puissant,

le second, des jappements brefs favorisant vraisemblablement une course plus rapide dans la mesure où pour hurler, le chien ne doit pas être trop essoufflé.

Ces hurlements évoquent indéniablement les hurlements des loups au sein de la meute à l'heure où elle se rassemble pour partir en chasse, voire après une séquence de chasse. Cependant, peu d'observations sont à disposition en ce qui concerne leur attitude lors de l'action de chasse. Seuls quelques petits jappements (« yip ») ont pu être mis en évidence probablement comme une manifestation d'excitation. Un chasseur expérimenté m'a révélé qu'il avait un chien qui présentait de grandes qualités pour chasser le lièvre. Patrouillant à l'avant de son maître pour débusquer les lièvres des bosquets, il les pourchassait ensuite dans une course effrénée avant de les saisir et de les tuer avec une réussite incroyable. Mais du jour où il s'est mis à japper derrière sa proie, son taux de réussite chuta dramatiquement. Par ailleurs, beaucoup de chasseurs m'ont mentionné que la plupart des chevreuils tués par des chiens, l'étaient par des chiens de ferme qui chassent à la muette. On peut supposer que le fait de donner de la voix renseigne peut être plus le gibier de la distance à laquelle se trouve son poursuivant. Il peut alors augmenter sa vitesse de fuite lorsque le prédateur se rapproche (peut être en raison d'une peur exacerbée et d'une stimulation sympathique associée).

Ainsi, le fait de donner de la voix, semble s'être typiquement développé chez nos canidés domestiques, sous l'action sélective de l'homme, puisque ce comportement apparaît comme un désavantage pour l'efficacité de la prédation des espèces sauvages et donc pour leur fitness. Il aurait semblé t'il été éliminé par sélection naturelle.

Il est à noter que certains chiens courants ont été dressés à garder le silence. C'est le cas pour le limier, chien de meute généralement vieux mais de haut nez que l'on utilise en travail préliminaire pour déterminer la position des animaux susceptibles d'être chassés. Harnaché au bout d'une longe, il est utilisé pour indiquer les différentes voies d'entrées du gibier. Son absence de voix est mise à profit afin de ne pas mettre le gibier sur pieds et le faire fuir.

5) Conclusion

Ainsi, la technique de chasse aux chiens courants évoque fort la chasse des loups, jusqu'à son objectif final où l'encerclement et l'immobilisation du gibier par les assauts des chiens et leurs tentatives de morsures rappellent étroitement les techniques d'harassements des loups.

Cependant, l'homme a développé certaines aptitudes comme la persévérance, l'usage de la voix. Il semble indéniable que cette technique de chasse soit inhérente à l'espèce canine : poursuivre le gibier apparaît comme instinctif pour le chien. Il est notoire que les chiens courants chassent pour eux-mêmes pour coiffer l'animal poursuivi et si possible prendre part au festin, la curée étant faite pour les chiens (même si comme on l'a vu certains chiens se désintéressent du gibier une fois tué). Quant au limier, il relève d'un travail de dressage plus fin. Ainsi, nous amène t'il à évoquer le travail du chien d'arrêt vers lequel il tend par certains aspects.

Un dernier point peut être souligné. Le retour des chiens vers leur maître au son des cors de chasse peut rappeler, dans la qualité même du son, l'attroupement des louveteaux lors des hurlements de la mère au retour de la chasse.

B) Les chiens d'arrêt

Le travail du chien d'arrêt consiste essentiellement à repérer et à signaler par une attitude particulière la présence d'un gibier tapis au sol. En effet, le chien d'arrêt travaille avant tout sur des espèces qui ont coutume de se cacher, se fiant à leur camouflage naturel, et

qui ne se décident à fuir que si elles sont serrées d'assez près. Il s'agit d'oiseaux tels la perdrix, la bécasse etc. et de mammifères comme les lapins et les lièvres. Dans ce type de travail, il est surtout important que le chien ne se précipite pas sur le gibier mais s'arrête à la limite de sa distance de fuite, le bloquant en quelque sorte sur place. Le travail se décompose en plusieurs phases que nous allons décrire. Il s'agit de la quête, l'arrêt et le rapport. En dernier lieu, nous évoquerons le travail plus particulier des chiens leveurs de gibiers.

1) La quête

Le travail du chien d'arrêt commence par la quête. Il doit rechercher méthodiquement toutes les émanations de gibiers, présentes sur une surface. La quête idéale du chien d'arrêt doit prendre la forme de lacets, effectués contre le vent, et devant le chasseur. Cette forme de quête résulte à la fois d'une tendance naturelle du chien à zigzaguer à la recherche d'émanations et d'un dressage minutieux, pour que les lacets deviennent aussi réguliers que possible. Aussi, cette façon de faire n'est pas sans évoquer celle du loup à la recherche des petites proies, petits rongeurs ou insectivores, nichées d'oiseaux, amphibiens etc. En effet, dans les deux cas, il s'agit d'une stratégie d'exploration et de perception essentiellement olfactive afin de recueillir les effluves de gibiers.

2) La phase d'arrêt

S'immobiliser dans une posture particulière est la caractéristique essentielle des chiens d'arrêt. On les appelait autrefois et parfois encore maintenant, chien couchant. La posture, bloquant le gibier au sol, était primitivement couchée. Actuellement, la posture d'arrêt la plus courante est celle du chien debout, le corps tendu, la tête et la queue à l'horizontale, parfois une patte, le plus souvent antérieure, levée.

On peut se demander qu'elle est l'origine à la fois de la posture et du terme d'arrêt. De Waziers cité par Fleurot (78), pense que l'instinct du chien sauvage était sûrement la poursuite du gibier mais que l'homme l'a sélectionnée en choisissant les sujets qui marquaient la proie avant de bondir, et parmi ceux-ci, ceux qui restaient immobiles le plus longtemps. De fait, lorsqu'on observe une technique telle que le saut-de-souris chez le loup, on note que la plupart du temps le sujet s'immobilise, en une attitude tendue et attentive pendant quelques secondes, avant de bondir. Il en va de même avec l'affût au gîte où le prédateur guette immobile et attentif la sortie de sa proie. De plus, lorsqu'ils s'approchent et encerclent un troupeau d'ongulés, les loups les plus en avant marquent souvent un temps d'arrêt, s'aplatissant, parfois à la limite de la distance de fuite de la proie avant de fondre sur elle.

Demeurer immobile quelques instants avant de bondir sur une proie semble donc une caractéristique présente chez le loup. Par sélection et dressage l'homme l'a amplifiée et assujettie à sa volonté pour faciliter sa chasse. A l'époque des origines de la cynégétique et de sa codification, l'arme la plus efficace était le filet que le chasseur jetait sur le gibier un peu comme l'épervier de pêche. C'est pourquoi les chiens primitivement couchant furent appelés vers le 15^{ème} siècle da rete, c'est à dire de filet en italien, terme qui fut déformé en « d'arrêt », ceci aussi parce qu'ils arrêtaient le gibier. Les armes de chasse ont changé mais le chien d'arrêt et sa technique sont demeurés efficaces et non cessés d'être sélectionnés et affinés (78).

3) Les chiens leveurs de gibiers

Les chiens leveurs de gibiers, ou encore chiens lanceurs, constituent une catégorie un peu particulière d'auxiliaires de la chasse aux chiens d'arrêt. En effet, ils ont pour spécialité de lever le faisan ou le lapin. Leur technique comprend donc une quête comparable à celle des chiens d'arrêts classiques. Lorsqu'il a localisé sa proie, l'idéal serait que le chien la marque le temps nécessaire au chasseur pour préparer son tir. Puis il doit le lancer, c'est à dire l'obliger à sortir du fourré où il s'est réfugié.

Cette technique tient donc un peu de l'embuscade et peut par exemple faire penser à la meute de loups, où quelques rabatteurs poussent une proie à portée du reste de la troupe, dissimulé à distance, par les reliefs du terrain.

Ainsi la technique de l'arrêt évoque essentiellement la chasse aux petites proies des canidés sauvages et tient à la fois de l'affût et dans une certaine mesure de l'embuscade. L'homme a donc sélectionné chez le chien l'aptitude à demeurer immobile pour indiquer le gibier et l'empêcher de fuir. Incontestablement, il s'agit d'une chasse sociale même si l'acte de chasse par lui-même engendre une récompense endogène pour le chien. Le chien d'arrêt chasse pour son maître comme chaque membre de la meute des loups chasse pour l'ensemble du groupe social. Le travail du lanceur, quant à lui, n'est qu'une variante de l'arrêt, avec une moindre exigence sur la fermeté de l'arrêt, et une autorisation toute relative à effrayer le gibier pour le lever.

4) Les chiens rapporteurs

Les chiens rapporteurs, ou retrievers, sont le fruit d'une sélection visant à produire des spécialistes, de la recherche et du rapport du gibier blessé ou abattu. A l'origine, ils étaient censés compléter les chiens d'arrêt au travail. Leur travail peut se décomposer en trois phases.

La première est le marking, terme anglais qui désigne simplement le fait qu'un bon rapporteur doit être capable de retenir tous les emplacements de chute des pièces tirées, afin d'aller ensuite les chercher rapidement sans en oublier. Fleurot (78), pense que ceci peut rappeler le comportement des loups vis à vis des caches de nourriture qu'ils sont capables de retrouver bien plus tard. Les chiens rapporteurs auraient été ainsi sélectionnés afin de développer cette qualité au profit des chasseurs humains.

La deuxième phase est le pistage. Quand un gibier est tiré il n'est parfois que blessé. Il peut éventuellement s'éloigner de son point de chute, pour se réfugier au couvert. Il est donc nécessaire que le rapporteur piste le gibier afin de le retrouver dans son refuge. C'est pourquoi les qualités de flair et de pistage ont été particulièrement développées chez ces chiens.

Chez les loups, cette qualité est également bien développée permettant de suivre par exemple la trace de sang laissée par la proie blessée à retrouver, au milieu du troupeau de caribous.

Troisième phase, le rapport. Cette caractéristique comportementale fut tout particulièrement maintenue et sélectionnée en vue de spécialiser certaines races de chiens dans l'exercice de cette aptitude naturelle. C'est en l'occurrence le cas pour les chiens d'arrêts, les chiens rapporteurs de gibiers blessés ou tués. La proie est saisie et rapportée au maître.

Le rapport revêt un caractère social indéniable, certainement renforcé par l'apprentissage, (conditionnement opérant par exemple par renforcement positif du maître félicitant son chien à son retour). Mais vraisemblablement il fut maintenu et spécialisé à partir, selon Wolff et Morris (cité par Fleurot (78)), d'un comportement de rapport de nourriture à la tanière chez le loup, pour la femelle allaitante et sa portée ou les gardiens de celle-ci.

C) Les chiens utilisés à la chasse sous terre

Les chiens utilisés à la chasse sous terre, encore appelés chiens de déterrage, ont été sélectionnés sur la base de leur petite taille, pour poursuivre dans leurs terriers, renards et blaireaux. Le but de leur travail est de les en déloger, ou au contraire les maintenir dos à un cul de sac ou à « l'accul », jusqu'à que les chasseurs mettent cette voie au jour en creusant une tranchée afin d'en extraire l'animal. Le travail du chien est donc extrêmement simple, entrer dans le terrier, poursuivre l'animal au flair et le combattre avec opiniâtreté pour l'amener soit à sortir, on peut l'obtenir avec le renard, soit à l'acculer et tenir ferme au fond d'une galerie. Lorsque cette phase est atteinte, le chien peut donner vigoureusement de la voix pour que les chasseurs puissent le repérer. Ce travail fait appel essentiellement à trois qualités, la finesse du nez, le mordant et la persévérance.

La finesse du nez est indispensable pour que le chien ne perde pas de temps dans un terrier s'il est inoccupé. Ainsi, certains refusent catégoriquement d'y entrer si tel est le cas. D'autres, un peu moins doués, explorent rapidement en silence et ressortent. Par ailleurs, les chiens doivent être bien créances sur renards et blaireaux et ne doivent en aucun cas donner de la voix sur un lapin, pour faire entreprendre des terrassements inutiles.

Les combats sont inévitables avec des carnivores tels les renards ou blaireaux, lorsqu'ils sont dérangés dans leurs terriers. Aussi, le chien doit faire preuve de mordant pour : sortir l'animal, tel le renard en le poursuivant, le sortir après une prise à la gorge, le pousser jusqu'à l'accul.

Or, cette ténacité fut particulièrement sélectionnée au cours du 18^{ème} siècle par exemple, lorsqu'on utilisa les fox terriers ou les terriers pour refouler la grande invasion des surmulots. Pour garder les meilleurs sujets, on mettait le chien dans une lessiveuse avec quatre ou cinq rats. De l'issue des combats découlait l'aptitude des chiens à accomplir leurs fonctions ultérieures (66).

La persévérance est également une des qualités requises. Le chien doit souvent rester au contact de l'animal pendant plusieurs heures d'affilée, les travaux de terrassement étant longs et pénibles. Durant ce temps, il doit contenir les attaques sans faillir, attaquer lui-même et reprendre sa poursuite si l'animal s'échappe. Tout ceci sans cesser de donner de la voix. Il est possible d'échanger de chien au cours de la chasse.

Il est difficile de trouver un équivalent chez les loups. Ceux-ci peuvent creuser pour dénicher de petites proies dans leur terrier mais ils n'ont pas coutume de poursuivre d'autres carnivores. Pourtant, chez le chien c'est une des chasses les plus anciennes décrites, (200 avant Jésus Christ (78)) et le dressage en est réduit. C'est une aptitude quasi naturelle chez beaucoup de races de petits formats, douées d'un fort tempérament. Fleurot se demande si l'origine de cette chasse a vraiment et totalement une connotation prédatrice. Ne pourrait-il pas y avoir selon l'auteur au moins pour une part, l'expression d'une autre activité, compétition territoriale par exemple (78) ?

D) Les chiens nordiques

Les chiens nordiques ne sont pas tous des chiens de traîneaux. Un certain nombre de races ont été et sont parfois encore utilisées pour la chasse. Leur gibier traditionnel est constitué par l'élan, l'ours, l'écureuil, divers mustélidés et viverridés, les lagomorphes, la loutre, les oiseaux galliformes, telle la gélinotte et le coq de bruyère.

La chasse s'effectue en général avec l'aide d'un seul chien, qu'il s'agisse de gros ou de petits gibiers. Le chien a pour mission de guider le chasseur jusqu'au refuge du gibier, soit attaché à une longe, soit en liberté et en aboyant dès qu'il a localisé celui-ci. C'est le cas le plus fréquent. En effet, les chiens nordiques de chasse ont été sélectionnés avant tout pour être

des aboyeurs aux gibiers. Se faisant, il le harcèle et fixe son attention jusqu'à l'arrivée du chasseur. Cette chasse peut donc se décomposer en deux phases. La quête, pour laquelle le chien utilise sa vue, son ouïe et son odorat et l'aboïement sur le gibier lorsqu'il est rejoint. On notera que les espèces visées ont souvent une faible tendance à la fuite pour des raisons diverses. Le chien ne représente pas pour elles une menace sérieuse mais fixe simplement leur attention. Ceci suffit pour favoriser l'action du chasseur. Il arrive que le chien doive livrer combat surtout contre le gros gibier et les carnivores. Par contre, s'il en a la possibilité, il tue lui-même le petit gibier sans attendre l'arrivée de son maître.

Ce type de chasse exige peu ou pas de dressage. Le chien l'accomplissant naturellement. Il s'agit là d'un mode de chasse primitif qui peut être mis en parallèle avec celui du loup. En effet, le chien chasse manifestement pour lui, son instinct le pousse naturellement à rechercher plutôt des petites proies pour lui seul. Mais en intégrant l'homme à sa conception de la meute, il devient assez fort pour chasser également du gros gibier. Seul l'aboïement a été soigneusement sélectionné par l'homme. La chasse des chiens nordiques est donc, sur le plan comportemental, très proche de la chasse du loup.

E) Les lévriers

Nous avons choisi pour être complet, d'évoquer brièvement les lévriers dans ce chapitre sur la sélection des races de chiens à différentes techniques de chasse. En effet, avant de devenir des animaux de course ou de compagnie, ils avaient été sélectionnés en tant que chiens de chasse pour poursuivre et tuer le lièvre ainsi que le renard, le loup, le mouflon, l'antilope ou la gazelle et même la panthère des neiges. C'est un type de chasse qui nécessite de grands espaces découverts, aussi la chasse au lévrier fut-elle surtout en vogue jusqu'au 19^{ème} siècle dans les steppes d'Europe Orientale, d'Asie Centrale et d'Afrique du Nord. En Europe et en Asie on a distingué 4 sortes. La chasse aux claquements de fouet, au lièvre, au renard ou au loup, la chasse à vue au lièvre, la battue de loup et la chasse à courre combinée avec chiens courants et lévriers, au renard ou au lièvre. Mais pour les chiens, la technique est toujours la même. Dès que l'animal de chasse est levé et commence à fuir, ils sont lâchés par les chasseurs et ils le poursuivent à la course à une vitesse d'environ 70 kilomètres heure dans le but de le rejoindre et de le capturer, voire de le tuer. Contrairement aux chiens courants, les lévriers chassent à vue et silencieusement et ne mettent pas aux abois. Ils capturent et s'ils le peuvent ils tuent.

On retrouve donc dans cette étude en filigrane, les techniques primitives propres au comportement de prédation du loup, dont l'élément principal semble être la poursuite de la proie que les chiens agissent seuls ou en meute. L'homme, pour profiter de ces aptitudes a dû apprendre à s'intégrer au concept social du chien pour prendre la place d'un meneur de chasse. Il a pu ainsi obtenir du chien, en retour, l'usage de la voix. Avec des chiens d'arrêts, des retrievers, l'homme semble avoir particulièrement sélectionné des aptitudes intimement liées à la vie sociale du chien comme si celui-ci chassait non plus entièrement pour lui mais pour sa meute et son meneur, c'est à dire l'homme lui-même. On retrouve là des gestes peut-être primitifs mais développés à un tel point, alors que d'autres sont inhibés, que le chien devient l'auxiliaire de l'homme et que tous deux sont complémentaires l'un de l'autre, et ne pourraient rien accomplir, l'un sans l'autre. La récompense du chien n'est alors plus uniquement dérivée immédiatement de l'acte de prédation, elle est sociale. C'est sa satisfaction que l'homme communique au chien en gestes ou en paroles.

J'aimerais souligner ici, une autre des composantes de l'intégration de l'homme au concept de meute pour le chien. On a pu constater que les loups, lors du départ à la chasse, faisaient preuve d'un fort état d'excitation collectif, notamment envers le leader pour qui ils

font preuve d'une grande allégeance. Or, ce comportement est typiquement celui que les chiens manifestent avec leur maître lors des préparatifs de départ pour la chasse, au cours desquels les vocalises dans de longues variations enjouées, semblables à celles des loups, les battements de queues, les sollicitations de contacts avec le maître sont de mise.

Ainsi, la diversité des aptitudes prédatrices du chien et sa sociabilité fondamentale ont donné lieu à une égale diversité dans sa sélection à différentes techniques cynégétiques. Le prédateur primitif, qu'était le chien à l'origine, a ainsi donné naissance par sélection aux spécialistes que sont aujourd'hui tous les chiens de chasse, à des degrés divers.

IV) Prédation et sélection chez les chiens de berger

Il existe deux types importants de chiens de berger réalisant des tâches différentes. Les chiens gardiens de troupeaux, vivant au milieu des moutons pour les protéger des prédateurs (loups, ours, coyotes etc.) et les chiens de berger qui contrôlent le comportement des moutons et les conduisent. Intéressons nous à ces deux types de chiens.

A) Les chiens gardiens de troupeaux

Ces chiens regroupent à l'heure actuelle une quarantaine de races à travers le monde, comme le kuvasz, le komondor roumain, le berger d'anatolie, le padou des Abruzzes ou encore plus proche de chez nous, le montagne des Pyrénées. Ces chiens, généralement de grande taille et imposants, doivent être attentifs, dignes de confiance et protecteurs vis à vis du troupeau. La qualité et la fréquence de ces traits sont dépendantes de l'émergence de comportements moteurs innés et du renforcement ou de la prévention de ces patterns innés. Pour ce faire, les chiens sont mis au contact avec le troupeau durant la période de socialisation entre 4 et 12 semaines, développant ainsi un comportement social de type intraspécifique avec les moutons (demande d'attention incluant des comportements de sollicitation de nourriture, de contacts tactiles etc.)

Photo 1 – Développement de la socialisation chez les chiens gardiens de troupeau (57)



Durant leur première année, les chiots passent par plusieurs stages de réceptivité aux cours desquels ils sont biologiquement et psychologiquement prêts à apprendre un comportement particulier. Lorsqu'ils dépassent ces stages, la chance d'apprendre un comportement associé diminue.

Alors que les comportements d'attentions à l'égard des moutons sont appris, et autorisés par l'éleveur au cours de la période de socialisation, à l'inverse, pour que ces chiens soient dignes de confiance, le gardien doit prévenir toutes formes de jeux avec le cheptel. Ces types de jeu apparaissent dès l'âge de cinq mois mais à sept mois, ils sont communément associés, au cours de l'ontogenèse comportementale, aux patterns moteurs de prédation. Ces patterns sont du type regarder l'animal, le fixer avec une position à l'affût (cf un comportement de type arrêt) et les comportements de poursuite ou de morsure. Ces comportements gênants sont limités soit par punition, soit par soustraction ou suppression des stimuli déclenchant. Ainsi, une fois passé ce stade, apparaissant comme un stade associatif particulier au cours de l'ontogenèse, on observe une tendance à l'extinction de ce type de comportements gênants.

Aussi, les races de chiens de berger, en plus des liens sociaux importants avec le troupeau nécessitant une longue période d'association (supérieure à d'autres races pour l'établissement des liens sociaux), doivent au cours de leur vie adulte présenter des comportements de type juvénile et surtout ne pas exprimer des comportements moteurs de prédation. Chez un bon chien de berger, ces patterns moteurs de prédatons n'apparaissent jamais, ou uniquement de façon éparse. Il est ainsi très rare d'observer des comportements du type : fixation du regard ou comportement d'arrêt, mais cependant, quelques comportements de poursuites et de morsures peuvent se produire. Ainsi, au Hampshire collège, 250 des 1 000 chiens émettaient des comportements dérangeants, gênants, pour le mouton (51).

Le comportement de consommation à l'inverse n'est pas véritablement un comportement prédateur. Ainsi, souvent ces chiens mangeront un morceau de chair exposée, que le mouton soit vivant ou non, mais à l'inverse, ils ne disséqueront jamais un mouton si bien qu'ils ne mangeront jamais une carcasse qui n'est pas ouverte.

Tous les comportements du type poursuite, morsure, monte sexuelle, représentant l'émergence de patterns moteurs d'adulte, sont nuisibles pour la fonction à laquelle ils sont destinés. C'est donc finalement un comportement d'adulte juvénilisé qui leur est demandé (adulte, ils réalisent des jeux de lutte avec leurs « congénères », vocalisent, et agissent comme des grands chiots mais ne jouent n'y avec les objets n'y à courir après une balle).

Finalement, ils ne collent pas vraiment avec la légende, de braves compagnons férocement protecteurs de la propriété de leur maître. Au contraire, ils protègent le troupeau des prédateurs gênants en utilisant souvent des comportements ambigus ou contextuellement inappropriés, aboiements, battements de queue, salutations sociales, comportements de jeux et parfois agressions. Heureusement, beaucoup de prédateurs s'arrêtent, dérangés dans leur action de chasse.

Cette étude de Coppinger (51), est donc un exemple de la façon dont une race a pu être sélectionnée aux fils des siècles, dans l'optique de la réalisation d'une tâche bien précise, où finalement les patterns moteurs de prédatons ont été petit à petit supprimés en gardant pour la reproduction les animaux les moins enclins à développer ces comportements, d'autant moins prédisposés à émerger qu'une quasi-imprégnation, voire une forte socialisation est réalisée dès leur plus jeune âge avec le cheptel à garder. Le chien finalement, sera censé défendre ce cheptel comme si c'était sa propre meute, lors de l'arrivée d'un intrus : aboiements d'alerte suite à l'intrusion dans le territoire, voire agressions. Et pour ce faire, ils devront donc présenter des comportements de type adulte mais juvénilisés.

B) Les chiens de berger (border collie etc.)

Leur rôle est de conduire les troupeaux, engendrant successivement fuite ou rassemblement. Il existe plusieurs types de chiens en fonction des qualités requises. Les chiens de tête encerclent le cheptel pour le diriger vers le berger. Les chiens de talon conduisent le troupeau devant le berger en suivant un modèle de traque. Les chiens de saisie arrêtent le troupeau en mettant les animaux au sol.

Il apparaît en fait que les chiens de berger utilisent certains patterns moteurs du comportement prédateur du loup. Selon les races, certains patterns seront préférentiellement utilisés, avec des fréquences différentes, parmi la séquence suivante : posture d'orientation, regarder et position à l'affût (photo 2), poursuite (photo 3), saisie par morsure qui peut être précédée par une attaque à l'aide des membres antérieurs, morsure fatale écrasante parfois associée à des secousses de la tête puis finalement dissection et consommation.

Photo 2 – Border collie présentant les patterns « fixer du regard et « position à l'affût » (51)



Photo 3 – Border collie présentant le pattern « poursuite » (51)



Ainsi par exemple, certaines races comme les corgis auront une forte propension à mordre les jarrets d'un animal en mouvements et il s'avéra très difficile de les en empêcher. L'expression de ces comportements chez certains chiens impose, au berger d'être à proximité de la scène, pour stopper le chien afin d'éviter tout dommage sur l'animal retenu. A l'inverse, chez les races telles que le border collie, ce pattern comportemental n'est que faiblement présent, rendant leur entraînement plus aisé car il devient plus facile de couper la séquence avant toute tentative de morsure. En général, pour les borders, le ou les chiens encerclent le troupeau, zigzaguent sans cesse pour tenter de fermer les mailles du filet. Les zigzagues peuvent évoluer en de larges manœuvres contournant l'arrière du troupeau, avec des brusques crochets dès qu'une bête s'écarte de la trajectoire. Ces manœuvres ressemblent tout à fait aux manœuvres d'encerclement et de rabattage des loups sur les troupeaux d'ongulés pour les diriger vers des loups embusqués. Parfois, le chien s'arrête et regarde fixement le troupeau, le corps aplati, à la quête du moindre mouvement de sa « proie », donnant alors la chasse si un animal s'écarte du troupeau. Là aussi, ce comportement rappelle le comportement du loup, ceux les plus en avant peuvent marquer un temps d'arrêt s'aplatissant parfois à la limite de la distance de fuite de la proie, avant de fondre sur elle, surtout si elle s'écarte du reste de la harde. Ce comportement permet par ailleurs, aux autres loups sur les ailes, de se déployer à loisir.

Ainsi, dans le cas du chien conducteur de troupeaux, on cherche à promouvoir un comportement de prédation. Contrairement aux chiens gardiens de troupeaux, les bergers évitent, durant la période de socialisation, de laisser les chiens en contact important avec le troupeau. En fonction des tâches à accomplir, les éleveurs privilégieront certains patterns comportementaux bien définis, en fonction des races. Généralement, les comportements regarder, fixer en position d'affût, poursuivre sont recherchés et les morsures écrasantes sont une faute. Là encore, la mise à la reproduction de certains individus aux caractéristiques recherchées, d'autant que ces comportements sont strictement héréditaires (51), sera un élément essentiel pour sélectionner au sein d'une race des patterns comportementaux spécifiques.

C) Conclusion

Le comportement de prédation est génétiquement programmé mais différentes races et mêmes différents chiens n'expriment pas ce programme de la même manière. Ces comportements, de type instinctif, apparaissent au cours d'une période spécifique lors de l'ontogenèse et sont engendrés, ou dirigés, par, ou vers un stimulus environnemental spécifique et approprié. Ainsi, si on met à disposition d'une chienne un enregistrement de cris de détresse d'un chiot, elle amènera le magnétophone dans la tanière ou la litière, mais seulement dans les 12 jours qui suivent la parturition (51). L'homme pourra intervenir au cours de l'ontogenèse, pour favoriser ou empêcher la survenue de certains items comportementaux (par exemple en supprimant le stimulus déclencheur au cours de la période donnée). Mais s'est pourtant à travers un long processus de sélection que l'homme a pu accentuer ou supprimer certaines parties du programme, certains patterns moteurs, parmi le vaste ensemble des comportements présents chez l'espèce originelle qu'est le loup. Ce vaste processus chorégraphique de sélection a ainsi engendré les comportements spécifiques de races. Une amélioration, une exacerbation, une spécialisation de certains patterns moteurs, à des fins précises, ont ainsi émergés alors que d'autres, devenus inutiles voire nuisibles pour la fonction et le rôle auquel le chien a été promis, ont été supprimés ou atténués volontairement ou involontairement. Que ces comportements spécifiques soient renforcés par un apprentissage faisant intervenir des conditionnements opérants ou classiques, ou que ces comportements soient issus d'une motivation endogène, c'est à dire que la récompense pour le chien apparaît par la simple réalisation du comportement, là n'est pas tant le problème pour

expliquer l'avènement et le maintien de ces comportements. En effet, ces deux composantes sont vraisemblablement intimement liées et semblent toutes deux intervenir, même si des proportions variables peuvent leur être assignées, en fonction du comportement sélectionné (cf le chien qui chasse pour lui ou pour son maître). En tout état de cause, l'incroyable processus de sélection a dû nécessiter, et nécessite encore, une observation attentive et scrupuleuse des performances réalisées par les chiens, afin de sélectionner certains variants et aboutir à cette si grande diversité de chiens aux comportements si éclectiques. Finalement, tout se passe comme si l'ensemble de la population canine domestique englobait la totalité du système de prédation du loup mais un chien dans sa singularité n'en exprime que certains items plus ou moins développés.

CHAPITRE IX

DOMAINE VITAL ET TERRITORIALITE CHEZ LE LOUP

Le loup peut s'adapter aussi bien à des proies très diverses qu'à des environnements forts différents. On le rencontre dans les zones céréalières ou dans des plantations de pins en Espagne, dans des régions semi-arides comme le plateau du Golan ou le Sinai en Egypte, en Arctique affrontant des températures de -50° , dans les montagnes du Kazakhstan, dans les grandes forêts de Pologne, dans les alpages du Mercantour ou dans les toundra et taïga d'Asie septentrionale. Les loups ont tendance à former des groupes sociaux. Les meutes formées sont principalement des cellules familiales regroupant un couple de reproducteurs et leurs descendants, généralement âgés de deux à trois ans et moins. Ainsi, les loups vivent souvent en groupe de deux à sept individus, avec des fluctuations de l'effectif liées aux phénomènes de dispersion et de mortalité. Pourtant il n'est pas rare de rencontrer des groupes de plus de huit individus. Raush (cité par 50), estime le pourcentage de bandes supérieures à huit loups à un peu moins de 30 %. Ce même auteur rapporte l'exemple d'un groupe comptant trente six individus en Alaska. Mech (192), cite le cas d'une meute de dix sept loups et d'une autre de vingt trois loups dans le Minnesota. Sur l'île Royale, il est souvent fait mention d'une meute de grande taille notamment entre les années 1959 et 1966 (de 15 à 22 loups) (140) et dans les années 1975 (18 loups) (233). En Alaska, Mech observe des meutes de vingt loups et même une meute de vingt neuf loups (50). Les meutes de plus grande taille s'observent généralement en hiver. Elles peuvent compter plusieurs couples reproducteurs dont les femelles sont souvent apparentées (191). Les mâles ne sont généralement pas apparentés à leurs compagnes (191). Ces grandes meutes résultent souvent d'un regroupement temporaire de plusieurs meutes dont certains membres peuvent être apparentés. Elles peuvent s'observer suite à l'absence de dispersion des jeunes loups, quand la nourriture est abondante, en particulier pour les plus grandes proies comme l'élan en Alaska. Cette vie en groupe autoriserait la défense d'un territoire, assurant une meilleure exploitation des ressources, de type exclusive, et une prise en charge des petits plus sûr et plus durable (152). Avec des densités variant de 1 à 2 loups jusqu'à 50 à 70 loups pour 1 000 kilomètres carrés dans certaines réserves (24), les loups peuplent différentes niches écologiques où les pressions environnementales varient. Afin d'essayer de comprendre comment s'organise la vie des meutes et des loups dans leurs environnements, nous allons aborder différentes approches de l'investissement spatial des loups et les formes que peuvent revêtir la territorialité.

I) Définition

A) Domaine vital

↳ Définition

Le domaine vital se définit comme l'ensemble des lieux fréquentés par un individu ou un groupe d'individu au cours d'une période donnée. Bert (59), approfondit cette définition en parlant d'espaces utilisés par les animaux, et par là même, renvoie à l'ère géographique dans laquelle vivent les animaux mais aussi à la façon dont ils l'utilisent.

↳ Structure

Le domaine vital se compose de localités au sein desquelles l'animal manifeste des activités spécifiques. Ces zones sont un ensemble de ressources reliées les unes aux autres par un réseau de sentiers parcouru plus ou moins régulièrement et distribuées sur une surface limitée (zone de repos, points d'eau, d'alimentation etc.). Le concept de domaine vital se distingue de celui de territoire, même si dans la littérature ils sont souvent confondus.

B) Territoire

↳ Définition

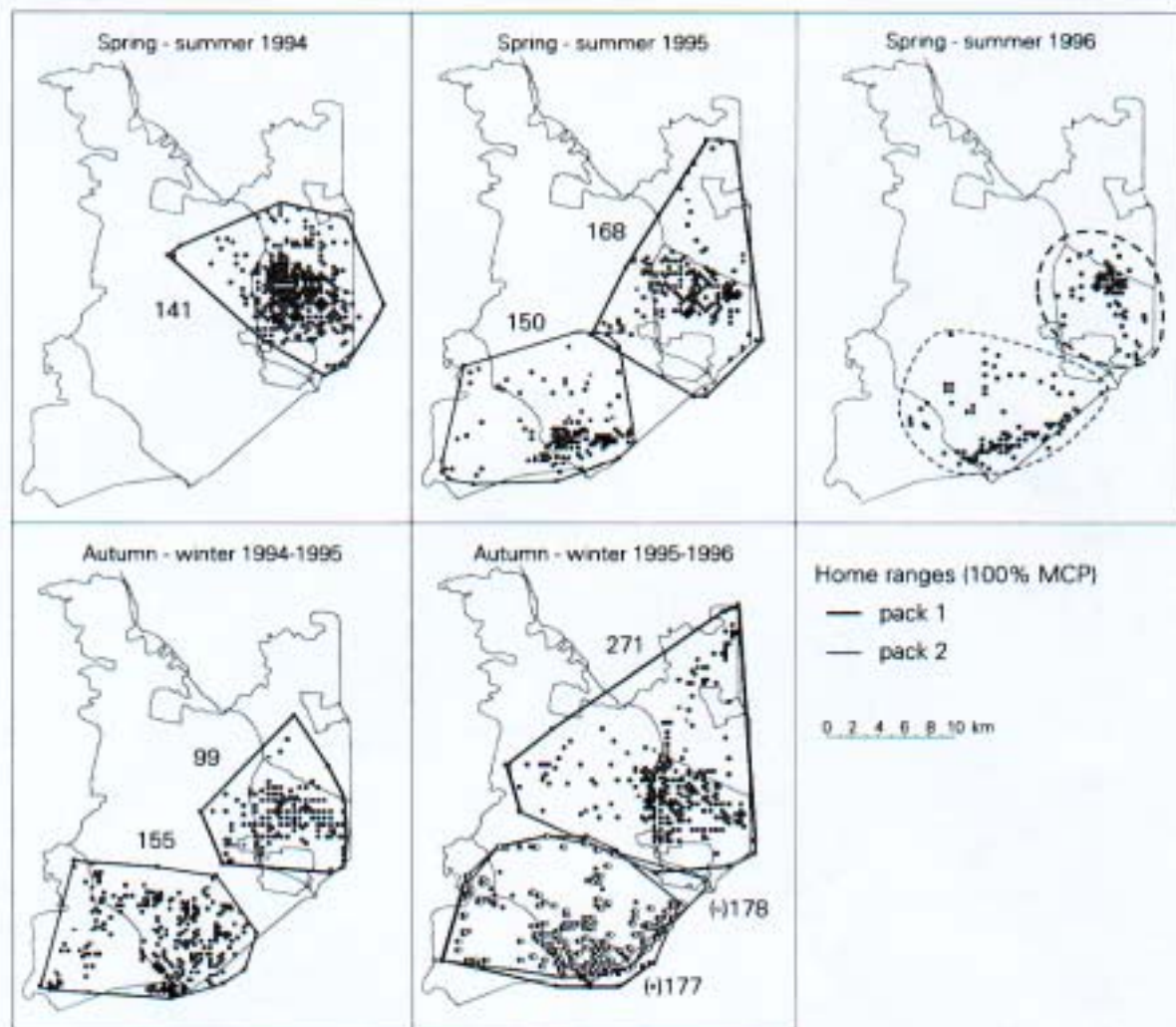
Le territoire désigne une partie du domaine vital généralement central qui est défendu contre les intrus. La défense consiste en des attaques, des défis, des vocalisations et autres manifestations de signalisations. Il est aussi également défini comme une portion du domaine vital dans laquelle le ou les résidents s'opposent par certains comportements ou signaux à l'intrusion de congénères (59). Selon cette définition, le territoire peut être assimilé à une propriété exclusive. Cette approche de type éco-éthologique, peut prêter à caution comme on pourra le constater, cependant, c'est à travers ces concepts qu'il nous faut tout d'abord étudier la notion de territoire chez le loup.

II) Le domaine vital des meutes

A) Méthode d'exploration

Le domaine vital se définit comme une aire géographique délimitant un ensemble de localisations enregistrées au cours d'une période donnée. Il regroupe en général, 95 % des points enregistrés (ce qui équivaut à environ $84 \% \pm 8$ de l'aire représentée par l'ensemble des points) (201). La cartographie et l'estimation de la taille du territoire s'établissent à partir d'une méthode développée par White et Garrot (214), utilisant le m c p, c'est à dire le minimum convexe polygone qui nécessite entre 40 et 80 points de localisation. Les excursions de plus de cinq kilomètres sont généralement éliminées de l'analyse, pour celle inférieure à cinq kilomètres les auteurs utilisent 95 % du minimum convexe polygone pour les écarter de la circonscription du territoire. La figure 1 donne un exemple de polygone sensé refléter le domaine vital des loups. Les loups utilisent de manière inégale leur territoire au sein de leur domaine vital. Ils ont tendance à regrouper leur activité et à passer le plus clair de leur temps sur un espace restreint nommé *core areas*. Cet espace est délimité par l'utilisation de 50 % des localisations. Le plus souvent ces lieux sont généralement bien délimités géographiquement (exemple rivières etc.) et sont peu pénétrés par les humains. Les loups y concentrent la majorité de leurs sites de repos (qui constituent 48 à 65 % de leur activité diurne pour 22 à 28 % de déplacements et 6 à 10 % d'activité alimentaire) (106-185-233). La chasse a lieu sur l'ensemble du domaine vital, mais pour des repos plus longs, les loups retournent souvent au sein de la coreareas où par ailleurs ils établissent généralement leur tanière.

Figure 1– Variations saisonnières du domaine vital de loups biélorusses, calculé à partir de 100 % du polygone convexe minimum. Les nombres représentent la taille du domaine vital en km² (214)



B) Des résultats très éclectiques

Les résultats concernant la superficie du domaine vital utilisé par les loups varient considérablement.

Une meute de deux à sept loups étudiée par Mech (182), dont l'origine fut une femelle qui avait parcouru une aire de 4 117 kilomètres carrés en trois mois avant de s'installer avec un mâle près du lac de Perch dans le Minnesota, utilisa un territoire hivernal de 62 à 85 kilomètres carrés de 1973 à 1981. Ce territoire incluait une décharge régulièrement fréquentée. La première année, le mâle reproducteur disparut et fut remplacé par un mâle qui avait parcouru près de 300 kilomètres carrés dans les trois mois précédents. Ce mâle resta le seul mâle reproducteur jusqu'à la fin de l'étude.

A contrario, une meute en Alaska occupa 3 000 kilomètres carrés (50). Entre ces deux extrêmes, les études présentent de grandes variations de la superficie du domaine vital utilisé par les loups.

En Europe, Okkarma (214), établit un récapitulatif des domaines vitaux annuels fréquentés par les loups, à partir des résultats de plusieurs études, incluant la sienne, dont les

données furent réévaluées en fonction de critères mentionnés ci-après. Ainsi, on observe en Europe des domaines vitaux de 80 à 500 kilomètres carrés.

Tableau 1 (214) – Résumé de la taille des domaines vitaux chez les loups eurasiatiques. Les données sélectionnées répondent aux critères suivants :

① radio pistage > 6 mois ; pistage dans la neige > à un hiver

② statut territorial des loups appartenant à des meutes, les loups solitaires sont exclus de l'analyse

Country (Region)	Latitude (N°)	Home-range size (km ²)		Pack size	Source
		Established population	Colonizing population		
Spain (Leon, Zamora)	42	195 ^(a) 243 ^(a)			Vilà et al. (1990) Vilà et al. (1990)
Portugal (Nogueira)	42		78 ^(b) 139 ^(b)		Pereira et al. (1985) Pereira et al. (1985)
Georgia (Kavkazskii Reserve)	44	80 ^(c) 100 ^(c) 120 ^(c)		7-8 5-7 7-8	Kudaktin (1979) Kudaktin (1979) Kudaktin (1979)
Poland (Bieszczady)	49	82 ^(d) 84 ^(d) 90 ^(d)		6-7 3-9 3-5	Smietana and Wajda (1977) Smietana and Wajda (1977) Smietana and Wajda (1977)
Poland (Bieszczady)	53	167 ^(e) 170 ^(e)		4-6 5-7	This paper This paper
Russia (Darvinskii Reserve)	58	141 ^(f) 174 ^(f) 191 ^(f) 191 ^(f)		5 7 6 8	Kaleckaya (1973) Kaleckaya and Filonov (1987) Kaleckaya (1973) Kaleckaya and Filonov (1987) Kaleckaya and Filonov (1987) Kaleckaya (1973) Kaleckaya and Filonov (1987)
			314 ^(f)	6	Kaleckaya (1973) Kaleckaya and Filonov (1987)
Sweden	66		500 ^(g)	2	Haglund (1968)
Sweden	68		415 ^(h)	3	Bjarvall and Isakson (1982)

(a) Two territorial females of six wolves studies by radiotracking (1988-1990) could be used based on our criteria.

(b) Two of five radiotracked wolves were followed for > 6 months in 1982-1983; we calculated sizes of home ranges by planimetry as 100 % MCP from maps of locations (Pereira et al., 1985: maps 3 and 26).

(c) Packs snowtracked and observed in 1972-1975.

(d) Packs snowtracked in 1991-1995.

(e) Mean sizes of autumn-winter and spring-summer home ranges (1994-1996) of two packs.

(f) We calculated sizes of home ranges of snowtracked packs by planimetry as 100 % MCP from maps published by the authors and a scaled map of the Darvinskii Reserve from Kaleckaya et al. (1988) ; established population in 1952-1959 and 1982-1983, colonizing population in 1969-1970.

(g) Wolves snowtracked in March-June 1966.

(h) Wolves studied by snowtracking in January-July 1978; we calculated home-range size by planimetry as 100 % MCP of routes (Bjarvall and Isakson, 1982).

En Amérique du Nord, Messier (201), établit des domaines vitaux annuels dans le sud ouest du Québec de 110 à 625 kilomètres carrés avec en moyenne 320 kilomètres carrés.

Tableau 2 (201) – Domaines vitaux de loups radio pistés au Québec

Pack identification N°.	Year	Territory (km²)	Pack size	Moose (n°./km²)	N°. Of radio fixes
H1	1980 - 1981	305	2	0.29	53
H1	1981 - 1982	340	6	0.27	222
H1	1982 - 1983	575	5	0.28	245
H1	1983 - 1984	475	6	0.27	117
H2	1980 - 1981	425	7	0.37	163
H2	1981 - 1982	500	6	0.34	340
H2	1982 - 1983	625	7	0.34	409
H2	1983 - 1984	350	3	0.37	112
H4	1981 - 1982	215	4	0.37	87
H4	1982 - 1983	210	?	0.37	68
H5	1983 - 1984	285	?	0.37	109
H6	1982 - 1983	430	8	0.34	166
H6	1983 - 1984	380	7	0.34	120
H8	1982 - 1983	440	?	0.37	37
L1	1981 - 1982	275	3	0.24	74
L2	1980 - 1981	300	4	0.25	45
L2	1981 - 1982	225	4	0.24	81
L2	1982 - 1983	295	3	0.23	96
L2	1983 - 1984	250	2	0.21	58
L3	1982 - 1983	285	2	0.23	68
L4	1980 - 1981	130	2	0.25	32
L4	1981 - 1982	145	5	0.24	103
L4	1982 - 1983	185	6	0.23	256
L4	1983 - 1984	165	6	0.21	98
L5	1982 - 1983	400	6	0.23	114
L5	1983 - 1984	330	3	0.21	54
L6	1983 - 1984	190	2	0.21	55
L7	1982 - 1983	245	4	0.23	45
L8	1981 - 1982	365	3	0.22	84
L8	1982 - 1983	300	2	0.22	60

Dans le Yukon, Hayes (131), observe des territoires hivernaux sur 30 jours variant de 722 à 3 800 kilomètres carrés avec en moyenne 1 478 kilomètres carrés. Dans le nord est de l'Alberta, Fuller (106) mentionne des territoires hivernaux allant de 357 à 1 779 kilomètres carrés et des territoires estivaux de 195 à 629 kilomètres carrés.

Tableau 3 (106) – Territoires saisonniers de loups radio pistés de novembre 1975 à juin 1978 dans le Nord Est de l'Alberta

Pack name or lone wolf number	Season	Range of observation dates	Wolves in pack (N)	Radio-collared wolves (N)	Locations (N)		Territory size (Km ²)(a)	Walter wolf density (Km ² per wolf)
					Pack	Individual		
Muskeg River	Summer	4 Aug 76-16 Sep 76	4 ad, ≥6 pups	1	9		247	
	Winter	18 Sep 76-24 Apr 77	8-10	1-3	126	267	1,779	198
	Summer	29 Jun 77-10 Sep 77	8 ad, ≥5 pups	2-3	25	33	532	
	Winter	19 Sep 77-30 Apr 78	9-13	2-3	147	227	1,289	129
	Summer	1 May 78-30 Jun 78	8 ad, ≥4 pups	1-2	36	40	426	
Synchrude	Winter	12 Nov 77-27 Apr 78	7-12	1-3	61	65	689	73
	Summer	1 May 78-30 Jun 78	5-9 ad, ≥7 pups	1	26		435	
Black	Winter	17 Feb 78-27 Apr 78	3	1	55		357	119
	Summer	1 May 78-30 Jun 78	2-3 ad, ? pups	1	17		195	
Louise Creek	Winter	12 Mar 76-22 Apr 76	2	1	10		546	273
	Summer	1 May 76-16 Sep 76	2 ad, ≥3 pups	1	24		629	
6171	Winter	17 Feb 78-27 Apr 78	1	1	40		95	
	Summer	1 May 78-30 Jun 78	1	1	16		237	
6168	Winter	3 Feb 78-18 Apr 78	1	1	40		95	
Foley Lake	Winter	5 Nov 75-18 Apr 76	7	1-2	25	37	645	92
	Summer	26 Apr 76-11 Aug 76	≥4, ? pups	2	11	15	277	
Saulteaux River	Winter	10 Nov 75-31 Jan 76	6	1	10		237 (530)(b)	40 (88) (b)

(a) Area determined by minimum-perimeter-polygon method (Mohr 1947).

(b) Due to small sample size, numbers in parentheses are the best estimates of territory size and density as determined from the ratio (with Foley Lake Pack) of 95 % probability ellipses of home range sizes (Koepl et al. 1975).

En ce qui concerne les *core areas*, peu de données sont disponibles si ce n'est dans l'étude de Okkarma où ces aires représentent de 11 à 23 kilomètres carrés, ce qui constitue 5 à 13 % du domaine vital utilisé par les loups.

Ainsi, la taille des domaines vitaux fréquentés par les loups présente d'importantes disparités. Quels peuvent être les facteurs de ces variations ?

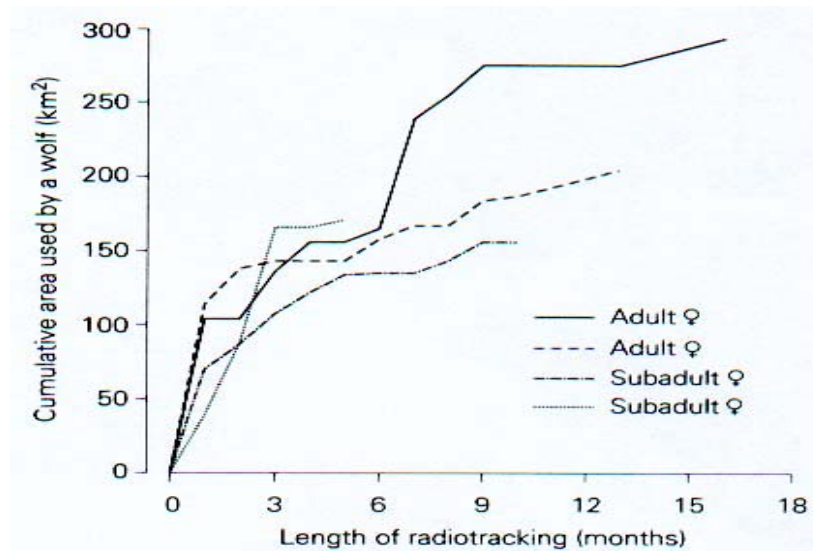
C) Les facteurs de variation

1) Méthodologie

Un des premiers facteurs de variation est l'outil mathématique utilisé puisqu'à partir des même points, on observe une différence de superficie de 2 à 3 entre la méthode minimum convexe polygone et la méthode minimum concave polygone par exemple (214). De plus, la durée d'enregistrement est importante dans la mesure où plus elle augmente, plus la taille du domaine vital augmente (figure 2 mais aussi Pereira et Vilà cité par 214). Une bonne estimation du domaine vital nécessite, selon Okkarma, 9 à 12 mois de radio pistage. Les

enregistrements doivent se faire aussi bien la nuit que le jour, puisque le jour, les propensions à localiser les loups dans les sites de repos, qui se concentrent dans moins de 50 % du domaine vital, sont plus importantes. La nuit par contre, les loups peuvent faire des excursions de courtes durées, mais sur de longues distances, pour la chasse. Enfin, la durée des enregistrements et leurs fréquences (journalière, hebdomadaire, etc.), sont également une source de variation importante.

Figure 2 (214) – Augmentation de la taille estimée du domaine vital (100 % MCP) de 4 loups de la partie polonaise de la forêt de Bialowieza relative à la durée du radio pistage



2) Statut social et saisons

On observe en général une diminution du domaine vital utilisé en été (106-201-214). Cette différence d'utilisation de l'espace est essentiellement liée au statut reproducteur des individus de la meute.

Dans les deux mois qui précèdent la mise bas, les femelles reproductrices, étudiées par Okkarma, investissent un domaine 20 % plus petit que leur territoire hivernal. Dans les deux mois qui suivent la parturition, les mères restent à proximité de la tanière dans une aire qui représente environ 10 % de leur domaine hivernal (214).

Dans les semaines qui précèdent la mise bas et jusqu'au sevrage des louveteaux (vers un mois), les femelles reproductrices passent plus de 80 % de leur temps à la tanière. Puis elles s'absentent de plus en plus souvent (jusqu'à 60 à 90 % du temps loin des louveteaux) (38), dans des activités de prédation, pour assurer une demande de plus en plus importante pour les jeunes en croissance.

Dès le début, le mâle reproducteur passe le plus clair de son temps à rechercher de la nourriture en quittant la tanière vers l'aube pour revenir de manière plus aléatoire souvent le soir, une fois une source de nourriture acquise.

En règle générale, les louveteaux restent 7 à 10 semaines à proximité de la tanière. A partir de la fin mai à début juillet, en fonction des latitudes, la meute quitte la tanière. Les louveteaux trop petits pour suivre les adultes à la chasse, les attendent en passant la majorité de leur temps dans des aires réduites (clairières etc.), généralement inférieures à 4 000 mètres carrés (152), communément appelées sites de rendez-vous. Ils y sont soit laissés seuls, notamment la journée pour les loups étudiés dans le Minnesota (126), soit accompagnés d'un ou plusieurs loups plus âgés. Différents sites de rendez-vous peuvent être utilisés successivement jusqu'au moment où les louveteaux soient suffisamment grands pour suivre

les adultes. Dans une étude canadienne des années 1970, différents sites, de 1.6 à 6.4 kilomètres carrés, furent utilisés (152). La durée d'occupation d'un site peut aller de 10 jours à 2 mois. Jusqu'à 10 sites peuvent être utilisés par une meute au cours d'une même saison. Mais la tanière, ou un site de rendez-vous proche, peut être utilisée jusqu'à la fin de la période estivale. Comme pour la tanière, certains sites peuvent être utilisés d'année en année. Progressivement, les louveteaux passent d'une vie sédentaire à une vie plus nomade et la meute abandonne ces lieux en automne. Cependant, des membres de la meute peuvent y retourner parfois plusieurs jours notamment lors de séparation avec le reste du groupe. Mech rapporte l'utilisation de sites de rendez-vous dans le Minnesota jusqu'à la fin janvier (124).

La vie sédentaire des louveteaux conditionne les mouvements des adultes qui se déplacent en étoile (figure 3, a et c). Lorsque pour certaines meutes les louveteaux sont déplacés, ces changements engendrent une modification évidente dans l'agencement spatial des adultes (figure 4, c).

Les jeunes et les adultes non reproducteurs sont moins affectés par la présence des louveteaux. Ils voyagent à travers tout le domaine de la meute, souvent séparément. Dans l'étude de Messier au Québec, les loups non reproducteurs fréquentaient peu les sites occupés par les louveteaux (201).

Figure 3 (201) – Utilisation du domaine vital pour 2 meutes reproductrices H6 et L4 durant la période estivale comparée avec la période hivernale.

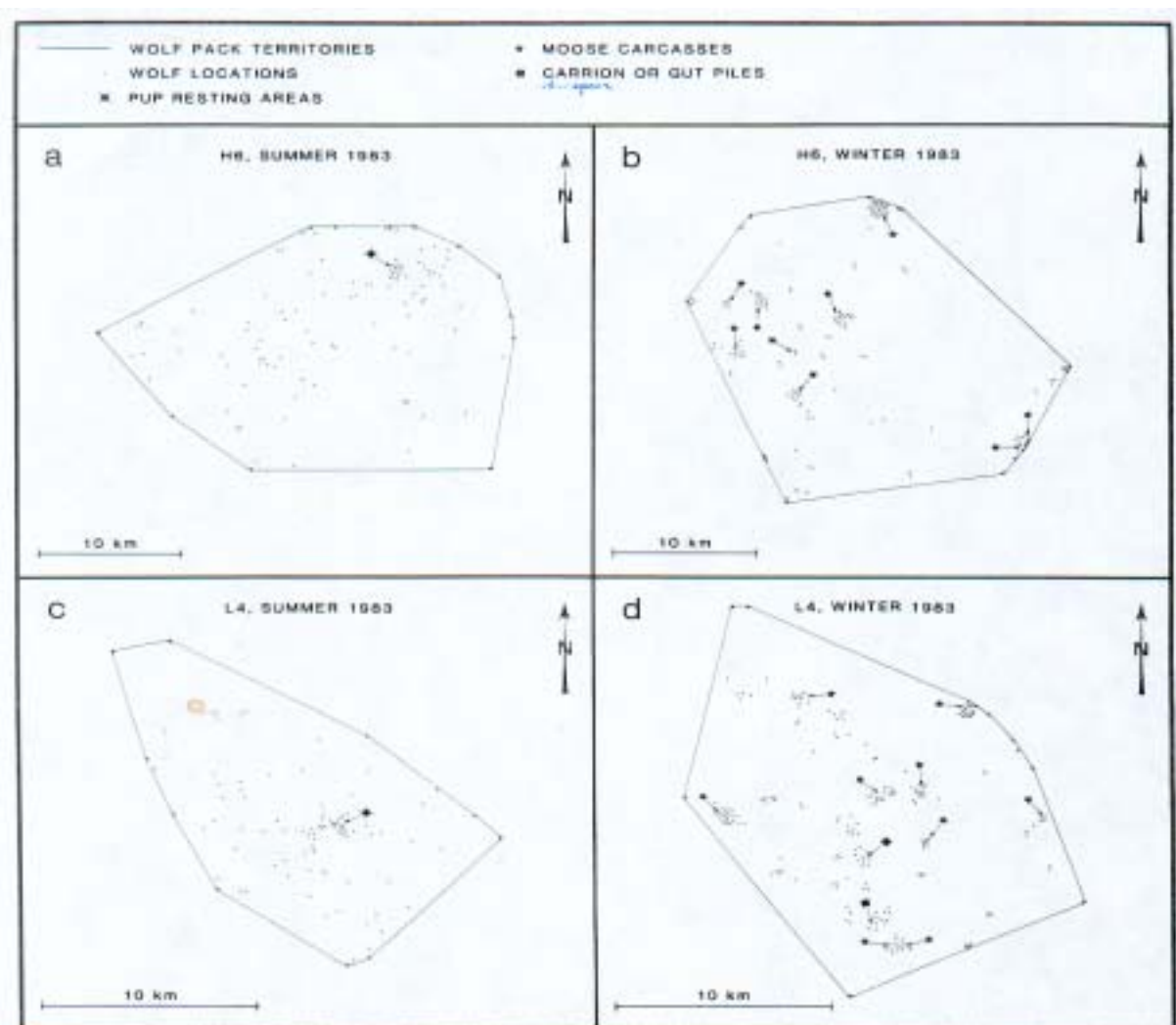
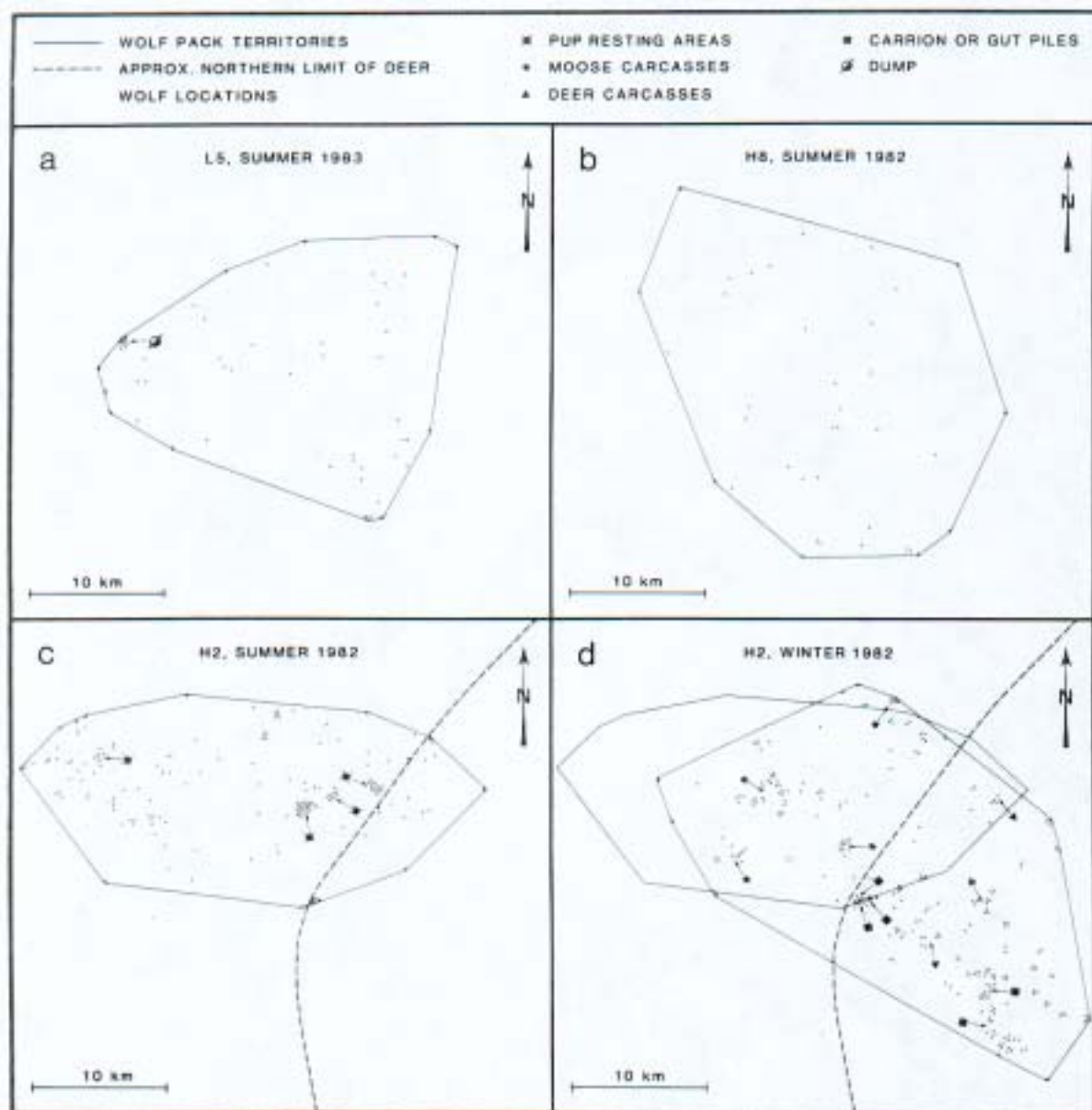


Figure 4 (201) – Utilisation du domaine vital pour 2 meutes non reproductrices L5 et H8 durant la période estivale et représentation d'un changement territorial saisonnier exprimé par une meute reproductrice H2



Dans celle de Harrington (126) dans le Minnesota, les louvards (jeunes de un an), passaient plus de 50 % de leur temps vers les louveteaux. Cette tendance s'accroissait alors que l'été progressait. Pour l'auteur, les sites de rendez-vous sont des lieux d'échange de nourriture dont les subordonnés pourraient tirer bénéfice. Ils peuvent intercepter de la nourriture, ce qui expliquerait leur retour plus stéréotypé à la tombée de la nuit quand les loups commencent à revenir avec le butin de leur chasse, ou tirer partie d'informations concernant la localisation d'une proie. A titre d'exemple, l'auteur cite une excursion de 48 heures de la meute, à 16 kilomètres de leur site de rendez-vous habituel, sur une carcasse d'élan. Cette excursion s'est accompagnée d'une augmentation de la présence des subordonnés sur le site de rendez-vous pendant les 15 jours suivants. Comme si ces derniers anticipaient une découverte similaire. Par conséquent l'organisation spatio-temporelle des loups non reproducteurs paraît tributaire de la disponibilité en ressources, qui influe sur la

réussite de leurs excursions. Elle peut varier d'une meute à une autre en fonction de la qualité (expérience, type de liens sociaux etc.) des individus qui la composent.

Pour les meutes non reproductrices, durant l'été, l'utilisation du terrain reste plus restreinte qu'en hiver, mais la différence est plus réduite (75 % de l'aire hivernale) (214). Ces meutes non reproductrices parcourent leur territoire plus librement et l'utilisent de façon plus homogène (figure 4 a et b).

En hiver, les mouvements de la meute sont essentiellement influencés par la présence des carcasses des proies auprès desquelles les loups restent plusieurs jours (figure 3 b et d).

Les différences d'utilisation du territoire en fonction des saisons sont également reflétées par la variation des liens sociaux au sein de la meute. Au printemps et en été, Okkarma (214), a révélé que dans 65 % des cas, les loups se déplacent seul ou en paire avec quelques observations de la famille réunie en fin d'été. Ce résultat tombe à 38 % en hiver avec dans 51 % des cas plus de 4 loups se déplaçant ensemble.

3) Distribution des ressources et contraintes environnementales

↳ Statut de la population

Voskar (cité par 214), rapporte que le domaine vital des loups en Slovaquie était plus grand après des années de persécution humaine lorsque les densités de loups étaient plus faibles.

↳ Latitude

Okkarma (214), explorant les données relevant de différentes études en Europe, révèle que le statut de la population et la latitude expliquent 65 % des variations observées. En effet, le domaine vital passe de 80 – 240 kilomètres carrés dans le sud de l'Europe à 415 – 500 kilomètres carrés dans le nord. L'utilisation de petits territoires de l'ordre de 50 kilomètres carrés par les loups en Inde corrobore cette idée (249). Pour Okkarma, ces différences observées en fonction des latitudes seraient liées à la répartition des chevreuils, proies essentielles en Europe pour le loup. Une densité continue de chevreuil en Europe Centrale et dans le Causase coïnciderait avec les plus petits domaines vitaux (80 à 200 kilomètres carrés). Même si cette idée reste une supposition de l'auteur, elle soulève l'importance de la disponibilité en proies, dans l'évolution de l'utilisation du domaine vital.

↳ Densité en proies, contexte sociobiologique et investissement territorial.

Messier (201), synthétisant les données établies en Amérique du Nord, établit une corrélation positive entre la densité des proies et celle des loups (tableau 4). Pour une densité de 0,2 à 0,4 élan par kilomètre carré, chaque loup occupe approximativement 85 kilomètres carrés. Pour une densité de 0,8 élan par kilomètre carré en Alaska, chaque loup occupe approximativement 55 kilomètres carrés. Pour des densités supérieures, de l'ordre de 1 à 2,6 élan par kilomètre carré comme sur l'île Royale, on observe des territoires de 10 à 50 kilomètres carrés par loup. Cependant, pour des variations moins importantes dans la densité des proies (de 0,2 à 0,4), comme dans l'étude de Messier au Québec, l'aire occupée par loup reste indépendante de la disponibilité en élan. Pour ces densités, la taille de la meute se trouve corrélée positivement à la densité en proies. Les différences observées (en moyenne 390 kilomètres carrés par meute de 5,7 individus dans une zone de 0,37 élan par kilomètre carré comparativement à des territoires de 255 kilomètres carrés par meute de 3,7 individus pour 0,5 élan par kilomètre carré), suggère une relation exponentielle entre la taille de la

meute et du territoire (220). Ainsi, Messier comme Peterson (233), considèrent que l'ajustement de la taille du territoire des loups à une densité de proies fluctuante, nécessite de considérer l'influence concomitante de la taille de la meute. Cependant, différentes études ne corroborent par ces données.

Tableau 4 (201) – Taille des meutes et densités des loups et des élan pour différents écosystèmes boréaux en Amérique du Nord

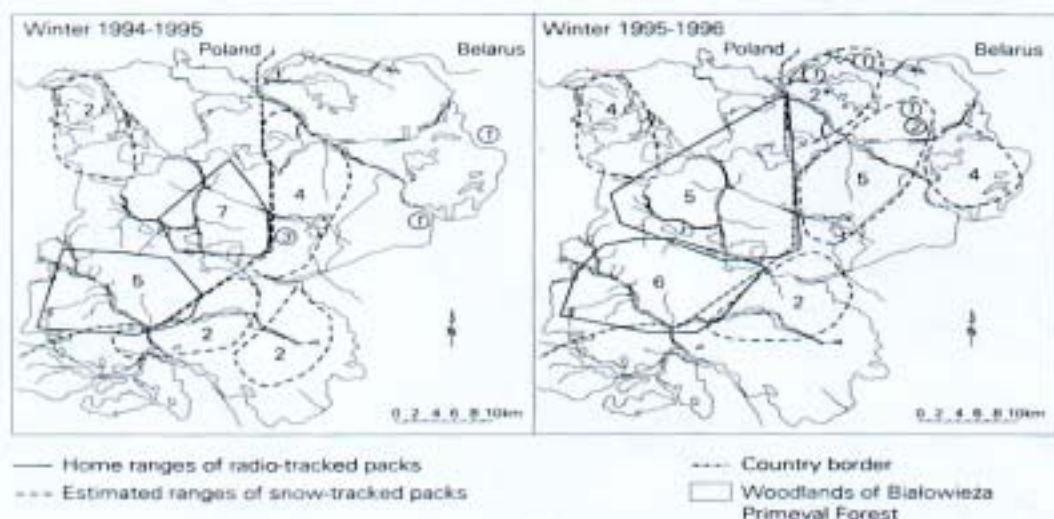
Area	Wolf Density/100 km ²	Pack size	Moose density km ²	Source (a)
SW Québec (LP area)	0.8	3.7	0.2	This study
NE Alberta (Athabasca River)	0.8	4.4(b)	0.3	Fuller and Keith 1980
NW Ontario (Pukaskwa)	1.5	4.0(b)	0.4	Bergerud et al. 1983 (from table 1)
SW Québec (HP area)	1.4	5.7	0.4	This study
S Alaska (Kenai Peninsula)	1.1 – 2.0	11.2	0.8	Perterson et al. 1984
Isle Royale, MI (1971 – 1984)	2.0 – 9.5	8.6	1.0 – 2.2	R. O. Perterson, unpublished data
Isle Royale, MI (1959 – 1970)	3.1 – 5.1	11.1	1.5 – 2.6	Perterson 1977

(a) Only studies for which moose constituted the major prey species of wolves are included.

(b) Minimum estimate based on cursory observations of packs that were not radio-collared.

Pour Okkarma (214), une forte densité de chevreuil s'apparente certes à une diminution de la taille du territoire mais d'après des données analysées sur l'ensemble de l'Europe, il ne trouve aucune corrélation entre la taille de la meute et celle du territoire. L'exemple de la figure 5 souligne cette notion. Pour une même meute alors que le nombre d'individus diminue, la taille du territoire augmente en passant de 99 à 271 kilomètres carrés de l'hiver 1995 à 1996.

Figure 5 (201) – Nombre et distribution spatiale des meutes de loups dans la forêt primaire de Bialowieza durant l'hiver 1994, 1995 et 1996



Hayes (131), par ses travaux réalisés dans le Yukon, attire notre attention sur les difficultés de modélisation de la taille du territoire à partir d'une variable comme la densité en proies. Dans la région du lac Finlayson, la population de loup a subi une réduction importante de ses effectifs puis le nombre de loups est passé de 29 à 245 individus en 6 ans. La densité de la population, la densité des meutes et le nombre moyen de loups par meute furent semblables en 1983, avant la réduction d'effectif, et en 1996 après le redressement. Or, ces résultats s'observent en dépit d'une différence importante dans la biomasse des proies (multiplié par un facteur de 2 à 3).

L'étude du rétablissement de cette population nous aide à comprendre la dynamique d'utilisation d'un territoire. Avant le redressement, les meutes étaient peu nombreuses, de tailles réduites et la densité des loups était faible (1,4 par 1 000 kilomètres carrés). Le taux d'augmentation du nombre de loups au cours des années fut corrélé négativement à la densité des loups et positivement au taux de dispersion. Les meutes résidentes initiales ont progressivement augmenté leur nombre d'individus. De nouvelles meutes dont l'effectif s'est vu croître, se sont créées à partir de la colonisation de territoires vacants par des jeunes couples reproducteurs. Au cours des premières années du rétablissement, le taux d'augmentation des loups s'est trouvé consolidé par des taux de survie élevés et des taux de dispersion faibles. Au cours des années subséquentes, les taux de dispersion ont augmenté (ils ne dépendaient pas de la densité mais étaient reliés au nombre moyen de loups dans une meute et à la valeur de l'indice biomasse des proies/nombre de loups). Cette dispersion croissante a donné lieu à une stabilisation du nombre moyen de loups par meute et de la densité (10,3 loups pour 1 000 kilomètres carrés), comme en 1983.

Ainsi, l'agencement territorial découlant d'une augmentation de la population fait intervenir plusieurs facteurs. Le premier résulte de la colonisation de territoire par des couples reproducteurs issus de la dispersion d'autres meutes, le deuxième, de la colonisation par des meutes entières, provenant de la séparation de meutes généralement de grande taille (en moyenne 14 loups dans ce cas). Les deux meutes formées s'établissent la plupart du temps sur des territoires limitrophes, quitte à reformer la meute initiale l'année suivante. La dernière possibilité est la migration d'une meute entière vers des aires plus lointaines. En 1994, sur les 28 meutes présentes, 46 % sont originaires de la colonisation d'un couple reproducteur, 39 % de la division d'une meute, le reste provient de meutes initialement présentes.

Ces résultats soulignent le rôle essentiel du contexte sociobiologique au sein de la meute. Si la disponibilité en ressources alimentaires joue un rôle évident dans la régulation démographique et territoriale d'une population de loups, il n'est pas moins évident que le contexte sociobiologique est un facteur prépondérant. Mech (cité par 87) expose deux facteurs essentiels. Le premier est un facteur d'attachement social qui détermine le nombre de membre du clan avec lesquels chaque loup peut former des liens sociaux. Le second, facteur de compétition sociale, détermine le montant de la compétition sociale que chaque loup est susceptible d'accepter. Si ces facteurs sont difficilement quantifiables, il n'en demeure pas moins importants. Packard (cité par 202), considère que les changements en ressources alimentaires modifient le comportement social des loups, en influençant la reproduction, la dispersion et le taux de survie, à l'origine d'un ajustement en fonction des ressources disponibles. Les résultats de Messier (201), corroborent cette idée dans la mesure où les loups vivant dans la zone de faible disponibilité en proie (0,25 élans par kilomètre carré), comparativement à ceux vivant dans la zone où les ressources sont plus abondantes (0,37 élans par kilomètre carré), présentent :

- Une mortalité liée à la malnutrition et aux combats intraspécifiques supérieurs (55 / 35 %),
- Un succès reproductif inférieur (62 % de meutes reproductrices / 93 %),

➤ Des excursions extra territoriales et des dissociations de meutes supérieures.

Dans ce contexte, les meutes sont de plus petites tailles, d'autant plus que la disponibilité en nourriture par individu diminue quand la meute augmente (131). La mosaïque territoriale apparaît alors moins stable avec des formations occasionnelles et des dispersions de certaines meutes. Les loups les moins attachés à leur meute se disperseront davantage, notamment les jeunes (202). L'utilisation de territoires plus petits se trouve alors contrecarrée par une exploration plus intensive de ces mêmes aires (201).

Inversement, une disponibilité en ressources plus importante s'accompagne d'une productivité et d'un taux de survie des louveteaux plus importants, à l'origine d'un recrutement à l'intérieur du groupe plus conséquent, d'une saturation progressive de la mosaïque territoriale avec une utilisation plus extensible du territoire par des meutes plus grandes (131). La dispersion s'en trouverait retardée en raison de la rareté des aires vacantes. Les loups matures trouveraient alors un bénéfice supérieur à chercher un statut reproducteur au sein de la meute plutôt que par dispersion (201). Ce phénomène devient limité lorsque la meute atteint sa taille maximale.

Ainsi, même si ces études suggèrent quelques éléments de compréhension et de réflexion, il semble important de considérer chaque meute dans sa singularité avec un devenir qui lui est propre, dans un agencement géographique et contextuel particulier et dynamique. Chaque variable, densité en proies, taille de la meute etc. s'avère insuffisante pour prédire le territoire d'une meute tant elles sont à la fois interdépendantes, fluctuantes et de poids variables selon les contextes particuliers d'exploitation d'un lieu, les densités en loups, les disponibilités en aires vacantes etc.

III) Distribution spatiale et dispersion extraterritoriale des loups solitaires

A) Différents investissements territoriaux pour différents types de loups solitaires

Lorsque l'on étudie le territoire des loups, on fait généralement référence à l'investissement spatial d'une meute de loup. Cependant, une meute n'est pas toujours une entité stable et des loups solitaires sont fréquemment observés.

Les études réalisées sur l'île Royale (140), ont mis en évidence des variations temporaires dans la structure de la meute. Fréquemment la meute se divise en sous-groupes parfois pour plusieurs jours. Ces groupes peuvent accueillir temporairement d'autres individus, la meute se reformant lorsque leurs chemins se croisent. Cependant, certains loups vivent seuls, soit de manière permanente, soit sur de très longues périodes. Parmi ces loups solitaires, on en distingue trois types.

Le premier regroupe des loups subordonnés qui suivent la meute et peuvent la rejoindre occasionnellement, notamment lors de scissions de celle-ci. Le deuxième type regroupe des loups qui ne sont jamais acceptés par la meute mais qui vivent sur le même territoire, se nourrissant des restes laissés par celle-ci. Le troisième type regroupe des loups totalement indépendants de la meute et vivant généralement en dehors du territoire de celle-ci, en la fuyant. Mech (140), cite un exemple où un loup solitaire sentit le lieu où s'était reposée la meute. Il s'est d'abord tapi de manière soumise, pour manifester par la suite des mouvements indécis dans sa trajectoire, réagissant nerveusement au moindre stimulus, avant de fuir rapidement. Ces loups solitaires parcourent l'ensemble de l'île. Ils évitent la meute et lors de rencontres inopportunes, ils sont poursuivis et parfois tués. Ils sont souvent plus maigres et se nourrissent d'animaux déjà blessés ou très malades, voire sur des carcasses

temporairement désertées, mais aussi plus souvent de petits animaux, de façon plus discrète. Parfois, ces loups peuvent se regrouper mais le vraisemblable stress engendré par la meute voisine ne les conduit que rarement à se reproduire. On fait mention de l'existence de ces loups solitaires dans un grand nombre d'étude. Mais c'est surtout grâce aux études de Messier (202) et de Gese (113), que l'on a pu mieux connaître leurs origines et leurs devenir.

B) Les modalités de dispersion du territoire natal

Au cours des observations faites sur l'écologie des loups, un grand nombre d'individus sont observés seuls. La plupart du temps, ces individus résultent d'une dissociation temporaire du groupe, variant de quelques jours à quelques mois. Cependant, quelques loups restent solitaires sur de plus longues périodes, se déplaçant sur de plus longues distances. Ainsi par exemple, un loup fut observé sur 13 mois parcourant 2 300 kilomètres carrés à travers le territoire de différentes meutes voisines (105). Un autre sur 9 mois fut repéré sur 710 kilomètres carrés à travers trois territoires tout en passant 85 % de son temps sur un territoire donné, suggérant une familiarité voire une association préalable avec la meute (282). Les loups réalisent généralement des mouvements itératifs avec un retour préférentiel en certains lieux. Merrill (198), a par exemple observé des excursions de loups à près de 500 kilomètres de leur territoire natal avant d'y revenir 6 mois plus tard. Aux cours de ces trajets, les loups ne manifestent pas de ségrégation spatiale même si une ségrégation temporelle peut exister. En d'autre terme, ils n'évitent pas nécessairement le territoire d'une meute mais plutôt les rencontres avec celle-ci.

Selon les études, les pourcentages de loups se dispersant varient de 20 % (Fritts cité par 113), à 33 % (Peterson cité par 113). Dans l'étude de Messier (202), la plupart des loups observés seuls sont des subadultes de 1 à 2 ans (57 %). Parmi ces loups solitaires, un grand nombre réalise des excursions extraterritoriales. La plupart des loups qui quittent leur territoire natal sont des sub-adultes (53 %). Ces excursions présentent deux pics, un vers 11-12 mois et l'autre vers 17-19 mois (cf figure 6), même si certains attendent l'âge adulte (exemple d'un loup de 4 ans et demi). La plupart des loups dispersent au printemps et en automne (cf figure 7 et 8). Les distances parcourues sont variables, de 8 à 350 kilomètres avec en moyenne 88 kilomètres dans le Minnesota (113) et de 20 à 25 kilomètres en moyenne au Québec (202). Fritts rapporte une dispersion de 886 kilomètres (105). Les distances parcourues sont généralement inversement proportionnelles à l'âge. Les adultes se rendent dans des territoires adjacents ou proches, les plus jeunes investissent des territoires proches ou lointains (113). En fonction des études, on observe ou non des différences significatives liées au sexe, aussi bien pour les distances parcourues que pour les proportions d'individus se dispersant. Ballard en 1983 (cité par 113) et Fritts (105), observent une dispersion plus importante pour les mâles. Ballard, dans une autre étude en 1987 ainsi que Messier (202) et Lehman (156), notent une proportion plus importante pour les femelles. Mech et Fuller (cité par 113) et Gese (113), n'observent pas de différences significatives.

Lorsque les loups se dispersent, ils peuvent former un couple de reproducteurs, noyau d'une future meute ou ils peuvent être acceptés par une meute voisine. Les intégrations par de nouvelles meutes semblent être plus fréquentes que ce que l'on supposait auparavant (310). Ces nouvelles intégrations peuvent se produire sans heurt ou engendrer la perte d'un individu dominant voire la mort du loup qui si est aventuré. La figure 9 propose un schéma récapitulatif de la dynamique sociale et de la dynamique territoriale des loups.

Même si chaque classe d'âge semble avoir le même succès pour s'établir sur un nouveau territoire, les adultes ont un meilleur succès reproductif vraisemblablement en raison d'une maturité et une expérience supérieure (113). La disponibilité en aires vacantes à proximité est aussi un facteur déterminant pour la réussite des jeunes. Le temps mis pour

s'établir sur de nouveaux territoires, voire pour s'accoupler, varie de 1 semaine à 12 mois avec des moyennes allant de 2 à 5 mois. Par ailleurs, les voyages extraterritoriaux avant dispersions définitives sont fréquents (plus de 50 % des cas avec en moyenne 1 à 2 voyages jusqu'à 5 selon les études) (113-202). Les durées moyennes de dispersions sont de 1 à 2 semaines (113). Les dispersions se font de manière graduelle ou rapide en fonction des individus.

Finalement, il apparaît que le phénomène de dispersion est primordial et essentiel dans l'écologie du loup. Un dernier exemple synthétise cette idée. Sur les 74 louveteaux étudiés par Gese dont le destin fut connu pour des périodes supérieures à 1 an, seulement 26 sont restés dans leur territoire natal plus de 2 ans, 7 plus de 3 ans et 2 plus de 7 ans (même si quelques radio-transmetteurs furent perdus). Les schémas de dispersions s'avèrent très éclectiques. Ils sont soumis à des stratégies variables en fonctions du contexte social de la meute et des opportunités environnementales. Ils assurent une bonne dispersion génétique en constituant un pré requis essentiel, à la formation de couples reproducteurs s'établissant sur de nouveaux territoires, mais également, à l'intégration de loups étrangers dans des meutes voisines, phénomène apparemment plus fréquent qu'on ne le pensait auparavant.

Figure 6 (113) – Age (en mois) des 75 loups qui ont dispersé dans les forêts du Minnesota de 1969 à 1989.

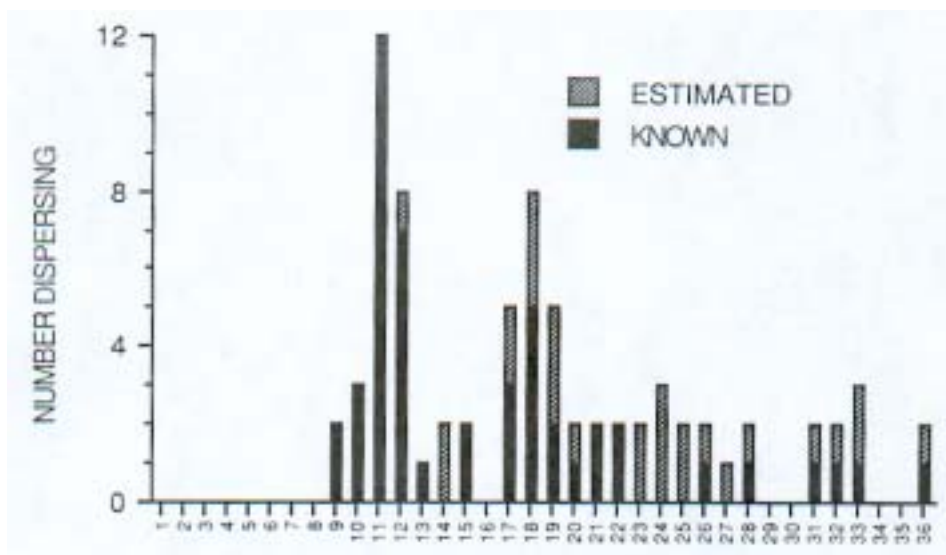


Figure 7 (113) – Saison de dispersion pour 39 mâles et 36 femelles dans les forêts du Minnesota de 1969 à 1989.

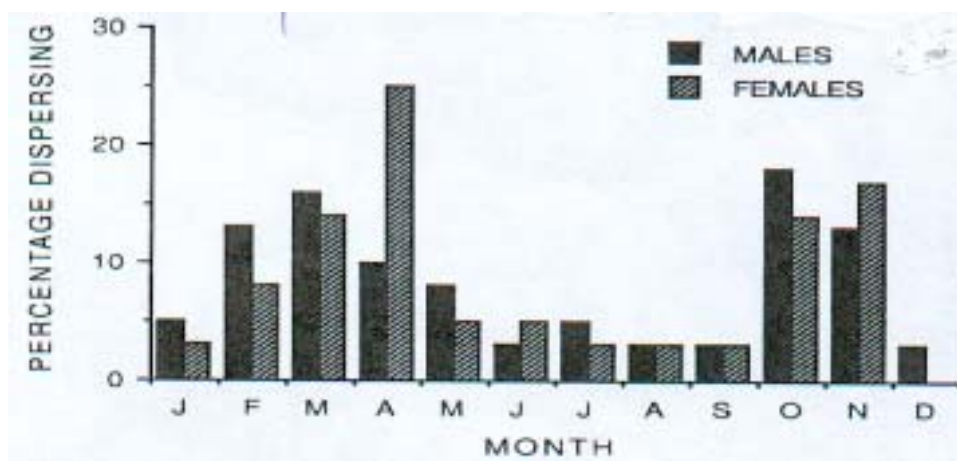


Figure 8 (113) – Saison de dispersion en fonction des classes d'âges

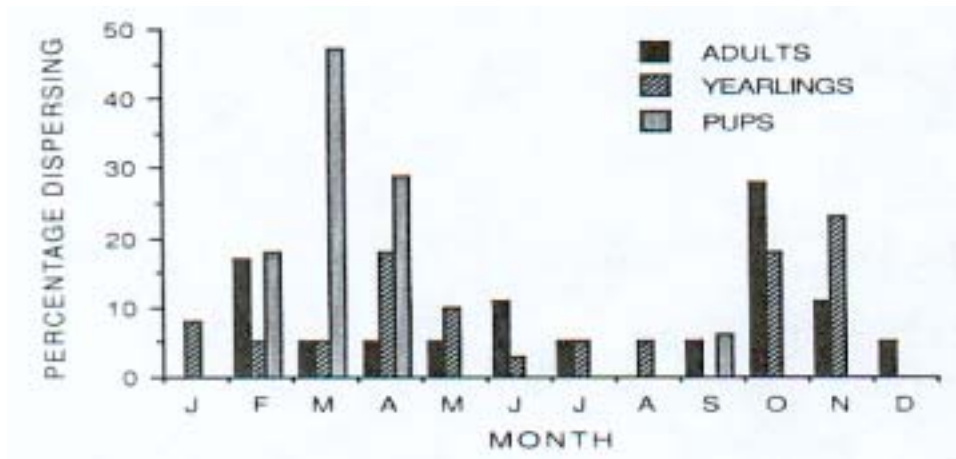
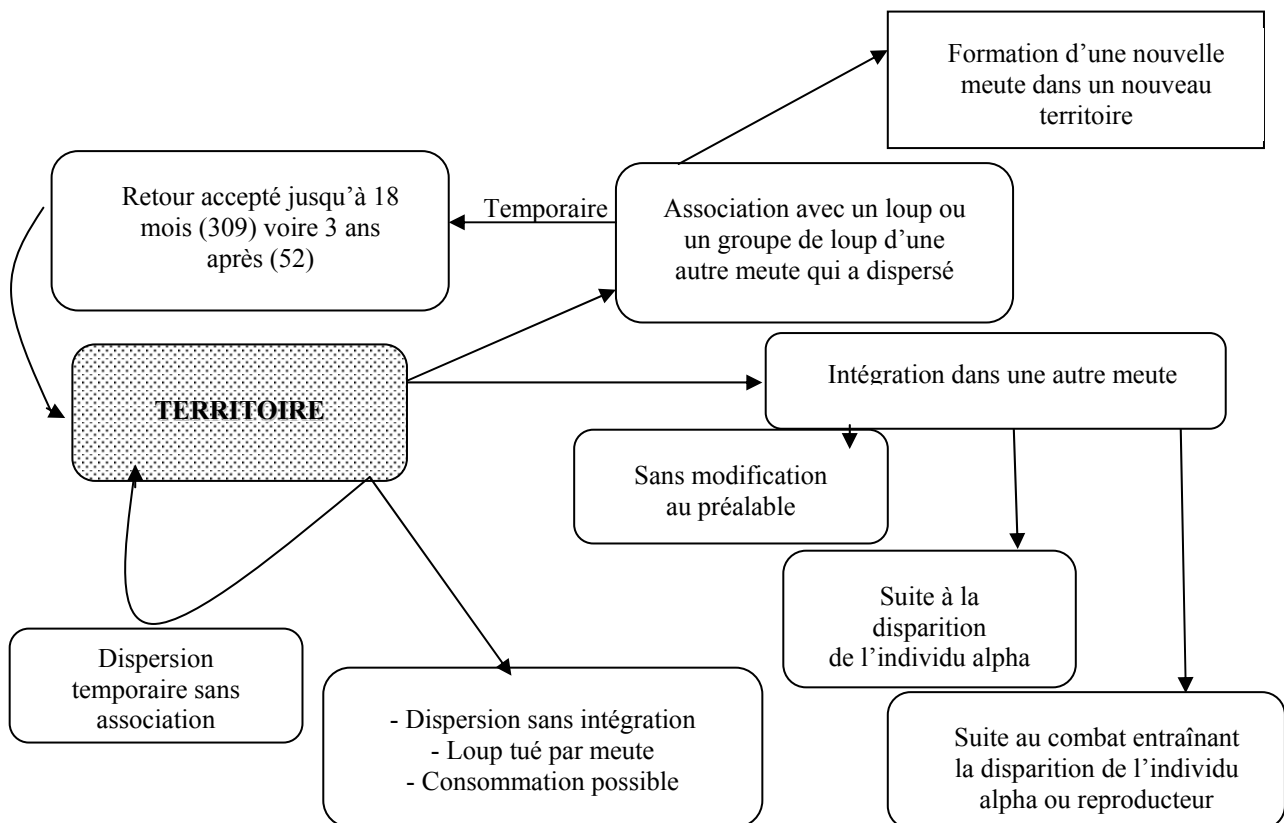
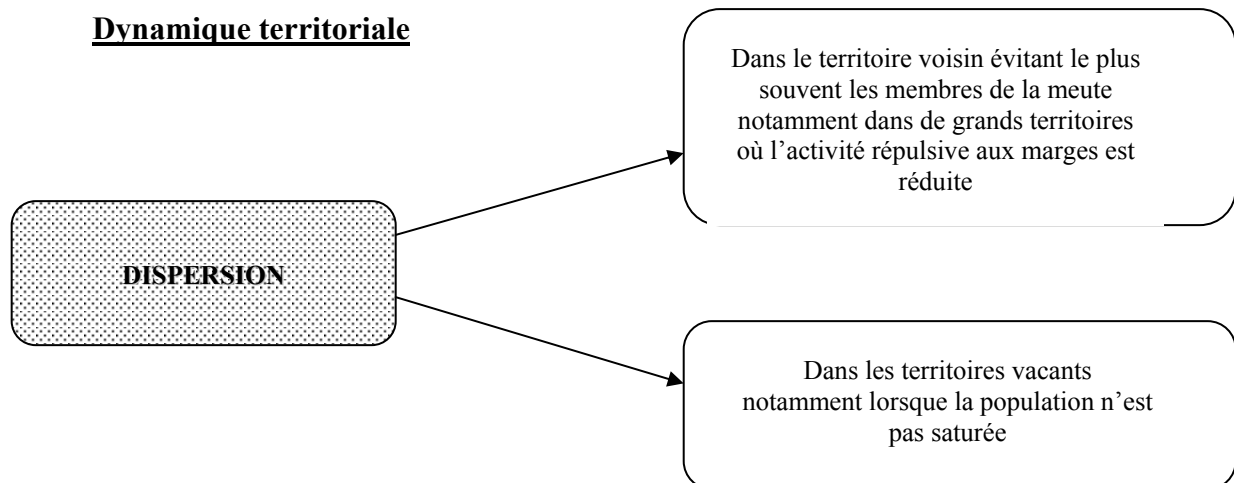


Figure 9 – Schéma récapitulatif d'après 113-202-282

Dynamique sociale



Dynamique territoriale



C) Les facteurs influençant la dispersion

Dans l'étude de Hayes (131), le taux de dispersion est relié à la valeur de l'index biomasse des proies / nombre de loups. Au Québec (202), les jeunes femelles se dissocient plus de la meute lors de faibles disponibilités en proies. Messier, citant Zimen, explique ce phénomène par une pression sociale d'évincement plus importante sur les femelles lors des périodes de pénuries de nourriture. Il s'agirait donc d'une éviction soit active soit passive liée à une compétition au niveau de ressources. Peterson (233), corrobore cette idée lorsqu'il mentionne qu'un déclin des proies sur l'île Royale s'accompagne d'un taux plus important de loup qui quittent leur meute. Mech (113), trouve un écart significatif entre le poids des louveteaux se dispersant et ceux restant au sein de la meute. Les jeunes plus frêles, étant généralement les individus de faible rang, ils subiraient plus d'agressions et par conséquent disperseraient davantage.

Un autre élément faisant intervenir un stress social est la période de reproduction au cours de laquelle les agressions augmentent (113-241-312). Or, c'est précisément à cette période que la plupart des loups se dispersent. Hayes trouve d'ailleurs une corrélation positive entre le taux de dispersion et la taille de la meute et non pas avec la densité des loups (plus les meutes sont grandes, plus les tensions augmentent).

Il semble que l'importance de l'assistance des jeunes et des adultes n'influence pas le taux de survie des louveteaux (Harrington, Peterson, Harrington et Mech cité par 113 mais aussi 201 et 202). Ainsi les individus qui restent au sein de la meute seraient les mieux intégrés et les plus offrants. Ils garderaient une chance de se reproduire ultérieurement en plus de l'avantage d'un territoire acquis, dont la familiarité augmenterait leur survie. Inversement, les loups qui dispersent auraient de meilleures chances de se reproduire en partant. Le schéma de dispersion et le taux de réussite dépendraient alors de la disponibilité en proies avoisinantes et de la saturation plus ou moins importante de la population. Les voyages de pré-dispersions pourraient signer un échec des réalisations en question. L'unité sociale et le territoire initial serviraient de base rassurante avant de nouvelles tentatives.

Ainsi, les causes ultimes de ce processus mettent en évidence que les parents maximisent leur fitness en produisant des louveteaux capables : d'être intégrés dans la meute, de bouger dans un territoire adjacent et de se disperser sur de plus longues distances. La plasticité fournie par ces différentes stratégies, permet à un individu loup de répondre à différentes opportunités environnementales et sociales et par conséquent d'augmenter ses chances de survie, donc de transmettre ses traits à de futures générations.

IV) Loup nomade ou territorial ?

Les loups sont souvent considérés comme des animaux territoriaux, en maintenant un territoire stable pour une meute tout au long de l'année. Comme nous venons de le voir, les phénomènes de dispersion mettent en évidence que l'attachement à un territoire natal n'est pas nécessairement immuable pour un loup. Les phénomènes de migrations soulignent qu'il en est de même pour une meute. En effet, de nombreux exemples nous sont donnés où les loups parcourent de vastes étendues, suivant la mobilisation de leurs proies notamment lors des migrations hivernales.

C'est le cas des loups du nord canadien dont les meutes suivent la migration des caribous vers les Barrens Ground de la toundra du grand nord. Les caribous quittent de février à avril les forêts arctiques du sud, où ils ont passé l'hiver, pour arriver dans les lieux de mises bas plus de 800 kilomètres au nord jusqu'à mi-juin, avant d'y repartir en automne. Les loups suivent ces migrations en s'installant un peu plus au sud, dans les vallées peuplées de longs bancs de sable où ils établiront leurs tanières, avant de repartir aux passages de leurs proies, avec les louveteaux, vers leurs habitats forestiers hivernaux. Ainsi, avec des voyages de plus de 30 kilomètres par jour leur « territoire » annuel s'étend à plus de 1 500 kilomètres carrés (283), allant même jusqu'à 3 000 kilomètres carrés (50), voire 6 000 kilomètres carrés pour Brandenburg (37).

L'existence de loups migrants observés dans le grand Nord avec les caribous est supportée également dans d'autre écosystème comme dans le Wood Buffalo National Park avec les bisons (Carbyn cité par 52). Le tableau 5 présente une revue des différentes migrations observées en Amérique du Nord.

En Slovénie, les loups suivent les migrations saisonnières verticales des ongulés sauvages ou domestiques, descendant les montagnes vers les vallées (50). Laptev (cité par 24), rapporte une migration à l'ouest de la taïga sibérienne sur plus de 1 000 kilomètres. Bibikov (24), mentionne une migration du nord du Caucase jusqu'au nord du Kazakhstan sur plus de 800 kilomètres.

Cook (52), a étudié durant 5 ans les déplacements et la répartition des loups migrants qui quittaient leurs territoires estivaux pour des aires de concentrations hivernales, dans un gagnage de cerfs adjacent au parc Algonquin en Ontario. Chaque hiver, l'auteur a pu noter des loups non migrants utilisant un territoire de 230 kilomètres carrés en moyenne (61 à 692) et des loups migrants s'établissant sur 480 kilomètres carrés en moyenne (98 à 1 850) et réalisant des excursions de 7 à 87 kilomètres (28,5 en moyenne) de 1 à 87 jours. Une année aucune meute migratrice ne fut observée. Un élément surprenant fut la grande proximité spatiale et temporelle ainsi que la tolérance des loups de différentes meutes dans ces zones migratrices. Or, la tolérance, définie comme la permission d'utilisation de lieux adjacents ou communs par une meute étrangère, est considérée comme rare entre meutes. Cette problématique nous amène à nous intéresser à la notion de territoire et à l'agressivité intra spécifique mise en jeu pour sa défense.

Tableau 5 (52) – Revue des migrations extraterritoriales et saisonnières pour différents écosystèmes en Amérique du Nord

Study area	Ecosysteme type	Season	Excursions		
			Number	Reason	Duration
Northern Canada	Wolf-caribou	Winter	Many	Migratory prey	3-4 months
Superior, NE Minnesota	Wolf-deer	Primarily winter	?	Food shortages	Short term ^(d)
NW Alaska	Wolf-caribou	Winter	(i) 3 seasonal migrations (ii) 3 short-term excursions	Migratory Prey/predispersal	(i) 3-5 months ; (ii) 1 week or less
Riding Mountain, Manitoba	Wolf-elk	Winter	1	? (abundant prey available)	Long term ^(e)
South-central Alaska	Wolf-caribou	Annual (Primarily winter)	Frequent	Large territories unguarded	Variable
Kenai Peninsula, Alaska	Wolf-moose	Annual (Primarily winter)	At least 32	Large pack size/social stress	Primarily short Term
SW Quebec	Wolf-moose	Annual (Primarily winter)	56 (individual wolves)	Low food supply age Breeding-season stress	Avg. 11 days
SW Quebec	Wolf-moose	Annual (Primarily winter)	23 packs	Low food supply/ Aggregated food ^(f)	17 days (LP) ; 7 days (HP)
South-central Alaska	Wolf-moose (caribou)	Fall and spring	Several	Predispersal forays	?
Papineau-Labelle, Quebec	Wolf-deer	March	2	Probably food-related	<1 week
North-central Minnesota	Wolf-deer	Primarily winter and fall	~30 % of wolves in each age-class	Predispersal foray/ Breeding-season stress	3-118 days
NW Alaska	Wolf-caribou (moose)	Winter	2 packs	Migratory prey	Most of winter
Superior, NE Minnesota	Wolf-deer	Fall and winter	~50 % of dispersers	Predispersal forays	2-40 days
Wood Buffalo, Alta. And N.W.T.	Wolf-bison	Fall and winter	Several	Migratory prey	Days-months

- (a) Maximum distance recorded.
 (b) Present in the extraterritorial or migration destination.
 (c) For seasonal long-term movements.
 (d) Not specified in Mech (1977).
 (e) Territorial displacement by a pack.
 (f) One pack appeared to make traditional migrations.

V) Domaine vital, territoire et agression territoriale

L'existence de comportements agonistiques, qu'ils soient intra ou interspécifiques fait partie intégrante de l'écoéthologie du loup. Les coyotes par exemple, sont souvent chassés et attaqués par les loups. La compétition qui s'établit entre ces deux espèces a contribué, par exemple, à la disparition du coyote sur l'Île Royale. Cependant, ces comportements agressifs se rencontrent également entre loups de meutes différentes et ceci particulièrement lorsque des loups s'aventurent sur le territoire d'une meute voisine (187-233-309 ...). Les rencontres sont loin de se solder à chaque fois par des combats voire des morts. En effet, les loups après avoir apprécié les forces en présence, prennent souvent la fuite avant de s'aventurer dans des conflits sanglants. Les meutes sur leur territoire auront tendance à engager des combats et des poursuites contre les intrus, les repoussant hors de leur territoire. Cependant, si la meute étrangère est plus nombreuse, les loups ne chercheront pas systématiquement, loin sans faute, la confrontation. L'expression de ces comportements agonistiques traduit une utilisation exclusive d'un territoire. Elle permettrait d'assurer une meilleure exploitation des ressources et d'optimiser la prise en charge des jeunes.

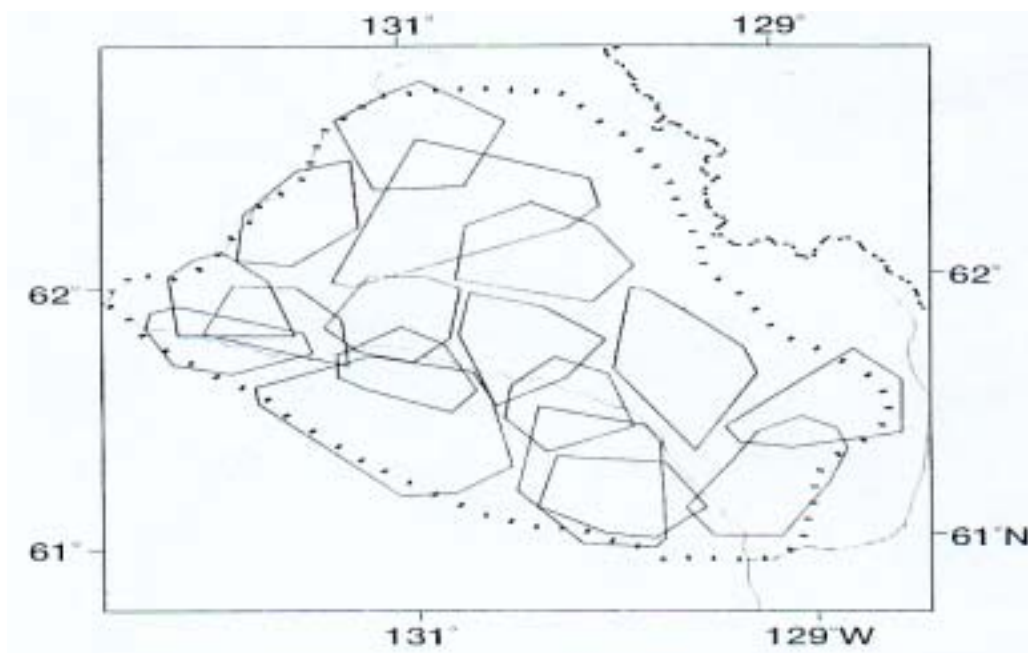
Les zones frontières entre deux territoires apparaissent donc comme des lieux particulièrement dangereux et sujets à conflits. Wolfe et Allen (309), rapportent par exemple le cas d'un loup qui fut tué par la meute la plus importante de l'Île Royale en un lieu qui représentait une extension du territoire de la meute. En effet, cette zone était fréquentée l'hiver précédent par le groupe auquel appartenait le loup tué. Par conséquent, la notion de frontière doit plus faire mention à une zone plutôt qu'à une ligne bien délimitée. Cette aire de chevauchement territorial fut nommée zone butoir (buffer zone) et définie comme une zone de deux kilomètres de profondeur (180). Elle serait évitée afin de minimiser les confrontations entre meutes. L'existence de cette zone fut déduite au départ de la présence d'une plus grande densité de proies le long des frontières territoriales, lorsque le nombre de cerfs déclinait (180-210-273). Cette augmentation de densité fut liée à une plus faible présence des loups de par une probabilité plus grande de rencontrer la meute voisine et par conséquent de faire une rencontre fatale. Mech (180), étudia le devenir de 443 loups de 1968 à 1992 dans le Minnesota. Parmi ces loups, 22 furent tués par des congénères. 75 % de ces loups étaient des individus alpha, 91 % furent tués dans une zone de 3,2 kilomètres de part et d'autre des frontières territoriales et 41 % dans une zone de 1 kilomètre de profondeur. Ces résultats supportent l'idée selon laquelle le risque de rencontres fatales est plus élevé le long des frontières. Un élément corroborant ceci est l'augmentation des marquages urinaires le long des frontières (multipliés par 2), comportement qui ne maintient pas nécessairement les intrus à l'écart mais qui signale tout du moins une anxiété apparemment plus grande. Par ailleurs, une étude réalisée par Ciucci (45), sur la répartition des tanières au sein du territoire, nous indique que sur les 19 sites enregistrés, seul 2 furent localisés dans la zone de 1 kilomètre de large à proximité des limites territoriales (une de ces tanières se situa vers une décharge). Les lieux d'établissements des tanières sont donc préférentiellement choisis afin d'éviter les meutes voisines (même si d'autres facteurs comme la familiarité du site, l'accessibilité à des sources alimentaires et hydriques stables sont également essentiels). Cet agencement de l'espace, établissant une zone de tension plus propice aux confrontations, expliquerait finalement la relative rareté des conflits entre meutes, par un évitement mutuel.

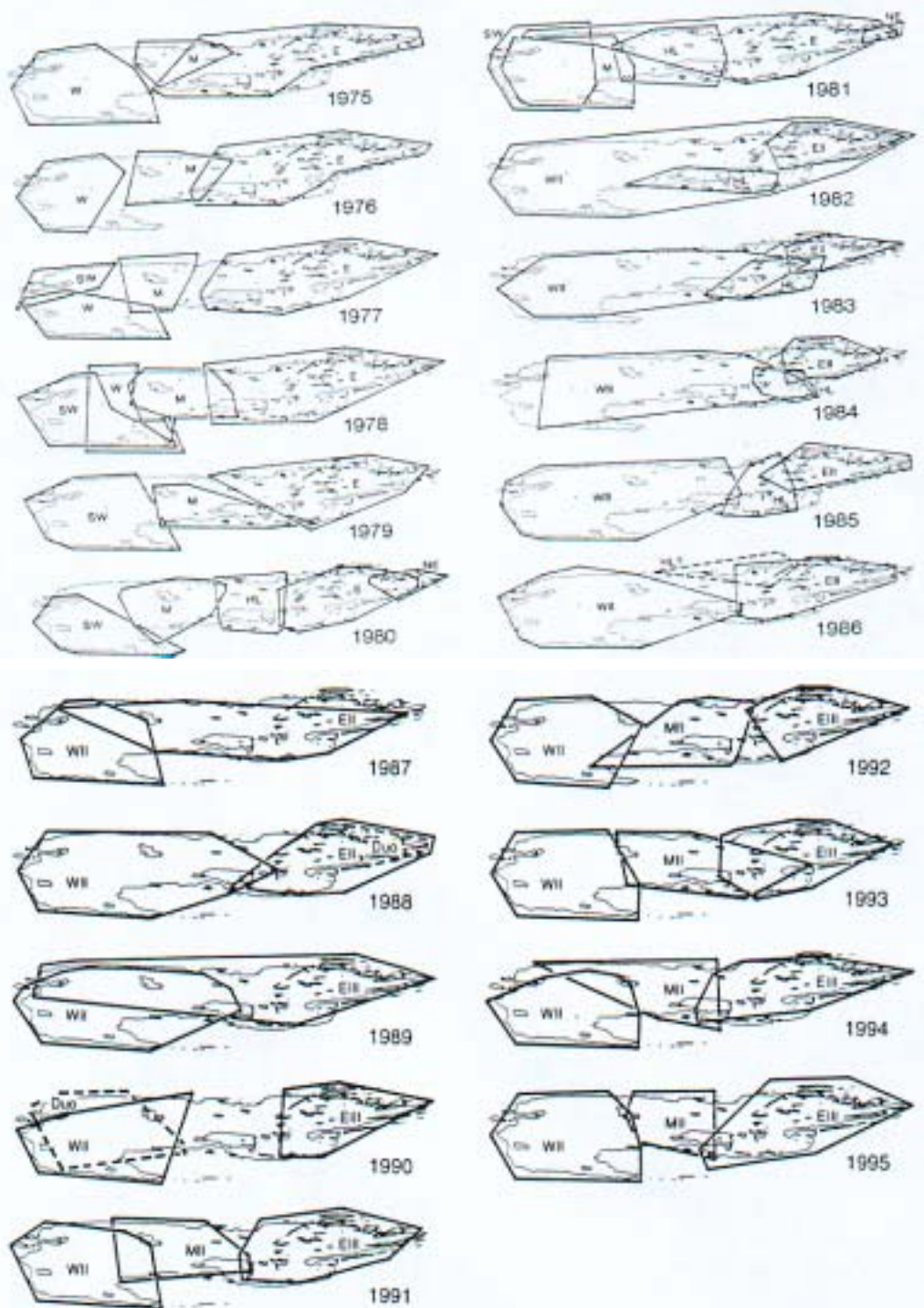
Étant donné que les zones frontières des domaines vitaux sont propices aux conflits, si l'on s'attache à la définition du territoire comme une zone défendue contre les intrus, alors l'ensemble du domaine vital peut être considéré comme territoire et par là même devenir une propriété exclusive. Pourtant quelques remarques sont à apporter.

➤ Tout d'abord, il paraît illusoire et faux de parler d'un territoire stable et défendu par les loups suivant la migration de leurs proies et occupant des domaines de 3 000 à 6 000 kilomètres carrés.

➤ Si le domaine vital devient exclusif, alors les territoires ne devraient que se chevaucher sur de petites aires géographiques. Si certaines études établissent des domaines vitaux bien distincts, ce n'est pas toujours le cas, aussi bien dans des zones de fortes densités que dans des lieux où les loups sont moins nombreux et les territoires plus grands. Les cartes de la figure 10 illustrent cette variabilité pour les meutes étudiées par Hayes, dans le Yukon (131) et par Peterson sur l'île Royale (233-234). Pour Maher cité par Degauljac (59), le domaine vital comporte un nombre conséquent de zones de partages. Van Ballenberghe (282), cite le cas d'une meute qui s'est immiscée 8 kilomètres dans un territoire voisin pour y consommer une carcasse d'élan. Carbyn (40), rapporte l'exemple d'une meute de 10 loups pénétrant dans le territoire d'une meute de 16 entraînant le déplacement de celle-ci pourtant plus nombreuse, vers une aire qui n'intégrera que 30 % de leur territoire initial. Peterson (233), sur l'île Royale, mentionne le cas d'une meute attaquée à de nombreuses reprises sur son propre territoire par deux meutes limitrophes. Cet exemple se déroule cependant au cours d'une période de stress alimentaire plus importante, où les attaques inter meutes étaient plus fréquentes. Au cours de cette période, une meute explorait l'ensemble de l'île sans territoire délimité. Cook (52), rapporte des chevauchements de domaines vitaux très importants, une fois la population de loups plus importante et l'espace territorial diminué.

Figure 10 (131) – Domaines vitaux pour des meutes du Yukon
(233-234) Domaine vitaux pour les meutes de l'île Royale de 1975 à 1995





➤ De plus, si l'agression intra spécifique peut souvent être attachée à un contexte territorial, elle n'en est pas pour autant une règle absolue.

Si chaque rencontre avec un loup intrus ou étranger se traduisait par une agression, toute intromission d'un loup dans une nouvelle meute serait impossible. Ce qui n'est pas le cas comme nous avons pu le constater lors de l'étude des dispersions, même si les chances de réussite semblent supérieures lors de la disparition d'un des reproducteurs, notamment au cours de la saison de reproduction.

Paquet (cité par 2), mentionne que les loups du parc national de Banff, en période de quête de nouveaux territoires, ne manifestent pas d'agressions envers les loups de rencontres. Il cite des cas de loups errants admis par la meute, approchant avec prudence et déférence mais sans peur. Contrairement aux observations de Mech, ces loups ne se sont jamais fait violemment agresser. Il explique ce comportement par un possible lien de parenté.

Au cours de la migration des loups dans les aires de concentrations hivernales des cerfs, Cook (52), a mis en évidence trois systèmes différents. Dans le premier, les loups migrateurs investissent et défendent un territoire saisonnier. Dans le deuxième, ils investissent des centres ou des aires d'activités saisonnières sans les défendre. Dans le troisième, les loups n'établissent pas de centre d'activité ou des territoires saisonniers. Ces trois systèmes peuvent être mis en œuvre par un même loup ou une même meute au cours d'un même hiver. Le troisième système est le plus fréquemment rencontré. Le premier le moins. Dans les deux derniers systèmes, les loups d'une meute ont fréquemment des loups d'autres meutes à proximité, soulignant ainsi l'absence d'utilisation d'une aire exclusive même si le plus souvent les meutes évitent de se rencontrer réellement. Ainsi, dans ce contexte, où les ressources sont fortement prévisibles et regroupées (migrations hivernales toujours au même endroit des cerfs), la territorialité stricte semble abandonnée au profit d'un nomadisme de groupe (52). Si l'on considère la défense du territoire selon sa valeur téléonomique, en terme de bénéfices pour un accès exclusif à une ressource limitée, elle n'aurait alors plus d'intérêt dans ce contexte de concentration en proies. Il est à noter que dans cette étude, sur les 163 interactions entre loups étrangers, aucun cas d'agression ne fut enregistré. Dans deux cas, des loups de meutes différentes mangeaient et voyageaient ensemble. Pour expliquer cette tolérance, Cook émet l'hypothèse d'une forte relation de parenté intermeutes (il cite l'exemple d'un mâle qui quitta sa meute avant d'y retourner trois ans plus tard, sa mère étant encore la femelle alpha). Une autre hypothèse serait que cette tolérance et cette inconsistance dans l'utilisation de l'espace représente une population en flux social, définie par une instabilité sociale et une utilisation aléatoire de l'espace et rencontrée lorsqu'une population diminue et/ou est fortement exploitée. Par exemple, l'exploitation humaine entraînant la perte des adultes engendrerait un système plus flexible, facilitant l'acceptation d'individus étrangers pour assurer le succès reproductif comme a pu l'observer Ballard en Alaska (52).

Ce type de tolérance et de déstabilisation du territoire fut également décrit par Wolfe et Allen pour les loups de l'Île Royale (309). Une période d'adaptation territoriale fut observée, dans les années qui ont suivi la scission de la grande meute, de plus de 16 individus, monopolisant l'essentiel de l'Île entre 1959 et 1966. La stabilité de ce groupe fut expliquée par le grand degré de leadership du mâle dominant, assurant bien être social et cohésion de la meute. La scission du groupe fut effective suite à la mort de ce dernier. Sa blessure, par rupture de ligaments croisés (140), aurait incité un ou plusieurs subordonnés au challenge. Les confrontations en découlant se seraient soldées par la mort du dominant, par la suite mangé par d'autres loups (140). Suite à ce schisme, les meutes n'ont manifesté aucun antagonisme, avec des chevauchements territoriaux et une tolérance mutuelle. L'auteur en conclut qu'en période de flux social et de réajustement, les adaptations territoriales requièrent du temps pour se développer. Durant cette période, une meute étrangère est venue sur l'île par le lac gelé. Le contact avec une des meutes résidentes s'est soldé par une rencontre violente, mais à peine deux jours plus tard, les nouveaux arrivants s'étaient mêlés à une autre meute locale sans conflit, avec laquelle elle se reposa autour d'une carcasse avant de se réorganiser en modifiant l'identité des deux groupes. Ce type d'exemple est également rapporté par Pimlott (cité par 309).

Par conséquent, considérer le loup comme un animal territorial qui utilise un domaine stable, bien défini, qu'il défend, achoppe sur un grand nombre d'observations. Devant le caractère finalement très éclectique de ces observations, on peut se demander si la territorialité chez le loup, comme elle est classiquement abordée est véritablement opératoire. C'est sur quelques réflexions concernant cette territorialité que l'on terminera ce chapitre, en considérant des approches alternatives de l'éco-éthologie du loup et de sa façon de vivre son environnement.

VI) Analyses sur la notion de territoire

A) Comment concevoir l'agression et la notion de territoire

L'une des premières analyses portant sur l'agression et son rapport avec le territoire est donnée par Lorentz. Il écrit « nous pouvons accepter comme certains que la fonction la plus importante de l'agression intra spécifique est de garantir la répartition régulière d'animaux d'une même espèce à travers un territoire » (164). Ainsi Lorentz, tend constamment à présenter la territorialité comme un effet de l'agression intra spécifique, « une meute de loups aurait absolument besoin d'agressivité envers d'autres sociétés semblables alors qu'envers les membres de leur propre société les loups seraient des parangons de toutes les vertus sociales » (164). Cette agressivité serait à la base du territoire. Ce serait l'évolution phylogénétique d'un instinct d'agression qui ferait le territoire, à partir du moment où cet instinct deviendrait intra spécifique, tourné vers les congénères de l'animal. Un animal à territoire, ce serait celui qui dirige son agression contre d'autres membres de son espèce, ce qui donne à l'espèce l'avantage sélectif de se répartir dans un espace, où chacun, individu ou groupe, possède son propre lieu. L'agression permettrait ainsi de délimiter une aire d'utilisation exclusive. Vue sous cette logique, l'agression serait ainsi une fonction, un facteur territorialisant. Cependant, considérer l'agression comme le facteur territorialisant suppose que le stimulus déclenchant l'agression est la rencontre avec un congénère et non pas le contexte territorial puisque ce dernier en résulterait.

➤ Lors d'une rencontre avec un congénère étranger, l'agression comme une pulsion contre laquelle l'animal ne pourrait lutter, engendrerait un combat dont l'avantage téléonomique serait la création d'un espace fréquenté uniquement par une meute et donc la création d'un territoire. L'idée schématiquement serait : cet espace devient mon territoire que lorsque j'ai manifesté de l'agression vis à vis des meutes ou individus étrangers. Cette thèse de Lorentz ambiguë et aux résonances politiques dangereuses paraît mal fondée. En effet des loups chassant un loup solitaire seraient territorialisés alors qu'ils ne le seraient plus lorsqu'ils le laissent s'immiscer au sein du groupe. Des loups ne seraient pas territoriaux lorsqu'ils laissent pénétrer une meute sur leur domaine vital et le deviendraient lorsqu'ils chassent un retardataire.

➤ Par ailleurs, pour le loup comme pour beaucoup d'autres espèces animales, il est communément admis que le comportement agressif de défense est beaucoup plus important à proximité de la tanière. Lorentz lui-même (164), mentionne que la combativité augmente en progression géométrique, au fur et à mesure que diminue la distance par rapport au centre du territoire, de telle sorte que les différences de tailles ou de forces s'en trouvent compensées. Ainsi, lorsque deux animaux d'une même espèce s'affrontent, le rythme de l'un croît lorsqu'il s'approche du centre de son territoire et le rythme de l'autre décroît quand il s'éloigne du sien. Entre les deux sur une frontière, une constante oscillatoire s'établit devenant frontière par un équilibre de force. Il s'avère, que l'expression de comportement agressif de défense est beaucoup plus prégnante dans le contexte territorial à proximité de la tanière, qu'il ne le sera dans d'autres lieux. Or, les manifestations agressives comme nous l'avons constaté, seraient plus fréquentes dans les zones frontalières alors qu'elles sont moins fréquentes, mais pourtant plus prégnantes, dans la zone de la tanière par exemple.

Comment pourrions nous expliquer ceci avec la thèse de Lorentz ? Comment expliquer la possibilité d'expression accrue d'un événement (l'agression), dans un contexte donné (exemple élevage des petits), par cet événement lui-même, alors qu'il ne s'exprime que rarement voire qu'il ne s'est encore pas exprimé. Comment expliquer, que ce contexte

territorial donné, peut être expliqué par un événement (agression vis à vis des étrangers), avant même qu'il ne se soit produit. Il faut au contraire considérer que ce comportement (agression exacerbée), découle de ce contexte territorial et non l'inverse.

Il faut donc considérer l'agression comme l'expression d'un comportement territorialisé et non territorialisant. La réorganisation de la fonction agressive suppose le territoire et ne l'explique pas. Le facteur territorialisant doit être cherché ailleurs. Nous aurons l'occasion d'y revenir. L'absence d'agression ne signifie alors pas absence de territoire mais variation du contexte territorial, des prégnances territoriales qui l'engendre. Prégnances variables, dynamiques fluctuantes en fonction d'un grand nombre de facteurs écologiques (densité en proies, probabilité de rencontre d'un congénère etc.), physiologique (période de reproduction, élevage des petits, bouleversement hormonal associé), sociologique (variation du contexte social intra et inter meutes en fonction du couple leader, des singularités qui composent la meute etc.). Essayons d'approfondir cette notion de prégnance territoriale.

B) Prégnance et saillance dans l'investissement territorial

Le terme de prégnance, du latin *premere* : pressé, peut être interprété selon la définition du Larousse comme le caractère de ce qui s'impose à l'esprit, qui produit une forte impression. Cependant, il semble intéressant dès maintenant de considérer la terminologie du mathématicien René Thom dont les concepts de prégnance et de saillance ont trouvé une résonance particulièrement intéressante en éthologie. Selon Thom, les êtres ontologiques (dans l'environnement d'un être) sont de deux sortes : les saillances et les prégnances.

Une forme saillante « est une forme vécue qui se sépare du fond continu sur laquelle elle se détache » (107). C'est par exemple le cas d'un bruit quelconque entre deux intervalles de silence (exemple du tintement de la sonnette dans le conditionnement pavlovien). Ces formes saillantes ont un caractère de discontinuité physique (détermination contextuelle), elles sont ressenties subjectivement.

La prégnance est une forme qui a, pour l'animal, une signification biologique (exemple de la proie pour le prédateur affamé), elle attire ou repousse le sujet (278). La prégnance est alimentaire, de peur, sexuelle ... Une forme saillante peut être alors investie par une prégnance. Le tintement de la sonnette qui fait saliver le chien dans le conditionnement pavlovien est alors investi par la prégnance alimentaire que porte la viande (277). Une forme saillante non prégnante est en général indifférente au sujet. Une forme saillante peut être investie par deux prégnances différentes. C'est par exemple le cas du goéland qui attaque et tue son petit égaré hors du nid. Dans le nid, le petit goéland est investi d'une prégnance protectrice qui s'effondre lorsque le petit sort du nid prématurément, le petit hors du nid étant alors investi d'une prégnance agressive comme le serait un intrus (278). Le dernier cas de figure est l'existence d'une prégnance quand aucune saillance ne semble présente. C'est le cas par exemple de l'oie qui ramène au nid l'œuf qui a roulé à l'extérieur mais qui n'interrompt pas son geste si l'œuf lui a échappé, ramenant à vide son bec au nid.

Au dire même de Thom, cet axiomatic de saillance et de prégnance ne permet pas la précision, mais elle peut tout du moins rendre intelligible un certain nombre de comportements. Par ailleurs, cette approche paraît intéressante dans la mesure où elle s'attache à la signification d'une saillance, d'un objet, d'un événement en se référant à une certaine intériorité d'ordre subjective. Or, cette notion de subjectivité renvoie à la notion développée par Von Uexküll, de l'*umwelt* animal, c'est à dire un monde qui lui est propre. L'*umwelt*, c'est à dire le monde à l'entour d'un animal, est le monde propre de son organisation, qui s'exprime dans la manifestation comportementale. Par exemple la connaissance du milieu extérieur n'est que celle de son propre équipement sensoriel. La

kinesthésie, les ondes électromagnétiques ou telluriques, les infrarouges ou les infrasons sont des sens inintelligibles à l'homme alors qu'ils pourraient être un vecteur d'une signification pour l'animal, de même les molécules qui diffusent repérées par l'odorat auront une multiplicité de prégnances qui nous sont inaccessibles. Ainsi, le monde propre de l'animal n'est pas le reflet de notre réalité. La transposition de nos représentations humaines n'est pas satisfaisante. Cette subjectivité animale est donc loin de la subjectivité humaine. Gallo insiste (107), « il est en effet peu probable qu'une invariance analogue dans ses causes et sa nature à ce qu'elle est pour l'être humain, existe chez la plupart des espèces animales ».

Cette approche phénoménologique de l'éthologie (développer par Thines, Varela ou Gallo par exemple), remet en cause la permanence de la signification de l'objet. Pour ces auteurs, l'objet (qui peut très bien être un être vivant congénère ou non), n'est pas un à priori conçu et représenté par l'animal mais au contraire, il a une signification variable, partielle (exemple du chien tenant un chiffon noir dans sa gueule qui attire les choucas venant défendre leur « congénère »). L'objet considéré sous cet angle fonde la constitution d'un autre monde. On a l'impression selon les termes de Von Uexküll (107) que « l'animal vit dans un monde magique où n'est pas ce qui est où même est ce qui n'est pas ». Sans aller aussi loin, il apparaît tout de même, quand confrontant un message sensoriel au souvenir d'expériences vécues et aux attentes de l'individu, l'animal pourra identifier un stimulus et lui donner une signification à un moment donné. De telle sorte finalement que de manière liée à des changements d'états (hormonaux ...), l'animal investira d'une signification particulière un objet mais également un endroit de l'espace où il vit. Cette thèse sur laquelle nous aurons l'occasion de revenir paraît intéressante pour ce qui nous intéresse en ce moment, c'est à dire la relation du loup au milieu qui l'entoure, sa façon, de vivre l'espace qui l'enveloppe et d'être au monde.

Le loup est territorial cependant la représentation que l'on s'en fait n'est peut être pas la même que celle qui anime le loup. On peut concevoir que le loup est territorial mais dans une dynamique de territorialisation, d'investissement de l'espace, variable en fonction des prégnances de l'espace vécu. On peut considérer que les prégnances dans le lieu investi par une meute voisine ne sont pas les mêmes que sur son propre espace vital.

Prenons un exemple. Une meute de loup est anesthésiée puis transportée dans un enclos avant d'être relâchée dans un nouveau lieu. Ces loups ne quitteront pas l'enclos par le lieu où passaient les hommes, une ouverture devra être faite ailleurs (286). Le lieu du passage de l'homme est investi d'une certaine prégnance, de crainte, d'évitement. On peut supposer que le passage sur le territoire d'une meute voisine peut être similairement évité si ce territoire est investi d'une prégnance particulière liée aux traces, aux marques odorantes, visuelles ou acoustiques, laissées par cette meute et corrélées avec des expériences passées de rencontres (cf infra). Cet espace devient significativement différent de celui investi généralement par la meute. Cependant, des excursions extraterritoriales existent comme on a pu le constater. On peut alors considérer que le lieu se trouve investi par une autre prégnance. On observe souvent ce type d'excursion par exemple lors de la poursuite d'une proie. Thom (278), propose un modèle de la prédation où le prédateur affamé, est au réveil, comme aliéné par l'image de sa proie. L'espace alors investi par l'animal sera l'objet d'une prégnance aliénante, ciblant, accrochant l'espace perceptif sur une forme saillante biologiquement prégnante : la proie. Dans ce contexte, la sortie du territoire n'a de valeur que dans la représentation que l'on s'en fait, mais elle ne deviendra effective pour le loup que lorsque l'espace ainsi conquis sera investi d'une autre prégnance (exemple satiété suite à la consommation de la proie et re-territorialisation, rencontre de la meute voisine ...).

Prenons un autre exemple. La territorialité, l'investissement territorial d'un lieu où une proie vient d'être tuée, seront différents en fonction de la satiété de la meute. Ainsi en période de pénurie alimentaire ou lorsque la meute commence à se nourrir sur la carcasse, le seuil de réactivité, la prégnance de défense du lieu à l'arrivée d'un intrus sera différente de celle rencontrée lorsque les loups seront complètement repus (exemple d'un coyote se nourrissant sur une carcasse, les loups étant couchés à quelques mètres) (283). Dans une étude d'Harrington (126), les loups ont conduit l'ensemble du groupe y compris les louveteaux, vers une proie tuée dans le territoire d'une autre meute. Malgré des interactions avec l'autre meute (hurlements), les loups restèrent sur leur proie jusqu'à que celle ci fut consommée. Dans l'étude, la disponibilité en ressources était faible et la prégnance alimentaire d'autant plus forte.

Finalement, ce qui paraît essentiel n'est pas tant le territoire que le processus de territorialisation. Une meute investissant un espace nouveau vacant, va se territorialiser par la manifestation de qualités expressives (cf. infra). Cette territorialisation apparaît comme un processus, un agencement essentiel, voire primaire, dans l'investissement d'un espace afin de repousser aux limites de ce territoire les formes, les forces, les éléments menaçants de l'inconnu, du chaos. Cette territorialisation engendre un espace particulier, approprié, où les formes sont investies d'une prégnance particulière, où l'expression des comportements en rapport avec ces formes devient différente des manifestations comportementales dans un espace non territorialisé. On comprend mieux alors ce qui se passe lorsque des loups suivent la migration des cerfs dans l'étude de Cook précédemment citée. Les loups quittent leur territoire « aliénés » par la migration des cerfs. On nous dit alors qu'ils ne manifestent pas de comportements territoriaux notamment envers leurs congénères. Seulement, on oublie de souligner que ces migrations durent en moyenne deux semaines. Deux semaines, c'est peut être insuffisant pour investir un lieu de manière complètement exclusive. D'autant plus que cet espace est de petite superficie, que les flux de déplacement des autres meutes sur cet espace limité sont importants. Pour des loups élevés en captivité, comme par exemple ceux du parc de Sainte-Lucie (50), lorsqu'un grand nombre de loup est introduit dans un enclos, le groupe se scinde en plusieurs meutes qui investissent des parcelles différentes, défendues par la suite farouchement. Mais ceci se passe selon un processus lent et progressif. Dans l'étude de Cook, ne pouvons nous pas considérer qu'il existe une esquisse de territorialisation. Si le territoire est l'utilisation d'un espace propre, exclusif, ne pouvons nous pas considérer que l'évitement est une forme d'exclusivité. Cet espace investi d'une prégnance particulière, de par l'abondance des proies, modifie l'agencement territorial mais ne l'annule pas nécessairement. Que savons nous de la communication entre ces loups, entre ces meutes afin de se maintenir respectivement à distance. Car finalement, l'expression d'un comportement, son intensité voire la prégnance que peut prendre une forme, intrus, étrangère, n'est elle pas variable en fonction du degré de territorialisation ? Ces questions restent en suspend mais s'ouvrent comme un outil de réflexion qui paraît intéressant et qui pourrait rendre plus intelligible les chevauchements territoriaux par exemple. En étayant notre regard sur ce qui vient d'être présenté, il me semble intéressant de revenir sur quelques résultats précédemment cités.

C) Domaine vital, territoire et cartographie

1) Surfaces et limites

Comme on a pu le constater, les notions de domaine vital ou de territoire sont essentiellement appréhendées, afin de les rendre les plus opératoires possibles, sous la forme d'aires géographiques, d'utilisation d'espace cartographié et représenté comme une surface au contour bien dessiné. Cette modélisation de l'investissement de l'espace par un animal, comme toute modélisation est une représentation (re-présentation), simplifiée de la réalité. Elle permet de quantifier et de cerner notre représentation de ce qu'est l'occupation d'un espace par un animal. Le mérite évident de cette cartographie est finalement de quantifier une aire au sein de laquelle l'animal restreint son activité. En fait ces quantifications de l'espace trouvent ses applications les plus pertinentes dans des conceptions écologiques du territoire ou du domaine vital. On cherche ainsi à étudier la répartition géographique des animaux en fonction notamment de la distribution des ressources. Comme on a pu le voir, la disponibilité en ressources alimentaires expliquerait l'utilisation et la défense d'une aire suffisante où ces ressources se situent, mais influencerait également le contexte socio-biologique de la meute et par conséquent l'investissement et l'agencement territorial d'une population. La notion de domaine vital se trouve alors inféodée à celle d'adaptation de l'organisme dans un environnement selon le paradigme du modelage du comportement par la sélection naturelle. L'organisation socio-spatiale serait tributaire de facteurs environnementaux et explicables en terme de coûts et de bénéfices. On peut se référer par exemple au modèle de Mac Donald (ressources dispersion hypothesis (169)), qui s'attache à la variation spatio-temporelle de la distribution de la nourriture pour rendre compte de la configuration du territoire et de la taille du groupe chez les carnivores. On peut aussi mentionner Von Schantz (160), qui développe la constant territory hypothesis où les animaux maintiendraient un territoire constant ajusté sur les années les plus pauvres ou Lindström (160), qui prend en compte la fitness d'un couple reproducteur de voir sa descendance sur le même territoire ... Pourtant, ces approches s'attachent aux conditions et aux conséquences écologiques du comportement territorial en cherchant une explication à la révélation cartographique, qui peut pourtant prêter à caution sans chercher véritablement les mécanismes intimes de la territorialité. Seulement, cette représentation de type géométrique soulève quelques problèmes en ce qui concerne les critères employés pour qualifier le territoire.

➤ Certains auteurs soutiennent que la territorialité implique des limites spatialement définies et stables. D'autres avancent que les territoires ne sont pas fixes et peuvent varier dans le temps. Or, on a pu constater les deux cas de figure. Des loups peuvent utiliser de manière stable un territoire d'une année sur l'autre alors que d'autres feront preuve d'une grande variabilité d'investissement spatial.

➤ Il n'existe pas d'indications claires sur le moment où une part du domaine vital se transforme en territoire. Le critère d'exclusivité est à ce sujet assez révélateur. Puisqu'il existe une zone de défense contre les intrus au niveau de la zone butoir, l'ensemble du domaine vital peut donc être considéré comme territoire. Mais comment prendre en compte le fait que les loups diffèrent dans leur taux d'exclusion. Quel seuil choisir ? Est-ce que moins de 25 % de zone de partage définit un territoire et plus de 25 % une absence de territoire ? (Maher cité par 59). On se retrouve finalement dans un modèle géométrique qui ne permet qu'une approche partielle de la territorialité où la carte dessinée sur le papier serait une sorte de représentation mentale que se ferait l'animal de son territoire. Or, on voit bien qu'il faut chercher ailleurs une tentative d'explication des problèmes

rencontrés par exemple aux limites de la carte. Limites fluctuantes et dynamiques par excellence comme semble l'être l'ensemble du processus de territorialisation.

2) Actospatialité et réalité vécue

a) Quantitatif et qualitatif

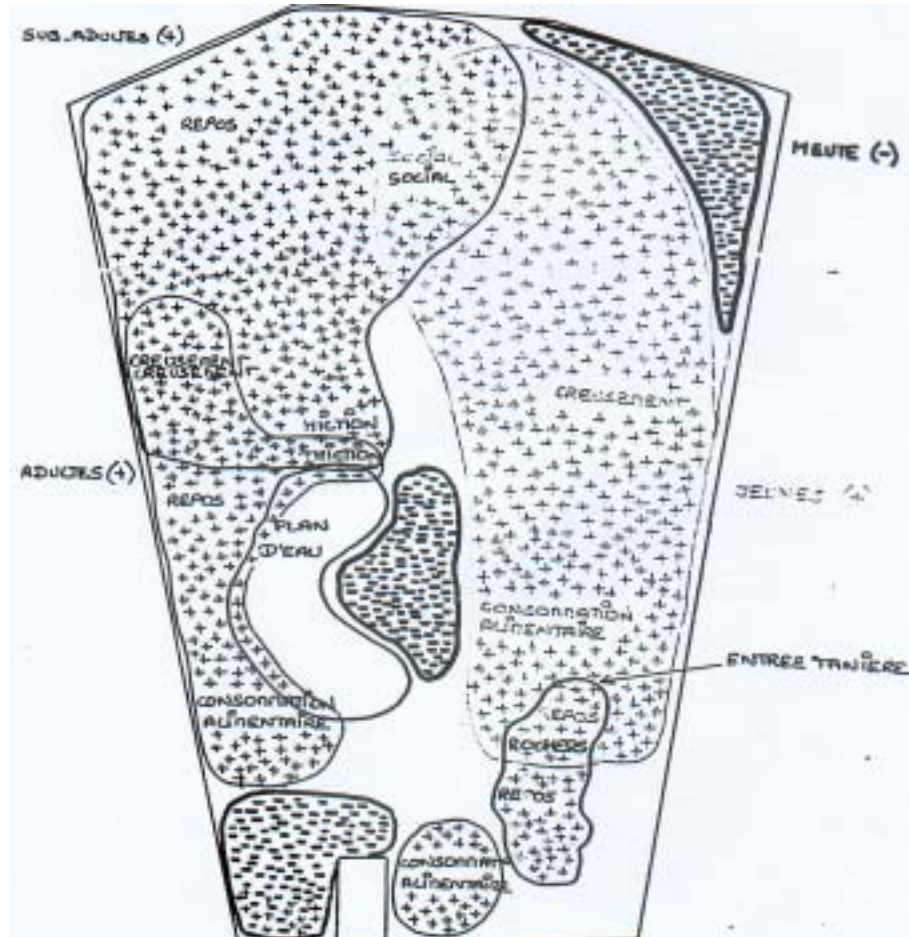
L'approche de la notion de territoire telle qu'elle nous est présentée dans la plupart des articles scientifiques est essentiellement géométrique. Or, le territoire n'est pas tant quantitatif que qualitativement variable. Topologique plutôt que géométrique. On appréhende souvent le territoire de manière extensive et horizontale sans apprécier le caractère intensif de la territorialité. Le référentiel employé est fait d'unités métriques et conventionnelles de l'espace et du temps. Il nous donne une représentation, une image du monde théorique, conceptualisé alors que les « êtres vivants perçoivent le monde et non une image du monde » (59). On oublie ainsi la réalité vécue par l'animal. Comme on a pu l'entrevoir au sein même du domaine vital, l'animal vivra son territoire de manière fluctuante. Or l'investissement d'un espace correspond à un pouvoir d'affecter et d'être affecté. Il se compose d'affects passifs ou actifs, d'intensités. Intensités variables du bord au centre, limite fluctuante du territoire car elle ne prend de valeur qu'instantanément, dans la réalité vécue par l'animal, mais existence d'une limite par la possibilité même de passer cette limite dans une ligne de fuite, de déterritorialisation. Or, cette ligne de sortie du territoire sera différente si une meute voisine est proche, si le lieu est investi d'odeurs de cette meute, si une carcasse est proche ou encore si un homme passe. L'expression de marques territoriales ou territorialisantes sera aussi différente (hurllements, marquages urinaires, etc.). Cette ligne de déterritorialisation modifie le comportement hors de la limite pour engendrer une reterritorialisation dans un espace connu et apaisant.

La variation d'intensité, c'est également la variation des prégnances d'un lieu. Lieu de repos par exemple, utilisé et réutilisé par la meute. Le même rocher pour le même loup. Comportement caractéristique du loup qui tourne sur lui-même avant de se coucher, de s'approprier ce lieu, de se territorialiser. Le repos comme un attracteur biologiquement signifiant, permet l'investissement d'un lieu par une prégnance particulière. Le rocher sur lequel se couche le loup devient ainsi l'objet saillant, investi d'une prégnance de repos, il prend donc une signification particulière. Et l'on peut dire la même chose pour les lieux de repas, ou les lieux de rendez-vous (cf le lien avec l'expression des hurlements un peu plus loin par exemple). Prenons l'exemple de la tanière où l'intensité territoriale est là encore différente, aussi bien pour la mère, qui ne l'a quitte plus, que pour les autres adultes qui y retournent après la chasse. Réduction du territoire pour la mère à un tout petit espace comme pour permettre la territorialisation des louveteaux, la tanière devient le lieu apaisant notamment grâce aux phéromones maternelles. La tanière, c'est finalement la première demeure, le premier territoire comme un espace rassurant face aux forces de l'inconnu qui frappent à l'extérieur. Cet espace rassurant sert de base au processus de territorialisation ultérieur, autour de la tanière puis pour les sites de rendez-vous. Tout se passe comme s'il existait une sorte d'empreinte progressive à un lieu, résultant de l'articulation entre les variations physiologiques des impulsions internes et les circonstances du milieu extérieur, et accordant finalement une prégnance particulière au lieu. L'investissement de l'espace n'est donc pas homogène.

Mech fait d'ailleurs état d'une répartition spatiale des comportements des loups à l'état sauvage (187). De Gaulejac dans son étude sur des loups en captivité met en évidence cette occupation différentielle de l'espace (59). Ainsi, les loups réservent certaines zones de l'enclos à la conduite alimentaire, d'autres au repos, d'autres à la miction et à la défécation,

d'autre aux comportements de creusement et d'enfouissement, alors que certaines zones ne sont jamais fréquentées. Les loups occupent également l'enclos de façon hétérogène en fonction des classes d'âges, adultes, sub-adultes et juvéniles.

Figure 11 – Investissement de l'espace par les 3 âges. Meute de la haute-touche (59)



Il apparaît que la réaction des loups aux objets nouveaux introduits dans l'enclos est fonction de leur investissement respectif de l'espace. Ces réactions sont fonctions de la signification de leur lieu de dépôt et non des objets eux-mêmes et elles sont liées à l'investissement comportemental variable en fonction de l'emplacement. En effet, les comportements émis par les loups n'avaient pas la neutralité qu'impliquerait une simple exploration puisqu'ils donnaient à l'espace, ou aux objets nouveaux, des significations biologiques.

Par exemple pour les objets déposés en zone de repos, les loups émettent essentiellement sur ces objets les actes exprimés d'ordinaires pendant les phases de repos (se coucher dessus, les lécher au cours de leur toilette etc.). Déposés dans les zones d'enfouissement, les objets sont enterrés. Lorsque les loups n'émettent pas des comportements spécifiques du lieu investi, ils peuvent déplacer les objets : dans une zone inoccupée et alors les abandonner, dans une zone alimentaire et alors les manger ou si l'objet résiste, il est détruit et enfouit dans la zone prévue à cet effet. Un jouet déposé en zone d'interaction sociale des juvéniles sera détruit au cours des jeux puis enterré dans les zones d'enfouissements. Le même jouet en zone de repos subira des comportements de repos. La femelle gestante léchera l'arrosoir ou la baignoire qui lui servira de support pour se coucher lors

de dépôt dans la tanière. Les adultes tentent de consommer ces mêmes objets puis les transportent et les enterrent lors de dépôt dans la zone alimentaire. Un carton en zone d'élimination, subira une miction. Ainsi, l'objet prend la signification de la région dans laquelle il se trouve puis éventuellement en revêt d'autres si l'état interne de l'animal ne correspond pas à la signification appliquée à l'objet ou si celui-ci résiste au comportement initialement appliqué. Déplacé, l'objet prend la signification de la nouvelle zone de dépôt. Des items surprenant ont été observés lors de dépôt de nourriture dans une zone investie d'une signification autre qu'alimentaire, comme par exemple les items se toiletter ou se coucher sur, dans les zones de repos.

Un autre point est intéressant. L'habitué à l'introduction d'objets nouveaux est définie par la diminution progressive de la fréquence, de la durée et de l'intensité des comportements d'explorations et/ou de manipulations, d'objets nouveaux présentés à plusieurs reprises. Or, si ces objets nouveaux suscitent des réactions identiques à celles habituellement manifestées à l'endroit où ils sont placés ou déplacés, l'évolution des réponses varie également selon l'utilisation de la zone de dépôt. On observe ainsi selon les lieux, un maintien des réactions au même niveau (zone de miction), une accoutumance ou un intérêt de moins en moins marqué (zone d'alimentation), et même une sensibilisation (zone de repos). Par exemple, si on dépose plusieurs jours de suite un pot de terre dans la zone alimentaire puis dans la zone de repos, cet objet devient la cible de comportement de consommation (flairage, tentative de consommation ...), dont la fréquence diminue dans la première phase. Dans la seconde, l'objet se transforme progressivement en un support pour se coucher alors que les flairages diminuent lorsqu'il est déposé en zone de repos.

Une étude en préparation au parc animalier de Rhodes montre également une occupation différentielle de l'espace (communication personnelle Anne Frézard). Cependant, dans cette étude, l'occupation de l'espace différentielle est moins stable temporellement. Pour Anne Frézard, cette différence serait davantage liée aux conditions de captivité. La distribution de nourriture en différents endroits de l'enclos, ainsi qu'un rythme non périodique de distribution, influenceraient cet investissement fluctuant de l'espace.

Ces résultats soulignent le rôle déterminant du facteur spatial et aussi surprenants et troublants qu'ils puissent être ils nous invitent à appréhender la notion d'espace pour le loup sous un autre angle. L'espace ainsi abordé n'est plus neutre et la prégnance des objets et des congénères répond à la prégnance des lieux. Il s'agit d'un espace vécu. Cette existence vécue est exprimée en terme d'affordance. Cette notion fut développée initialement par Gibson (cité par 59) pour lequel un lieu ou un objet appelle (to afford) un comportement approprié. Elle renvoie précisément à l'idée que l'environnement écologique dispose d'une signification intrinsèque pour le comportement.

Les différentes zones de l'espace seraient distinguées par les animaux en fonctions de leur affordance biologique. Elles appelleraient des comportements alimentaires, de repos, de miction ou de soins aux jeunes. Seules les affordances donneraient existence aux réalités du monde. Le tableau 6 propose un schéma récapitulatif de ces affordances. Ainsi, cette étude suggère une inscription spatiale des comportements en une mosaïque de régions à significations ou affordances différentes, liée au changement d'état psychophysique des animaux. Ce système fut concrétisé dans le principe d'actospacialité proposé par De Gaulejac.

Tableau 6 (59)

Lieu \ Objet	sans affordance	avec affordance	compatibilité
Sans affordance	(1)	(2)	-
Avec affordance	(3) (4)	(5) (6)	oui non

- (1) L'absence de signification du lieu se traduit par une ignorance de l'objet qui s'y trouve.
- (2) Dans le cas où un objet avec affordance est placé dans un lieu sans affordance, ce lieu n'hérite que tardivement et momentanément de l'affordance de l'objet. Cet objet, quand cela est possible, est transporté jusqu'à l'endroit où il se trouve habituellement.
- (3) S'il y a compatibilité entre le comportement appelé par l'affordance du lieu et la nature de l'objet neutre, ce dernier prend l'affordance du lieu.
- (4) Quand il n'y a pas compatibilité entre le comportement appelé par l'affordance du lieu et la nature de l'objet neutre, l'animal fait disparaître l'objet ou le déplace.
- (5) Si le comportement appelé par l'affordance de l'objet et celui appelé par l'affordance du lieu sont identiques, le comportement est appliqué sur l'objet.
- (6) L'incompatibilité entre le comportement appelé par l'affordance de l'objet et celui appelé par l'affordance du lieu se traduit par un conflit de motivation et s'exprime par une ambivalence comportementale.

b) Approche psychoéthologique de l'espace et concept d'actospatialité.

Principe, notamment développé dans sa thèse universitaire, par De Gaulejac (59), ce néologisme d'actospatialité s'attache à marquer une dépendance entre l'acte et l'endroit où il se déroule. Selon ce principe, le domaine vital ne consiste pas seulement en une portion géométrique de l'espace contenant plus ou moins de ressources ou d'informations mais aussi en un agencement organisé par l'animal. Le domaine vital est alors appréhendé comme un espace vécu, rempli de champs d'activité dont l'organisation relèverait des besoins instantanés de l'animal. Il est caractérisé par un processus dynamique d'investissement, de construction et de circulation de prégnances et consiste donc en un agencement organisé et signifiant pour l'animal qu'il aurait lui-même produit. Il existe ainsi une liaison entre comportements et substrats, entre sujets et milieux (exemple d'une louve qui tue ses petites lorsqu'ils sont déposés dans sa zone alimentaire). Il en résulte que la description comportementale ne peut être délocalisée mais nécessairement contextualisée, devant respecter l'insécable unité du comportement et du lieu dans lequel il se déroule.

D) Vers un agencement territorial

Il y a au départ la terre, traversée de matière instable non formée, de flux en tous sens, de vibrations, de particules et d'ondes. Et puis il y a des milieux hétérogènes remplis de champs et de gradients composés de substances. Et puis il y a ce phénomène où l'être vivant emprisonne des intensités, capte des singularités, la substance devient forme, le milieu devient codé selon une articulation propre au devenir de l'espèce. Le milieu se définit alors par des captures de sources d'énergies, par le discernement des matériaux, la perception de leur présence ou de leur absence et par la fabrication de réponses, de réactions. Dans le magma chaotique des événements possibles de perception, la forme devient saillante et s'investit d'une prégnance. Le milieu proposé à l'animal est alors « une boule qualitativement variable qui le contient et dont le bord est l'enveloppe convexe d'un certain nombre de repères saillants investis de prégnances variables donnant sens à la forme » (277).

Toutefois, nous ne tenons encore pas un territoire qui n'est pas un milieu car le territoire est en fait un acte qui affecte les milieux, qui est produit par l'animal et qui consiste en un agencement organisé. Dans l'agencement, la forme et la substance d'expression comme structure fonctionnelle devient un régime de signe. La forme et la substance de contenu comme matière formée devient un système pragmatique d'action et de passion. Or, l'agencement primaire est territorial. Il est la manifestation d'expressions territorialisantes, de qualités expressives qui marquent l'espace vécu par l'animal qui réalise des transformations incorporelles qui s'attribue comme telle (propriété) au corps ou contenu. Il est la production d'un espace qui est mien ou notre dans le cadre de l'agencement de groupe, de meute. Au milieu du chaos, il se crée un centre stable et calme, stabilisant et calmant qui constitue un début d'ordre. Mais le chez soi ne préexiste pas, il a fallu organiser un espace limité autour du centre fragile et incertain. Par sa limite même l'espace est plus au moins rétractile fluctuant et donc réorganisé rythmiquement. L'espace créé, protège les forces germinatives d'une tâche à remplir, d'un comportement à réaliser, mais il n'est en aucun cas hermétique car il y a toute une activité de sélection, d'extraction ou d'élimination des événements extérieurs qui passent à travers un filtre, un crible de l'espace vécu. Cette limite, ce crible de l'espace vécu en fonction des forces en œuvres qu'il abrite, des prégnances permet l'échappé vers un nouvel agencement, une déterritorialisation pour se reterritorialiser éventuellement plus tard (hurlement territorial devenant hurlement de reproduction pour la recherche d'un partenaire). Dans les milieux aux composantes variables, dans des blocs d'espace temps, par exemple dans un milieu extérieur des nuits boréales permanentes chargées du bruit d'un vent cinglant et glacial venant du grand Nord, passant à un univers ensoleillé rempli des cris d'oiseaux de la fonte des neiges, dans un milieu interne où se modèle une physiologie propre à la reproduction, les loups organisent leur monde jalonné de signes saillants et prégnants, ils agencent un monde territorial. Des rapports entre matières d'expression expriment alors des rapports du territoire avec les impulsions internes et ou les circonstances extérieures.

Ainsi, on a proposé l'idée que c'est l'émergence des matières d'expression (qualité d'expression), qui va définir le territoire. Ces qualités sont par exemple des chants, des couleurs. Lorentz (164), nous décrit très bien l'existence de ces qualités d'expressions « chez beaucoup de poissons, par exemple les cichlides, leurs couleurs reflètent un état interne, transitoire et fonctionnelle comme par exemple l'agression, l'excitation sexuelle ou l'instinct de fuite. Chez les poissons de corail, leur robe splendide est constante même s'ils sont capables d'en changer par exemple avant de se coucher. Gardant leurs couleurs vives d'affiche, ils se distinguent de la plupart des poissons d'eaux douces mais aussi de la plupart des autres poissons moins agressifs et moins attachés à leur territoire... Tout comme les couleurs des poissons, le chant du rossignol signale de loin à ses congénères qu'un territoire à

trouver propriétaire ». Ainsi, une qualité expressive devient une marque territorialisante, une signature appropriative. C'est l'expression « d'une affiche, d'une pancarte » (164), qui dessine alors un territoire aux sujets qui les produisent. Nous pourrions dès lors essayer d'appréhender quelles sont ces qualités expressives territorialisantes chez le loup. Quelles sont ces marques qui permettent conjointement la création d'un espace appropriatif plus ou moins évité par les autres loups, l'agencement territorial et la réalisation d'un espace de vie sociale en groupe avec ses activités et ses comportements riches et complexes. Nous aborderons en particulier dans ce cadre l'expression des marquages olfactifs et visuels notamment le marquage urinaire mais également l'expression des qualités sonores, comme les hurlements, qui participent à cet agencement territorial et à l'organisation d'une vie en meute.

CHAPITRE X

LES QUALITES EXPRESSIVES CHEZ LE LOUP

I) Marquage urinaire

A) Modalité et qualité

1) Position d'urinement

Les loups lorsqu'ils urinent, réalisent différentes positions d'urinement.

➤ La miction patte levée (raised leg urination annotée RLU).

Cette position se rencontre lorsque le loup lève une patte pour uriner avec la possibilité ou non de rotation de la hanche, ou une élévation au-dessus du plan passant par elle.

➤ Miction debout (standing urination annotée STU)

Dans cette position, aucune patte n'est décollée du sol, l'animal reste debout normalement ou peu se pencher vers l'avant.

➤ Miction accroupie (squatting urination annotée SQU)

Dans cette position, le dos reste droit ou légèrement concave tandis que les pattes arrières écartées sont fléchies, abaissant la région anogénitale vers le sol.

➤ Miction membres fléchis (flexed leg urination annotée FLU)

Cette position est similaire à la miction accroupie et les membres arrière sont plus droits avec une patte soulevée, fléchiée et dirigée sous le corps.

Les loups sexuellement immatures et subordonnés des deux sexes réalisent des positions stu et squ. Les positions rlu sont réalisées par les mâles et flu par les femelles. Pour conférer aux résultats davantage de lisibilité au confondra les deux termes rlu et flu en un seul terme rlu. Pour analyser le comportement de marquage urinaire, on s'intéressera à la qualité de l'urine et à l'information qu'elle peut par conséquent transmettre, avant de s'attacher aux études réalisées en captivité puis d'appréhender celles du milieu sauvage.

2) Qualité de l'urine

L'urine des loups apparaît comme un substrat riche en informations. Les métabolites retrouvés dans l'urine permettraient de détecter le statut reproducteur, le sexe mais également des différences individuelles. Raymer (242), a par exemple mis en évidence différents constituants volatiles comme l'isopentyl sulfide, le 3 – 5 diméthyl 2 octanone et l'acétophénone qui étaient clairement associés avec le genre de l'animal et dont l'excrétion suivait une variation saisonnière. Il a été mis par ailleurs en évidence, 12 composés chimiques spécifiques dont les quantités varient selon le sexe et les saisons. Par exemple, un de ces

composés présente un pic net un mois avant le rut. Il est probable que leurs sécrétions soient sous dépendance hormonale (50). Asa (5), établit une corrélation positive entre l'augmentation du taux de marquage urinaire et de la concentration plasmatique en testostérone lors de la période de reproduction pour le mâle dominant. L'augmentation d'oestradiol, lors du prooestrus et de l'oestrus fut à contrario non corrélée avec le comportement de marquage des femelles. Ainsi, ces résultats suggèrent une influence hormonale sur la composition de l'urine et sur le comportement de marquage, influence pourtant modulée par des facteurs sociaux. C'est dans ce cadre que nous allons essayer de relater les modalités de réalisation du comportement de marquage aussi bien en captivité qu'en milieu sauvage.

B) Marquage urinaire et rôle social

1) Etudes réalisées en captivité

L'un des éléments essentiels relevant des études du comportement de marquage et ce aussi bien en captivité qu'en milieu sauvage, est la quasi-exclusivité de réalisation des rlu par les individus alpha (3-178-200-246).

Dans l'étude de Asa (3), la meute est composée de deux mâles de 5 ans (alpha et bêta), d'une femelle de 10 ans (alpha), de 2 femelles de 2 ans et deux 2 louvards. Sur 259 rlu observées, une seule est réalisée par un louvard. Le mâle réalise des rlu dans plus de 90 % de ses urinements alors que pour la femelle, ce chiffre passe à environ 50 %. Dans l'étude de Mertl-Millhollen (200), sur les trois années étudiées, les meutes comptent entre 3 et 7 adultes, 0 et 4 louvards et des louveteaux. Sur 2 626 rlu observées, 36 (1,4 %), sont effectuées par d'autres loups que le couple alpha. Lorsqu'un autre individu réalise ce comportement, il s'agit d'un loup qui a eu ou aura un haut rang dans la meute. Par exemple dans l'étude de Mertl-Millhollen (200), un louvard fit une rlu au cours de la saison reproductrice. Devenu adulte, il réalisa des rlu plus souvent avant de prendre la place du loup numéro 2 l'année suivante. Une femelle qui prit la place numéro 2, manifesta occasionnellement des rlu. L'année suivante, après le dixième jour suivant la mort de la femelle reproductrice alpha, elle réalisait des rlu de femelle dominante.

Dans l'étude de Mertl, deux meutes furent observées. Les marques furent significativement plus nombreuses dans la meute reproductrice que dans l'autre meute, non reproductrice, et ce toute l'année. Asa (3), trouve une fréquence double de marquage en automne et en hiver, (avant et pendant la saison reproductrice) par rapport au printemps et en été. Mertl observe également une augmentation pendant la saison reproductrice mais une diminution à la naissance des petits. A la naissance, la femelle saluait la meute queue baissée et réalisait des squ. Il a fallu attendre huit jours pour observer la première rlu et quinze jours pour voir une miction patte levée haute sur support vertical, la fréquence augmentant avec un changement graduel des postures. La moitié des rlu est suivie d'une rlu par le même animal, ou un animal différent, souvent dans les cinq minutes qui suivent. L'individu observant le marquage remarque après, avec parfois une troisième rlu de la part de l'initiateur. Le mâle alpha marque plus souvent après une rlu de la femelle alpha qu'après n'importe quel dépôt de la part des autres membres de la meute. C'est également le cas pour la femelle alpha (3,200). Les rlu sont parfois suivies d'un comportement de grattage avec les membres postérieurs. Là encore, ce comportement est réalisé en grande majorité par les individus alpha avec des différences selon les études (supérieur pour les femelles dans l'étude de Mertl (200) et supérieur pour les mâles dans l'étude de Mech (178)). Dans l'étude de Mertl, le comportement de grattage est quasiment toujours réalisé après une rlu et rarement après une défécation, encore plus rarement après un urinement sans patte levée. Cependant, Mech

rapporte ce comportement aussi bien après une rlu qu'après une défécation (246). Ce comportement n'entraîne pas de réponse différentielle dans les investigations subséquentes par rapport à une rlu seule (200).

La réponse la plus fréquente suite à tout comportement de marquage est l'exploration olfactive. Toute élimination peut entraîner une exploration par chacun des loups mais ce sont les marques du mâle alpha, suivies de celle de la femelle alpha, qui sont les plus explorées (90 % des doubles marques du couple alpha sont explorés par les autres membres de la meute) (246). Le mâle alpha réalise la majorité de ces explorations olfactives, suivi par la femelle alpha puis les autres membres de la meute, même si elles deviennent moins fréquentes après la mise bas (200-246). Les subordonnés regardent la réalisation des rlu par les individus alpha sentant souvent les marques, mais ne remarquant jamais, parfois urinant ou déféquant sur un autre spot.

Tout ce passe donc comme si l'ensemble du groupe s'informait, se familiarisait à ces odeurs, en particuliers celles du couple reproducteur.



Ces marques auraient un côté rassurant quand familières et menaçant quand étrangères. Elles seraient réalisées par des loups sûr d'eux alors que les plus timides cherchent davantage à cacher leur marques (Anne Frézard communication personnelle). Elles serviraient de lien social notamment entre la paire de reproducteur dont le comportement de marquage montre une évidente interaction (3,200). Ce marquage augmente lors d'excitation ou d'attention ciblée entre la paire. Il peut de plus intervenir dans un comportement de cour (une femelle sollicite le mâle en réalisant ce comportement), coordonnant ainsi l'activité sexuelle, mais il est à l'origine d'autres liens que purement sexuels puisque réalisé tout au long de l'année. Cependant, on peut noter que dans la meute étudiée par A. Frézard, seul le mâle dominant réalise des rlu. Les deux autres mâles ainsi que les quatre femelles qui se sont reproduits en 2002 n'ont apparemment pas manifesté ces comportements. Par ailleurs, ce

comportement de marquage reste variable d'une meute à l'autre, d'un individu à l'autre et même variable au cours du temps. Par exemple dans l'étude de Mertl, le mâle alpha, une fois sa partenaire morte, marqua moins et ne réalisa pas de double marquage sur les spots de la nouvelle femelle alpha avant plusieurs mois. Cette femelle quant à elle, marqua rapidement sur les spots du mâle comme une déclaration de priorité à la reproduction et elle se reproduisit avec plusieurs mâles l'année suivante. Mech rapporte le même type d'observation avec un arrêt complet du marquage pendant quatre jours par le mâle alpha lors de la mort de la femelle reproductrice, modification qui perdura dans le mois qui suivit (178). Les données obtenues en milieu sauvage par Rothman (246) sur les loups solitaires, étoffent les observations précédemment citées quant au rôle du marquage urinaire dans l'établissement des liens sociaux.

2) Marquage en milieu sauvage

Sur les 72 kilomètres de traque, Rothman (246) n'a observé qu'une seule série de rlu pour les six loups solitaires étudiés et aucun comportement de grattage. La série de quatre rlu fut réalisée par une femelle dans un bois, après avoir été chassée par la meute résidente. Contrairement aux réponses observées sur des meutes, aucune réaction de marquage ne fut observée, lors de la découverte de marques étrangères, par des loups solitaires. Aucune marque n'est observée à proximité des cadavres alors que c'est le cas pour les paires territoriales. Les selles et dépôts d'urine sont plus fréquemment réalisés dans les bois que le long des sentiers comme c'est le cas pour les meutes (178). Les loups solitaires ne réalisent ordinairement pas de marquages même si ils manifestent une forte investigation des autres marques, détectant ainsi les signes émis par une meute résidente notamment le long des chemins. Ce comportement permettrait :

⇒ la recherche d'une aire non occupée où la probabilité de trouver un partenaire et d'établir un territoire augmente (246).

⇒ la recherche d'une meute où manque un loup reproducteur. Mech (246), observa par exemple, une meute dont la seule femelle adulte fut tuée. Dès lors, l'absence de doubles marques fraîches, fut vraisemblablement détectée par une femelle solitaire. En effet, cette louve au lieu d'éviter la proximité de la meute, comme le font généralement les loups solitaires, se déplaça parallèlement à celle-ci, jusqu'à une acceptation éventuelle.

Pour les paires nouvellement formées, on observe une augmentation des rlu et des comportements de grattage notamment le long des sentiers. Le plus haut taux est observé juste avant la période de cour et après la période de reproduction. Il atteint son climax juste après les premiers contacts. Lors de séparation, le marquage s'arrête alors que les membres de la paire marquent juste avant et juste après leur séparation. Le taux de double marque diminue quand la durée de l'association augmente (75 % à un mois, 20 % à cinq mois etc.) (246). Il est à noter qu'un marquage peut être visible et odorant six semaines après sa réalisation (246).

Ainsi le marquage, notamment urinaire est prépondérant lors de la transition d'une vie de loup solitaire nomade à une vie de meute territoriale. Il a également une fonction essentielle lors de la formation et pour le maintien des liens d'une paire. Les observations d'Asa corroborent cette idée. Elle rapporte en effet une diminution du marquage réciproque et l'échec de la formation de liens chez une paire de loups anosmiques, sans expérience sexuelle préalable à l'intervention chirurgicale (4-6). Comme on a pu le suggérer, le changement hormonal lié aux stimulations sociales lors du comportement de cour, semble responsable de cette augmentation du marquage.

Une étude de 1997 à 1999 portant sur 3 meutes sauvages (de 19, 10 et 8 loups en moyenne) dans le parc national de Yellowstone a mis en évidence une fréquence de marquage élevée pour les mâles reproducteurs aussi bien en début qu'en fin d'hiver (234'). A contrario les femelles reproductrices marquent moins en fin d'hiver, à la fin de la saison reproductrice. Les auteurs le marquage urinaire aurait donc bien une fonction de formation et de maintien des liens entre la paire de reproducteurs. Pour les femelles ils pourraient également indiquer l'approche de la réceptivité sexuelle. Les mâles maintiendraient un haut niveau de vigilance territoriale au moment de la saison d'élevage des petits. Il est à noter que deux des meutes ont présenté deux femelles reproductrices (une mère et sa fille de plus de 3 ans et deux soeurs) mais à une seule exception près (quand une des soeurs, dominante l'année suivante, réalisa deux comportements de grattages en l'absence du couple dominant) seuls les reproducteurs dominants ont manifesté des comportements de marquage.

Les différences de sécrétions hormonales entre loups de statuts sociaux différents, expliqueraient également les différences observées au sein de la meute (246-289). Il est cependant difficile d'inférer un déterminisme prioritaire à l'un ou l'autre de ces facteurs tant ils semblent intimement liés et interdépendants. Cependant, d'autres facteurs pourraient également être importants dans l'expression de ce comportement. On peut évoquer en plus du changement de statut social et sa contrepartie hormonale, la présence d'un prédateur ou un dérangement inhabituel, une rencontre agonistique, la peur ou un danger soudain (59-178-246-262-286).

Finalement les doubles marques participeraient à la synchronisation comportementale et physiologique des paires de loups par sa composante visuelle et olfactive. D'autant plus qu'elles semblent absentes pour les paires qui ne se reproduisent pas, qu'elles sont associées avec un haut têt d'investigations mutuelles, que leur fréquence est maximale après la formation de la paire et qu'elles sont réalisées presque exclusivement par le couple reproducteur de la meute (200-246). Pour corroborer ceci, un exemple nous est donné où une paire de subordonnés a réalisé un double marquage sur les marques de la femelle dominante. Celle-ci arriva peu de temps après, marqua dessus après quoi la paire ne fut plus jamais vue réaliser ce comportement (200). L'intérêt important manifesté par le couple reproducteur pour ses propres marques, permettrait de déceler une marque préalable du partenaire. Les doubles marques pourraient également indiquer au loup solitaire, la présence ou non d'un couple reproducteur après le décès d'un des partenaires par exemple. Si le marquage urinaire est essentiel dans l'expression des liens sociaux, il est également intimement lié à l'investissement territorial des loups que nous aborderons dans le III. Le marquage urinaire joue un rôle important dans l'information olfactive modulant l'écologie du loup, il n'est cependant pas le seul. Les fèces et les sécrétions des glandes anales sont à cet égard intéressantes.

II) Fèces et sécrétions anales comme marquage odoriférant

A) Etudes en captivité

Les défécations furent préférentiellement réalisées dans une étude de Asa (3), par le mâle alpha et bêta et ce dans une zone particulière de l'enclos et le long des chemins. Les sécrétions anales, dont les composants volatiles peuvent donner des informations sur le sexe et le statut endocrinien et dont les nombreux acides peuvent permettre une différenciation individuelle (3), sont déposés plus fréquemment sur les fèces des mâles alpha et bêta. Ceci sans pour autant être accompagnés d'un signal visuel qui pourrait les distinguer d'une défécation seule. Les loups peuvent également se frotter l'arrière train sur le sol pour vider le contenu des sacs anaux (152). Les adultes qui réalisent plus de marquages urinaires déposent

plus de sécrétions anales et distribuent leurs selles de manière moins aléatoire. De ce fait, l'auteur suggère que les fèces auraient bien un rôle de marquage odoriférant. A la différence du marquage urinaire, le mâle alpha mais également le mâle bêta marquent avec des fèces.

D'autres part, les rlu sont dirigés sur des objets verticaux, souvent sur des spots préexistants, alors que les fèces sont déposées le plus souvent sur des chemins et ne sont jamais placées sur d'autres fèces. La fréquence n'est pas affectée par la saison reproductrice. Dans l'étude de Asa (3), rlu et défécation sont concentrés dans la même aire pour le mâle et la femelle alpha où ont souvent lieu le nourrissage et les procédures de soins, notamment pour droguer les animaux. Ils semblent donc être une réponse à l'intrusion humaine. Le même type de marquage réactionnel fut rencontré dans la meute étudiée par De Gaulejac (59), quand un expérimentateur passait à l'intérieur de la double enceinte grillagée du parc, qui reste pourtant inaccessible aux loups. Il est à noter qu'il semble exister une zone d'élimination préférentielle et particulière chez les loups en captivité et ce aussi bien pour le marquage urinaire que pour les défécations (59, Anne Frézard communication personnelle). Dans la meute de Rhodes (Moselle), seul le mâle dominant réalise des mictions patte levée et ce préférentiellement dans la zone empruntée par les hommes lors du dépôt de nourriture.

B) Etudes en milieu sauvage

Vilà (289), par l'étude des caractéristiques de 232 fèces de loups dans le Nord Ouest de l'Espagne, a révélé que les fèces ne sont pas disposées au hasard. La grande majorité des fèces est trouvée à la jonction des sentiers où la probabilité de détection par d'autres loups itinérants est maximale (cf. également Peter et Mech pour le loup (178) et Mad Donald pour les autres Canidés cité par 4). Par ailleurs, elles sont généralement associées à d'autres points de références qui augmenteraient leurs saillances (cendres, écorces putrides, buissons isolés, charognes, promontoires etc. qui pourraient accentuer visuellement ou olfactivement l'efficacité du signal). Dans les sentiers, le centre est préféré aux bordures. Si un côté est plus exposé au vent, les fèces sont surtout déposées de ce côté et par conséquent sont davantage repérables par les autres loups. On peut supposer pour expliquer cette distribution différentielle que les loups passent plus de temps aux jonctions, mais ce n'est pas le cas puisqu'ils y restent peu de temps et bougent rapidement (289). Ces résultats semblent donc indiquer que les fèces sont un agent d'espacement important chez les loups ibériques (d'autant plus que l'absence de neige dans ces régions et une faible humidité augmente la durée du signal olfactif). Les fèces semblent donc jouer un rôle important dans un contexte territorial. Qu'en est-il pour les autres marques, en particulier pour le marquage urinaire.

III) Marquage olfactif et contexte territorial

L'étude des marques des meutes de loups, réalisées dans leur milieu naturel met en évidence une forte prédominance de rlu par rapport aux autres types d'urinement (rapport allant de 1/3 (229) à 1/10 (262) selon les études). La majorité des rlu sont dirigée vers des objets bien en évidence, généralement en hauteur (99 % des rlu pour 1 % des squ dans l'étude de Mech (78) et 90 % des rlu pour 7 % des squ dans l'étude de Paquet (229)). Dans la très grande majorité des cas, les rlu sont précédées par un comportement de reniflement contrairement aux squ.

Les comportements de grattage sont le plus souvent émis après une rlu, moins souvent après une défécation, parfois de manière isolées (après un reniflement important) et rarement après une squ. Pour Sillero comme nous avons pu le supposer en captivité ce comportement aurait une fonction de communication intra meutes maintenant le statut des dominants (262).

Par ailleurs, il s'avère que ce comportement est influencé par la présence de congénères. Lors de rencontre inter meutes, il pourrait attirer l'attention de la meute voisine sur une marque olfactive (262).

La réalisation des rlu est variable à la fois spatialement et temporellement. On observe ainsi une augmentation significative des rlu (contrairement aux squ par exemple), le long des chemins empruntés par les loups et notamment en périphérie du territoire (178-229). Pour les loups éthiopiens (262), les rlu et les comportements de grattage augmentent pendant les comportements de patrouilles des loups par rapport aux autres types d'activités. On observe alors une augmentation du nombre de sites marqués et une augmentation de la fréquence par site. Cependant, l'intensité du marquage n'est pas constante le long des frontières. On observe ainsi une concentration des marques dans les secteurs proches des zones de contacts entre meutes. Lors de la découverte de marques fraîches d'une autre meute, le nombre de marquages déposés par heure fut multiplié par trois (de l'ordre de 70 en 10 minutes par exemple) (262). Ainsi, le comportement de marquage apparaît comme une réponse à la présence de congénères non familiers (178-230).

Les adultes d'une meute étudiée par Mech, ont réalisé le même type de marquage urinaire sur les cairns, supposés effrayer les loups, que l'auteur avait disposés autour de sa tente, montée à proximité immédiate de la tanière de la meute (310).

C'est également le cas lors de la présence d'autre espèce comme le coyote. Lorsque l'on compare les marques déposées par les loups et les coyotes sur des lieux fréquentés par une ou les deux espèces, on remarque :

↳ Une augmentation du nombre de marques sur les trajets utilisés par les deux espèces. La fréquence de marquage est plus importante dans le cadre d'une marque initiale interspécifique. Cette réponse est plus prononcée pour les coyotes.

↳ Les loups appartenant à des meutes de petites tailles répondent plus aux coyotes que les grandes meutes qui restent plus passives.

↳ Une distribution identique des marques fut observée pour les trajets uniquement fréquentés par les loups et ceux habituellement utilisés par les coyotes et fréquentés par les loups. Mais une distribution différente fut observée pour les trajets utilisés par les coyotes et ceux habituellement utilisés par les loups et fréquentés par les coyotes. Avec alors une augmentation des marquages urinaires de la part des coyotes dans les zones autres que les chemins (bois, lac gelé ...).

↳ Dans tous les cas, la réponse des coyotes fut plus prononcée.

Ainsi, les coyotes comme les loups n'évitent pas les aires marquées par leurs vis à vis sympatriques, pas plus qu'ils ne minimisent leur propre activité.

Lorsque des loups rencontrent les signes de présence d'une autre meute, ils augmentent leur comportement de marquage mais suivent les traces étrangères tout en continuant par la suite leur chemin quelques kilomètres avant de retourner dans leur territoire (230). La présence de marques étrangères n'implique donc pas un évitement direct du lieu. Dans l'étude de Sillero (262), lors de rencontres de meutes voisines à moins de 300 mètres l'une de l'autre, plusieurs réactions peuvent se rencontrer. Les loups s'évitent sans manifester de comportements évidents, dans environ 10 % des cas. Dans 85 % des cas, des réactions agonistiques sont observées. Les membres d'une seule ou des deux meutes augmentent leurs comportements d'urinements et de grattages et émettent des cris d'alarme (aboiments ...) avec la queue dressée et le regard fixe. Parfois des comportements agressifs peuvent se produire avec des tentatives de morsures de l'arrière train mais dans la grande majorité des cas (89/102), il s'agit de poursuites où les loups chassés retournent le plus souvent dans leur

territoire initial, avec généralement une réussite supérieure pour les meutes de plus grande taille. Si la rencontre avec d'autres loups, physique ou par le biais des marques laissées, est particulièrement propice au comportement de marquage, il est à noter cependant que la présence de marques étrangères n'est pas le seul stimulus déclencheur du marquage, puisqu'il se produit également sur les marques propres à la meute (178-229-262). Pour les loups éthiopiens par exemple, on remarque que le comportement de marquage est particulièrement prégnant lors des rencontres mais également en l'absence du passage de la meute voisine (262).

Les loups parcourant leur territoire utilisent souvent les mêmes sentiers et ils réalisent, par exemple dans l'étude de Peters (230), un marquage olfactif tous les 250 mètres. Simero (262), observe quant à lui 4,7 sites de marquage urinaire par kilomètre. Ainsi, un loup qui voyage sur une route classiquement utilisée se retrouve rarement à plus de 125 mètres d'une odeur familière. Le comportement de marquage participerait donc à l'établissement d'un chemin olfactif familier. La concentration des odeurs en des lieux stratégiques (jonction des chemins, le long des frontières suite à des présences étrangères, mais aussi marquage des proies ...), permettrait ainsi d'investir les lieux d'une signification, d'une prégnance particulière. Elle engendrerait une familiarité avec des portions de territoire dans un sens cognitif (pour Peters elle participerait ainsi à l'établissement de cartes cognitives (230)), et émotionnel et ce dans un contexte nécessairement territorialisant.

En ce qui concerne le taux de marquage et la taille de la meute, certains auteurs ne trouvent pas de différences significatives en fonction de la taille du groupe, s'appuyant sur le fait que seuls les dominants réalisent des rlu ou des comportements de grattages (178-262). Cependant, Paquet (229), trouve une relation statistiquement significative entre la taille de la meute et le taux de marquage. Dans tous les cas, les auteurs s'accordent pour noter une grande variabilité inter meutes et intra meutes, notamment d'une année à l'autre.

IV) Conclusions sur le comportement de marquage

Pour conclure sur le marquage notamment urinaire des loups, il ressort de ces études qu'il constitue un point essentiel de l'écologie du loup à partir duquel il organise et agence le monde qui l'entoure.

Élément de la communication entre loups étrangers, il renseigne sur l'occupation d'un lieu et la composition du groupe qui peut l'investir, notamment en ce qui concerne son statut reproducteur. Expression des loups en groupe, il apparaît comme un signe autour duquel se crée et s'agence les liens sociaux à la fois entre le couple reproducteur mais également entre ce dernier et le reste de la meute. Saillance dans l'univers perceptif notamment olfactif du groupe, les marquages du couple reproducteur sont la cible de l'attention des autres loups, comme si la circulation de ces saillances favorisait l'unité de la meute et accrochait davantage le devenir de chacun des membres sur celui des reproducteurs.

Plus fondamentalement, le marquage s'inscrit dans un processus de territorialité. Concentré en certains lieux préférentiels (jonction des chemins, le long des sentiers, le long des frontières, à proximité d'une proie ...), il permet d'accorder une prégnance de type territoriale à une saillance du milieu. Par la même, les marques apparaissent comme des signes de familiarité autour desquelles s'agent les déplacements des loups dans leur milieu. Préférentiellement réalisé aux marges de l'aire investie, le marquage est également effectif dans d'autres lieux sur l'ensemble du territoire investi (site de rendez-vous, tanière ...) (178). Il est réalisé sur des sites particuliers, bien en évidence et notamment s'ils sont préalablement marqués. Le marquage augmente lors de la présence ne serait ce qu'olfactive d'individus étrangers. L'hypothèse de Kleiman (cité par 178-229-262), selon laquelle les

Canidés marquent afin de se familiariser avec un lieu, afin de se territorialiser à travers un comportement physiologiquement rassurant, lors de situations intimidantes ou inconnues, reste donc d'actualité. A ce titre, la manifestation des comportements de marquage apparaît donc bien comme l'expression de matières qualitatives, de qualités d'expression, particulièrement émises dans un environnement déstabilisant, afin de s'appropriier un lieu, signalant aux intrus que ce lieu est occupé. Le marquage d'une proie peut être un autre exemple d'une matière qualitative territorialisante permettant alors au loup d'investir la proie d'une prégnance territoriale appropriative. La charge des marques olfactives des lieux où les loups ont pu faire l'expérience de rencontres agonistiques pourrait leur conférer une connaissance précise de leur domaine vital et des événements qui s'y sont déroulés. Cette expérience acquise, ainsi que la familiarité ou non du territoire, expliquerait l'évitement possible d'un lieu sans que celui-ci ne soit investi par la présence récente ou le passage d'une meute voisine (230).

Finalement, la manifestation de ces comportements territoriaux essentiellement pour ne pas dire exclusivement par le couple reproducteur expliquerait les modifications du champ territorial et l'investissement possible de nouveaux lieux lors de la perte d'un reproducteur d'une meute voisine (262-113). Nous avons essayé d'aborder l'univers olfactif dans l'agencement territorial et l'organisation sociale des loups. Essayons maintenant d'en trouver une contrepartie dans l'univers sonore et acoustique qui habite l'univers des loups.

V) Les vocalisations chez le loup

A) Les différentes émissions vocales chez le loup : caractéristiques et contextes d'expression

Schématiquement, les loups présentent quatre catégories de vocalisation.

↳ Le gémissement

Le gémissement ou glapisement (squeaks), est défini par l'émission d'un petit cri de haute fréquence (supérieur à 2 kHz). On le rencontre associé aux hurlements mais également dans d'autres contextes comme lors de rencontres avec des congénères, en particuliers lors de contacts étroits. Il peut être alors émis par l'individu approché ou celui approchant. Il est fréquemment exprimé en guise d'invitation à une distribution ou régurgitation de nourriture.

Il existe des variations de la structure sonore du gémissement chez un même individu en fonction du contexte d'expression (par exemple, la structure est différente selon si la rencontre est de type agonistique, amicale ou lors de soumission accentuée). Inversement, pour un même contexte, il existe des similarités surprenantes de structures sonores pour des individus différents (77). Il existe cependant une distinction liée au sexe, à l'âge et individuelle notamment dans les mesures de la fréquence moyenne des syllabes et des fluctuations de fréquences. Globman (116), par exemple, a mis en évidence une fréquence fondamentale spécifique dans le glapisement d'une louve reproductrice, comparée à une autre femelle surveillant également les louveteaux durant leurs cinq premières semaines de vie. Les vocalisations émises à l'entrée de la tanière qui sont associées à la sortie des louveteaux de cette dernière, présentent cette fréquence fondamentale spécifique à la mère. Cette spécificité serait utilisée par les louveteaux comme un signal de reconnaissance maternelle.

D'autres auteurs (Crisler et Fentres cités par 155), mentionnent également l'existence d'un petit geignement aigu qui aurait une importance sociale. Ce son fut émis par des loups

élevés en captivité lors de l'approche de personnes ou de chiens. Il fut interprété par les auteurs comme signifiant un état de soumission.

↳ **Le grognement**

Le grognement exprime des nuances de l'agressivité, de l'agacement jusqu'à la fureur. Il serait également émis comme un grognement de contentement lors du contact chez les nouveaux nés et lors de salutations chez les adultes (89). Il est fréquemment émis lors des vocalisations de groupe. Il peut être associé à un aboiement étouffé, notamment pour alerter, louveteaux et congénères, dans un contexte agonistique (89).

↳ **L'aboiement**

L'aboiement, son guttural bref et peu fréquent peut terminer un hurlement traduisant alors une grande excitation. Tembrock (cité par 155), prétend qu'il traduit une forme d'excitation alors que Young (cité par 155), estime qu'il est employé pour la chasse.

L'aboiement peut s'observer seul, de manière cyclique ou non. On le rencontre en particulier lors de défense territoriale devant l'arrivée d'un intrus à proximité d'une proie ou de la tanière. Il peut ainsi servir de cri d'alarme avertissant la meute de l'intrusion d'un étranger ou constituer une menace à l'égard d'un intrus (cf. Joslin cité par 155). Mech rapporte par exemple des aboiements de la meute après la chasse, pendant deux à trois heures, alors que l'auteur examinait la carcasse d'un élan fraîchement tué par le groupe (155). Landry entendit un aboiement à moins de dix mètres alors qu'il était à l'affût à proximité d'un site de rendez-vous, observant par la suite les traces de louveteaux et celles d'un adulte (152).

↳ **Le hurlement**

Le hurlement peut être défini comme une longue et vaste plainte. Il commence généralement par un gémissement puis le loup lève le museau vers le ciel, rejète la tête un peu plus loin vers l'arrière et laisse sa gorge se gonfler de ce son. Généralement la fréquence fondamentale oscille entre 150 et 780 hertz. Il dure de quelques secondes à plusieurs minutes et il peut être entendu à plus de dix kilomètres (124).

Carbyn mais également Harrington, observent plus de 60 % des hurlements collectifs à l'aube entre quatre et six heures du matin, ce qui correspond à une période importante dans les activités de la meute, notamment dans les activités de chasse débutantes (126). Cette période, comme celle du soir où les hurlements sont également plus fréquents correspond à des conditions atmosphériques d'inversion de température. Larom (153), a mis en évidence que ces changements avaient une influence importante sur la propagation sonore des vocalisations. Sur 24 heures, la portée d'un son peut alors varier d'un facteur allant du simple au double. Ces variations pourraient ainsi exercer une pression sélective sur de nombreuses espèces pour l'émission des vocalisations au crépuscule ou à l'aube. Dans ce cadre, le vent joue également un rôle important. Par exemple en Iran, les hurlements sont des événements rarissimes chez le loup. Joslin (141), attribue ce fait aux conditions climatiques locales où un vent important est très fréquent. Il observe par ailleurs une réduction importante des hurlements chez les loups du parc Algonquin au Canada, lors de conditions venteuses.



Chaque loup peut être identifié grâce à son hurlement, qu'il commence et termine de la même manière. Chaque hurlement présente des caractéristiques fort distinctes. Les harmoniques qui s'ajoutent au son fondamental donnent au hurlement son caractère individuel. En plus du nombre d'harmoniques, la puissance et la persistance de la première harmonique participe à cette singularité d'émission (194).

Klinghammer (143), a observé des hurlements dès la quatrième semaine chez des louveteaux, lorsqu'il pénétra dans la tanière. A la sortie de la tanière, les hurlements sont émis par les louveteaux lorsqu'ils sont laissés derrière les adultes ou lorsqu'ils sont séparés de leur fratrie.

Les hurlements jouent un grand rôle dans la coordination notamment à distance des activités sociales. Ils permettent alors de se localiser par rapport à d'autres individus, de se réunir, par exemple en vue de chasse commune. Un loup séparé de sa meute, peut retourner sur un site de rendez-vous estival abandonné et hurler pendant des heures malgré la réponse d'un loup étranger à proximité. Pourtant, l'hostilité entre meutes étrangères, suppose que les loups fassent attention : où, à qui et quand répondre. Au niveau du site de rendez-vous, le loup se trouverait relativement confiant et en sécurité, habitué à hurler en ce lieu. Ce même loup, en

dehors du site de rendez-vous, sera beaucoup plus réservé, et si un loup étranger hurle à proximité, il restera silencieux et se retirera rapidement. Une louve peut par ses hurlements, diriger les louveteaux vers un nouveau site de rendez-vous, vers une proie ou vers elle au retour de la chasse. Tout adulte qui revient avec de la nourriture, hurle souvent quand il s'approche du site de rendez-vous.

Par ailleurs, les hurlements sont émis dans un grand nombre de situation. On les rencontre en particulier lors d'excitations importantes. Ainsi, ils surviennent au réveil, avant un départ à la chasse, à la suite de jeux ou d'activités sociales intenses. Klinghammer (143), cite l'exemple d'un combat entre deux loups tandis que les autres membres de la meute hurlaient autour. Les loups en captivité peuvent hurler lors de l'approche du nourrisseur. Lors d'un changement de lieu de captivité, des loups ont hurlé six heures sur les huit heures de trajet en bateau (143). Des hurlements apparaissent également en réponse à des coyotes, des trains, des sirènes ou des imitations humaines. Ils semblent jouer un rôle d'alarme à proximité de la tanière, plus ou moins associés alors, à des aboiements.

Les loups hurlent souvent en cœur, certains loups (souvent les mêmes) initiant les hurlements sont suivis par d'autres. Ces hurlements collectifs pourraient tromper les autres loups sur la taille de la meute qui les exprime. Lors de rencontre entre deux meutes, l'issue de la rencontre est généralement déterminée par leurs tailles respectives. Les loups auraient donc un avantage certain à tromper les meutes voisines sur leur taille. Lors des chœurs, les hurlements émis, présentent des sons de plus en plus modulés, changeant de timbre de manière chaotique. Suivre le hurlement d'un loup, alors que plusieurs autres hurlent simultanément, est rendu particulièrement difficile par ces modulations rapides du timbre. En passant dans l'environnement, vallées, ponts, arbres, reflètent et dispersent ces sons de telle sorte que les meutes voisines entendent un mixe complexe de sons directs et de leurs échos. Ceci rend l'estimation de la taille de la meute peu fiable et donc toute approche potentiellement dangereuse. A titre d'anecdote, le général Grant rapporte avoir entendu le hurlement de plus de 20 loups, quelques instants plus tard, il croisa la paire qui fit un tel vacarme. Parfois, une partie des loups peut rester en place coucher. A contrario, les hurlements collectifs peuvent être accompagnés d'un ralliement de l'ensemble de la meute, notamment autour des individus alpha. Ils se sentent alors le museau, se lèchent la face, les oreilles en arrière tout en remuant la queue. Ce type de ralliement se produit souvent après une phase de repos, un loup réveillant les autres par ses hurlements. Mais il fait également suite aux hurlements à distance d'un loup familial ou d'un loup de haut rang.

En plus de ces hurlements collectifs, il existe des hurlements solitaires. Ces hurlements sont répétitifs avec des pauses, ils sont plus longs et plus soutenus, avec une fréquence légèrement plus faible, se distinguant ainsi des hurlements pleine gorge proférés lors de réponse à des hurlements ou lors de chœurs. La structure acoustique des hurlements solitaires est stable et harmonieuse, alors que les hurlements collectifs sont bruyants et modulés. Dans le premier cas, la mâchoire est partiellement ouverte, la langue portée sur le côté et rétractée. Dans le deuxième, la gueule est largement ouverte et la langue réalise des petits mouvements rapides. Le loup qui manifeste ces hurlements peut être au milieu de la meute, mais ils n'engendrent alors pas d'interactions avec les autres. La fréquence de ces hurlements, qui sont essentiellement réalisés dans l'étude de Klinghammer (143) par le mâle alpha, augmente considérablement au cours de la saison reproductrice alors qu'ils ne sont quasiment pas observés le reste de l'année. Ces hurlements pourraient exercer un rôle d'attraction sociale pour les loups étrangers. Mech (143), cite par exemple le cas d'une association temporaire au cours de la saison reproductrice d'une louve avec le mâle alpha qui la protégeait des attaques de la femelle alpha avant que celle-ci ne la chasse à la fin de la saison. Les hurlements apparaissent donc comme un code loin d'être complètement déchiffré et compris (exemple d'un loup qui en plein milieu d'un repas s'assoie et hurle). Pour beaucoup d'auteurs, il assure

une cohésion du groupe ainsi qu'une possibilité de communication à distance. Par ailleurs, les hurlements jouent un rôle important dans le contexte de territorialité, c'est ce que nous allons aborder.



B) Hurlements et territorialité

Harrington (124), s'est intéressé à la réponse des loups aux hurlements émis par un loup étranger (imité par l'auteur) situé à proximité. Il a ainsi enregistré des réponses à 1 800 émissions de hurlements, plusieurs hurlements étant émis au cours d'une session.

L'analyse de ces résultats met en évidence une variabilité des réponses en fonction des situations. Intéressons nous à la réponse des loups en meute. Tous types de situations prises en compte, les loups ont répondu en moyenne à 28 % des essais réalisés. Cependant, en fonction des lieux investis par les loups, des variations significatives de réponses sont observées. C'est au niveau des sites de rendez-vous et des lieux de consommation d'une proie que les réponses sont les plus nombreuses.

Au niveau des sites de rendez-vous, on observe un taux de réponse environ constant au cours de l'année de l'ordre de 77 % alors que pour les réponses en dehors du site de rendez-vous, le taux passe en moyenne à 27 %. Une augmentation significative est alors relevée en février et mars au cours de la période de reproduction. Le taux de réponse est au plus bas de mai à juillet avant d'augmenter de nouveau en août et de diminuer en hiver.

Le taux de réponse à proximité d'une proie est sensiblement identique à celui des sites de rendez-vous et donc significativement supérieur aux autres lieux. Les réponses sont alors au plus haut dans les quatre heures qui ont suivi la mort de la proie et diminuent une fois la proie consommée, notamment une fois que les dominants se soient servis et qu'ils aient abandonné la proie, laissant subordonnés et louveteaux. Sur des grosses proies comme l'élan, les réponses semblent plus importantes notamment en durée, comparativement au cerf par exemple.

Les loups qui initient les réponses aux sites de rendez-vous, sont aussi bien des adultes que des louveteaux alors que pour les autres sites, les adultes sont souvent les seuls à initier la réponse, la plupart du temps un individu alpha est présent. Au niveau des sites de rendez-vous, lorsque les individus alphas sont absents, seuls les louveteaux répondent alors que les louvards ou subordonnés sont présents. Lorsque les loups sont seuls en dehors des sites de rendez-vous, Harrington n'enregistre que 3 % de réponses. Les louveteaux sont ceux qui répondent le plus devant les louvards et les subordonnés. Un adulte bêta par exemple n'a émis qu'une réponse très courte sur dix sept sessions. Lorsqu'ils sont au niveau du site de rendez-vous, les loups dans 95 % des cas restent sur place. Dans le cas d'un lieu autre, les loups quittent rarement leur localisation lorsqu'ils répondent (ils y restent dans plus de 90 % des cas), et ils restent sur place dans 70 % des cas lorsqu'ils ne répondent pas. Souvent en train de se reposer ou de dormir, ils se lèvent pour se recoucher quelques mètres plus loin après s'être salués. Lorsqu'ils changent de lieu, toute la meute se met en mouvement, notamment vers un autre site de rendez-vous, par exemple en continuant à hurler de plus en plus loin dans la vallée, parfois, sans retour ultérieur durant toute la saison au site de rendez-vous initial. Parfois aussi, un ou deux loups s'approchent de l'expérimentateur. Tous sites confondus, la majorité des réponses sont enregistrées pour le mâle alpha (qui a répondu dans 21 % des cas).

Les loups solitaires, n'appartenant pas à une meute, sur les 29 sessions, n'ont répondu que deux fois, alors qu'ils étaient à proximité d'une proie. Ils restent généralement sur les lieux et les trois observations d'approches furent réalisées par des femelles solitaires.

Les autres observations d'approches vers les expérimentateurs, une fois que ceux-ci aient hurlé à plusieurs reprises en direction de la meute, furent au nombre de sept. Dans quatre cas, les loups ont hurlé à plusieurs occasions avant d'approcher. Pour cinq loups dont l'identité fut connue, il s'agissait à chaque fois d'un individu alpha. Quelques exemples sont intéressants. Suite à une réponse faible de la part de la meute, les expérimentateurs se sont approchés à moins de 50 mètres du groupe. Leurs hurlements à ce moment, ont engendré une réponse collégiale. Lors des suivants, seul un loup répondit en s'approchant, émettant 29 hurlements et 13 aboiements. Le retour des expérimentateurs au niveau de leur site initial et l'émission de nouveaux hurlements entraîna alors une nouvelle réponse collégiale. Un autre exemple rapporte également une réponse initiale collégiale puis celle d'un seul individu qui s'est approché en hurlant, s'arrêtant ensuite de hurler en se rapprochant à 50 mètres où il émit quatre petits hurlements avant de repartir. Au cours d'une autre session de deux heures, le mâle alpha s'est approché progressivement en hurlant 66 fois. Les loups peuvent aussi approcher sans hurler, et en deux occasions lors du retour des expérimentateurs sur leur site d'émission, peu de temps après, ils ont observé des marques de rlu et des selles.

Au cours d'une autre étude en 1986, Harrington (128), s'est une nouvelle fois intéressé au comportement d'approche des loups après l'émission d'hurlements enregistrés. Il a alors observé un nombre d'approche de la part des adultes plus important (5 sur les 17 sessions par

rapport à 7 sur les 224 pour l'étude précédente). Ce fait fut attribué à une plus grande proximité des expérimentateurs des deux sites de rendez-vous, à moins de 100 mètres alors que dans l'étude de 1979, ils étaient situés à au moins 100 ou 200 mètres et le plus souvent à 400 ou 800 mètres. Là encore, l'approche des loups représentait une réponse de plus en plus agressive à la proximité des hurlements continus des étrangers.

Ainsi, même si ces résultats ne doivent pas conduire à des conclusions trop hâtives, d'autant plus qu'à la lumière des propos des auteurs il existe des variations importantes d'une meute à une autre, ils nous permettent cependant d'appréhender la réponse des loups aux hurlements d'un loup étranger à la meute. Ainsi, tout se passe comme si les réponses servaient à protéger le lieu où se situent les louveteaux en avertissant les intrus de la localisation de la meute, le comportement d'approche devenant plus prégnant lorsque la menace de ces intrus est grandissante.

Dans la première étude, au cours des sessions réalisées avec des louveteaux de moins de quatre mois, à six reprises, ces derniers se sont approchés des auteurs, sans soumission ou agression et dans des attitudes de curiosité et d'expectative. A une occasion, deux louveteaux seuls de moins de quatre mois s'étaient aventurés en dehors du site de rendez-vous. Aux hurlements des deux auteurs à moins de 100 mètres d'eux, un des louveteaux a répondu par des hurlements entrecoupés de cinquante aboiements et parfois de grognements légers. Une fois le départ des auteurs, les deux louveteaux tout en se retirant ont continué à hurler sur 300 mètres. Dans les autres sessions, après septembre, les louveteaux se sont éloignés des expérimentateurs (site de rendez-vous ou non).

Dans son étude de 1986 qui s'est déroulée de juillet à septembre, Harrington (128), a également observé le comportement des louveteaux, lorsque ceux-ci étaient loin de leur centre habituel d'activité des sites de rendez-vous. Dès l'émission du premier hurlement adulte par l'auteur, les louveteaux retournent au site de rendez-vous et lorsqu'ils ont approché le site expérimental, ce n'était qu'après plusieurs séries. De plus, les louveteaux ont approché uniquement lorsque qu'aucun adulte ou louvard n'était présent au site de rendez-vous.

Le dernier point intéressant de cette étude est la faible réponse et l'infime nombre de comportement d'approche pour tous les individus de la meute lors de l'émission de hurlements enregistrés de louveteaux. Cependant, les réponses augmentèrent significativement pour une meute alors que les expérimentateurs étaient situés à plus de un kilomètre. Tout se passe alors comme si les loups ne répondaient pas aux hurlements des louveteaux si ils sont à proximité du site de rendez-vous.



Finalement il ressort de ces études plusieurs points.

- Il semble évident pour l'auteur que les loups reconnaissent les hurlements comme ceux de loups étrangers. La seule nuance réfère au comportement des louveteaux, notamment jusqu'à quatre mois, qui pourraient confondre les hurlements avec ceux des membres de la meute. Leur réponse d'approche durant cette période pourrait s'apparenter à un contexte de

rassemblement (notamment pour se nourrir ...), alors que plus matures, leurs faibles réponses et leurs retraites s'apparentent davantage à un contexte agonistique intermeute. Pour Harrington, les louveteaux avant quatre mois aiment hurler et répondent à tout hurlement même étranger, n'ayant apparemment pas encore appris à identifier les membres de leur meute. Ces réponses seraient peu préjudiciables dans un cadre intermeute puisque les louveteaux sont alors cantonnés au site de rendez-vous, loin de leurs voisins qui s'occupent eux aussi de leur fratrie. Après six mois, quand les louveteaux ont commencé à voyager avec la meute, ils deviennent plus sélectifs dans leurs réponses.

- Un des éléments les plus importants est la variabilité des réponses en fonction du lieu investi. Ainsi, la présence des louveteaux au niveau du site de rendez-vous, engendre un investissement différent de l'espace. Au cours de la période où les loups fréquentent ces lieux, les adultes manifestent un comportement de protection, vis à vis des louveteaux, très important (Zimen par exemple cité par 124). Une fois que les louveteaux deviennent matures, ce comportement diminue. Parallèlement, les loups quittent les sites de rendez-vous, et le taux de réponse diminue graduellement dans les deux mois qui suivent. Un deuxième facteur marquant un investissement différentiel de l'espace est la présence d'une proie, d'autant plus que l'auteur rapporte un déclin de la population de cerfs au cours de cette étude. Un troisième facteur est l'avènement de la période de reproduction, l'augmentation des hurlements semble être corrélée à l'augmentation de l'agressivité à l'égard des intrus au cours de la même période. De ces faits, les hurlements peuvent, comme pour les comportements de marquage, constituer des qualités expressives permettant d'accorder à certains lieux une prégnance territoriale appropriative, en particulier si une menace est perçue. Ils pourraient également servir de vecteur de reterritorialisation pour les louveteaux suivant les hurlements de leur mère, par exemple vers un nouveau site de rendez-vous ou de consommation.

- Il est à noter l'importance des individus alphas. Dans l'étude de Harrington, les mâles alphas sont ceux qui répondent le plus. Lorsque les autres membres répondent, le loup alpha est souvent présent. Par ailleurs, ils semblent exercer une forme de contrôle sur les autres. Ainsi, un subordonné et plusieurs louveteaux se sont mis à répondre une fois que le mâle alpha situé à distance déclencha leur réponse collégiale par ses hurlements. Au cours des réponses du groupe, le mâle alpha semble contrôler et ré-initier les hurlements. Dernier point, seul ce dernier s'est approché des expérimentateurs. En étudiant la différence entre les hurlements émis avant l'approche et ceux réalisés au cours de l'approche des individus alpha de cinq meutes différentes, Harrington a mis en évidence des différences qualitatives entre les sonogrammes (129). Ainsi, le timbre est plus bas dans tous les cas et chez deux des loups, il mentionne l'existence « d'une voix cassée », discordante et rugueuse, à la fin d'une partie des hurlements, caractérisée sur le sonogramme par une rupture dans la structure des harmoniques. Il est à noter que le timbre de la voix est corrélé négativement avec la taille corporelle chez beaucoup d'espèces. Pour le loup, ceci fut prouvé chez les louveteaux. Chez l'homme, il est corrélé négativement avec le taux de testostérone. Ceci laisse supposer que l'intrus peut être sensible à ces caractéristiques et appréhender les attentions, motivations et qualité du loup approchant et donc le danger qu'il peut encourir. Harrington affirme même avoir vu des louveteaux laissés à eux-mêmes faire de gros efforts pour rendre leur voix plus graves devant l'arrivée d'intrus (2).

Après avoir tenté d'explorer le comportement des loups dans leur milieu, nous pouvons dès lors, tenter d'établir une comparaison avec notre chien domestique. Pour se faire, nous chercherons à aborder l'éco-éthologie des chiens féroces, avant de s'intéresser de manière plus spécifique au comportement de marquage chez le chien.

CHAPITRE XI

ECOETHOLOGIE DES CHIENS FERAUX

Introduction

On a abordé au cours des parties précédentes sur le loup, l'éco-éthologie de cette espèce dans son environnement. Le chien domestique, vivant au contact de l'homme, il paraît difficile d'établir des corrélaires sur les mêmes bases entre ces deux espèces. Cependant, des analyses sur des chiens errants et feraux nous offrent des conditions d'études où les chiens peuvent relâcher leur contact avec l'homme et limiter le biais d'interprétation lié à une dépendance trop importante vis à vis de ce dernier. Nous essaierons donc d'étudier les modalités de vie sociale de ces chiens dans différents environnements et leur écologie au sein de leur domaine vital tout en portant une attention particulière à se référer aux résultats observés chez le loup, pour établir de possibles similitudes ou disparités.

I) Système social des chiens feraux

A) Formation et composition des groupes

L'existence et la structure des groupes de chiens errants plus ou moins feraux, ne sont pas régies selon des règles fixes mais reflètent des schémas disparates. Ainsi, on observe des différences liées au type d'habitat investi et aux contraintes écologiques qui en découlent.

1) Environnement urbain et comportement asocial ?

Dans la plupart des études sur les chiens errants en milieu urbain, les chiens sont généralement solitaires (18-23-54-56-88-157-247).

Pour l'étude de Lehner (157), à Forcolins dans le Colorado, 83 % des 3 600 observations sont des chiens seuls. Beck (18), à Baltimore, note 50,6 % et Fox à Saint-Louis (88), 51 % de chiens solitaires. Westbrook (cité par 157), rencontre 67 % de chiens seuls tandis que pour Berman (23) à Berkeley, ce chiffre passe à 82 % et entre 75 et 85 % pour Daniels (54) à Newark. Lorsque des groupes sont observés, il s'agit le plus souvent d'associations temporaires. Daniels (54) et Berman (23), ont comparé la distribution des groupes à la distribution attendue si l'échantillon suivait une loi de poisson. Ils concluent que la formation des groupes se fait au hasard. Les associations observées seraient fortuites, les chiens se rencontreraient lors de trajet, attirés par exemple par de la nourriture, une source d'eau etc. Ces associations fortuites ne découleraient donc pas d'un processus de socialisation (23-54).

Cependant, plusieurs facteurs semblent orienter la formation des groupes. Beck (23), rencontre 26 % de chiens en paires qui restent stables, alors que les agrégations d'un plus grand nombre d'animaux sont plus éclectiques et variables dans le temps, allant de quelques minutes à plusieurs jours, lorsque le groupe comprend une femelle en chaleur. Daniels, en dehors des périodes d'œstrus, note une taille moyenne des groupes de deux chiens avec une pérennité de cinq minutes alors qu'il observe en moyenne cinq chiens par groupe pendant deux heures lors de période d'œstrus (54).

La formation de groupe est également influencée par la familiarité des chiens entre eux et la proximité habituelle de leur lieu habituel de vie (23). A proximité de ce lieu, les groupes seront plus enclins à se former entre chiens familiers (la familiarité étant directement

liée à une proximité de lieu de vie). Plus on s'éloigne du centre d'activité, moins les groupes se forment et plus les réactions d'évitement avec des chiens non familiers se développent.

Pour Daniels, la sociabilité peut être avantageuse en terme de bénéfices pour les individus, en favorisant la défense des ressources, la défense contre des prédateurs, l'exploitation de ressources non accessibles à un seul individu (cf comportement de prédation), l'exploitation de nouvelles sources alimentaires en observant ses congénères ... L'absence de ce type d'avantages dans un environnement urbain expliquerait pourquoi les chiens ne se regroupent que rarement. Par ailleurs, les groupes de chiens sont beaucoup moins tolérés par les résidents que les chiens solitaires et sont tout particulièrement pourchassés par la fourrière (56-80). De plus, il est difficile de conférer avec certitude un statut aux chiens observés. Beaucoup de chiens appartiennent à des habitants mais sont laissés vagabondés (1/3 des propriétaires de chiens à Baltimore selon Fox (88)). Ils peuvent par conséquent porter un intérêt social plus prononcé pour leur foyer d'accueil (80 % des chiens errants de Sacramento ont un propriétaire (157)). L'organisation sociale est donc fortement influencée par la relation propriétaires chiens. Ainsi pour Daniels et Bekoff (57), l'attention et la nourriture apportées par les hommes et par conséquent les liens sociaux qui en découlent, diminueraient la motivation des chiens pour former d'autres contacts sociaux. Qui plus est, on peut supposer qu'une forte densité de chiens errants (comme c'est le cas par exemple à Baltimore avec un chien errant pour 9 habitants et 138 chiens par kilomètre carré (18) ou à Juarez au Mexique, avec plus de 500 à 900 chiens par kilomètre carré (56)), peut fortement influencer l'agencement spatial des animaux et par la même leur interaction sociale. Daniels et Bekoff, en comparant deux sites de densité différente dans une ville mexicaine ont observé une diminution des interactions sociales positives lorsque les densités augmentaient (56). On peut donc raisonnablement se demander si les chiens errants en ville sont si fondamentalement asociaux.

Une des objections les plus pertinentes est apportée par Font dans son étude des chiens errants à Valence (80). Il a suivi pendant six mois un groupe de quatre chiens. Ce groupe défendait un territoire commun, présentait une hiérarchie de dominance, partageait la nourriture. Le groupe est resté inchangé sur toute l'étude et encore longtemps après. Cependant, au cours de leur déplacement, les chiens furent presque toujours observés seuls, occasionnellement en paire. Par conséquent, il est réducteur d'inférer une absence de lien affiliatif de longue durée, sur la simple observation de déplacement en solitaire. Chez le loup, les pérégrinations solitaires des loups notamment en été ne signifient pas pour autant une absence de liens affiliatifs avec d'autres loups. Par ailleurs, la distribution de la taille des groupes attendue si elle suivait une loi de poisson, comparée à la distribution observée prête à caution quant aux conclusions obtenues. La distance critique à partir de laquelle les chiens sont censés former un groupe (exemple 10 mètres), n'est qu'une supposition, or toute variation de ce critère influence fortement la comparaison des résultats (si on augmente la distance la plupart des chiens formeront des groupes, si on la diminue ils manifesteront des comportements d'évitements). De plus, ce modèle ne prend pas en compte l'investissement différentiel de l'espace des chiens. Aussi Font, conclut que les études établissant un comportement asocial restent dubitatives. L'existence de groupes sociaux a pu être oubliée suite aux méthodes techniques utilisées, qui s'attachent plus à un comportement grégaire que social. L'existence de déplacements en solitaire peut être reliée à la grande dispersion des sources de nourriture plus facilement exploitables par un individu plutôt que par un large groupe. En effet, les poubelles sont disponibles un peu partout et une seule poubelle est généralement insuffisante pour plusieurs chiens. L'étude de fox (88), qui a suivi une meute de trois chiens à Saint-Louis, corrobore les résultats de Font quant à la possibilité d'observer une unité sociale entre chiens feraux urbains. Même si le trio est souvent ensemble, il est également fréquemment séparé. L'étude de la sociabilité en milieu urbain devrait, par

conséquent, plus se focaliser sur certains individus. Ainsi, même s'il reste indéniable que la majorité des chiens sont seuls, il n'en demeure pas moins qu'une forme de sociabilité existe. Celle-ci reste plus fluctuante dans le temps, conséquence des caractéristiques du milieu (densité en chiens, en habitations humaines, en ressources alimentaires) et du statut des chiens (degré de relation avec l'homme). Quand n'est-il si l'on modifie ces variables ? Intéressons nous aux études réalisées en milieu rural et complètement sauvage.

2) Chiens feraux en milieu sauvage et comportement social ?

Lorsque les chiens vivent en milieu non urbain, leur propension à former des groupes est plus importante et la taille de ces groupes est significativement plus grande (56).

Cependant, il faut encore tenir compte de la proximité et de la dépendance des activités humaines pour affiner l'analyse. Mac Donald (170), étudie les différents types d'agencements possibles entre une population de chiens errants vivant dans de petits villages et une population de chiens feraux vivant dans un environnement sauvage. Dans le premier cas, les chiens sont régulièrement observés seuls. Cependant, cet apparent mode d'existence solitaire n'est que relatif dans la mesure où certains faits mettent en évidence la formation de groupes sociaux. Ainsi, au sein d'un village, Mac Donald met en évidence l'existence de trois groupes comptant en moyenne 3,5 chiens. Chacun de ces groupes investit un espace bien délimité, ne se chevauchant qu'au niveau des sources de nourriture (décharges). L'analyse des comportements sociaux entre les chiens met en évidence un grand nombre d'interactions amicales et peu d'interactions hostiles entre ceux d'un même groupe et d'une même zone alors que la situation inverse s'observe avec des chiens de groupes différents. De plus, chaque groupe défend la zone qu'il investit lors de l'approche de chiens voisins. Il est à noter par ailleurs que chaque chien d'un même groupe peut facilement maintenir un contact auditif, voire visuel avec les autres membres, dans la mesure où les villages sont de petite taille (200 mètres de diamètre). Il semble donc bien exister une forme de relation sociale à travers une vie de groupe même si les chiens ne sont finalement que peu vus ensemble.

Lorsque l'on s'intéresse à l'organisation des populations de chiens feraux à l'état sauvage, sans aucun lien social avec l'homme, un consensus se dessine. En Italie, Mac Donald (170), observe l'existence de trois groupes de deux et un groupe de huit chiens occupant des territoires bien distincts. Boitani (29), mentionne des groupes de trois à six chiens même si dans une autre étude il observe plutôt des paires. Pour Daniels et Bekoff, en Arizona (56), les chiens feraux vivent pour 75 % d'entre eux en meute, de manière plus ou moins permanente et pour 17 % de façon saisonnière. Les chiens forment des groupes de deux à quatre individus avec des fluctuations notamment après la mise bas et lors d'association temporaire (un jour à une semaine) avec des chiens étrangers (chiens errants issus de villages alentours ou chiens feraux solitaires). Pour Nesbitt (212), la meute comprend en moyenne cinq à six individus. Pour Scott et Causey (256), ce nombre s'échelonne entre deux et cinq individus. En règle générale, les chiens passent la majorité de leur temps ensemble, même si des trajets en solitaire sont observés.

Au cours de la période d'élevage des petits, les mères se séparent le plus souvent du reste du groupe (29-56-170-212-256). Les tanières ne sont alors pas le centre d'activité du groupe mais elles peuvent souvent être établies à proximité (inférieur à 200 mètres), des sites les plus familiers à la meute. Une femelle de l'étude de Boitani (29) s'est installée à plus de 15 kilomètres du groupe pendant 5 mois, à proximité d'une décharge qu'elle avait découvert peu de temps avant. Les autres membres du groupe n'ont visité qu'occasionnellement la tanière et ne semblaient pas contribuer au nourrissage et à l'élevage des petits. En règle générale, la mère peut continuer à établir des contacts avec le groupe mais ce, essentiellement au moment des repas. Ainsi, le reste du groupe participe peu, voire pas à l'élevage des petits.

Seul le père des petits semble parfois s'y intéresser. Nesbitt (212), a observé un père garder ses petits. Une fois, Mac Donald (170) rapporte l'exemple d'un couple où le père restait à proximité de la tanière et jouait avec ses petits. Dans l'étude de Boitani (29), le mâle augmenta son pourcentage de voyage vers la tanière, vérifiant souvent celle-ci. Le sevrage terminé, la mère quitte de plus en plus ses petits augmentant le temps passé avec la meute. Cependant il n'existe pas de règle fixe. Dans l'étude de Daniels (56), une femelle a mis bas puis a élevé les chiots avec le reste du groupe, alors qu'une autre est revenue qu'après cinq semaines avec ses petits avant de repartir et de revenir sans eux, trois mois plus tard. Les petits peuvent revenir dans la meute vers quatre mois ou se disperser et devenir indépendant alors que le reste du groupe augmente ses déplacements.

L'origine des individus composant le groupe est variable. Il peut s'agir de jeunes descendants intégrant le groupe. Cependant, le très faible taux de survie des chiots à un an (de 5 % (29) à 22 % (256) selon les études) ne permet souvent pas le maintien de la population. Les jeunes peuvent disperser pour former un nouveau groupe ailleurs. Il semblerait que l'absence de la mère sur de longues périodes, sauf pour le nourrissage, participe à l'augmentation de la mortalité juvénile (petits non surveillés des prédateurs tel que le renard ... (29-33)), et à la création de liens sociaux plus importants au sein de la fratrie, au détriment des liens avec la mère et avec le reste du groupe (29-170-256). Par conséquent, le recrutement des chiens étrangers est souvent de mise. Il se réalise le plus souvent au cours de la période d'œstrus et notamment lors de la disparition d'un des membres de la paire de reproducteurs (29). Parfois des chiens solitaires sont intégrés temporairement avec la meute (familiarité antérieure ?), parfois les chiens itinérants sont chassés lors d'agressions territoriales voire même tués (29-256).

On peut se demander qu'elles peuvent être les causes ultimes d'une vie en groupe pour ces chiens feraux.

Pour les loups, Mech avance le bénéfice de la coopération pour la chasse et l'élevage des jeunes ainsi que la défense d'un territoire commun. Dans ce cadre, seul le dernier avantage peut être accordé aux chiens feraux. La force du nombre peut s'avérer fortement utile suite aux pressions que peuvent exercer sur les chiens, les loups sympatriques. Par exemple, selon Boitani (27), le chien constitue 3,5 % de la diète annuelle d'un loup en Italie. Les loups seuls éviteront de s'installer sur les territoires investis par un groupe de chiens (27). Les territoires occupés par les chiens sont bien séparés de ceux investis par les loups. Les rencontres avec des loups pouvant s'avérer fatales, un nombre plus élevé de chiens confère donc un avantage non négligeable (les loups éviteront alors le territoire occupé). Ceci d'autant plus que chiens et loups sont des compétiteurs directs se nourrissant tous deux au niveau des décharges. La force du nombre augmente également le niveau de vigilance vis à vis des prédateurs, loups comme hommes.

Un des avantages essentiels serait une aptitude supérieure à accéder aux sources de nourriture. Mac Donald (169), dans sa « ressource dispersion hypothesis », propose que les groupes peuvent se développer lorsque la dispersion des ressources, telle qu'elle rentre dans une configuration économiquement défendable pour la plus petite unité sociale, peut soutenir d'autres individus. En d'autres termes, la taille du territoire est influencée par la dispersion des sources de nourriture, celle du groupe par la qualité de ces sources. Selon cette hypothèse, les chiens feraux observés par Mac Donald (170), pourraient aisément vivre en groupe de huit à dix dans la mesure où, la, ou les décharges utilisées, sont très abondantes. Les groupes plus petits dans les villages reflèteraient une richesse plus modeste et imprévisible en déchets. La configuration de leur territoire serait telle qu'elle permettrait l'accès à plusieurs sources de nourriture défendables (les chiens se déplacent souvent seuls mais une assistance rapide se produit si un d'entre eux aboie), mais ces sources dans les villages seraient de qualité insuffisante pour contenir plus de chiens. Pour Boitani (28-29), la surabondance des

décharges implique que la taille des groupes observés (3 à 6), est plus liée à des facteurs sociaux qu'écologique. Selon lui, ces résultats s'approcheraient davantage de ceux prédits par Lindström. Son modèle hypothétique (Territory inheritance hypothesis), sur l'évolution de la vie en groupe chez les carnivores, confère un avantage aux individus attachés au territoire de leurs parents et prédit une taille de groupe optimale inférieure ou égale à cinq. (Pour plus d'informations sur ces modèles discutables (cf 160-169-295)).

Quoi qu'il en soit, l'intervention humaine reste l'un des facteurs essentiels de l'expression d'une vie sociale en groupe chez le chien puisque seuls les chiens sans contact avec l'homme semblent exprimer le plus haut degré de vie sociale en groupe. Peut on cependant accorder le même degré de vie de meute entre les chiens feraux et les loups ?

B) Comparaison entre chiens et loups

1) Une meute comme un groupe stable versus le phénomène de dispersion

Les chiens composant les meutes étudiées par Boitani ou Mac Donald en Italie, restent pour la plupart attachés au groupe durant les deux à quatre ans de l'étude. D'autres études (56-256), rapportent des cas de dispersions, aussi bien d'adultes que de juvéniles. Pal (226), s'est intéressé particulièrement à ce problème. 33 % des chiens des 86 étudiés, quittent leur territoire natal (pour le loup 20 à 33 %), 76 % sont des juvéniles (de 4 à 12 mois, en moyenne 9 mois, pour le loup 53 % de subadultes avec un pic vers 11 – 12 mois et un vers 17 – 19 mois). Pour le reste il s'agit d'adultes en moyenne de deux ans avec significativement plus de mâles que de femelles (variable selon les études pour le loup). Les dispersions se produisent à toutes saisons avec une augmentation pendant la période de reproduction pour les mâles (printemps, période de reproduction et automne pour les loups). Les distances moyennes sont de 1,7 kilomètres (domaine vital initial entre quatre et huit hectares, diamètre maximum inférieur à 0,54 kilomètres) (88 kilomètres pour les loups en moyenne avec des domaines vitaux de 100 à 500 kilomètres carrés). Ainsi, toutes proportions de distances gardées, les chiens présentent le même type de schéma de dispersion que les loups.

La dynamique de formation du groupe reste dans l'ensemble également semblable :

☞ intégration possible d'un chien étranger, notamment suite à la dispersion d'un des reproducteurs et particulièrement lors des périodes d'œstrus, versus absence d'intégration avec rejet par des comportements agonistiques violents.

☞ intégration des juvéniles de la portée, versus dispersion des adultes et juvéniles, temporaire ou définitive.

Par ailleurs, la formation des groupes semble être influencée par des contraintes écologiques locales (quantité et dispersion des ressources, compétition inter et intra spécifique). Même s'il faut prendre un grand nombre de précautions quant à l'affirmation d'une valeur adaptative du comportement des chiens feraux (faible exposition à la sélection naturelle, forte pression liée à la sélection artificielle, étendue des effets génétiques pléiotropiques, corollaire à la sélection d'autres traits, cf. chap. XVIII), il reste cependant pensable d'y voir sous certains aspects une explication fonctionnelle (170). Il est finalement assez surprenant d'observer les mêmes types d'agencements sociaux en Italie pour les loups (souvent solitaires ou en paires avec des meutes possibles de petites tailles (27)) et les chiens feraux comme si chiens et loups étaient régulés par le même type de facteur écologique (comprenant les persécutions humaines), même s'il peut s'agir de mécanismes différents (33)

(exemple rejet supérieur pour les loups lors d'investissement d'une décharge par rapport aux chiens). Fox (cité par 80), mentionne que les loups s'adaptent aux changements d'abondance en nourriture en passant d'une vie solitaire à une vie de meute. Pour Font, ceci pourrait expliquer certains comportements de recherche de nourriture en solitaire pour des chiens feraux notamment urbains.

2) Activité indépendante versus coopération

Les différences les plus évidentes entre chiens et loups concernent la notion de coopération pour l'élevage des jeunes et pour la chasse. L'élevage des jeunes sera analysé un peu plus en détail dans le chapitre relatif à la reproduction. Il paraît déjà évident que la coopération dans le soin des jeunes (nourrissage, surveillance) n'est pratiquement jamais observée chez les chiens feraux. Même si pour des études citées au préalable l'assistance des jeunes et des adultes non reproducteurs n'influence pas le taux de survie des louveteaux, il semble peu probable que son absence ait une valeur adaptative pour les chiens feraux. Il apparaît plus plausible de l'appréhender comme une résultante de la sélection artificielle, où l'assistance parentale pour l'élevage des chiots, quasi-inutile pour l'homme, fut perdue par beaucoup de chiens, même si quelques exceptions semblent de mise. Il est à noter que ces données diffèrent des soins prodigués aux jeunes par les dingos (surveillés par les juvéniles ou les non reproducteurs, nourris et surveillés par le mâle reproducteur (43)). Un autre élément déjà abordé est l'absence en général d'une véritable coopération pour la chasse en tant qu'activité essentielle de survie. Rappelons cependant que les chiens pariahs en Inde ne vivant pas sur le même territoire peuvent former occasionnellement des bandes pour chercher de la nourriture et chasser le cerf (80). Par conséquent, on peut inférer un comportement de meute pour ces chiens feraux mais avec une complexité, une organisation et une structuration sociale moins développées que chez le loup. Cependant, les liens sociaux semblent bien présents comme le prouvent les observations mentionnées par Scott (256) et par Mac Donald (170). En effet, lorsqu'un chien appartenant à un groupe fut pris dans la fosse du piège, ses congénères restaient couchés à côté et manifestaient des comportements agonistiques, aboyant féroce à l'approche des expérimentateurs, alors qu'ils sont plutôt timorés d'habitude (fuite ...).

II) Domaine vital et territoire chez les chiens errants et feraux

Le domaine vital est désigné par Daniels (56), comme l'aire autour de la tanière (ou du lieu de résidence principal) à travers lequel l'animal voyage à la recherche de nourriture et d'autres ressources. Intéressons nous succinctement aux données pour les chiens errants en milieu urbain puis afin d'établir des comparaisons plus probantes et pertinentes avec le loup aux chiens feraux en milieu sauvage.

A) Domaine vital en milieu urbain et suburbain

En milieu urbain, l'espace fréquenté par les chiens errants est généralement de petite taille. Ainsi, les chiens investissent un périmètre réduit où ils sont le plus souvent observés (exemple propriété attaché à une résidence humaine), avec quelques excursions de courtes distances. L'existence d'une zone concentrant un maximum des observations dans une petite superficie comparativement au domaine global est établie par Daniels (54), Fox (88) et Font (80). Les domaines vitaux ont une superficie de 2,6 hectares à Baltimore (18), de 3,5 hectares à Berkeley (23), de 0,2 à 1 hectare en fonction du degré de restriction des propriétaires à New York (247), de 6 hectares à Katwa en Inde (226), de 5 hectares à Newark dans le New Jersey (54) et de 0,25 à 2 hectares dans les villages italiens (170). Dans ces cas, il s'agit surtout de

l'analyse de domaines vitaux individuels avec des variations de méthodologie rendant les comparaisons difficiles (prise en compte ou non des immeubles, études de durées variables...). Font (80), à Valence, note des valeurs de 28 hectares pour un groupe de quatre chiens et Fox (88) à Saint-Louis établit un domaine de 61 hectares pour un groupe de trois chiens. Dans ces deux cas, il s'agit de chiens feraux vivant sans contact avec l'être humain. Les éléments déterminant des modalités d'utilisation de l'espace sont la disposition et la disponibilité des ressources ainsi que le degré de relation et de dépendance à l'homme. Pal (226), souligne l'importance d'autres facteurs. Il observe une augmentation (multipliée par deux) du domaine vital lors des périodes de mousson qui correspondent aux périodes de reproduction. Daniels (54), quant à lui, observe une diminution de moitié l'hiver.

L'activité des chiens est variable au cours de la journée. Oppenheimer (222), observe une corrélation négative entre le nombre de chiens et la température. L'activité étant plus importante pour des températures inférieures à 7°. Daniels (54), aboutit aux mêmes conclusions en été avec des pics d'activité entre 3 et 5 heures et 19 et 21 heures. L'hiver, une corrélation inverse est notée avec des pics d'activité de 9 à 11 heures. Pour Berman (23), le pic est à 13 heures en hiver, le matin et en fin d'après midi durant la belle saison. Ainsi, la température influence l'activité des chiens urbains comme c'est également le cas pour le loup généralement davantage inactif en milieu de journée en été (222). Un autre facteur important est lié aux activités humaines (dépôt de nourriture, sortie le matin et réintégration le soir pour les chiens de compagnie). A Saint-Louis (88), alors que les chiens laissés libres de vagabonder sont les plus actifs en début de matinée et en fin d'après midi, la meute de chiens feraux suivie par Fox quitte leur résidence vers 23 heures pour revenir en début de matinée évitant ainsi les interactions avec l'homme. Après cette brève revue en milieu urbain, passons aux chiens feraux en milieu sauvage.

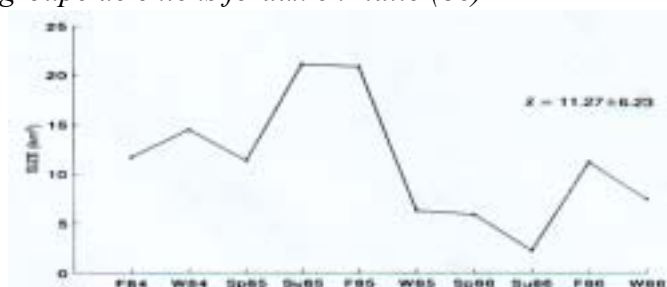
B) Domaine vital en milieu sauvage

1) Résultats

En milieu sauvage, l'espace investi par les chiens est considérablement plus grand. Daniels et Bekoff (57), rapportent un domaine vital de 1,62 kilomètres carrés lorsque les jeunes sont devenus indépendants (mais seulement de 0,14 kilomètres carrés avant). Pour Causey et Cude, il est de 18,7 kilomètres carrés. Pour Gibson en Alaska, de 70 kilomètres carrés (29). Le groupe étudié par Nesbitt (212), investit l'ensemble du refuge, c'est à dire 28,5 kilomètres carrés. Boitani (29), relève une moyenne saisonnière de 11, 3 kilomètres carrés tandis que pour Scott et Causey (156), les différents groupes occupent des domaines vitaux de 4,4 à 10, 5 kilomètres carrés.

C'est à Boitani que l'on doit une des études les plus complètes sur l'utilisation de l'espace chez un groupe de chiens feraux en Italie. Boitani met en évidence une variation saisonnière. Sur les trois ans d'étude, le groupe de chiens feraux investira un domaine de 58 kilomètres carrés avec des valeurs saisonnières allant de 2,24 kilomètres carrés (été 1986) à 21,15 kilomètres carrés (été 1985) (cf. figure 1).

Figure 1 – Variation saisonnière de la taille du domaine vital de l'automne 1984 à l'hiver 1986 d'un groupe de chiens feraux en Italie (86)



Malgré ces variations, le groupe reste dans une même aire générale comme si la connaissance, liée à la familiarité des lieux, des ressources environnementales clés (tanière, aires de retraites, décharges) jouait un rôle essentiel.

Les modifications d'investissement de l'espace peuvent avoir plusieurs origines : la présence humaine (touristes ...), la présence de charognes, les dérangements au niveau des décharges, les interférences avec les autres chiens mais aussi les loups (le territoire d'une meute de loups chevauche de 30 % celui du groupe, cette zone comprend une décharge). Un loup ayant tué un membre du groupe, on peut supposer que les rencontres sont évitées. Un autre facteur est l'utilisation de territoires fréquentés au préalable par une nouvelle recrue (l'augmentation à 21,5 kilomètres carrés fut observée lors de l'intégration d'une femelle qui utilisait les lieux ultérieurement investis par le groupe). Une variation importante est également observée suite à la mise bas. La mère utilisant alors un espace de l'ordre de 4 % de son domaine annuel.

Au sein du domaine vital, Boitani observe une zone au cœur des activités des chiens (*core areas*). Elle représente en moyenne 5,7 % du domaine et correspond à une zone d'attachement territorial particulier. En ces lieux, les chiens passent une grande partie de leur temps. Cette zone inclut le plus souvent la tanière et constitue les lieux de repos ainsi que les lieux de retraite après des excursions à la décharge par exemple. Ils sont souvent situés à proximité d'une source de nourriture plutôt en altitude à l'abri des hommes et à couvert. En ce qui concerne les activités, elles augmentent au crépuscule les chiens quittant les sites de repos qu'ils regagnent à l'aube, après avoir exploré les décharges. Cependant, elles sont également dictées par les activités humaines. Une décharge, loin des habitations est investie le matin dès le passage du camion poubelle, le village voisin la nuit et une décharge parfois perturbée par des présences humaines mais où les retraits sont possibles, plutôt le jour.

2) Comparaisons avec le loup

Comparons ces données à celles précédemment établies chez le loup. Comme pour les loups, les chiens établissent une *core areas* qui représente une faible portion du domaine vital (5,7 % par rapport à 5 à 13 % pour le loup). Au sein de ce lieu, on retrouve les mêmes activités de repos et de retraites après une excursion. Il comprend également la tanière. L'établissement des tanières peut cependant prêter à caution. En effet, une femelle mit bas dans trois tanières différentes dont une fut située à plus de 15 kilomètres du domaine habituel. Cependant des louves peuvent utiliser des tanières différentes d'une année à l'autre. Leur choix peut se porter sur des tanières complètement à la périphérie du territoire simplement pour être à proximité d'une source de nourriture stable, type décharge (45). C'est ce qui semble avoir motivé l'excursion de la femelle citée ci-dessus, puisqu'elle s'établit à moins de 100 mètres d'une décharge abondante et tranquille. La familiarité des lieux notamment pour l'accès à la nourriture est également évoquée comme facteur influençant le choix des louves. Or les deux derniers sites utilisés par la chienne étaient très proches l'un de l'autre, dans une aire habituellement fréquentée, entre le village et la décharge.

La répartition des activités ressemble également à celle du loup (48 % de repos par rapport à 48 à 65 % pour le loup), mais avec des temps de déplacement plus importants pour le loup (voyage 12 % par rapport à 22 ou 26 % pour le loup).

Un autre élément semblable est la variation saisonnière du domaine vital notamment pour les mères lors de l'élevage des jeunes.

Cependant, une des différences les plus évidentes est la superficie du domaine investi en moyenne dix fois plus petit. On peut attacher cette différence à l'activité de prédation notamment sur les grands ongulés qui nécessitent l'exploitation d'un espace plus grand (ce

qui explique également les différences d'activités citées plus haut). Il paraît par conséquent raisonnable d'admettre que la flexibilité observée dans l'utilisation de l'espace par des chiens feraux peut impliquer les mêmes stratégies que leurs ancêtres sauvages. Dépendant des conditions locales, l'utilisation du domaine vital tend dans les deux cas à optimiser l'utilisation des ressources et la survie. En fait, les loups étudiés par Ciucci (cité par 27), sympatrique aux chiens feraux de l'étude de Boitani, présentaient d'ailleurs le même type d'utilisation de l'espace (influence de la décharge ...). Il reste cependant important de considérer le peu d'études aussi exhaustives que celle de Boitani. Par conséquent, il paraît important de rester prudent quant aux conclusions trop générales que l'on pourrait en tirer. Il faudrait pour cela des études où différents types de chiens pourraient être comparés. Si l'utilisation du domaine vital peut s'apparenter à celui du loup, quand est-t-il de la territorialité ?

C) Notion de territorialité pour les chiens feraux

Reprenons une définition classiquement admise de la territorialité comme la manifestation de comportements ou signaux s'opposant à l'intrusion des congénères dans une aire comprise dans le domaine vital et exclusive. Plusieurs études rapportent ce type de comportements.

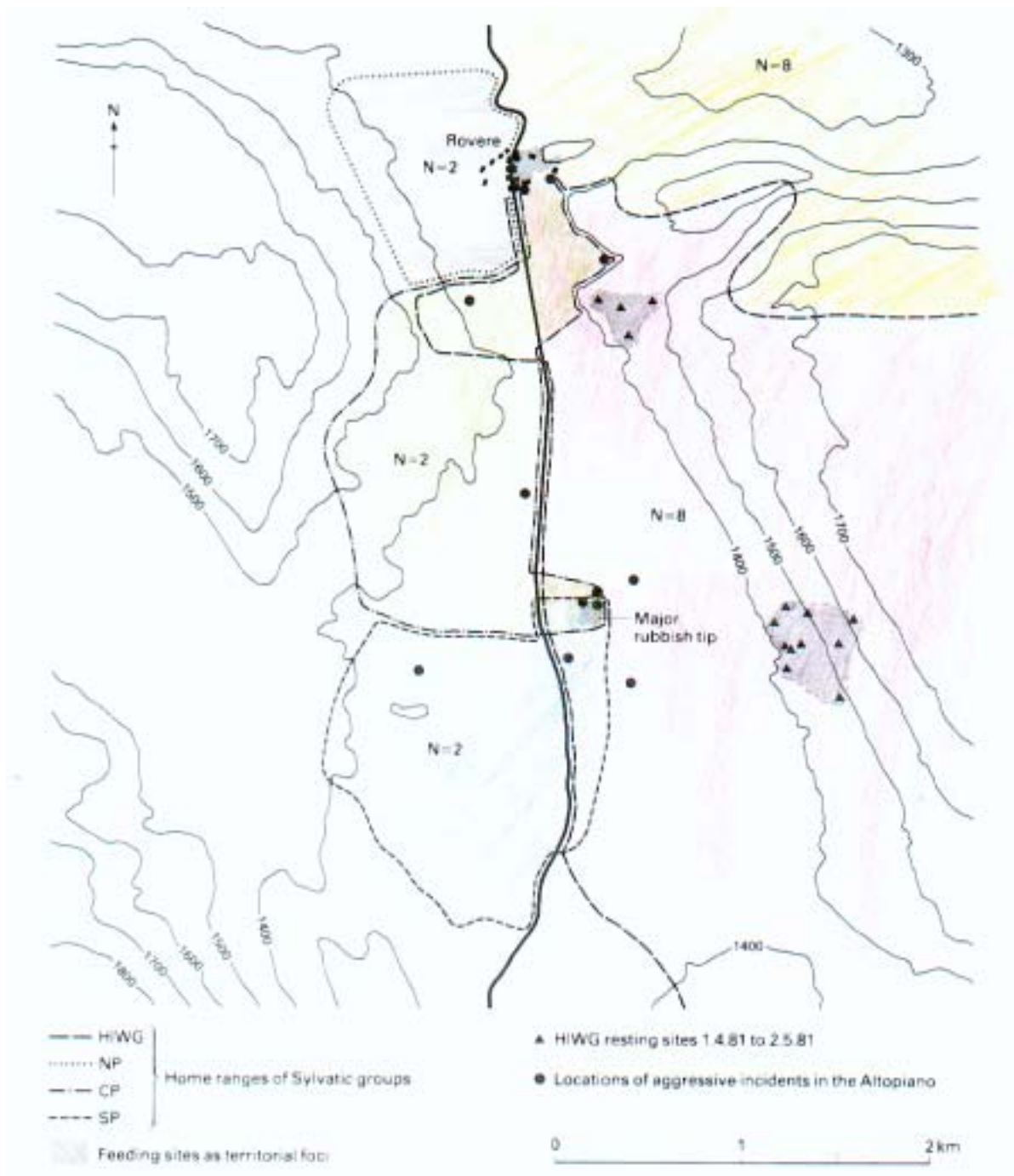
Dans l'étude de Daniels (57), les chiens feraux manifestent des comportements agressifs lors de l'intrusion d'humains ou de chiens étrangers à la meute, à proximité de la tanière ou des abris habituels. L'ensemble des chiens du groupe aboie, queues dressées et agitées, oreilles dressées avec parfois des poursuites. Dans une meute, une femelle juvénile est toujours l'initiatrice. Dans une autre, il n'y a pas à proprement parlé d'initiateur. Ces comportements sont observés dans plus de 80 % des cas lors de la période de dépendance des petits. Une chienne abandonnée à proximité d'une décharge réalise les mêmes comportements à l'approche de conspécifiques de sa tanière.

Boitani (29), observe des comportements agressifs importants vis à vis des étrangers trépassant la coreareas. Les aboiements sont proférés jusqu'au départ de l'intrus. Les poursuites sont possibles. Dans un cas, un contact physique et une agression importante de l'ensemble du groupe furent observés. Par contre, cette même meute ne manifestait pas d'agressions de compétitions vis à vis de chiens inconnus autour du village ou des décharges. Plusieurs nuits, ils ont même partagé la décharge avec neuf chiens errants du village qui ont passé par ailleurs la nuit, à l'intérieur du domaine vital du groupe, sans interaction.

Mac Donald (170), étudiant un groupe de chiens dans des lieux proches quelques années auparavant, a observé des comportements différents. La meute principale comportait huit chiens. Les lieux de dépôt d'ordures ainsi que le village Rovere, étaient fréquentés par ce groupe, par d'autres plus petits groupes voisins et par des chiens du village. Ces lieux étaient des zones importantes de rencontres agonistiques. La grande meute fut à chaque fois victorieuse entraînant le départ des autres chiens. Les aboiements suffisaient le plus souvent, parfois ils furent accompagnés de poursuites. La manifestation d'aboiements à partir de leur site de repos à moins d'un kilomètre, suffisait à faire partir les rivaux avant leur arrivée. De manière semblable, lors de passages de chiens errants (un groupe de cinq et un groupe de neuf), sur le domaine de la meute, ils furent chassés (aboiements et poursuite sur environ 15 minutes). Un chien aurait été tué par le groupe. Cependant, on a peu d'information sur les lieux de rencontres et leurs circonstances. Il est intéressant de noter par ailleurs que le domaine vital du groupe était bien séparé (sauf au niveau des décharges) des autres groupes (figure 2).

Figure 2 – Carte de la région d'Altopiano delle Rocche (Italie) avec le village de Rovere et la principale décharge communale.

Le domaine vital de 5 meutes (3 groupes de 2 et 2 groupes de 8) est présenté. Les triangles représentent les sites de repos de la meute principale HIWG. Les cercles présentent les lieux de rencontres agonistiques entre cette meute et d'autres chiens, situés en particulier à proximité des 2 sites alimentaires les plus importants (zones hachurées) (170).

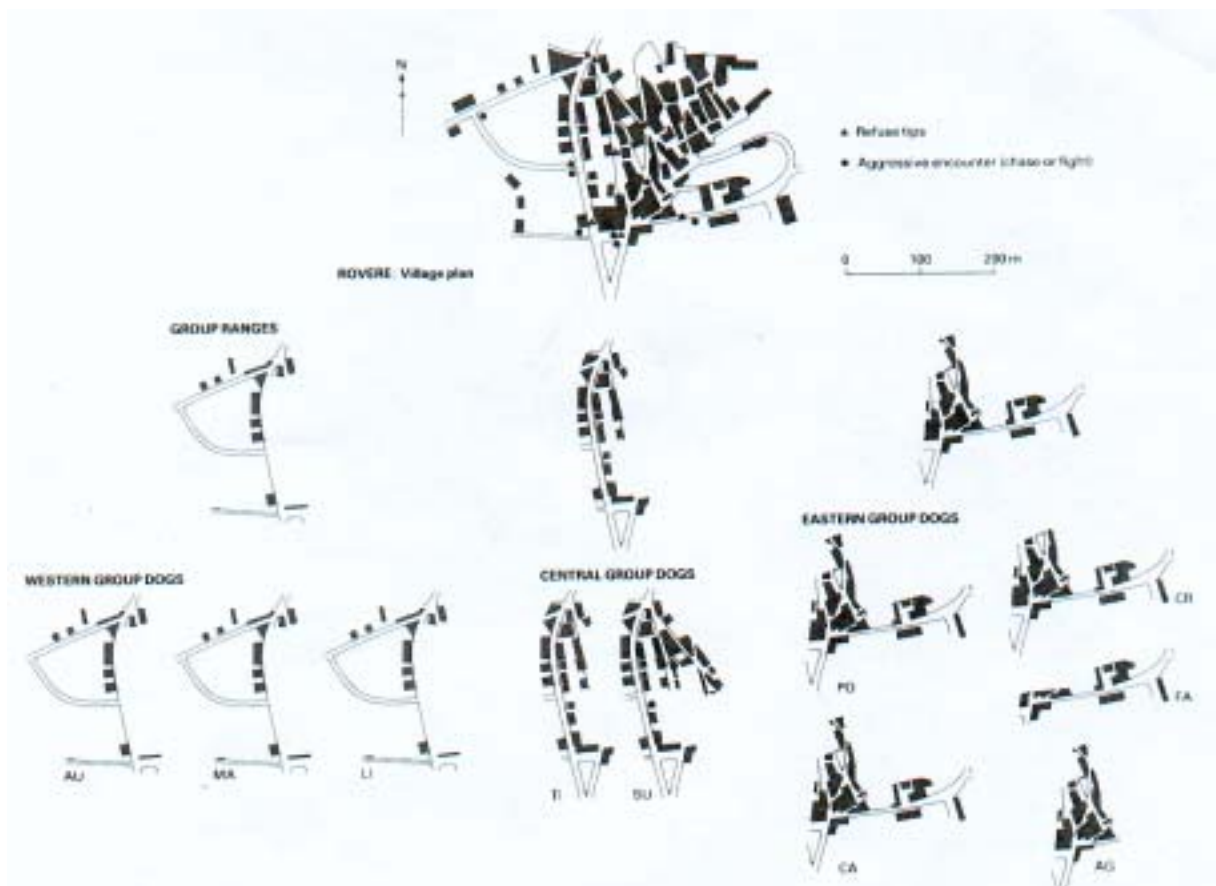


La défense de lieux à fortes valeurs biologiques est également rapportée par Daniels. Au niveau du lieu de nourrissage principal (décharge), Daniels (57) a observé dans 76 % des cas (22 sur 29) des comportements d'abolements précédents l'arrivée des chiens sur le site (jusqu'à 15 minutes avant). Les deux meutes de l'étude ont réalisé ce comportement respectivement pour six sur sept et cinq sur six de leurs arrivées. Les individus solitaires faisaient de même. Lorsque des chiens étaient présents sur le site, le plus souvent une augmentation de leur vigilance précéda leur départ. Dans un cas où un chien resta, il fut chassé par la meute à son arrivée. Dans un autre, l'abolement de quatre juvéniles fut ignoré par les sept résidents. Un chien d'une des meutes à contrario ne manifestait jamais d'abolements à son arrivée et partait au moindre dérangement. Ce comportement d'évitement rappelle celui observé par Corbett (53), chez les dingos, où les hurlements précédaient l'arrivée au niveau des lieux de boisson entraînant généralement le départ du groupe initialement présent, parfois les arrivants attendaient le départ des autres. Les manifestations sonores augmenteraient l'attention des occupants. Les stimuli olfactifs et visuels en découlant, fourniraient des informations sur le groupe et orienteraient les actions subséquentes (57). Revenons à l'étude de Mac Donald, mais cette fois, occupons nous des chiens errants vivant au sein du village. Mac Donald a mis en évidence l'existence de plusieurs groupes (figure 3).

Figure 3 – Plan du village de Rovere (Italie) indiquant les zones de dépôt de détritux (triangles) et les rencontres agonistiques (cercles).

Le second tiers de la carte présente les parties du village occupées par chacun des 3 groupes de chiens.

Le dernier tiers illustre le domaine fréquenté par chacun des chiens. 3 chiens dans le groupe ouest, 2 pour le groupe central, 5 pour le groupe est (170).



Ces groupes utilisaient un territoire distinct avec peu de chevauchement. 65 % des réactions hostiles furent observées à la frontière de ces zones, notamment au niveau des sites de nourriture. Lorsqu'un chien dépasse la limite, soit il retourne immédiatement dans sa zone, soit il est chassé par un résident. Par exemple un chien fut chassé deux fois par un congénère qu'il avait lui-même chassé de son territoire auparavant. C'est donc le lieu et non l'individu qui détermina l'issue de ces interactions. Les chiens feraux sauvages sont également chassés et combattus. Font (80), en étudiant un groupe de quatre chiens à Valence, observe des comportements de défense territoriale vis à vis des étrangers autour d'une zone de deux hectares (domaine vital 28 hectares), qui contient une source de déchets profuse, la tanière, la zone de repos de 0,65 hectares (qui comptaient plus de 65 % des observations, 18 heures par jour à dormir en ces lieux).

Il existe donc bien des comportements d'agressions au niveau de certains lieux investis d'une prégnance particulière. Cette prégnance est souvent liée à une valeur biologique du site en question, nourriture, zone de repos, zone d'élevage des petits. Ce comportement est exclusif et peut être considéré comme territorial dans le sens où l'introduction d'un intrus en modifie la structure ou contenance et par conséquent, il est rejeté. Il semble dans le cas de la grande meute étudiée par Mac Donald, que ce comportement se généralise à l'ensemble du domaine vital, puisque toutes rencontres se soldent par un évitement ou une agression et que les domaines vitaux semblent être bien séparés et stables. A contrario, les chiens observés par Boitani (29), font preuve d'une plus grande tolérance. Les meutes étudiées par Scott et Causey (256), fréquemment vues ensemble, intègrent également d'autres chiens errants. Le groupe étudié par Font (80), tolère très bien les résidents locaux avec qui ils se nourrissent parfois. De la même façon, le groupe de chiens feraux par Fox (88) à Saint-Louis, est tolérant avec les résidents de leur domaine vital, avec même des relations amicales, alors qu'ils manifestent plus de comportements agonistiques vis à vis des étrangers. Mac Donald émet l'hypothèse qu'au cours de son étude, le groupe fut moins perturbé (notamment par les persécutions humaines) de telle sorte que des liens sociaux plus solides et durables se seraient développer, permettant une configuration et un investissement territorial stable. La plupart des études faites sur les chiens errants en ville n'explorent pas, ou ne montrent pas, de comportements territoriaux. Ainsi Daniels (54-55), n'observe pas de relations agonistiques ou de marquages olfactifs pour maintenir un territoire exclusif. Rubin (247), mentionne que les chiens de compagnie sont plus agressifs que les chiens errants vis à vis de l'homme à proximité de leur lieu de résidence, alors qu'ils se retirent s'ils sont plus loin. Le groupe étudié par Fox lors de l'approche des expérimentateurs les ignore mais lorsque la distance les séparant devient inférieure à six mètres, ils se retirent dans leur abri d'où ils aboient contre les investigateurs. A la lumière de ces observations, comment concevoir la territorialité chez les chiens feraux ? Quelles sont les homologues avec la territorialité chez le loup ?

D) Homologies et différences avec le loup

1) Flexibilité du processus de territorialisation

La meute étudiée par Mac Donald utilise de manière stable un territoire d'une année sur l'autre. Le même type d'observation fut rencontré chez le loup. A contrario, celle étudiée par Boitani investit un espace aux limites fluctuantes comme c'est également le cas chez le loup. Dans le premier exemple, la composition et l'organisation du groupe étaient stables, dans le second le groupe fut sujet à plus de changements notamment suite aux décès des membres. Ces données concordent donc bien avec celles mentionnées chez le loup. Lors de la perte d'un reproducteur par exemple, le système territorial était plus flexible. Une population

en flux social présentait une utilisation plus aléatoire de l'espace. On peut se demander en quoi une stabilité plus importante du groupe peut également assurer une stabilité territoriale. On a vu que la familiarité des lieux (par conséquent la connaissance des ressources clés etc.) jouait un rôle essentiel dans le maintien d'un groupe sur une aire donnée. Peters (230), a également mis en avant l'importance de la familiarité des lieux dans l'utilisation de l'espace chez le loup. On peut donc supposer que la stabilité d'un groupe favorise cette familiarisation ou habitude au lieu investi (l'animal profitant de l'expérience de ses congénères). Par la même, plus le groupe est familiarisé, habitué au lieu investi, plus le degré de territorialisation devient important. Plus l'espace est familier, plus il est rassurant et stabilisant (et inversement). Il s'agit donc bien d'un processus de territorialisation. Processus qui suit une dynamique spatio-temporelle. L'habitude progressive au lieu dans sa composante intensive et extensive, accentue l'attachement, l'emprunte territoriale et l'élargie à d'autres lieux (autre que la *core areas*). C'est peut être dans ce contexte que l'on peut expliquer un agencement plus exclusif pour le groupe étudié par Mac Donald. Mais cet agencement restera toujours modelable en fonction des circulations de prégnance. Boitani a observé une intégration de chiens étrangers plus importante au cours de la période d'œstrus. Chez le loup des faits semblables, on l'a vu, ont été également notés. La période de reproduction modifie donc bien le contexte territorial (même si la perte d'un des reproducteurs est également importante) et on pourrait même dire la signification que peut prendre l'intrusion d'un congénère. Un autre exemple nous permet d'appréhender la dynamique de territorialisation en fonction des prégnances de l'espace vécu. Boitani rapporte une observation qui s'apparente à celle observée chez le loup, lors de poursuites de proies en territoire voisin. Il rapporte le cas d'une excursion de la meute en dehors du domaine habituel. Il a eu l'impression « que les chiens se mirent à se déplacer comme s'ils avaient été soudainement attirés par une odeur puis ils se sont dirigés à l'intérieur du territoire des loups à proximité sans s'arrêter ou ralentir avant de partir sur la même allure ». Or, cette observation fut faite au moment de la période d'œstrus des loups. Tout se passe donc comme si les chiens avaient été aliénés (cf. Thom) par la prégnance sexuelle de ce signal olfactif. L'espace investi alors par l'animal, devenant l'objet d'une prégnance aliénante ciblant l'espace perceptif sur une forme saillante (odeur) biologiquement prégnante. Au-delà des frontières, la territorialisation ne deviendra sensible que lorsque l'espace sera investi d'une autre prégnance engendrant la re-territorialisation (rencontre avec la meute, visuelle, olfactive ... par exemple). Un autre exemple de sortie « aliéné » du territoire nous est donné en Israël. Au cours de la période d'œstrus, une louve s'est accouplée avec un chien. Recherchant par la suite son compagnon, elle rentrait dans le camp où résidait le chien allant même jusque devant la porte de son maître (195).

Revenons maintenant sur les observations d'aboiements au niveau des zones alimentaires. Comme on a pu le voir, il faut rester prudent quant aux représentations que l'on peut se faire du territoire. On a pu faire l'hypothèse d'appréhender la notion de territorialité dans la manifestation d'un agencement territorial produit par l'animal créant un environnement stabilisant et rassurant. L'observation de Fox, du groupe retournant dans leur abri suite à la menace que représentait l'approche des expérimentateurs, avant de pouvoir manifester des aboiements, semble corroborer cette idée : le territoire comme espace rassurant permettant l'expression de certains comportements territorialisés (agressions territoriales). On a supposé que la territorialisation était produite par l'animal à travers la manifestation de qualités expressives. Or il semble que certains des comportements manifestés par les chiens peuvent être assimilés à l'expression de ce type de qualités expressives, signatures appropriatives. En effet, il apparaît pensable que les chiens savent qu'ils risquent de trouver d'autres chiens au niveau de la décharge. La présence de ces intrus peut apparaître comme une menace en ce lieu investi d'une prégnance alimentaire. La manifestation des aboiements peut être comprise comme la manifestation de qualités expressives territorialisantes,

permettant au groupe d'investir le lieu, de se l'approprier, tout en repoussant l'aspect menaçant des lieux, c'est à dire en investissant l'espace d'une autre signification rassurante. Processus permettant d'éventuels comportements agonistiques par la suite comme des poursuites ... Ces manifestations vocales peuvent s'apparenter à celles observées chez le loup, par exemple lorsqu'il consomme une carcasse, comme pour maintenir une distance critique avec les congénères. Ainsi, même si ces suppositions sont contestables, il semble exister tout de même un processus de territorialisation apparenté entre les chiens feraux et le loup.

Cependant, il faut apporter quelques remarques. Il reste indéniable que toute tentative d'explication est limitée par l'absence de données plus exhaustives sur les expériences passées des chiens étudiés. Les variations individuelles ainsi que l'existence de liens sociaux éclectiques sont également importants. Par ailleurs, il faut remarquer que les chiens étudiés par Boitani et Mac Donald, ceux chez qui finalement l'exclusivité territoriale était la plus évidente parmi bons nombres d'études, sont des croisés entre berger allemand et des chiens typiques des Abruzzes italienne (berger de Marennes et berger des Abruzzes). Or, ces races ont été utilisées pendant longtemps pour protéger les troupeaux contre les attaques des loups. L'apparition de ces chiens en liberté aurait coïncidé avec la diminution du nombre de loups, puisque n'ayant plus d'utilité ils auraient été délaissés par leurs maîtres (275). Par leur fonction, ces chiens ont été sélectionné au fil des siècles justement pour manifester un comportement d'exclusivité territoriale afin d'éloigner les loups. L'importance de ces comportements agonistiques dans un contexte territorial chez ces chiens peut donc être, du moins en partie, liée à la sélection humaine. Par conséquent, il faut rester prudent sur toute généralisation à l'ensemble des chiens. Les mêmes raisons pourraient expliquer le manque d'observations de comportements agonistiques territoriaux, pour les chiens en ville. Les interventions humaines, ainsi qu'une accessibilité aux ressources, notamment alimentaires, différente de celles rencontrées en milieu sauvage, à l'origine d'une pression adaptative moins forte, peuvent profondément modifier l'agencement territorial de ces chiens. Une modification des contraintes environnementales ainsi qu'un turn over important des populations peuvent rendre certains agencements territoriaux exclusifs, inutiles dans ce contexte. Cependant, la notion d'attachement à certains sites exclusifs reste tout de même présente (exemple du foyer pour les chiens de compagnie etc.).

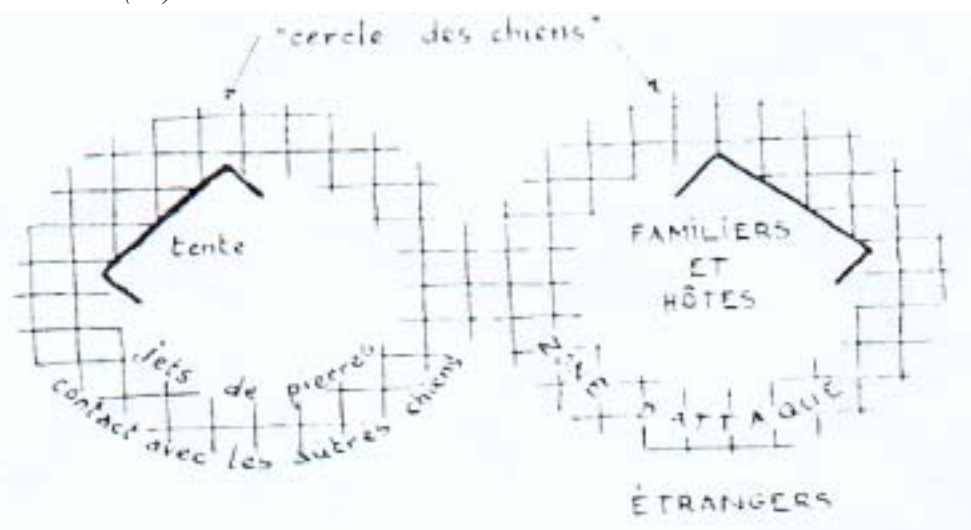
2) Vers une empreinte territoriale ?

A cet égard et pour conclure, l'attachement à des lieux investis d'une prégnance, condition préalable au processus de territorialisation, semble perdurer de l'espèce sauvage à son vis à vis domestique. Scott et Fuller (cités par 258), ont souligné l'importance de ce qu'ils appelaient le phénomène de localisation, c'est à dire l'attachement à un site. Durant la période de socialisation, les chiots manifestaient une forme d'attachement pour des places particulières. Selon ces auteurs, les conséquences es phénomène de socialisation et de localisation sont similaires dans le sens où ils représentent le même processus appliqué à des objets différents, ce qui revient à dire « que les chiots deviennent attachés à la fois aux parties vivantes et non vivantes de leur environnement ». L'attachement indissociable entre lieux et individus peuplant ces lieux, rappelle des propositions faites par De Gaulejac (59). Selon cet auteur, le rapport des animaux à leurs congénères dépendrait le plus souvent d'un processus fondamental d'investissement spatial et non l'inverse. Si l'attachement constitue le point de départ de la genèse de cet investissement spatial, la sociabilité ne trouverait pas nécessairement son origine dans la relation du jeune à sa mère par exemple en tant qu'être social pour lui. La mère constituerait pour le jeune tous les éléments qu'il retient, sa forme, son odeur, ses cris mais aussi le lieu de sa naissance (tanière chez le loup) et toute figure

présente dans l'environnement au cours de la période post-natale, d'où le caractère non surprenant d'attachement expérimental à certains objets divers. Plus tard, lorsque le jeune quitte la tanière, le lieu de naissance perd son affordance. Mais pour autant, l'endroit où se trouve la mère continuerait à jouer ce rôle. L'affordance de mère se concentrerait sur la mère et le nouvel espace occupé par elle. Puis cette affordance se modifierait progressivement (dans la mesure où elle perd son caractère de mère nourricière), ouvrant la possibilité pour le jeune d'adopter les mêmes affordances qu'elle, des différentes zones du domaine vital (se reposant dans les mêmes aires de repos, mangeant au même endroit). Le rapprochement des jeunes entre eux et la formation de crèches correspondraient ensuite à un phénomène commun de construction du monde propre de chaque individu. La répartition spatiale résultante, des membres du groupe social, pourrait s'expliquer, non pas en termes de ségrégation inter âges, due à une différence de maturité sociale, mais en termes de partage du même espace vécu, de la même hiérarchie de prégnance, des mêmes affordances. Il en résulte que le statut du congénère ne dépendra pas seulement de ce dernier mais aussi de la valence du lieu où il se trouve. Ainsi, pourrait être comprise l'attitude infanticide des louves étudiées par Degauljac lorsque la portée se trouve dans une zone alimentaire. Selon un processus semblable, on pourrait expliquer la formation de groupes en milieu urbain entre chiens familiers dont les sites de résidences sont proches l'un de l'autre, alors que les réactions d'évitements s'observent dans les autres cas. Selon un schéma similaire, dans certains cas les chiens féroces s'attacheraient plus à leur fratrie vivant sur les mêmes lieux qu'à leur mère souvent absente, limitant leur réintégration ultérieure au groupe.

Pour changer un peu d'horizon, les descriptions de Digard (65), dans son *studies iranica* sur les sociétés pastorales du proche orient, soulignent l'importance de cet attachement au lieu. Les nomades Baxtyâri habitent des tentes de trois à douze regroupées en campement. Chaque tente contient une famille. Elles sont disposées en cercle ou en ligne afin de surveiller en permanence la totalité du panorama. Elles sont séparées par un maximum de trente mètres correspondant à une portée de voix et un minimum de six mètres nécessaires pour la circulation des chiens. Ces animaux jouent en effet dans la vie et l'organisation du campement un rôle considérable. Chaque famille Baxtyâri possède deux à trois chiens avec qui ils n'ont jamais de contact direct, notamment manuels. Ces chiens ne quittent jamais la tente près de laquelle ils sont nés. Ils ne reçoivent leur maigre nourriture, que des habitants de cette tente et sont repoussés à coups de pierre et de bâton s'ils s'en approchent trop. Inversement, s'ils s'en éloignent, ils se heurtent aux chiens des tentes voisines. Ainsi se trouve déterminée, autour de chaque tente, une bande de terrain circulaire large de quelques mètres, tangente aux autres, que les chiens marquent en urinant et à l'intérieur de laquelle ils s'attaquent à tout étranger à leur fief, homme ou animal, constituant une réelle entrave à la libre circulation. (figure 4).

Figure 4 – Organisation du campement chez les Baxtyâri et importance de la zone occupée par les chiens (65)



Pour franchir cette zone, l'homme doit être accompagné d'un familier de la tente et d'un solide gourdin. C'est donc le cercle des chiens qui préserve et délimite l'espace domestique (vârga) propre à chaque famille. Au Tibet où des observations analogues furent faites, Ekwall considérait que le danger représenté par les chiens permettait à l'enfant de prendre conscience des lois de l'existence sous l'espèce des limites du territoire autour de la tente familiale qu'il ne devra à aucun prix franchir, sous peine d'être dévoré par les chiens du voisin. On voit donc bien par cet exemple, l'importance que revêt l'attachement à un lieu, ici depuis la naissance, à la valence de ce lieu dans la détermination du statut d'un congénère. L'attachement à un lieu comme pré-requis à la territorialité reste donc d'actualité pour le chien. Que le processus d'agencement territorial varie en fonction des contraintes environnementales ne fait aucun doute. Mais il n'en exclut pas pour autant, au contraire, l'existence essentielle pour tout chien organisant son monde. On a pour le loup supposé l'idée que la manifestation des qualités expressives tel le comportement de marquage comme marque territorialisante, produisait cet agencement territorial, organisait la territorialité des loups. Qu'en est-il pour le chien ?

CHAPITRE XII

LE COMPORTEMENT DE MARQUAGE CHEZ LE CHIEN

I) Marquage urinaire

A) Conditions de réalisation

1) Description

Bekoff (19), a étudié le comportement d'urinement de deux populations de chiens errants (27 mâles et 24 femelles sur 516 heures d'observation). Il met en évidence quatre attitudes caractéristiques du comportement d'urinement. La position patte levée (rlu) est l'attitude bien connue où le chien lève la patte arrière au niveau de l'horizontale ou au-dessus. La seconde est un abaissement du train arrière (position accroupie). Une troisième attitude est une position accroupie avec patte partiellement levée. La quatrième, une position patte levée où l'animal décolle une patte arrière du sol mais en la gardant bien en dessous de l'horizontale.

Tableau 1 – Fréquence des différentes postures de marquages (19)

<i>Posture</i>		<i>Males (n = 27)</i>	<i>Femelles (n = 24)</i>
RLU ¹	786	(97.5 %) (27) ²⁻³	4 (3.8 %) (3)
SQ	5	(0.6 %) (2)	71 (67.6 %) (24) ⁴
LR	12	(1.5 %) (3)	1 (0.1 %) (1)
SR	1	(0.1 %) (1)	26 (24.8 %) (5)

1. RLU. L'une des pattes postérieures est fléchiée, écartée du corps et levée en général au-dessus du niveau des hanches. Chez la femelle, cette posture est moins marquée, la patte n'est pas levée aussi haut.

SQ. La partie postérieure du corps du chien est abaissée, amenant la région urogénitale à proximité du sol. Les pattes postérieures sont fléchies sous le corps.

LR. Le chien se penche en avant, lève et balance en arrière une de ses pattes postérieures, bien en dessous du plan horizontal des hanches.

SR. Le chien s'accroupit et lève une de ses pattes postérieures en avant soit directement sous son corps, soit légèrement vers l'extérieur.

2. Nombre de chiens de l'échantillon observé qui ont présenté la posture.

3. RLU est équivalent à « elevate + raise » selon Sprague et Anisko (1973). En faisant la somme des chiffres concernant EL et R, on obtient 99,1 % des émissions d'urine par les mâles.

4. Spargue et Anisko (1973) ont observé que SQ + SR concernent 87,3 % des émissions d'urine par les femelles.

Afin de différencier le comportement de marquage et simple élimination, Bekoff s'attache à la qualité directionnelle du flux d'urine contre des marques environnementales (buisson, objet en évidence etc.) ainsi qu'à l'existence d'allées et venues précédant le dépôt. Il

met en évidence une différence dans le comportement d'urinement entre mâles et femelles. Les mâles réalisent des rlu dans 97 % des cas avec 70 % des cas qui correspondraient à un comportement de marquage. Les femelles réalisent 93 % des urinements en position accroupie et en position accroupie avec patte partiellement levée, avec 18 % qui seraient un comportement de marquage (cf. tableau 1).

Il semblerait que la probabilité d'apparition du marquage chez les femelles varie au cours du cycle ovarien (225). Chez le mâle, l'adoption de la position typique est sous dépendance d'une activation précoce du système nerveux par les hormones mâles. Un mâle castré à trois semaines urine en position accroupie, une injection d'androgène à n'importe quel âge induit chez lui le comportement de levée de patte. Cette position est normalement acquise vers huit, neuf mois au moment de la puberté (275). Bekoff rapporte une grande variation individuelle pour les deux sexes. Cependant, les mâles marquent plus que les femelles ce qui s'accorde aux résultats de Sprague et de Dunbar (cité par 19).

Par ailleurs, la probabilité de marquage est significativement augmentée après que l'animal ait inspecté un congénère mâle ou femelle. De façon similaire, il est augmenté après qu'il l'ait vu uriner. La réponse des mâles est plus prononcée que celle des femelles. Elle est particulièrement importante après l'observation d'une rlu. Dans 62 % des cas, il réalise une rlu dans les cinq secondes (cf. tableau 2).

Tableau 2 – Probabilités d'observer un marquage par des mâles ou des femelles au cours d'une période de 5 s. pendant une activité générale et dans quatre contextes différents (voir les explications dans le texte). (1) activité générale, (2) après contact avec une femelle, (3) après contact avec un mâle, (4) après avoir vu une femelle uriner, (5) après avoir vu un mâle présenter la posture de l'émission d'urine patte levée (19)

	(1) Overall 1 activity	(2) After investigating a female	(3) After investigating a male	(4) After seeing a female urinate	(5) After seeing a male perform a raised-leg urination posture
Males (n = 16)	0.06 ^{1,2,3} (n = 395)	0.18 (n = 581)	0.23 (n = 350)	0.19 (n = 143)	0.62 (n = 293)
Females (n = 13)	0.02 ⁴ (n = 80)	0.07 (n = 198)	0.06 (n = 142)	0.09 (n = 157)	0.15 (n = 271)

1. Le taux général pour ces 16 mâles et 13 femelles était de 0,72 et 0,24 marques minute respectivement.
2. Les variations entre mâles et femelles sont statistiquement différentes dans les 5 situations au niveau 1 %.
3. Parmi les mâles, il y a des différences significatives entre les proportions dans les 5 groupes, $X^2 = 313,22$, $df = 4$, $p. < 0,001$; dans les analyses ultérieures par paire, les groupes 2, 3 et 4 ne sont pas différents.
4. Pour les femelles, la méthode de Brandt et Snedecor (voir note 3) donne $X^2 = 18,11$, $df = 4$, $p. < 0,05$; les groupes 2, 3 et 4 ne diffèrent pas.

43 % des marquages ne sont pas précédés de reniflements et lorsque les marques sont senties, elles sont suivies de marquage dans 66 % des cas pour les mâles et 20 % pour les femelles. Les comportements de marquages et de reniflements seraient indépendants (des chiens ou des coyotes anosmiques continuent à marquer).

2) Les informations transmises

Un fait intéressant est la mise en évidence de raised leg display. Les rld sont des comportements où les chiens réalisent une rlu sans émettre une seule goutte d'urine. Or ce comportement est réalisé significativement plus souvent, lorsque d'autres chiens sont dans le champ de vision du protagoniste. Ils sont réalisés plus fréquemment que les rlu si d'autres chiens sont à proximité. Ils ne sont précédés de reniflements que dans 6 % des cas. Il semble donc que le comportement de marquage en plus d'un message olfactif renferme indéniablement une composante visuelle. L'existence d'un dimorphisme sexuel des positions d'urinement, corrobore l'idée selon laquelle le marquage urinaire est susceptible de transmettre un message visuel. Dunbar (cité par 19), suggère que les chiens sont susceptibles de réaliser une discrimination sexuelle à distance. Ses résultats montrent que la vitesse et la latence d'approche, dépendent de la différence de sexe entre l'initiateur et le récepteur.

Le message olfactif peut être inféré du fréquent comportement de reniflement des spots urinaires. Doty (68), met en évidence un temps d'investigation des urines par des mâles variable en fonction du statut hormonale des chiennes (il augmente lors de l'oestrus). Il est difficile cependant d'assurer qu'il ne s'agit pas d'un simple produit de rinçage vaginal dont les sécrétions augmentent également le temps d'investigation (225). Le méthyl p hydroxybenzoate isolé dans les sécrétions vaginales de chiennes en oestrus induit un comportement de monte de la part des mâles s'il est placé sur la vulve de chiennes en anoestrus ou stérilisées (118). Cependant, dans l'étude de Doty, les mâles passent significativement plus de temps à sentir les dépôts d'urine que les sécrétions vaginales (biais lié à la quantité déposée?). Dunbar (69), met également en évidence l'existence de préférences olfactives. Ainsi, les mâles, et dans une moindre mesure les femelles en anoestrus, montrent une préférence significative pour l'urine d'une chienne en chaleur comparativement à l'urine de chienne en anoestrus et à l'urine de mâle. Les chiennes en oestrus présentent également une préférence pour les urines des femelles en chaleur par rapport aux femelles en anoestrus, mais elles préfèrent à celles-ci l'urine des mâles. Les mâles ont uriné trois fois plus et les femelles en oestrus 2,5 fois plus. Un fort pourcentage des émissions était dirigé vers l'échantillon examiné. Il est apparu un parallélisme entre les préférences pour un échantillon et l'orientation de la miction. Par ailleurs, Scott et Fuller (254), notent une augmentation du comportement de marquage lors de la période de réceptivité sexuelle. Les sécrétions produites par les chiennes en oestrus déclenchent une orientation du marquage urinaire chez les mâles.

Les marquages urinaires semblent être source de nombreuses informations du type gazette du coin (275). En suivant certains mâles qui avaient la possibilité de se balader comme bon leur semblait, on a pu constater qu'ils allaient renifler quotidiennement certains postes odorants (275 citant Fuller). Cependant, dans 47 % des cas, le chien passe à côté des marques déposées lors d'une promenade précédente (deux heures plus tôt) par lui-même ou par un autre chien (connu ou inconnu), sans manifester la moindre réaction. Ce sont les marques de mâles inconnus et de femelles en chaleur qui provoquent le plus de réactions. Le chien peut différencier les mâles connus et inconnus sur la seule base de leur marquage urinaire. Il semble cependant qu'une certaine expérience sexuelle soit requise pour que les chiens puissent différencier l'état reproductif d'une femelle en oestrus. Les mâles sexuellement expérimentés passent significativement plus de temps à renifler l'urine d'une femelle en oestrus que celle d'une femelle en dioestrus, alors que les mâles inexpérimentés ne font pas une telle différence (68).

Ainsi, en reniflant l'urine d'un congénère, il semble que le chien soit capable de déterminer le sexe de l'émetteur et son état reproductif mais également de retirer des informations sur ce qu'il a mangé (certaines composantes de l'urine sont modifiées en

fonction de l'état nutritif), et s'il s'agit d'un animal connu, sur son identité (275). De même, les émotions ressenties au moment du marquage telle que la peur par exemple qui ont un effet sur les sécrétions hormonales, pourraient être détectées par celui reniflant le dépôt (275).

L'étude du comportement de marquage sur le groupe de chiens feraux étudiés par Fox à Saint-Louis (88), met en évidence les résultats suivants. Ce groupe est composé de deux mâles et de une femelle. Les mâles marquent deux fois plus que la femelle. Le comportement de marquage est réalisé notablement après une rencontre avec des chiens étrangers. Il est réalisé plus fréquemment dans ce contexte par un des deux mâles (nommé y) en particulier suite à une rencontre agonistique. (y) est par ailleurs le plus agressif du trio à l'encontre des étrangers. Le rôle de marqueur peut changer en fonction de l'aire investie. Ainsi, l'autre mâle, nommé x marque le plus souvent à proximité du lieu de résidence alors que les deux chiens marquent de manière égale dans le parc voisin.

3) Marquage et contexte territorial

Ceci nous amène à considérer le marquage olfactif dans un contexte territorial chez les canidés domestiques. Dans son étude, Bekoff (19) ne trouve aucune évidence indiquant que le marquage urinaire ait été utilisé pour acquérir et/ou maintenir un territoire puisque aucun dépôt d'urine n'est effectif pour repousser les autres chiens. Scott (255) aboutit aux mêmes conclusions. En effet, pour l'auteur les chiens ne respectent pas les dépôts d'urine comme des frontières puisque les réactions habituelles sont d'y ajouter leur propre contribution. Par ailleurs, les études s'accordent sur le fait que l'investissement d'un lieu non familial est corrélé avec une augmentation du marquage urinaire (Kleiman et Hart cités par 19). Bekoff observe une diminution du marquage avec le temps passé dans un lieu (19). Scott et Fuller (254), observent que les chiens élevés en enclos, où aucun autre chien n'a pénétré, ne marquent que très rarement. Citant Von Uexküll, ils rapportent l'exemple d'un chien dans un nouvel environnement non visité par d'autres chiens, qui urine sur tous les objets en hauteur. Ce comportement est ensuite inhibé par ces odeurs familières, jusqu'à ce qu'un autre chien ait visité le site. Placé dans un enclos préalablement occupé par d'autres chiens, un mâle dépose de nombreuses marques odorantes. En moyenne, 5,9 pendant les cinq premières minutes puis l'intensité de ses marques baisse notablement (275). Bekoff (19), rapporte que la plupart des chiens notamment les mâles, ont un taux de marquage élevé quand ils se déplacent d'un lieu à un autre mais ce taux décline quand ils retournent dans leur lieu familial. Bekoff conclut que la fonction rassurante du marquage urinaire liée à une réponse de type autonome en réponse à une situation non familière, est d'une importance considérable dans l'évolution du comportement de marquage chez les chiens. A l'aide de ces données, cherchons à approfondir l'analyse en les comparant à celles recueillies chez le loup.

B) Marquage urinaire chez le chien comparé au loup

1) Marquage urinaire et rang social

Chez le loup, on a vu que seuls les individus de haut rang réalisaient des comportements de marquages urinaires (positions rlu et flu). Aucune étude chez le chien ne démontre clairement cette différenciation observée chez le loup puisque tous les mâles marquent la patte levée. Seul Feddersen Pettersen (cité par 275), semble établir une corrélation entre les fréquences des dépôts urinaires d'un animal et son statut social. Des observations relevant des comportementalistes, indiquent qu'il n'est pas rare qu'un chien qui domine les humains, lève la patte sur le lit de ses maîtres ou sur des objets tels que certaines pièces de vêtements (275). Cependant, la signification de ce comportement reste à éclaircir.

La composante visuelle du message transmis par le comportement de marquage est également relatée chez le loup. La réalisation d'une position patte levée sans émission d'urine est mentionnée chez le loup en captivité par Lockwood (cité par 19). Cet auteur rapporte que les loups dominants utilisent une rlu levant peu la patte ou même une position accroupie quand les membres du groupe dorment. L'accentuation du déhanchement peut donc moduler la portée des informations transmises (225). L'étude de Townsend (280), sur des loups mexicains et des loups gris, met en évidence une fréquence plus élevée des urinements chez les individus de haut rang, pour ces deux sous espèces, en présence de conspécifiques. A contrario, les individus de bas rang urinent moins en présence de spectateurs. La différence entre les sexes, pour la fréquence de réalisation des positions de marquages, est également notée chez le loup (cf. 90 % des positions pour le mâle et 50 % pour les femelles).

2) Marquage urinaire et lien social

Comme chez le loup, on observe une augmentation du comportement de marquage au cours de la période de réceptivité sexuelle. L'augmentation observée chez les loups jusqu'à la mise bas n'a pas trouvé d'équivalent chez le chien. Cependant Doty (68), note un intérêt des mâles significativement supérieur pour l'urine des femelles qui ont reçu une injection d'œstrogène, suivie neuf jours plus tard d'une injection de progestérone comparativement aux femelles en anoestrus. On a pu voir l'importance du comportement de marquage dans l'établissement des liens sociaux. Pour mémoire, on peut rappeler la quasi-exclusivité du comportement de marquage pour le couple reproducteur d'une meute et l'évidente interaction qu'il existe entre eux dans ce comportement (cf. le double marquage et l'augmentation du marquage corrélé à une augmentation des investigations mutuelles). On peut mentionner également l'importance du marquage lors de la formation des paires. Peu de données nous permettent d'explorer ce rôle du marquage chez le chien. Cependant, l'étude de Fox (88), apporte quelques précisions. Au sein du trio étudié, x marque sur les dépôts d'urine laissés par la femelle (f) du groupe, trois fois plus que (y). Lorsque (y) marque sur (f), (x) remarque sur (y). (f) ne remarqua que sur les dépôts de (x). Or, il apparaît qu'un lien plus fort ou plus intime existe entre (x) et (f). (y) est celui du trio qui quitte le plus souvent le groupe, par ailleurs (f) réalise plus d'interactions sociales, notamment amicales avec (x). Ainsi, le comportement de marquage peut vraisemblablement intervenir dans l'établissement et ou le maintien des liens sociaux préférentiel chez le chien. Quand à conclure que le petit pipi du chien sur le lit serait une tentative de séduction ou que 99 % des chiens qui urinent sur un arbre sont à la recherche de l'âme sœur, il y a un pas que nous n'oserions franchir.

3) Marquage urinaire et territoire

Il semble s'établir un consensus selon lequel le marquage urinaire chez le chien ne présente pas de signification territoriale puisqu'il n'empêche pas l'accès des autres chiens aux lieux marqués. Seulement, on a pu voir que les coyotes n'évitent pas les aires marquées par les loups et inversement. Les loups peuvent dépasser les limites supposées de leur territoire. Les loups n'évitent pas instantanément les marques étrangères, suivant leur trace puis continuant leur chemin. On a pu voir que la territorialité suivait une dynamique plus ou moins fluctuante. En aucun cas les marques olfactives ne sont chez le loup un mur infranchissable. Certes, elles jouent un rôle indéniable dans l'agencement territorial des meutes de loups. Les marques olfactives étrangères peuvent être considérées comme des formes saillantes, mais qui deviennent prégnantes, une fois rattachées à un contexte antérieur, à une expérience passée (comme une rencontre agonistique avec la meute voisine). On nous dit que les chiens au lieu d'éviter les marques, déposent leur urine dessus. Or les loups, en présence de marques

étrangères font exactement la même chose. Ainsi, les arguments avancés paraissent insuffisants pour éliminer toute signification territoriale au comportement de marquage du chien. Certes, les études réalisées chez le chien errant en milieu urbain, ne mettent pas en évidence de véritables exclusivités territoriales sur les aires fréquentées. Certes, il est indiscutable que les chiens promenés par les propriétaires n'évitent pas les zones marquées par d'autres chiens. Seulement, il est important d'analyser un comportement dans son contexte. On a vu que les notions de territoire sont intimement liées à l'accès aux ressources environnementales biologiquement significatives (source alimentaire, aire de repos ...). Or, ces notions sont significatives dans un contexte de survie en milieu sauvage, mais leur importance est considérablement modifiée pour des chiens sous dépendance humaine. De plus, l'existence d'un groupe stable dans le temps semble jouer un rôle important dans l'établissement d'un territoire stable. Or, ces conditions sont assez rares chez nos canidés domestiques.

J'aimerais cependant rapporter un exemple qui m'a été cité par Monsieur Gilles Malloire, qui s'occupe de chiens nordiques, dans le parc de l'Odyssée Blanche dans le Jura. Il possède une quarantaine de chiens qui vivent dans un parc en complète liberté. Avant d'agrémenter le parc d'arbres et d'autres rochers, Monsieur Malloire a laissé les chiens s'organiser. Cinq clans se sont formés avec pour chacun, un territoire bien distinct. Chaque intrusion, ou approche, dans un territoire voisin se solde par des réactions agonistiques de la part des résidents. Or, l'établissement des zones frontières s'est réalisé par le dépôt de marques urinaires, par la plupart des chiens du clan (pas d'exclusivité du dominant). C'est seulement une fois cette séparation dans l'espace établie, que Monsieur Malloire a aménagé l'espace. Les arbres furent plantés le long de ces limites établies par le marquage des chiens et furent, par la suite, utilisés comme objets saillants, cibles des marquages urinaires. De manière similaire, les 38 loups de Mongolie du parc de Sainte-Lucie se sont scindés en trois groupes sur les 25 hectares de l'enclos, avant de coloniser une parcelle que chaque meute défendait farouchement. Les intrusions sur les territoires voisins étaient rarissimes. Selon Marie Combett (50), qui a étudié ces loups, « dans la mesure où il n'existe pas de barrière physique, il est probable que le marquage en particulier urinaire suffise à matérialiser cette délimitation ». Par conséquent, ces deux exemples se rapprochent très étroitement. Il faut tenir compte des contraintes externes, du contexte environnemental (exemple vivre à 40 chiens dont le tempérament social comme asocial est marqué dans un enclos), pour comprendre pourquoi certains chiens peuvent utiliser des marques urinaires, dans un maintien exclusif de l'espace.

Par ailleurs, le marquage urinaire sans nécessairement maintenir une exclusivité d'utilisation d'espace, peut être vu sous une approche territoriale. On a pu faire l'hypothèse chez le loup de la production de qualités expressives (dont le marquage urinaire fait partie) dans la réalisation d'une territorialisation, c'est à dire dans l'agencement d'un espace familier et stabilisant. La réalisation de marquage urinaire chez le chien lors de l'investissement d'un espace nouveau semble s'inscrire dans le même schéma. Sans nécessairement aller aussi loin, on a vu que Peter (230), émettait l'hypothèse que le marquage odorant permettait au loup d'expérimenter l'espace, afin de rendre l'environnement investi familier et de rendre saillant les endroits stratégiques du domaine (carcasses, caches de nourriture, jonctions des sentiers ...) afin d'en optimiser son utilisation. Ainsi tout ce passe comme si ce comportement participait à la mémorisation de ces lieux, attachant une prégnance à la saillance. Peut être alors le chien qui se déplace d'un lieu à un autre en augmentant son marquage, réalise le même processus qui perd de son utilité au retour. Si ce ne sont que des suppositions avec toutes les controverses qui peuvent leur être attachées, il n'en demeure pas moins que chez le chien, une dynamique territorialisante dans l'expression des comportements de marquages

urinaires, peut prolonger, du moins en partie, celle rencontrée chez le loup. Quand est il pour les autres comportements de marquages odorants ?

II) Les autres comportements de marquages odorants

A) Fèces et sécrétions anales

Les fèces sont reniflées par les chiens et semblent également porteuses de messages olfactifs. En plus des éventuels restes alimentaires intéressants, les fèces peuvent également porter des messages chimiques provenant des glandes anales, des glandes hépatoïdes péri anales et probablement de la muqueuse recto anale (225). Le contenu des sacs anaux est le plus souvent évacué spontanément avec les selles (jusqu'à 1,2 mètres) (225). L'information fournie par les sécrétions anales semble moins précise que celle conférée par le marquage urinaire (175). Cependant, les sécrétions anales d'une chienne en chaleur peuvent provoquer une certaine excitation chez les mâles et chez les femelles. L'expérience de Donovan (cité par 225), qui consistait à recueillir des sécrétions de chiennes à différentes périodes du cycle et à les placer sur des chiennes au repos sexuel, a fait apparaître un comportement sexuel avec chevauchement chez les mâles, lorsque ces sécrétions étaient issues de femelles en oestrus. Cependant, Doty (68), n'observe pas une augmentation du temps d'investigation des sécrétions anales d'une femelle en chaleur contrairement à ses urines ou sécrétions vaginales. Des travaux plus récents font apparaître des concentrations différentes en composants volatils (produit de la dégradation des sécrétions des glandes par les bactéries) en fonction des périodes du cycle mais aussi entre mâles et femelles (223). De plus, les chiens adultes évitent de s'approcher des objets souillés par les sécrétions anales d'un chien apeuré (contrairement au chiot, ce qui suggère la nécessité d'un processus de maturation ou d'apprentissage) (275). Dans l'étude de Doty (68), certains chiens à qui on présentait des sécrétions anales ont manifesté des hurlements et des comportements de grattage au niveau de la porte de sortie, en face de l'appareil utilisé pour le test. Aussi, il semble possible d'inférer l'existence d'un espace de communication intra spécifique par le biais de ces composants fécaux

B) Phéromones podales

Les phéromones podales sont sécrétées par les glandes mérocrines et sébacées podales, situées dans les coussinets plantaires et dans la peau de la région inter digitée. Le dépôt de ces phéromones est réalisé par le grattage du sol à l'aide des postérieurs. Dans l'étude de Bekoff (19), les mâles réalisent ce comportement après un marquage urinaire dans 14,3 % des cas, les femelles dans 9,5 % des cas. Il peut être réalisé seul et parfois avant le marquage urinaire. Il est également observé après les défécations. Ce comportement de grattage en plus d'un message olfactif peut présenter une composante visuelle (gestuelle ou herbe foulée) qui attirerait l'attention des congénères. Ce comportement déclencherait le marquage des mâles observateurs (275). L'exécution de ce marquage semble en rapport avec certaines situations de compétition entre mâles mais aussi lors d'intrusion d'individus étrangers à la meute (225). Il n'est pas fait référence chez le chien d'une augmentation de ce comportement par les individus de haut rang. Tous les chiens semblent le réaliser.

C) Quelques remarques sur le comportement de frottage

Chacun a vu un chien se rouler sur tout type de substrat au grand drame de ses propriétaires. Le chien baisse l'épaule et frotte ses joues, ses tempes, son cou, son épaule et/ou son dos sur la substance odoriférante. Chez le loup, un grand nombre de substances ont été recensées comme la cible de ce comportement (carcasse d'une proie, fèces, urine, site de repos, traces d'herbivores, de carnivores, d'omnivores, de reptiles, d'humains, vêtements, partie corporelle d'un autre loup, fruits avariés ou fruits frais, cendres etc.). Parfois ce comportement est réalisé en association avec un comportement de marquage urinaire (287). Une étude réalisée par Ryon (248), sur deux meutes en captivité, apporte quelques explications possibles à ce comportement. Il ressort de l'étude que les odeurs propres à stimuler le comportement de frottage comptent :

- ↪ Celles qui appartiennent à une classe d'odeurs qui n'existent pas normalement dans l'environnement des loups (huile de moteur, parfum).
- ↪ Les odeurs familières qui changent de caractéristique (urine des louves en oestrus, aliments après conditionnement aversif).
- ↪ Les odeurs pour lesquelles les loups peuvent avoir une forte aversion ou attirance.

Aussi l'auteur émet l'hypothèse que ce comportement pourrait faciliter la formation d'une mémoire à long terme du stimulus associé à l'épisode de frottement. Pour Fox (99), il participerait à l'habituation à une odeur et limiterait les interactions agonistiques lors du retour dans la meute, en augmentant la durée des investigations sociales. Pour Harrington (120) ou Doll-Sonderegger (67), ce comportement pourrait avoir une valeur adaptative par l'échange d'informations relatives aux sources de nourriture. Dans des regroupements au niveau des sites de rendez-vous, les membres de la meute pourraient ainsi lors des cérémonies de retour, fournir aux autres des informations sur leurs possibles découvertes (charogne ou toutes autres sources de nourriture ...). Harrington, pour souligner ceci, rapporte le cas où des subordonnés ont augmenté leurs visites au niveau du site de rendez-vous vers la tanière, suite à la découverte au préalable d'une carcasse d'élan par le mâle reproducteur, à 16 Km du site où il dirigea toute la meute. Le site resta nettement plus fréquenté les deux semaines suivantes, vraisemblablement pour anticiper d'autres découvertes (126). Ces données restent cependant à explorer chez le chien.



Enfin, il existe une similitude certaine dans l'expression des marques odorantes entre chiens et loups, mais des différences indéniables suite à une perte de la valeur adaptative de ces comportements qui atteint son climax lors d'une vie canine entièrement gouvernée par l'homme. La signification de l'expression de ces comportements dans des contextes éclectiques, forts différents de l'environnement originel du loup, reste probablement à éclaircir en cherchant à rester le plus proche possible du chien et de son « monde propre », loin de tout anthropomorphisme. A cet égard, l'analyse de ces comportements chez le loup pourra nous fournir un pré-requis intéressant. En ce qui concerne la manifestation des autres qualités expressives, notamment vocales étudiées chez le loup, elles seront abordées dans la partie relative à la communication intraspécifique. Mais avant, intéressons nous à la vie de reproduction chez le loup puis chez le chien.

CHAPITRE XIII

LA VIE DE REPRODUCTION CHEZ LE LOUP

I) Physiologie de la reproduction

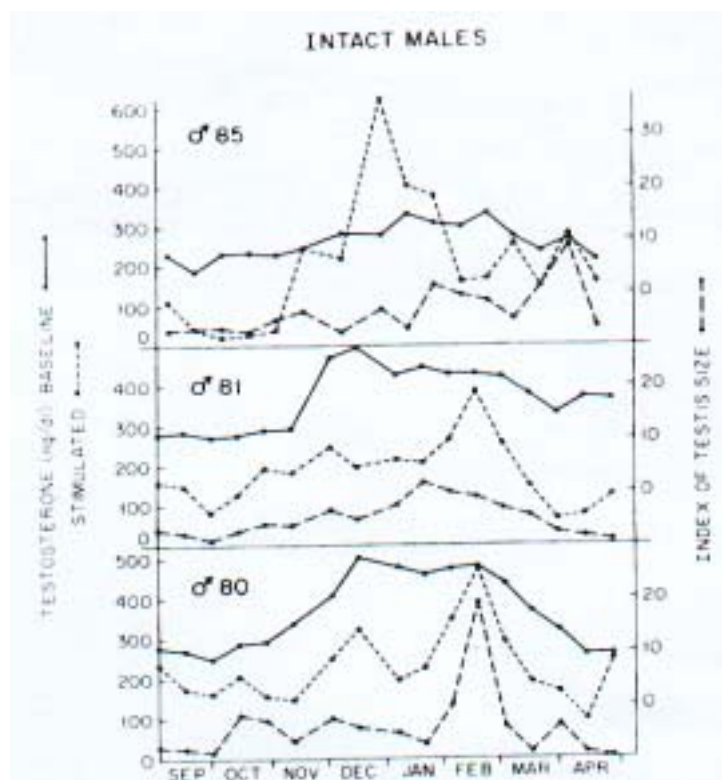
A) Une reproduction saisonnière

Les loups sont des reproducteurs saisonniers.

La période de reproduction se situe entre les mois de janvier et d'avril. Elle semble plus tardive sur des latitudes plus élevées (mars-avril en Alaska) (50-155). La photopériode, notamment via la mélatonine, pourrait être impliquée dans ce processus (6). Il s'avère cependant que les différences ne sont pas toujours significatives. Par exemple, en Israël (195) ou en Iran (141), les naissances se produisent au début avril. En Inde, le loup se reproduit après la période des moussons et les petits naissent en décembre (222). C'est également le cas pour les loups éthiopiens à la fin de la saison des pluies (263). Cependant, à des latitudes plus élevées comme au nord des Etats-Unis ou au Canada, les naissances s'étendent de mi-mars à début mai avec un pic en avril (45). Par ailleurs, des loups dont on a enlevé la glande pinéale et les noyaux supra-chiasmatiques, généralement impliqués dans la régulation saisonnière de la reproduction chez les mammifères, n'ont pas présenté de modifications de leur période de reproduction (6).

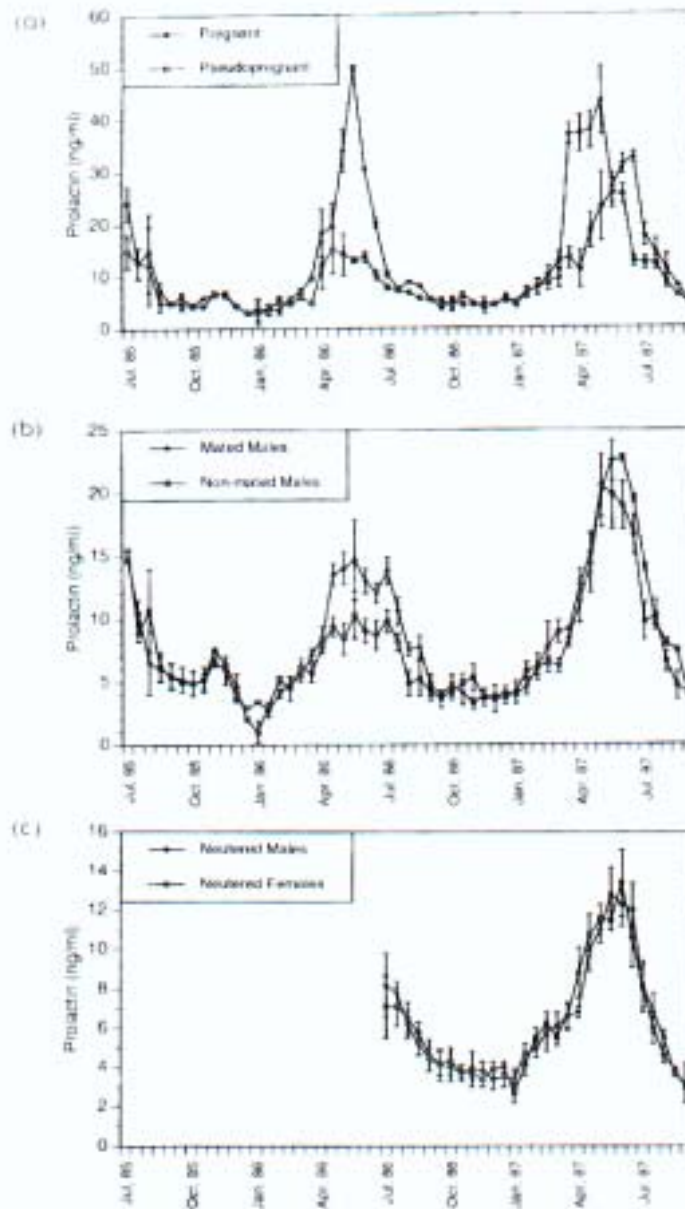
Les louves présentent un seul cycle ovulatoire par saison de reproduction (monoestrus). Les mâles expriment également une variation saisonnière de leurs paramètres reproducteurs (spermatogenèse, taille des testicules, production de testostérone) (figure 1).

Figure 1 – Variation saisonnière de la concentration plasmatique basale et après stimulation par la LH, de la testostérone et index de la taille des testicules pour 3 loups mâles (6)



Un autre fait intéressant, est la variation saisonnière de la production de prolactine. Elle est présente pour tous les membres de la meute, mâles comme femelles, subordonnés comme dominants. On observe ainsi un pic à la fin du printemps avant le solstice d'été, après la saison reproductrice, ce qui coïncide aux soins apportés aux louveteaux après leur naissance (figure 2).

Figure 2 – Niveau moyen de prolactine pour des louves gestantes et non gestantes (a), pour des mâles avec ou sans partenaire (b), pour des mâles et des femelles stérilisés (c) (6)



Cette période correspond également au déclin des concentrations en testostérone chez le mâle. Il est à noter que cette variation de production en prolactine est également présente chez les loups stérilisés, mâles comme femelles (6-146). Cette variation a été reliée aux soins apportés aux louveteaux comme c'est le cas pour de nombreuses autres espèces. Un rythme circadien fut observé pour les femelles. La mélatonine par voie orale influe sur la concentration plasmatique en prolactine en la diminuant de mai à juin mais d'octobre à décembre aucune influence ne fut observée. La pinéalectomie pourtant n'aboli pas le rythme circadien ni le niveau basal de prolactine (146).

B) Phases du cycle reproducteur chez la femelle

↳ Anoestrus

C'est la phase de repos du système reproducteur. Elle commence après la lactation ou avant celle-ci si elle n'a pas lieu, et perdure jusqu'au prooestrus.

↳ Prooestrus

Le prooestrus est la phase de transition précédant l'oestrus. Elle est attachée à une augmentation de la concentration en œstrogène. Elle s'accompagne de pertes sanguines en réponse à cette augmentation graduelle d'œstrogène. Elle dure en moyenne six semaines (6-155), même si Rabb (241), rapporte une durée de 30 jours environ. Au cours de cette période, la femelle est attractive pour les mâles mais non réceptive.

↳ Oestrus

L'oestrus correspond à la période où la femelle est réceptive et où l'accouplement peut avoir lieu. Il dure en moyenne une semaine à dix jours. Il est relié à une augmentation de la sécrétion de progestérone. On observe une augmentation pré-ovulatoire du taux de LH relié à une augmentation en œstrogène circulant. Au cours de l'accouplement, le lien typique de la copulation des canidés (bulbes caverneux bloqués par le sphincter vaginal) varie en durée, de quelques minutes à une heure ou plus. La fonction de ce lien serait de prévenir la survenue d'une autre copulation durant la période où les animaux sont « collés » et de stimuler le transport du sperme plus directement dans l'utérus (6).

↳ Gestation

La gestation dure en moyenne 58 à 66 jours (155). Les portées sont en moyenne de l'ordre de six mais avec de considérables variations. Il semble que les primipares, surtout quand elles sont jeunes, aient des portées plus réduites (155-193). Durant la gestation, les concentrations en œstrogène et progestérone, apparemment d'origine ovarienne (6), sont élevées avec un pic durant le premier tiers et une diminution graduelle par la suite (figure 3 et 4). La progestérone tombe à son nadir le jour de la mise bas.

Figure 3 – Variations du taux de progestérone, LH et œstrogène d'une louve gestante de 5 ans (155)

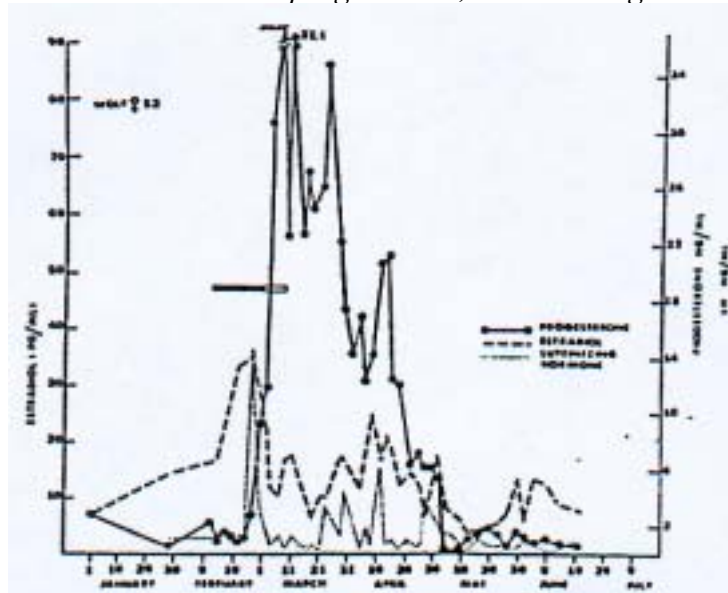
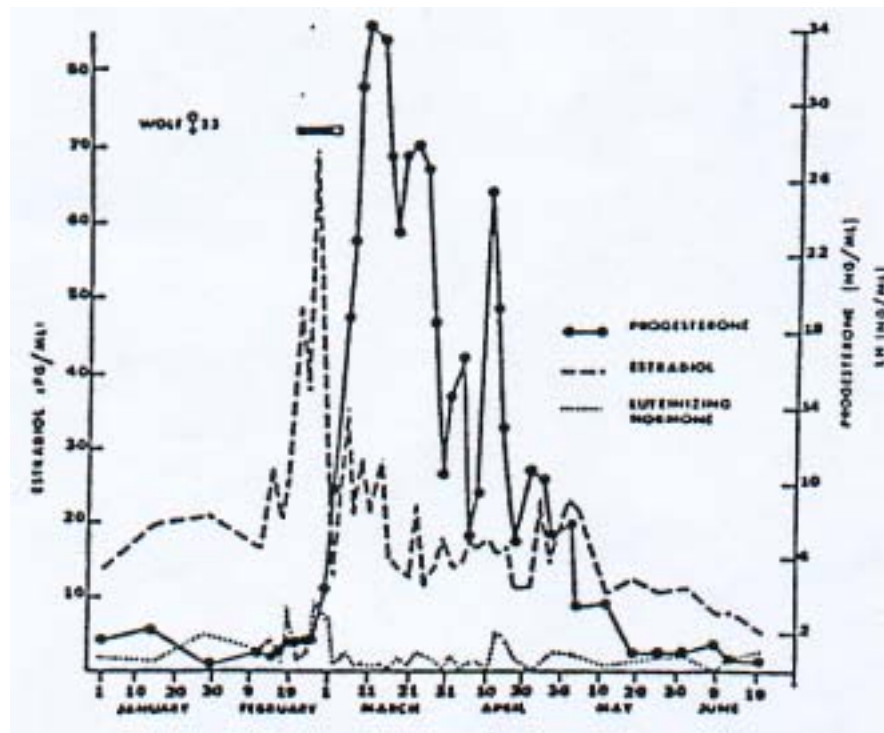


Figure 4 – Variations du taux de progestérone, LH et oestrogènes d'une louve de 4 ans gestante (155)



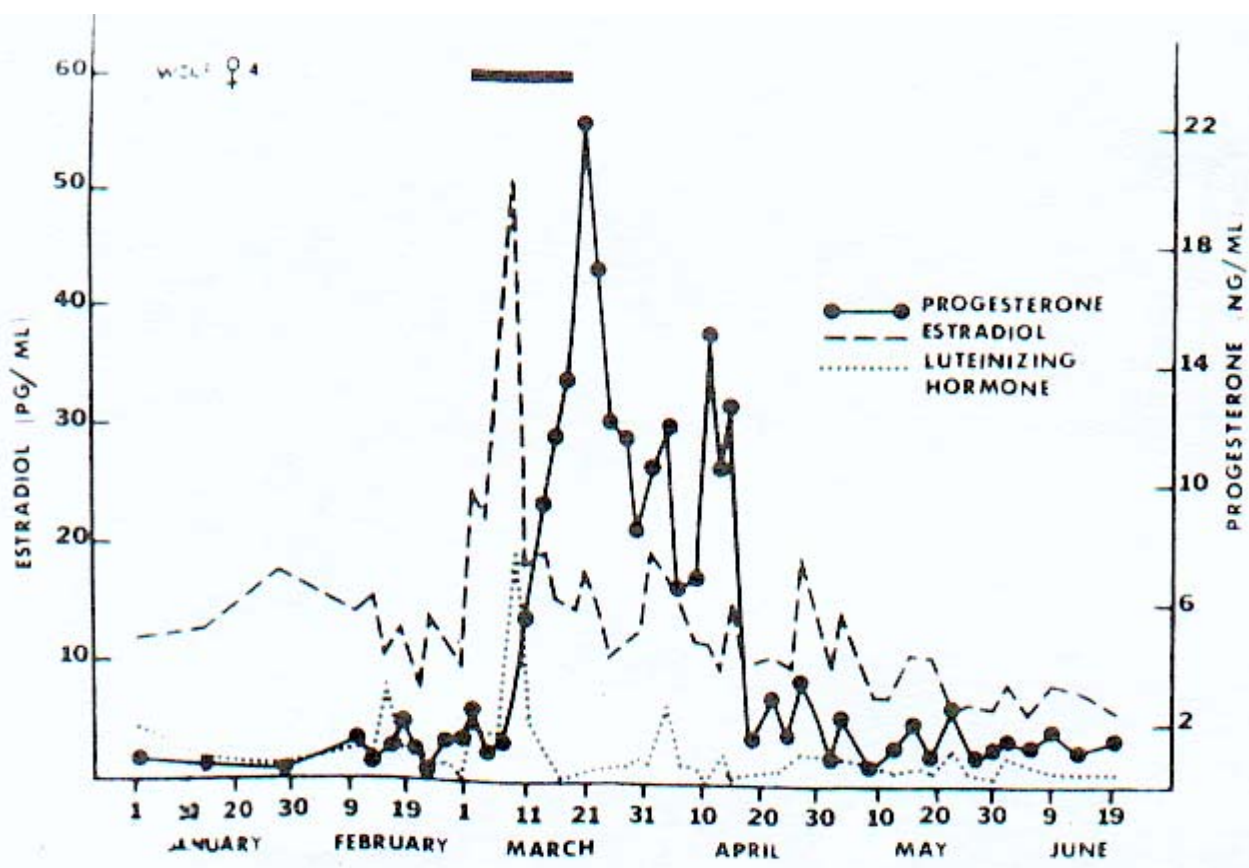
↳ Phase lutéale ou pseudo gestation

Les femelles non gestantes présentent une période suivant l'ovulation au cours de laquelle la concentration en progestérone reste élevée (phase lutéale). Au cours de la phase lutéale, le profil hormonal reste équivalent à celui rencontré au cours de la gestation. Ainsi cette phase fut nommée pseudo gestation. La figure 5 présente le profil hormonal d'une louve de deux ans non gestante. On remarque une évolution similaire de la concentration en progestérone, quoique de plus courte durée que celle présentée par une femelle gestante (figure 3 et 4). L'expression de comportements particuliers liés à cette phase, chez les femelles non reproductrices, reste à éclaircir. Cependant, plusieurs données sont intéressantes. En captivité, une femelle de un an fut observée séjourner dans une tanière après la phase de pseudo gestation (155). Paquet (228) rapporte le cas de deux femelles apportant des soins aux petits d'une louve reproductrice, lorsque celle-ci était absente de la tanière. Mech (183), fait état de comportements maternels chez deux jeunes louves sauvages alors qu'aucune gestation ne fut observée. La première a construit une tanière auprès de laquelle elle resta quatre semaines. La seconde présentait une activité de lactation. Ce qui reste obscur pour l'auteur, est l'absence de corps lutéal chez ces deux femelles au cours de la saison reproductrice suivante, alors que l'axe hypothalamohypophysaire producteur de LH était fonctionnel. Pour l'auteur, il reste difficile de savoir s'il y eut pseudo gestation, production ectopique de progestérone, ou ni l'un ni l'autre.

Une étude plus récente de Mech (188), rapporte des exemples plus intéressants. Au cours des huit ans d'une étude d'une meute dans les Iles Ellesmere du Nord Ouest canadien, la femelle reproductrice ne donna naissance à aucun petit à deux reprises. Au cours de ces deux années, où par ailleurs aucun développement des mamelles ne fut observé, cette femelle réalisa des comportements de creusement et d'occupation temporaire de différentes tanières,

parfois accompagnée de son compagnon qui se reposait vers elle ou apportait de la nourriture à la tanière. Dans le parc de Yellowstone, une femelle sexuellement mature mais non gestante creusa différentes tanières au cours de la période habituelle de mise bas dans cette région (fin avril début mai), aidée parfois par son compagnon et un jeune de un an. Elle resta avec le groupe à proximité des tanières dans les quatre semaines suivantes, correspondant à la période de mise bas. De plus, il s'est avéré que des femelles captives, stérilisées vers un an, creusèrent une large tanière au début de l'été. De ce fait, les comportements relatifs à l'établissement des sites de mises bas pourraient davantage être liés aux sécrétions de prolactine. Dans la mesure où les membres d'une meute, même non apparentés, manifestent des comportements de nourrissage à l'égard des autres membres du groupe avant la naissance des louveteaux, ces derniers ne semblent pas nécessaires à la réalisation de tel comportement. La prolactine serait essentielle dans la genèse des comportements parentaux et d'édification du nid (creusement de tanière) malgré l'absence de gestation ou d'augmentation en œstrogène et progestérone.

Figure 5 – Concentrations sériques en progestérone, oestradiol 17 b, et en hormones lutéales d'une louve de 2 ans non gestante durant la saison reproductrice. le trait noir au sommet correspond à la période d'écoulements sanguins vaginaux (6)



C) Maturité sexuelle

Les loups sont physiquement et physiologiquement aptes à se reproduire à 22 mois, ceci pour les deux sexes et aussi bien pour les individus de haut rang que les subordonnés (6). Chez les loups arctiques, cette maturité serait plus tardive (quatre- cinq ans (50)). L'apparition des chaleurs est en général assez synchronisée chez les différentes femelles (155-6). Cependant, certaines femelles peuvent ne pas présenter de chaleurs. C'est le cas par exemple de deux jeunes louves (n° 7 et n° 10 du tableau 1) soumises à leur sœur (n° 8) du même âge qui elle fut gestante (figure 6 et 7). Ceci se passa après la mort de leur mère au début de la saison reproductrice (155).

Figure 6 – Variation du taux de progestérone, LH et oestrogènes de la louve n° 8 de un an qui mit bas de deux petits (155)

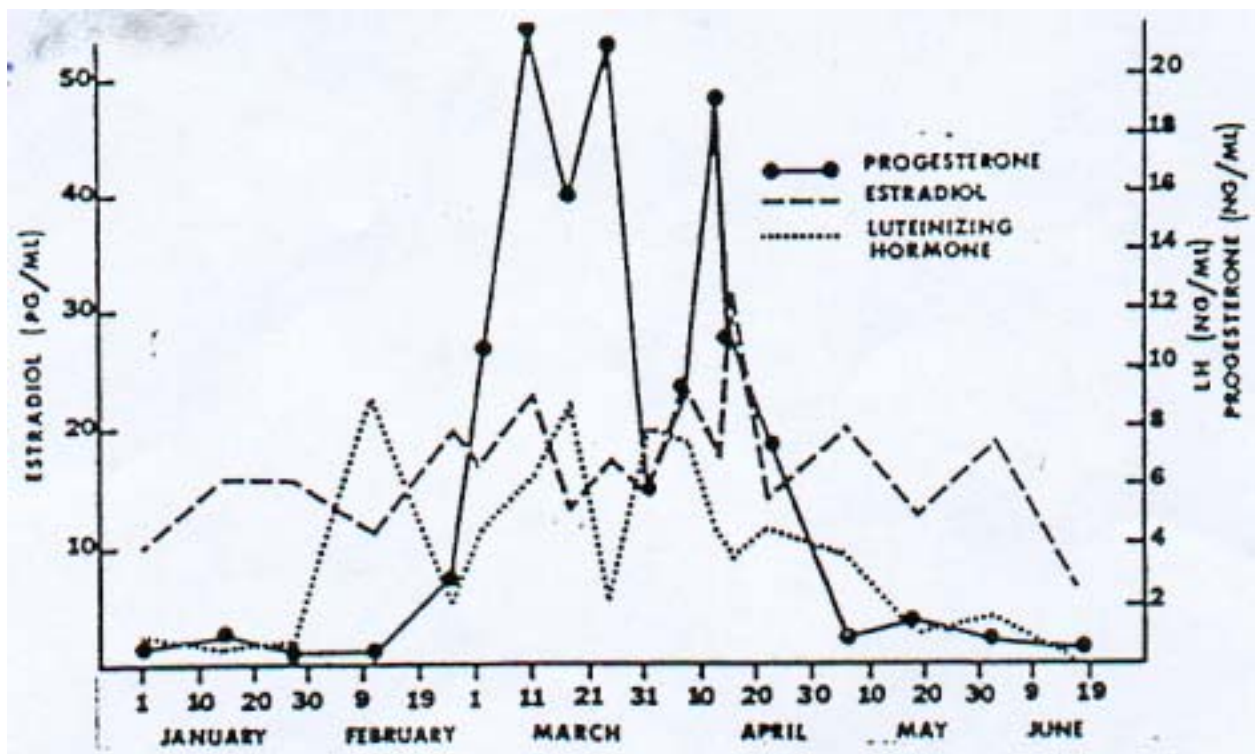
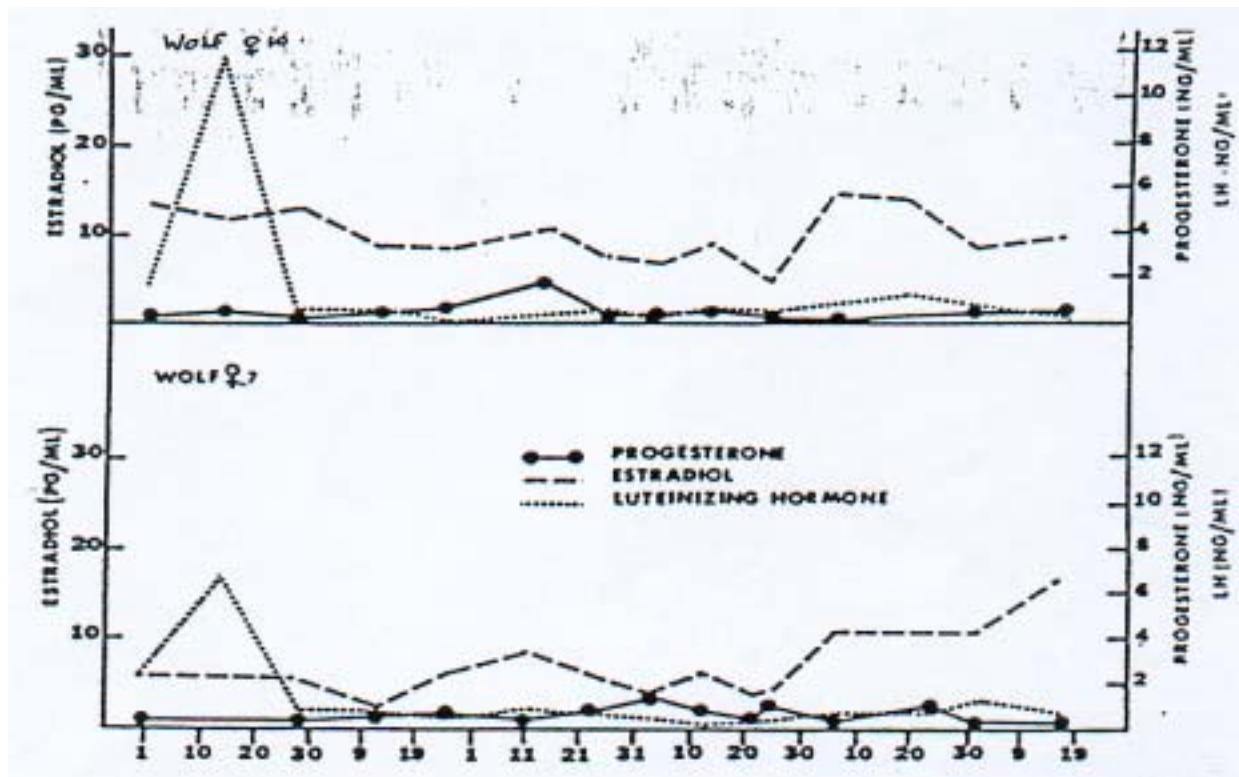


Figure 7 – Variation des taux de progestérone, LH et oestrogènes des louves n° 7 et 10 (sœurs de n° 8) qui n'eurent ni prooestrus ni ovulation au cours de leur première année (155)



En fait une activité de reproduction, semblable à celle de la louve n° 8, a pu être observée sur des animaux plus jeunes (193). Deux sœurs nées en captivité, élevées séparément, ont manifesté des signes de prooestrus à l'âge de neuf mois durant trois à quatre semaines. Placée alors avec des mâles, aucun accouplement ne fut observé. Deux petites filles d'une de ces louves élevées de la même manière, présentèrent également des saignements vaginaux à l'âge de neuf, dix mois. Aucune tentative de reproduction signalée. Dans tous ces cas, les femelles avaient été séparées tôt de leur fratrie et par conséquent, aucune compétition sociale n'a pu s'exercer. Un autre exemple est mentionné chez un couple en captivité mais cette fois-ci la femelle donna naissance à un petit (qui mourut dans les 24 heures, vraisemblablement blessé lors des tentatives de la mère pour repousser l'entrée du mâle dans la tanière). Ces données corroborent celles mentionnées par Mech et Seal (cité par 155), selon lesquelles les capacités d'une louve à assurer un cycle de reproduction complet et optimal, semblent s'établir progressivement selon une séquence d'étapes au cours des saisons reproductrices successives. Ainsi, à partir du tableau 1, on remarque que sur les sept juvéniles, une a eu des petits qui n'ont pas survécu, deux ont copulé sans gestation et quatre n'ont pas eu de prooestrus. Si les jeunes adultes ont présenté des prooestrus et des actes copulatoires, elles se sont avérées incapables à proférer des soins optimaux aux petits. Finalement, seules les femelles de plus de quatre ans ont pu élever leurs petits.

II) Comportements sociaux et accès à la reproduction

L'archétype que l'on a pu se faire, du système de reproduction chez le loup, se référait à la formation d'un seul couple de reproducteur, composé par les deux individus alpha qui restaient fidèles toute leur vie. Cependant, ce schéma s'avère un peu simpliste et les relations apparaissent en fait plus complexes.

A) Nombre de portées par meute

Les meutes sauvages sont souvent caractérisées par le fait qu'elles ne produisent qu'une seule portée par an. Mech, dans le parc de Denali où la plupart des portées multiples furent publiées, trouve une incidence de 9 meutes sur 108 présentant des portées multiples. Pour Packard, l'incidence est de 6 % (191). Seulement, la composition de la meute n'est pas toujours bien connue ; aussi une seule portée peut indiquer que la meute comprend une seule femelle apte à se reproduire.

Si au contraire on s'attache aux meutes qui incluent au moins deux femelles adultes, la fréquence des portées multiples est substantielle. En regroupant les données de 14 études, Harrington (127) obtient un pourcentage de 22 à 41 % des meutes sauvages présentant plusieurs portées par an et un pourcentage de 39 % pour les meutes en captivité. Ces chiffres peuvent être surestimés car ils prennent parfois en compte les possibles résorptions fœtales (35). Cependant, l'existence de portées multiples est loin d'être un événement rarissime. Par exemple Mech (cité par 32), rapporte le cas d'une femelle subordonnée qui mis bas à 1,5 kilomètres de la tanière occupée par le reste de la meute avant de rejoindre le groupe avec ses petits de quatre semaines. Van Ballenberghe (282), cite le même type d'exemple avec les allées et venues du mâle alpha entre les deux tanières espacées de 19 kilomètres. Les louveteaux furent rassemblés mi-juillet. Mech encore (184), suivant un trio lors de la saison reproductrice, rapporte que le mâle s'accoupla avec les deux femelles (deux sœurs) et qu'il visita ultérieurement les deux tanières espacées de 21 kilomètres avec malgré tout une préférence pour une femelle. Selon Mech (191), lors de portées multiples dans une meute, il existe souvent une relation de parenté entre les femelles reproductrices mère et fille ou sœur. Finalement, l'utilisation de tanière commune est également relatée à l'état sauvage (Murie, Haber cités par 228), comme en captivité (228-241). Tous les louveteaux ne survivent pas cependant, pouvant être tués par une des mères (172-228-241) mais des élevages communautaires sont décrits (98-228).

En plus de l'existence de deux femelles matures, d'autres éléments semblent favoriser l'apparition de deux portées par meute. En effet, de telles situations peuvent se rencontrer lors d'une modification du statut reproducteur de la femelle dominante avant ou pendant la saison de reproduction (décès, disparition du partenaire, changement de la position sociale) (228). Dans l'étude de Rabb (241), au zoo de Chicago, le mâle alpha rétrograda dans la hiérarchie et ne s'accoupla pas, au cours de la saison de reproduction suivant la mort de sa partenaire. Cette année là, plusieurs accouplements et mises bas ont eu lieu. Au zoo de Washington (228), la hiérarchie des femelles était changeante au cours des trois années précédant la naissance de deux portées et la hiérarchie des mâles changea immédiatement après la période oestrus. La nouvelle femelle alpha et le mâle dominant n'empêchaient pas l'accouplement de leurs congénères. En fait, le mâle alpha n'a manifesté d'agression qu'à l'égard de la nouvelle femelle alpha lorsqu'elle le sollicitait sexuellement. Sur les douze années de l'étude de Zimen (313), les seules observations où plusieurs femelles ont copulé, ont fait suite à de grandes turbulences sociales liées à l'échappée de neuf juvéniles et subadultes de l'enclos. Cependant, aucun louveteau ne naquit. Dans le parc de Sainte Croix (Moselle) après la disparition du mâle reproducteur le nouveau reproducteur s'accoupla avec deux femelles primipares dont

une de trois ans sans place hiérarchique et l'autre complètement dominée par les autres femelles. Toutes deux ont mis bas dans la même tanière. L'ancienne reproductrice s'accoupla avec un autre mâle sans donner naissance à des louveteaux (A. Frézard communication personnelle). A l'état sauvage Woolpy comme Haber (cité par 228), suggèrent que de tels comportements sociaux peuvent se produire suite à l'exploitation humaine (poison, chasse, piège). On peut également observer l'apparition de deux portées lorsque la meute est composée de jeunes loups. En règle générale en effet, les jeunes de deux ans ne se reproduisent pas si les loups plus vieux sont présents. Ainsi, une meute composée uniquement de jeunes de deux ans eut deux portées, tandis que les années suivantes une portée unique fut observée (95). Ces différents exemples nous amènent à nous intéresser plus spécialement au comportement reproducteur des membres de la meute.

B) Influences sociales et régulation du comportement reproducteur

1) Observations de meutes sauvages

Plusieurs cas de figures peuvent se rencontrer en fonction des meutes observées (127). Les individus alpha peuvent être les seuls à se reproduire, le couple restant stable plusieurs années de suite.

Mais d'autres membres de la meute peuvent s'engager dans des activités sexuelles. Le comportement de cour (position en T, sollicitation de jeu, frottements de museaux et du corps, examen de la région anogénitale) est observé plus fréquemment pour le couple alpha. Lorsqu'il est réalisé par des subordonnés, ce qui n'est pas rare (49 interactions entre alphas par rapport à 20 pour les subordonnés lors de l'étude de Peterson (127), le couple dominant peut punir les protagonistes (attaques et plaquages au sol)). D'autres mâles peuvent solliciter la femelle alpha cependant le mâle alpha peut s'interposer. Par exemple, un mâle bêta réalisa des comportements de meute sur une femelle alpha alors que le mâle alpha était en train de manger. Mais une fois vue, il fut vite interrompu. La femelle alpha a pu se reproduire avec un autre mâle alors que le mâle alpha s'intéressait à une autre femelle. Le mâle peut également empêcher l'accès à la femelle alpha, même s'il a des vues sur une autre. Peterson décrit un exemple où le mâle alpha s'est reproduit avec deux femelles, celles-ci maintenant des relations amicales (127). Le mâle alpha peut également se reproduire uniquement avec une femelle subordonnée protégeant alors celle-ci des agressions de la femelle alpha (231). Des changements peuvent se produire suite à la disparition d'un individu reproducteur. L'individu restant pouvant ou non se reproduire l'année suivante.

Les études réalisées en captivité précisent ce qui se dessine en milieu sauvage. Il faut cependant garder à l'esprit qu'elles ne sont que partiellement représentatives des observations dans la nature. En effet, en captivité, l'origine des meutes est souvent un groupe de frères et sœurs alors qu'il s'agit souvent d'une paire non apparentée en milieu sauvage (127). De plus les comportements de dispersion ou simplement de scission temporaire sont impossibles ou altérés, ce qui peut avoir des effets sur l'expression d'autres formes de comportement.

2) Observations en captivité

Derix et Van Hoof (62-63), ont étudié sur plusieurs années le comportement social pendant la reproduction, de deux meutes (neuf et cinq loups) élevées en captivité aux Pays-Bas. Dans un premier temps, ils s'intéressent aux modalités d'intervention des loups pour empêcher l'accouplement de leurs congénères.

Zimen (312-313), mais également Rabb (241), avaient déjà fait état de comportements agonistiques violents de la part de la femelle alpha vis à vis des autres femelles, pour supprimer toutes tentatives de comportements reproducteurs de leurs parts. Dans l'étude de Zimen (313), les autres femelles qui présentaient pourtant des saignements vaginaux étaient peu suivies par les mâles et les copulations étaient rares. Dans les cas de comportement de cour, ou tout simplement de contacts sociaux, la femelle alpha accentuait ses attaques et prévenait tout accouplement normal des autres femelles, dont la plupart étaient exclues de la meute par celle-ci. Le mâle manifestait également des comportements agonistiques vis à vis de ses congénères, plus fréquemment mais de façon plus modérée que la femelle.

Dans l'étude de Derix cependant, l'expression de comportements de dominance (intimidation, posture haute) est supérieure pour les femelles, par comparaison aux mâles, et ceci aussi bien avant et après que pendant la période de reproduction.

Les comportements agressifs sont augmentés très nettement pour les mâles lors de la période de reproduction (multipliés par 13 pour les mâles et multipliés par 1 à 2 pour les femelles). Lors de comportements sexuels entre deux loups (items du type monte, poser la tête ou une patte sur) les interventions séparatives sont surtout réalisées par les mâles et sont corrélées avec l'activité sexuelle que le mâle, préférentiellement de haut rang, manifeste avec la femelle en question. Une telle corrélation n'est pas observée chez les femelles. Les mâles dominants par ailleurs interviennent significativement plus dans les interactions sexuelles de leurs partenaires moins dominants. Les mâles alpha et bêta ne reçoivent pas d'agressions quand ils courtisent une femelle contrairement aux autres. Le comportement agressif des mâles est associé à l'expression de comportement sexuel et se produit lors de l'interaction d'un autre mâle avec leur femelle préférée. Par exemple, le mâle dominant (m 1) agresse tout mâle qui s'approche de la femelle bêta (f 2). M 2 agresse tout mâle qui s'approche de f 1 et il en est de même pour m 3 sur f 3. Ainsi les mâles empêchent l'accès à leur femelle préférée avec une possibilité de réalisation qui diminue pour les individus au bas de la hiérarchie. Dans les autres cas les mâles sont tolérants entre eux.

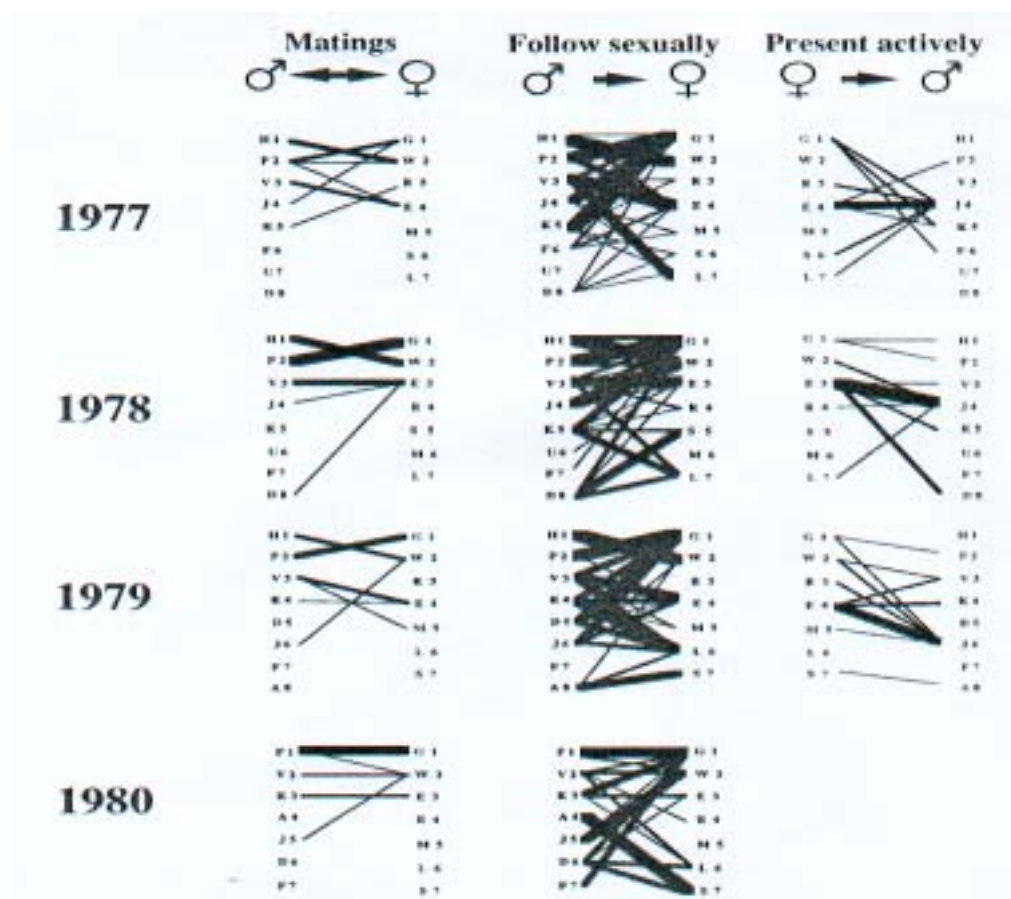
Le comportement des femelles est régulé dans un autre contexte social. Derix ne met pas en évidence une corrélation directe entre les interventions de la femelle alpha et les interactions sexuelles des autres femelles (cf. aussi Schotte cité par 62). Pourtant Derix établit une nette association entre la réalisation de comportements de cour de la femelle 3 sur les autres mâles et les manifestations de dominances de f 1 subséquentes. D'un autre côté, la manifestation de comportement agressif de la femelle alpha, sur f 2 ou f 3, fut clairement associée à des comportements « sexo affiliatifs » de ces femelles avec des mâles dans les secondes suivantes comme si ces contacts les sécurisaient (62). La manifestation de comportements dominants de f 1 sur f 3 (seule femelle mature à cette époque) s'est vue corrélée à un arrêt des activités sexuelles de f 3 sur les mâles et une augmentation des activités sexuelles des mâles sur f 3. Les manifestations de dominance de la femelle alpha sur les autres sont également importantes avant et après la saison de reproduction lorsque les femelles donnent ou reçoivent de l'intérêt sexuel. En fait, il s'avère que la femelle alpha est impliquée dans des relations de dominance et de suppression d'activité des autres femelles dans un grand éventail de contextes (par exemple suite aux hurlements d'une femelle) et ce de manière plus prolongée. L'existence de comportements agonistiques de la part de la femelle alpha, sans raison apparente, est également mentionnée par Rabb (241) et Zimen (313). Ainsi, la compétition intra sexuelle des femelles n'est pas une réaction spécifique à l'activité sexuelle comme cela semble être le cas pour les mâles (dans cette étude) mais serait une manifestation plus générale à la manifestation de leur présence. Pour une discussion de l'interprétation de ces comportements on se référera au grand D de ce chapitre.

En ce qui concerne les modalités d'intervention, Derix utilise comme critère l'expression de comportements de types agonistiques. Cependant, d'autres feintes peuvent

être utilisées. Ainsi, deux jeunes de rang inférieur empêchent les intentions d'un mâle vis à vis d'une femelle qui les intéressent par des manœuvres de soumission et de blocage (241).

L'étude de Derix met en exergue l'existence de relations sexuelles préférentielles. Voyons ce qu'il en est en détail. Beaucoup d'auteurs ont fait mention de telles relations. Par exemple dans l'étude de Rabb (241), un mâle alpha ne manifesta plus d'activités reproductrices la saison suivant la disparition de sa femelle préférée, et il rétrocéda dans la hiérarchie. Dimitriev (cité par 155), rapporte l'exemple d'une femelle alpha saillie quatre années consécutives par un mâle petit et estropié qu'elle préférait apparemment à tous les autres mâles du groupe. Une autre étude de Derix (63) sur les mêmes meutes, s'intéresse plus particulièrement aux préférences que peuvent manifester les loups dans leurs comportements sexuels. En utilisant les items suivre sexuellement, présence active, et en enregistrant l'émetteur et le récepteur du comportement, Derix met en évidence de fortes préférences pour certaines femelles, par les mâles, surtout de hauts rangs.

Figure 8 – • A gauche : paires qui se sont accouplées. La fréquence est indiquée par la largeur du trait.
 • Au milieu et à droite préférence entre mâle et femelle à partir respectivement du nombre d'items : suivre sexuellement et activement présent. Les loups sont positionnés selon leur rang social (63)



La distinction des préférences pour les mâles correspond à la distinction des copulations et ceci surtout pour les dominants (cf. figure 8). Seule une femelle montre une telle préférence. Sur 52 copulations, 26 s'accordent à des préférences mutuelles, 25 s'accordent avec les préférences du mâle. On n'a donc pas d'exemple d'accouplement d'un mâle avec une femelle sans que celui-ci ne soit intéressé par elle, alors qu'il est fréquent qu'un mâle se reproduise avec une femelle qui n'est pas vraiment intéressée. Il apparaît que

les préférences comme les accouplements peuvent se porter sur un ou plusieurs individus. Le mâle alpha est le seul à se focaliser presque uniquement sur la femelle bêta. Les autres mâles montrent un intérêt pour les femelles de haut rang notamment alpha. Les changements de partenaires des mâles résultent des opportunités (cf. réactions des autres mâles) et de la permissivité des femelles. Ainsi, certaines femelles rejettent certains mâles plus que d'autres. Par ailleurs, elles distribuent (surtout la femelle alpha) leur attention sexuelle de manière sensiblement égale entre les partenaires sexuels. L'activité sexuelle de cour est cependant, beaucoup moins prononcée, comparativement aux mâles. Dans l'étude de Zimen (313), (cf. tableau 2), les autres femelles étaient souvent exclues de la meute par la femelle alpha et les mâles étaient surtout intéressés par elle. Progressivement, tous les mâles, même les louveteaux, suivaient celle qui devenait le centre d'activité du groupe. Plusieurs mâles ont ainsi pu se reproduire avec elle et ce, souvent avant et après la période réceptive au cours de laquelle la femelle était accaparée par le mâle alpha. Une année cependant, celui-ci ne manifesta aucun intérêt pour elle. Mertl (200), rapporte le cas de plusieurs mâles copulant avec la femelle alpha même si le mâle alpha le fit le plus souvent. Dans la meute du parc de Sainte-Croix (Moselle), trois mâles ont copulé avec quatre femelles. Celle qui s'est reproduite avec le mâle dominant fut saillie par un autre loup, mais au cours du lien copulatoire, il fut harcelé et agressé par le mâle dominant (A. Frézard Com. Personnelle).



*Figure 9 –
Couple
de reproducteurs*

Tableau 2 – Comportement sexuel d'une meute étudiée par Zimen durant 12 ans (313)

Years	Female 22 mo.	Female 34 mo.	Male 22 mo.	Male 34 mo.	Copulations Between	No. of Litters	Mother	Father	Remarks
1968	-	-	-	-	None	0	-	-	No sexual activities
1969	2	-	1	-	None	0	-	-	Both juvenile females and one pup had vaginal bleeding, but male showed no interest
1970	1	-	3	-	None	0	-	-	Female had vaginal bleeding but males (all brothers) showed no interest
1971	-	1	-	3	None	0	-	-	2 subdominant males showed interest but were rejected, alpha male showed no interest (all littermates)
1972	-	1	1	3	None	0	-	-	2 subdominant males showed interest but were rejected, alpha male showed no interest (all littermates)
1973	4	-	3	3	Alpha female + beta male Alpha female + juvenile male	1	Alpha female	Beta male	Old alpha male showed no interest
1974	2	4	1	5	Alpha female + alpha male Alpha female + juvenile male	1	Alpha female	Alpha male	At mid-oestrus, copulations only with alpha male who showed intensive guarding of alpha female
1975	-	3	3	2	Alpha female + alpha male Alpha female + beta male Alpha female + 2 juveniles males	1	Alpha female	Alpha male	At mid-oestrus, copulations only with alpha male who showed intensive guarding of alpha female
1976	-	2	2	4	Alpha female + alpha male Alpha femelle + Beta male Alpha female + juvenile male beta femelle + subdom. male beta femelle + juvenile male	0	-	-	Social turmoil, rank order broke down in January. Frequent and intensive aggression. Many copulations but no pups born
1977	-	1	-	4	Alpha female + alpha male	1	Alpha female	Alpha male	All dominant pack members are littermates
1978	-	1	-	1	Alpha female + alpha male	1	Alpha female	Alpha male	
1979	1	1	3	1	None	0	-	-	

3) Suppression de la reproduction

On a vu que des individus sexuellement matures ne se reproduisent pas dans la meute. Pour expliquer ce phénomène, plusieurs hypothèses ont été avancées.

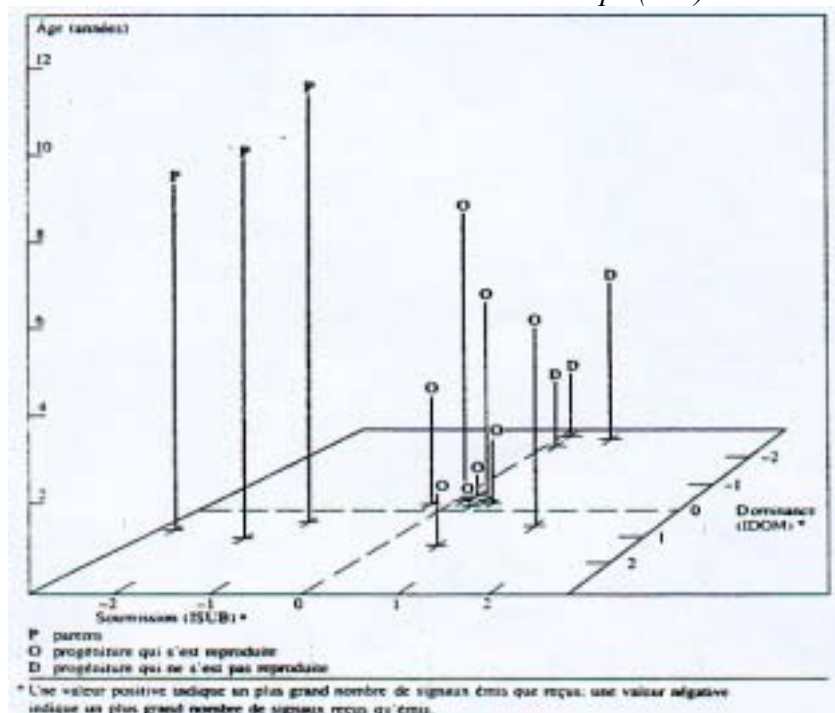
A ce jour, si on admet volontiers que le stress social joue un rôle « contraceptif », on en connaît encore qu'imparfaitement le déterminisme. Une théorie semble séduisante mais ne fait pas l'unanimité, loin sans faut. Selon celle-ci, les femelles de rang inférieur seraient stressées au point de ne pas avoir d'œstrus, elles vivraient une véritable castration psychologique.

Cependant, les travaux de Asa (6), montrent que les femelles de plus de 22 mois présentent un profil hormonal équivalent quelle que soit leur position hiérarchique. Kreeger (147), par ailleurs ne met en évidence aucune modification de la sécrétion de LH suite à une stimulation de l'axe corticotrope (injection d'ACTH), ou à l'administration de cortisol ou de glucocorticoïdes exogènes (de façon aiguë ou chronique). Inversement, la progestérone via la surrénale augmente, suite à une stimulation de cet axe et des opioïdes endogènes ont modulé la sécrétion de LH.

L'étude de Seal (cité par 155), rapporte le même type de résultats qu'Asa mais quelques résultats atypiques sont cependant à noter. Une femelle de trois ans présente un profil hormonal de repos sexuel, elle ne manifeste pas de chaleurs. Deux femelles de vingt deux mois manifestent un pic de LH sans augmentation des concentrations en oestrogènes ou en progestérone alors que leur sœur du même âge, dominante, se reproduit la même année. Ainsi, il ne reste pas impossible que certaines conditions de stress puissent modifier le profil hormonal chez des jeunes louves. Par ailleurs, le stress pourrait également intervenir en altérant les possibilités de mener à terme une copulation éventuelle (résorption embryonnaire, mort fœtale (cf. Hillis cité par 191).

Un autre point avancé est la notion de reproduction retardée. On entend par reproduction retardée, le fait qu'un individu mature physiologiquement, ne manifeste pas de comportement sexuel dans un environnement social où la compétition sexuelle est forte. Ainsi, Packard (cité par 155), a comparé les indices de dominance et de soumission manifestés par les membres d'une meute avec leurs succès reproductifs. Les reproducteurs originels de la bande se distinguaient du fait qu'ils recevaient plus de signaux de soumission (indice ISUB) et émettaient plus de signaux de domination (indice IDOM) (figure 10).

Figure 10 – Indices ISUB et IDOM d'une meute de loups (155)



Les individus pour lesquels la contrainte sociale fut forte (IDOM négatif, engendrant un stress social), ne se sont pas reproduits alors que ceux qui émettaient autant de signaux de dominance qu'ils en recevaient (idem pour la soumission), ont pu ultérieurement se reproduire quand la situation le permit (séparation de leurs parents). Ces individus sont considérés alors comme des loups manifestant des comportements juvéniles leur permettant de rester dans la meute. Par un profil comportemental de type juvénile, ils ne se trouvent pas dans des conditions sociales stressantes et ils seraient plus enclins à atteindre un statut de reproducteur si l'occasion se présente. Pour les jeunes qui essayent de se reproduire dans leur meute natale en présence des parents, leurs chances de réussite seraient moindres de par des interventions supérieures et le stress limitant leur réussite ultérieure. La dispersion optimiserait alors leurs chances.

Finalement, un des éléments qui reste clé, reconnu par la majorité des auteurs pour ne pas dire le seul véritablement effectif, est l'intervention comportementale afin de prévenir les accouplements (6-62-63-95-155-241).

Un dernier point est cependant mentionné par quelques auteurs. Selon Asa (6) mais aussi Zimen (313) et Lentfer (cité par 155), les loups d'une même portée, élevés ensemble ne se reproduisent en général pas entre eux, tout du moins durant la première saison où ils sont matures. Cependant cette situation peut changer s'ils ne trouvent pas d'autres partenaires les saisons suivantes. Par exemple, dans l'étude de Zimen (313), deux frères montraient peu d'intérêts pour copuler avec leur sœur, elle manifestait de forts comportements de rejets si l'un d'eux cherchait à copuler. En fait ce facteur ne semble pas si improbable. Les études génétiques portant sur 163 loups provenant de 31 meutes différentes en Alaska et dans le Minnesota, mettent en évidence que les paires de reproducteurs sont très rarement apparentées comme frère et sœur ou parent enfant (265). Une autre étude (156) révèle, que dans 1/3 des cas les meutes sont composées d'individus non apparentés, qu'il existe des liens de parenté entre individus de plusieurs meutes voisines et donc une dispersion fréquente vers d'autres meutes proches, notamment des femelles. Ces données ne doivent pas nous conduire à des conclusions trop hâtives, selon lesquelles les loups éviteraient fondamentalement l'inceste, mais en tout état de cause ce phénomène n'est pas si fréquent qu'on pourrait le penser. Il ressort de ces observations finalement une grande variabilité en fonction des meutes étudiées.

Cependant, certains points se dégagent. Les loups semblent établir entre eux des liens préférentiels. Ces liens lorsque les conditions le permettent restent relativement stables. L'établissement de ces liens requiert un certain temps et de l'expérience (Murie cité par 95). Il se prolonge en dehors de la simple période reproductrice. Haber (95), parle même de cour post nuptiale. Le mâle par exemple sollicite le jeu ou présente des items alimentaires comme une peau d'écureuil qu'il pousse vers la femelle, orientant celle-ci vers l'objet en se frottant à elle. Il peut partager sa nourriture avec elle, dormir à proximité d'elle. Mech et Knick (144), ont documenté le fait que pendant la période de reproduction, la paire peut être distinguée des autres membres par leur plus grande proximité lors des périodes de repos. Cependant, ces liens ne semblent pas toujours s'établir entre le mâle et la femelle alpha et si c'est le cas, ils ne sont que rarement pleinement exclusifs. Ainsi les compétitions sociales sexuelles sont fréquentes, conférant à la période du rut un niveau de tension qui atteint son climax. Souvent les individus de plus haut rang, généralement plus vieux, empêchent l'accès à la reproduction aux autres en intervenant lors d'interactions sexuelles, limitant ainsi les possibilités de reproduction. L'accès à la reproduction reste donc intimement lié aux tolérances de chacun. Cependant, les mâles et les femelles ne semblent pas intervenir de la même manière. La femelle alpha exerce une pression plutôt continue sur les autres femelles, pas nécessairement liée à l'activité reproductrice. Chez le mâle l'augmentation de testostérone au début de l'hiver pourrait être une des causes proximales des tensions grandissantes. Fait très important et qui n'existe pas en captivité, ces pressions peuvent conduire à la dispersion de certains membres

du groupe. Cette dispersion peut être temporaire par exemple, pour permettre la reproduction de deux loups, ou définitive pour la formation de nouveaux noyaux sociaux. Pour les loups maintenant des comportements juvéniles, ces pressions seront moindres assurant un possible statut reproducteur au sein de la meute si l'occasion se présente. Ainsi peut perdurer un groupe relativement stable garant d'une bonne coopération. Mais les contraintes environnementales (disponibilité en ressources, compétition inter meutes, homme etc.) peuvent maintenir malgré tout le groupe vers un équilibre instable à l'origine de possibles modifications de la structure sociale et donc de l'activité reproductrice. Et si finalement le couple reproducteur est souvent un couple dominant, c'est peut être que ce système est celui qui confère le plus de stabilité du groupe.

III) Elevage parental

D'un point de vue conceptuel, les soins apportés par les parents ont été divisés en soins directs (tels que porter, toiletter, fournir de la nourriture, baby sitting, jeu ou défense active) et en soins indirects, c'est à dire les comportements contribuant au bien être des jeunes tels que l'acquisition et la maintien du territoire et des ressources. On s'intéressera dans ce chapitre, surtout au premier cas.

A) Etude du comportement de nourrissage

1) Etudes des régurgitations alimentaires en milieu sauvage

Un des aspects les plus typiques des canidés et en l'occurrence des loups, est la régurgitation de nourriture des loups à leurs louveteaux et à la femelle reproductrice. Les louveteaux sollicitent la régurgitation en appuyant leurs pattes et /ou en sentant le museau du loup qui régurgite directement, ou s'éloigne jusqu'à 400 mètres avant de le faire. La nourriture peut être également directement apportée par la gueule. Les adultes par de petits gémissements sourds peuvent appeler les petits avant de régurgiter (98). Lorsque la descendance de portées précédentes reste avec la paire de reproducteur, ils peuvent également solliciter et recevoir de la nourriture régurgitée (6-76-189-228).

Mech a étudié le comportement de régurgitation sur une meute de loups sur l'île d'Ellesmere dans les Territoires du Nord Ouest canadien, pendant six étés de 1988 à 1996 (189). Le mâle reproducteur fut le même durant toute l'étude. Après 1989, la femelle reproductrice depuis trois ans, laissa sa place à sa fille mais resta intégrée au groupe. De manière générale, tout loup revenant d'une sortie est salué avec empressement par les louveteaux et souvent par tous les membres présents. 168 régurgitations furent observées. Dans 76 % des cas, les loups régurgitent à la rencontre des louveteaux, dans le reste des cas, ils sont suivis par leurs congénères sur 10 à 800 mètres avant de régurgiter. Le loup peut régurgiter plusieurs fois notamment suite à des sollicitations insistantes (2 fois dans 24 % des cas, de 3 à 5 fois dans 12 %). Parfois, les loups réingèrent leur propre régurgitation. Quatre fois le mâle ou la femelle reproductrice régurgitèrent dans des caches alimentaires (en moyenne 1,25 kilogrammes de nourriture) et ceci en début de lactation quand les louveteaux sont dans la tanière.

La meute était constituée du couple reproducteur et de 0 à 2 auxiliaires. En moyenne par année, le nombre de régurgitations apportées par animal resta sensiblement le même quel que soit son rôle (reproducteur, auxiliaire) ou son sexe. Cependant, le mâle reproducteur réalisa la majorité des régurgitations, après qu'il eût changé de partenaire (supérieur à 60 %) (cf. tableau 3 et 4).

Tableau 3 – Composition de la meute étudiée par Mech (pas de portées en 1993 et 1995) (189)

Year	No. of Pups	Breeders		Auxiliaries	
		Female	Male	Female	Male
1988	4	Mom	Left Shoulder	Whitey	Grey Back
1990	1	Whitey	Left Shoulder	Mom	-
1991	2	Whitey	Left Shoulder	Mom	-
1992	3	Whitey	Left Shoulder	-	-
1994	1	Whitey	Left Shoulder	Explorer	Grey Back II
1996	2	Whitey	Left Shoulder	-	-

Tableau 4 – Nombres de régurgitations par loup de différentes classes (189)

Year	Breeders ^(a)		Auxiliaries		Total
	Female	Male	Female	Male	
1988	46 ^(b) (47)	18 ^(c) (18)	21 (21)	13 ^(c) (13)	98
1990	2 (10)	15 (75)	3 (15)	-	20
1991	3 (38)	4 (50)	1 (13)	-	8
1992	6 (50)	6 (50)	-	-	12
1994	0	8 (40)	3 (15)	6 (30)	17
1996	4 (31)	9 (69)	-	-	13
Total	64	60	28	19	168
Mean ^(d)	10 (27)	10 (27)	7 (19)	10 (26)	9
Mean ^(e)	6 (24)	7 (31)	5 (20)	6 (24)	6

Note : A few regurgitations in a given bout may have been missed because of occasional visual obstruction during observation. Values in parentheses are percentages.

^(a) No significant difference between male and female over 6 years (Wilcoxon's signed-rank test, $z = -0.67$, $P = 0.5$).

^(b) Value contributed to significance of χ^2 goodness-of-fit test ($\chi^2 = 26.49$, $P < 0.001$) ; higher than expected by chance (Freeman – Tukey deviate, $z = 3.69$).

^(c) Values lower than expected by chance ($z < 12.961$).

^(d) Average number of regurgitations per wolf per year.

^(e) Average number of regurgitation bouts per wolf per year.

Les louveteaux furent les bénéficiaires dans 81 % des cas, puis vint la femelle reproductrice (14 %) et les auxiliaires (6 %). Le mâle reproducteur, comme c'est également mentionné pour d'autres études (76-228), ne fut jamais observé sollicité de régurgitation. La mère et les auxiliaires régurgitent dans la grande majorité des cas aux louveteaux. Le mâle apporte 57 % des régurgitations aux louveteaux et 32 % à la femelle reproductrice, les 10 % restants étant partagés entre auxiliaires et cachettes. Cependant, au début de l'été, il nourrissait plus la femelle. A travers les six années le ratio de régurgitation apporté par la mère était corrélé à la taille de la portée mais pas à la taille de la meute. Plus la portée était grande, plus la mère réalisa des efforts pour les nourrir. La présence d'auxiliaires n'a pas réduit ses efforts. Cependant, les auxiliaires ont réalisé davantage de transferts de nourriture qu'ils n'en ont bénéficiés.

Il semble que les loups peuvent intentionnellement choisir le receveur ;Mech note en effet une distribution différentielle. Cependant il est difficile de ne pas les rattacher à des intensités de sollicitations différentes. Fentress (76), met également en évidence un nourrissage sélectif de la part du mâle reproducteur. En effet, le ratio régurgitation versus sollicitation, est le plus élevé pour les louveteaux (33 : 12), intermédiaire pour les juvéniles (55 : 25), et le plus bas pour la femelle reproductrice (17 : 31). Par ailleurs, l'existence de régurgitation sans sollicitation à l'entrée de la tanière pour la femelle, suggère que ce comportement est en partie au moins intentionnel.

Le comportement de régurgitation semble varier d'un individu à l'autre en fonction des différents types de « personnalités sociales » de chacun (76). A titre d'exemple, au parc de Sainte-Croix à Rhodes, le mâle dominant régurgite très peu contrairement au mâle bêta (son disciple) mais non reproducteur qui régurgite aussi bien pour les louveteaux que le reste du groupe. A la mort du mâle dominant, le mâle bêta prit sa place et continua à régurgiter de la nourriture pour l'ensemble du groupe. Ce comportement semble être imprimé d'une forme de plaisir, ce mâle régurgite à n'importe quel loup (jeune ou adulte) qui s'approche, en réponse aux gémissements qu'il exprime au préalable. (Anne Frézard communication personnelle). Dans l'étude de Paquet (228), deux femelles (Sitka et Juneau) élèvent leurs louveteaux dans la même tanière. Sitka n'est nourrie que par Mowgli son partenaire reproducteur juvénile, elle ne sollicite, ni ne reçoit, aucun transfert de nourriture. Inversement, Juneau nourrit ses petits et également Sitka. Elle reçoit des offrandes de la part de son partenaire, de Mowgli et d'un autre juvénile.

2) Etude des régurgitations alimentaires en captivité

Les études réalisées en captivité révèlent le même schéma général observé par Mech. Sur les 1 102 nourrissages observés de 1973 à 1979, par Fentress et ses collaborateurs, il ressort une variabilité fonction du sexe, du rôle et des individus (76). Tous les loups adultes participent au nourrissage. Les mâles nourrissent dans 60 % des cas les louveteaux, dans 23 % des cas des juvéniles et dans 17 % des cas d'autres adultes (femelles, plutôt des mères). Les femelles focalisent plutôt leur régurgitation sur les louveteaux (91 %), mais aussi sur les juvéniles dans 3 % des cas et sur d'autres mères dans 6 %. Des variations sont notées en fonction du succès reproductif. Les femelles nourrissent plus les autres si elles n'ont pas mis bas. Les mères sont nourries plus fréquemment au début de la période de soins des jeunes. Les mâles peuvent nourrir les femelles dans les quinze jours précédents la mise bas. Le nourrissage a été observé jusqu'en octobre. Les mâles adultes et les femelles adultes non reproductrices, ne sont jamais nourris dans cette étude. Les juvéniles nourrissent uniquement les louveteaux.

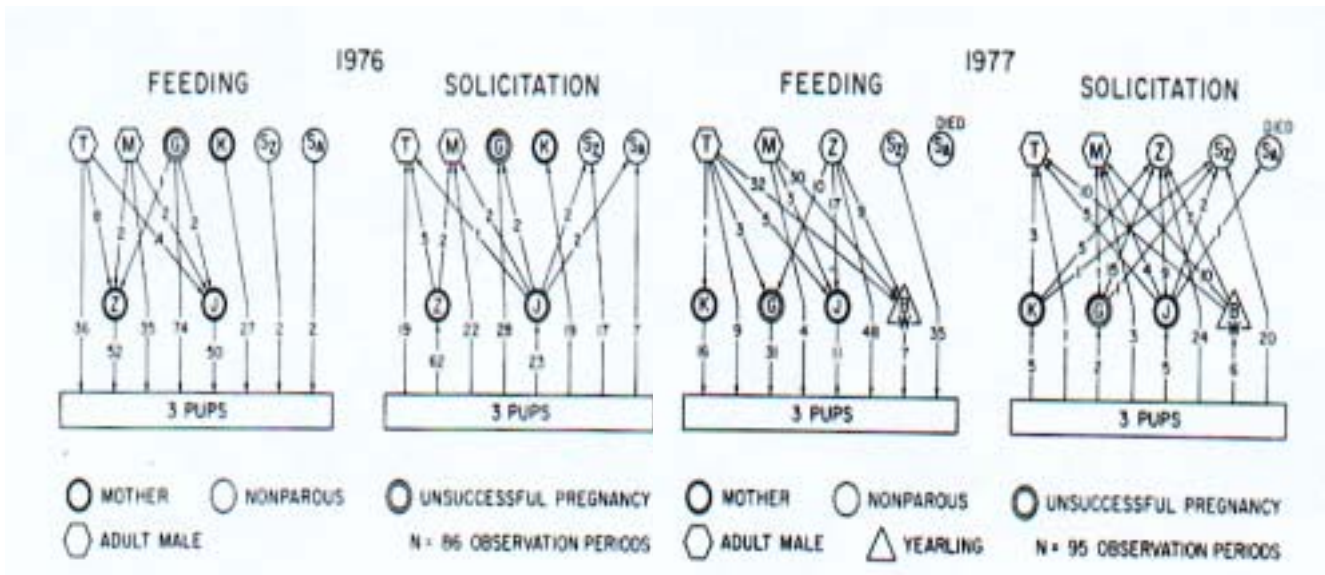
3) Nourrissage, statuts et liens sociaux

Des variations non négligeables sont observées en fonction de la composition de la meute et du statut des individus (figure 11 et 12). Par exemple la femelle z change de statut entre 1976 et 1977 (reproductrice en 1976 et haut rang social, non reproductrice et rang social moins élevé en 1977). En 1976, elle ne nourrit que ses louveteaux et sollicite les mâles contrairement à 1977 où elle nourrit également les autres mères mais préférentiellement (c'est à dire les femelles ayant partagées sa tanière l'année précédente). Par ailleurs, elle permet à la femelle s de nourrir des louveteaux alors que cette dernière était systématiquement chassée l'année précédente. En fait, le comportement de nourrissage semble particulièrement inféodé à la structuration sociale de la meute. Il doit jouer également un rôle important dans le

maintien des liens sociaux dans la mesure, où les mères par exemple, sollicitaient et recevaient des offrandes malgré une disponibilité en ressources importante dans l'enclos.

Figure 11 – Schéma des nourrissages et des sollicitations en 1976 (76.)

Figure 12 – Schéma des nourrissages et des sollicitations en 1977 (76).



Il ressort de ces études une forte prédisposition biologique chez les loups aux soins communautaires, sous une grande variété de circonstances environnementales. On peut citer le cas de la femelle (z) et de son partenaire. Ils ne s'étaient jamais reproduits, ne furent jamais nourris par régurgitation et n'avaient jamais observé de louveteaux nourris par d'autres. Cependant, au début de l'étude de Fentress (76), cette paire a adopté deux louveteaux de trois mois et demi et les a nourris par régurgitation dès le troisième jours. On comprend ainsi à la lumière de ces études le fort lien communautaire et la connivence qui existe au sein d'une meute. Ce lien n'est pas comme on l'a vu uniquement ciblé sur les jeunes. Haber cité par Fox (98), rapporte par exemple le cas d'un mâle alpha blessé qui était nourrit par les autres membres de la meute. On ne peut généraliser bien sûr- rappelons nous du leader blessé de la meute de l'île Royale qui fut tué par les membres de celle ci (309)- mais de tels comportements altruistes ne sont pas rares. Paquet (2), dans le Manitoba, a observé un loup qui boitait et aboyait violemment à son approche. Les poils de son museau étaient blancs comme neige et il hurlait avec la voie cassée d'un vieux loup. Durant tout l'été, ce vieux loup resta à proximité de la tanière pour garder les petits, jouant parfois avec eux. Vraisemblablement incapable de chasser avec les autres, il fut nourrit tout l'été par les autres membres du clan. Souvent les vieux loups, une fois leur statut reproducteur en déclin peuvent rester avec la meute, s'occupant de l'élevage des jeunes.

B) L'éducation « pluri parentale » des louveteaux

Les soins des jeunes ne se limitent pas seulement à l'apport de nourriture. Ils englobent tout un apprentissage des règles sociales. On peut d'ores et déjà mentionner que le père mais aussi d'autres membres du groupe participent à l'éducation des louveteaux.

Figure 13 - Deux louveteaux de deux mois jouent avec un jeune mâle qui se prête avec patience à leurs mordillements (310)



Le père par exemple continue à lécher l'urine et les selles des louveteaux jusqu'à six à huit semaines (98). Il assiste fréquemment la mère en punissant les petits pour les empêcher de téter. Il peut par exemple émettre un grognement associé à un aboiement et plaquer le petit au sol. Mais souvent il peut marcher à côté d'eux et les empêcher de suivre la mère simplement en les poussant (98). Il peut aussi les distraire en les incitant à le suivre pour jouer avec lui. Les louveteaux trop exubérants sont vite rappelés à l'ordre par leur père, par des comportements agonistiques (grognements ...), en les faisant rouler au sol ou encore en réalisant une morsure inhibée pour les plaquer au sol (98). Ainsi, les loups peuvent faire preuve de discipline vis à vis des louveteaux mais également de beaucoup de souplesse et de finesse. Une mère citée par Fox (85), détachait une pièce de caribou pour chacun de ses petits avant de commencer à manger. Mais inmanquablement, dès qu'elle commençait son repas,

un des louveteaux venait, saisissant son museau grognant et gémissant. La mère délaissait alors son repas au petit. Dans une autre scène, un louveteau était en possession d'un rat mort. A l'approche de sa mère, il la grognait et saisissait son museau. Celle-ci fit vite demi-tour et alla déterrer une pièce de caribou au coin de l'enclos qu'elle utilisa pour séduire et attirer son petit loin du rat, dont elle prit possession par la suite. Ainsi, les louveteaux apprennent jusqu'où ils peuvent aller avec chacun des membres du clan. Ils apprennent vite à apprécier l'état d'esprit de chacun des membres du groupe et notamment de leurs parents. En fait le groupe se montre en général très tolérant et patient avec les louveteaux contrairement à ce qui s'observe avec les juvéniles plus fréquemment menacés (98) et vis à vis desquels les adultes sont souvent moins tolérants et plus indifférents. Durant l'élevage des jeunes, l'esprit de la meute est amical et tolérant (313).

Pour conclure sur le comportement parental, le déterminisme physiologique reste incertain. De nombreuses études chez les mammifères ont évoqué le rôle possible que pouvaient jouer certains médiateurs parmi lesquels l'ocytocine, les prostaglandines f2 alpha, la relaxine ou les endorphines. Les oestrogènes couplés à la progestérone mais surtout la prolactine semblent être particulièrement importants. La sécrétion saisonnière de prolactine a la fois chez le mâle et chez la femelle pourrait, comme on l'a vu, expliquer le comportement paternel, ou tout du moins interférer dans son déterminisme et peut être aussi, le comportement de l'ensemble du groupe (6).

IV) La reproduction chez le loup – approche téléonomique

Revenons sur certains points du comportement de reproduction chez le loup afin de s'intéresser à la valeur adaptative de ces comportements.

Le premier point concerne le caractère saisonnier de la reproduction, avec un seul cycle ovulatoire (monoestrus). Ce fait est assez typique chez les canidés et rare chez les autres mammifères. Ce trait peut apparaître comme un désavantage pour l'espèce. Le polyoestrus typique des autres mammifères est caractérisé par des cycles successifs d'œstrus et d'ovulation sans anoestrus, ceci de manière saisonnière ou continue (7). Ainsi, si une femelle ne se reproduit pas au cours d'une ovulation, d'autres opportunités s'offrent à elle pour donner lieu à une descendance. A contrario, la louve n'a qu'une seule chance de se reproduire par saison.

Une cause proximale de ce monoestrus est la longue phase lutéale suivant l'ovulation. Lorsque le corps jaune régresse, la fenêtre saisonnière permettant la relance de l'activité ovarienne est terminée. Par ailleurs, la longueur de la saison de reproduction peut être limitée par l'augmentation saisonnière de la prolactine qui inhibe les gonadotrophines et les hormones sexuelles (7). Tous les loups présentent cette production saisonnière de prolactine.

Les causes ultimes peuvent être reliées au système social. Tout d'abord la période de chaleur synchrone entre femelles serait facilitée socialement (6). Elle pourrait ainsi amenuiser la volonté, des différents mâles potentiellement reproducteurs, à se disperser (263). Par ailleurs, si les femelles présentaient un polyoestrus, la femelle dominante, une fois féconde, passerait son temps à éviter les accouplements des subordonnés ce qui inmanquablement altérerait la stabilité de la meute.

De plus, la relation entre le monoestrus et une phase lutéale prolongée, que la femelle soit gestante ou non, peut également être attachée à des contextes sociaux. En effet, toute femelle qui a ovulé est susceptible, d'un point de vue hormonale, de présenter des comportements maternels, certaines pouvant même allaiter (7). Ainsi le bénéfice pour la descendance est évident. Le comportement paternel pourrait trouver comme cause proximale une augmentation de la prolactine au moment de la naissance des petits (7), probablement

influencé par la photopériode comme ce fut documenté pour d'autres espèces (on peut se demander également si l'augmentation de la prolactine n'est pas l'élément essentiel chez les femelles dans l'expression des comportements maternelles).

On comprend aisément les bénéfices que peut tirer une femelle de l'aide du reste du groupe pour les soins parentaux. Restant la majorité du temps à la tanière, surtout le premier mois, la mère a besoin d'aide pour l'obtention de nourriture de la part des autres. En effet, si elle cherchait elle-même sa nourriture, le risque pour la portée serait plus grand. Ainsi, le fait que l'ensemble du groupe participe aux soins, permet d'optimiser la surveillance des louveteaux (également l'éducation, le toilettage, les jeux ...) ainsi que l'apport de nourriture. Etant donné les comportements prédateurs du loup sur de grandes proies largement distribuées, l'avantage du nombre est alors indéniable. Cependant, dans quelle mesure l'existence d'une seule ovulation par an peut s'expliquer d'un point de vue adaptatif, alors que cette stratégie de reproduction paraît risquée ? Il apparaît dès lors crucial pour le loup d'assurer un accès à la reproduction durant cette période.

En fait, le monoestrus peut être relié au caractère plutôt « monogame » de type exclusif observé chez le loup. En effet, le risque est vraisemblablement réduit par l'existence d'un prooestrus et d'un oestrus prolongés (de six semaines et une semaine respectivement). Il paraît vraisemblable que les chances de conception soient optimisées par le temps prolongé de la période d'attraction sexuelle. Cette période longue permet de renforcer et d'établir les liens de la paire. Durant le prooestrus, les loups reproducteurs passent plus de temps ensemble et coordonnent leur activité l'un sur l'autre. Par exemple, durant cette période, l'augmentation du comportement de marquage est importante dans la formation et le maintien des liens de la paire. On l'a vu, ils dorment à proximité l'un de l'autre (144). La période d'oestrus assez longue permet quant à elle un grand nombre de copulation. Le lien copulatoire peut empêcher l'accès à d'autres mâles lorsque le mâle peut être moins alerte après l'éjaculation. Par ailleurs, le comportement monogame peut être également relié à l'investissement paternel comme c'est souvent le cas chez d'autres espèces (7-62). Un mâle est plus susceptible d'apporter des soins aux jeunes s'il est « certain » d'être le père. Par conséquent, l'association continue d'une paire augmente la probabilité d'investissement paternel.

On peut se demander quelle peut être la valeur adaptative d'une reproduction souvent limitée à une seule paire. Si la valeur adaptative des soins du père pour assurer la survie de sa descendance paraît évidente, on peut se demander quel est l'avantage téléonomique du comportement altruiste des autres membres du groupe.

Ceci nous amène à mentionner rapidement les hypothèses de Hamilton (21). Selon lui, les comportements sociaux ont tous une finalité génétique. La finalité d'un comportement n'est pas reliée à l'individu mais à la propagation des gènes de cet individu. Chaque comportement individuel est en fait un comportement homéostasique pour l'espèce. La fitness, classiquement utilisée est la probabilité avec laquelle le pool génétique d'un sujet se retrouve à la génération suivante, l'inclusive fitness prend en compte la somme des fitness personnelles de deux individus à laquelle s'ajoute ou non la coopération du comportement de l'un par rapport à l'autre. Pour simplifier, on peut dire que la coopération ou le comportement altruiste sera rentable si la parenté entre les deux individus est grande. Ces notions se rapprochent de la sélection de parentel selon laquelle le bénéfice pour un individu proche génétiquement du receveur du comportement altruiste, contrecarre le coût du comportement pour celui qui le réalise.

Ainsi, l'inclusive fitness pour un subordonné qui ne disperse pas est aussi grande ou au moins égale à celle encourue s'il se dispersait dans des conditions similaires. En effet, le degré de parenté entre un subordonné et ses jeunes parents est identique à celui qu'il aurait

avec sa propre descendance dans un cadre de monogamie sur plusieurs années successives. Par conséquent, un jeune loup peut « transmettre » plus de gènes en restant dans sa meute natale et participer à la survie des louveteaux si les perspectives de reproduction en dehors ne sont pas bonnes. Certains auteurs (126), ont suggéré que les jeunes restent avec le groupe essentiellement pour bénéficier des avantages apportés par l'apport de nourriture. Cependant, les études sur les régurgitations iraient plutôt dans le sens d'une sélection de parentèle (189). De l'organisation de la reproduction chez le loup découle d'un bénéfice direct dans la fitness de la part du reproducteur qui peut bénéficier de l'aide des autres, et un bénéfice indirect pour les subordonnés : augmentation de la sélection de parentèle, expérience des soins aux petits, expérience de la chasse (rappelons par exemple ces observations de naturalistes qui ont vu des adultes entamés une chasse puis abandonner soudainement la poursuite aux plus jeunes pour qu'ils apprennent par eux-mêmes à estimer les points faibles de la proie et à bien mener l'approche avant l'attaque finale (310)), attente dans de bonnes conditions du bon moment avant de disperser ...

En ce qui concerne la compétition sexuelle entre individus de même sexe, elle est importante afin de maintenir un succès reproductif pour les deux sexes.

➤ La fitness du mâle est intimement liée à sa capacité à fertiliser les femelles disponibles. Toute copulation par un autre mâle peut annihiler son succès reproductif. Ainsi, quand la compétition est importante, il ne pourrait courtiser toutes les femelles qu'il veut et serait forcé de rester avec sa femelle préférée pour prévenir tout accouplement (63). Ceci peut expliquer la préférence plus sélective des mâles et leur caractère exclusif pendant la saison reproductrice surtout. Dans d'autres circonstances, il doit être en mesure de coopérer (pour la chasse par exemple) afin d'assurer les conditions de survie optimales pour sa descendance. Ceci peut être relié à la plus grande tolérance observée en dehors de la période de reproduction.

➤ La fitness de la femelle par contre est reliée à sa capacité à élever ses petits. Le caractère exclusif de l'accouplement est moins important dans le cadre de sa fitness puisque dans le cas où le mâle saillit d'autres femelles, cela ne l'empêche pas d'être gestante. La possibilité des mises bas ne dépend pas de la distribution de copulation des autres femelles (contrairement au mâle) ce qui est important par contre, c'est le maintien d'un investissement sur la portée pour une longue période, ce qui requiert la mobilisation des mâles et une sécurité des ressources. Or la qualité et la distribution des ressources influenceraient en premier lieu la compétition entre femelles (63). Dans le cas de grandes proies largement distribuées, l'élevage des jeunes requiert la mobilisation des mâles. Etant donné le nombre limité des ressources que les femelles ont à partager entre la portée et les femelles, la migration des femelles serait favorisée. Cette explication donnée par Derix (62-63), expliquerait l'apparente intolérance plus générale des femelles alpha, leur attention sexuelle plus distribuée est le plus fort taux de dispersion des femelles observée par Lehman suite à une étude génétique (156). Cependant, comme on l'a vu, certains auteurs comme Gese et Mech (112), n'ont pas pu mettre en évidence une telle différence liée au sexe chez les individus qui dispersent. Aussi, ces explications aussi séduisantes soit-elles ne semblent pas être si généralisables.

Finalement, la valeur adaptative de certains caractères physiologiques propres aux canidés, comme le monoestrus et la pseudo gestation, semble évidente au sein d'une espèce sociale qui incorpore des adultes de sa descendance dans le groupe. Mais loin de s'exprimer dans un régime strict, un grand nombre de situations et de stratégies restent possibles, accordant notamment un rôle primordial aux différentes relations sociales riches et complexes à travers lesquelles le loup passe sa vie.

CHAPITRE XIV

REPRODUCTION CHEZ LE CHIEN

I) Physiologie, endocrinologie sexuelle

A) Absence de reproduction saisonnière stricte et existence de deux œstrus annuels

1) Données pour les femelles

Sous nos climats, les chiennes présentent deux périodes d'activité sexuelle par an et sont capables d'engendrer deux portées par an.

Même si les périodes de reproductions s'observent fréquemment au printemps et en automne, elles peuvent se dérouler tout au long de l'année. Il existe cependant des variations notables de la cyclicité en fonction des races. Certaines d'entre elles ont volontiers un interœstrus court (berger allemand chez qui ce n'est pas rare de voir trois cycles par an, rottweiler). D'autres expriment des inter œstrus qui dépassent fréquemment huit mois (labrador par exemple) (79).

A l'état sauvage, le même type de variation s'observe. Le dingo présente un cycle par an en automne (53). C'est également le cas du basenji en Afrique dont la période de reproduction se situe en septembre octobre (6-53-254). Il peut cependant produire une seconde portée si la première est perdue (6). Les chiens parias en Inde, expriment une seule période de reproduction annuelle à la fin de la période des moussons. La naissance des petits s'échelonne d'octobre à mars avec un pic en hiver (222-226). Ainsi le loup indien, *Canis lupus pallipes* a une période de reproduction qui s'étale sur la même période que son vis à vis domestique. Le loup éthiopien, proche parent du loup, manifeste également une activité reproductrice à la fin de la saison des pluies, donnant naissance aux louveteaux entre septembre et décembre durant la saison sèche. Le cycle reproducteur semble donc influencé par la photopériode. Par exemple, si on fait passer le renard roux, le dingo ou le basenji de l'autre côté de l'équateur, la période de reproduction change de six mois (7-254). Le cycle des proies suivant la saison des pluies est également évoqué par Asa (6) comme un facteur du déterminisme de la saison de reproduction. A l'inverse des cas cités, le chien de Caroline (38), chien féral du sud est des Etats Unis dont le phénotype ressemble au dingo, présente trois œstrus par an chez les jeunes animaux avec un inter œstrus qui s'allonge avec l'âge. Ce chien de type primitif semble avoir été séparé des populations de chiens modernes.

L'étude des chiens feraux montre également une grande variabilité. Boitani (29), observe une augmentation saisonnière de la reproduction au printemps (50 % en février et mai, 33 % avril et mai). Cependant, les périodes d'activité sexuelle ont été relatées tout au long de l'année. Certaines femelles n'ont manifesté qu'un seul cycle par an d'autres deux cycles. En général, une seule portée par an fut observée. Mais une femelle mit bas deux fois, en avril et en octobre, en 1986. Bekoff (56), a observé le même type de schéma reproductif. Quatre des cinq femelles ont mis bas une seule fois, la cinquième deux fois dans la même année. A la différence des coyotes sympatriques qui mettent bas en avril, la parturition des chiennes fut observée deux mois plus tôt, contribuant vraisemblablement à la forte mortalité précoce des jeunes. Les chiens étudiés par Mac Donald (170), ont manifesté en général deux cycles par an avec des mises bas en mai juin et en novembre décembre. Une femelle avait des portées nettement plus importantes au printemps (9,7 et 6 chiots) qu'en automne (3 et 2 chiots), alors qu'une autre a maintenu un nombre de chiots stable (5). Les chiens étudiés par Mac Donald et ceux par Bekoff ont manifesté une importante synchronisation de leur période

de reproduction lorsqu'ils vivaient ensemble. Ceux étudiés par Boitani ne présentent pas une telle synchronisation. Mac Donald associe ce phénomène à une période de grande stabilité dans la composition du groupe contrairement aux chiens observés par Boitani (29-170).

Il est cependant souvent rapporté par les éleveurs de chiens, que les femelles vivant à proximité des autres, présentent des périodes d'oestrus relativement synchrones, même si non saisonnières (6). Ces données suggèrent la possibilité d'une facilitation sociale. Aussi la synchronisation observée, notamment chez les espèces sauvages, ne serait pas seulement liée à des facteurs environnementaux tels que la photopériode ou les précipitations. L'étude faite sur les loups éthiopiens semble aller dans ce sens (263). En effet, sur les quatre ans de l'étude, les trois sous populations de loups étudiées (séparées de 10 à 20 kilomètres), ont présenté une grande synchronie (naissances concentrées en deux semaines) de la période de reproduction au sein même des sous populations alors qu'elle différait significativement entre chaque sous population. Dans la mesure où les conditions climatiques étaient semblables pour les trois sous populations, l'auteur suggère une synchronie socialement facilitée (reliée à l'activité de marquage, cause ou conséquence ? Voie phéromonale ?) La cause ultime peut être le maintien des mâles dans la meute (donc l'investissement paternel).

En ce qui concerne l'existence de deux cycles annuels, ce trait reproductif est très rare chez les canidés sauvages. En effet, seul le renard mangeur de crabe (*Cerdocyon thous*) présente cette caractéristique chez les Canidés même si le fennec (*Fennecus zerda*), comme le basenji peuvent avoir une deuxième portée si la première décède. Par conséquent, l'absence d'une stricte reproduction saisonnière et l'existence de deux cycles par an sont intimement liées au processus de domestication. La sélection artificielle aurait œuvrée pour accélérer la vitesse de reproduction. Le fennec à l'état sauvage se reproduit de manière saisonnière, une fois par an. Cependant en captivité, Asa (7), rapporte une reproduction non saisonnière et la possibilité de deux périodes de reproduction annuelles. On peut supposer que l'homme a préférentiellement mis à la reproduction les femelles qui en captivité présentaient ce type de modification (même si ce type de variation n'a pas été observé chez le loup en captivité).

Une des influences les plus décisives pourrait concerner les conséquences d'une sélection portant sur des caractères de docilité. Belyaev et son équipe (20), ont ainsi mis en évidence une corrélation positive entre le type de comportements de défense et les caractères reproductifs (fertilité, activité sexuelle) chez le renard argenté élevé en captivité. Il s'est avéré que les renards qui ne manifestaient pas de comportements de défense ou de peur au contact de l'homme, se reproduisaient plus tôt et présentaient des portées plus nombreuses. En sélectionnant des renards selon des comportements de docilité, l'auteur a mis en évidence une forte héritabilité de ces caractères. De manière conjointe, la population sélectionnée présentait une activité du système reproductif en dehors de la saison caractéristique (automne au lieu du printemps). Sur les 310 femelles soumises à la sélection, 48 appartenant seulement à 5 lignées, ont présenté ces modifications. Par exemple, sur les 60 descendants d'une seule femelle, 20 ont exprimé cette transgression. Alors que seulement 6 % des femelles présentaient une activité hors saisonnière au début de l'étude, ce chiffre passa à 40 % des naissances 7 ans après. La réorganisation vers deux oestrus annuels fut cependant reliée à une diminution des capacités à se reproduire durant la saison de reproduction (absence d'accouplement, de mise bas, de lactation ou cannibalisme). Aussi, ceci suppose l'absence d'une nouvelle régulation concomitante et suffisante des patterns comportementaux relatifs à la reproduction.

2) Données pour les mâles

Pour les mâles, à l'inverse des canidés sauvages (cf. Asa (7) pour une revue), le chien produit du sperme, et peut se reproduire, tout au long de l'année. La concentration en testostérone plasmatique reste par ailleurs à des niveaux sensiblement constants tout au long de l'année, à la différence du loup (7). Cependant, Parent (cité par 79), dans sa thèse sur la spermatogenèse chez le chien, relate une activité maximale au printemps. La qualité de la semence semble meilleure au printemps et en automne et diminue souvent en été. L'abstinence prolongée paraît affecter la qualité de la semence notamment chez les grandes races. L'expérience de relations sexuelles pourrait donc intervenir sur le profil hormonal ou en tous cas sur la fertilité des chiens (stimulation par des phéromones de femelle en oestrus ?). Les dingos semblent également produire du sperme tout au long de l'année (Taha, Catling cités par 7). Cependant Corbett (53), suggère l'existence d'un cycle reproductif endogène. En effet, les dingos ne manifestaient aucun intérêt pour des chiennes en chaleurs en été, contrairement à ce qui est observé en automne, hiver. Alors que les femelles fennecs élevées en captivité présentent des cycles qui ne sont plus saisonniers, la production de sperme de la part des mâles augmente au moment de la période d'oestrus des femelles. Ces résultats suggèrent : soit l'hypothèse d'une réponse à certaines modifications chez la femelle par un biais phéromonal, soit une suppression de l'activité des gonades après la copulation (augmentation de la prolactine ? (7)).

B) Une puberté plus précoce

La puberté chez la chienne survient vers l'âge de 4 à 15 mois avec un maximum vers 8 à 10 mois lorsque la femelle atteint environ les 2/3 de son poids adulte (79). La taille de la race est le principal facteur déterminant. Les petites races sont les plus précoces et les races géantes présentent fréquemment une puberté tardive. L'aspect des premières et parfois des secondes chaleurs peut être très modifié. Il n'est ainsi pas rare que l'expression clinique des premières manifestations oestralles soient frustrées (peu de saignement vulvaire par exemple voire indécélable par le propriétaire). Ces chaleurs « silencieuses » évoquent à tort une puberté retardée. Elles évoquent davantage les premières chaleurs incomplètes rencontrées parfois chez les loups au cours de la première saison de reproduction à l'âge de 9 10 mois. Chez les jeunes chiennes, on observe parfois plusieurs périodes de chaleurs, accompagnées ou non d'ovulation, qui s'enchaînent à deux ou trois reprises à intervalle rapproché d'une semaine à deux mois (79).

Chez le mâle, la puberté survient à un âge variable suivant les races et les lignées. Les petites races sont plus précoces. Les premières éjaculations du chien ne se produisent pas avant l'âge de 7 à 10 mois en moyenne. A ce stade, le sperme est en général pauvre en spermatozoïdes, qui n'ont en outre pas subi une maturation complète, et sont peu fécondant. L'aptitude à féconder ne devient donc effective qu'entre l'âge de 8 (petites races) et 15 mois (79), et il n'est pas rare de rencontrer des chiens de race géante qui ne deviennent fertiles que vers l'âge de 2 ans.

C) Les phases du cycle sexuel semblables

Le cycle sexuel de la chienne comme celui de la louve présente quatre phases distinctes.

↳ Anoestrus

La période de repos sexuel, anoestrus, dure de deux à huit mois.

↳ Prooestrus

Elle est suivie par une phase de croissance folliculaire et de sécrétion d'oestrogènes qui s'accompagne d'une activité sexuelle, mais la femelle n'accepte en général pas d'accouplement. Une hyperhémie utérine s'accompagne d'écoulements sanguins. Cette phase dure de une à trois semaines et par conséquent elle est beaucoup plus courte que ce qui est observé chez le loup (en moyenne six semaines). Asa (7), observe également une diminution du temps du prooestrus chez les femelles fennecs élevées en captivité. Cette phase semble importante pour établir ou renforcer les liens du couple reproducteur chez le loup, facteur important dans un cadre de monogamie où les soins paternels sont essentiels. Elle aurait perdu de son « utilité » chez le chien domestique dans le cadre d'une reproduction essentiellement gouverné par l'homme. La phase de prooestrus se termine comme chez la louve par un pic d'oestradiol précédant de 12 à 24 heures le pic d'hormone ovulante hypophysaire (LH).

↳ Oestrus

L'oestrus qui succède s'accompagne d'une diminution du taux d'oestrogène secrété et d'une augmentation du taux de progestérone dès le pic de LH (lutéinisation pré ovulatoire des follicules ovariens) comme c'est le cas chez la louve. L'ovulation se produit environ 30 à 48 heures après le pic de LH. Plusieurs ovulations sont fréquentes parfois jusqu'à 96 heures après le signal hormonal.

↳ Dioestrus

L'oestrus s'étale sensiblement sur la même durée que la louve (6 à 10 jours). S'en suit une phase lutéale (met et dioestrus). La concentration en progestérone devient maximale 15 à 25 jours après le pic de LH puis diminue ensuite pour chuter assez brutalement avant la mise bas vers 62 à 65 jours en moyenne après la décharge de LH. Le comportement d'oestrus survient dès le pic LH. L'ovocyte est fécondable 48h après l'ovulation. Chez la chienne non gestante, les corps jaunes restent fonctionnels avec une courbe de sécrétion de la progestérone similaire à celle de la femelle gestante mais avec une chute plus progressive. Au cours de cette période, la chienne peut présenter des signes similaires à ceux observés chez une chienne gestante. La lactation est ainsi couramment décrite. Des signes plus comportementaux sont également observés tels que l'adoption de jouets, des comportements de creusement, la réalisation d'un nid, une hyperactivité, de l'agression, voire un manque d'intérêt pour son environnement. Ceci fut observé entre 3 et 14 semaines après l'ovulation (130).

D) Endocrinologie

↳ Anoestrus

La prolactine semble intervenir dans le maintien de l'anoestrus (79). Des médicaments anti-prolactinémiant permettent en effet d'induire des chaleurs lors d'anoestrus prolongé, voire de réduire l'inter oestrus de près de 100 jours (215), voire même de 150 jours s'ils sont donnés au cours du dioestrus (139). Si, quelque soit l'anti-prolactinémiant utilisé (cabergoline, bromocriptine ou metergoline) (139), on observe une diminution de la prolactine, seule les deux premières molécules, dopaminergiques induisent l'oestrus alors que la metergoline antagoniste de la sérotonine ne raccourcit pas l'inter oestrus. Ainsi, il semble que l'induction de l'oestrus ne soit pas liée directement aux suppressions de la sécrétion de prolactine mais plutôt médiée par des effets dopaminergiques directs ou indirects. La photopériode pourrait également jouer un rôle dans la mesure où des chiens logés dans des chenils extérieurs présenteraient des oestrus plus précoces dans la saison (79).

↳ Prooestrus

Les valeurs des pics d'oestradiols sont semblables entre le chien et le loup (entre 30 et 70 pico gramme par millilitre).

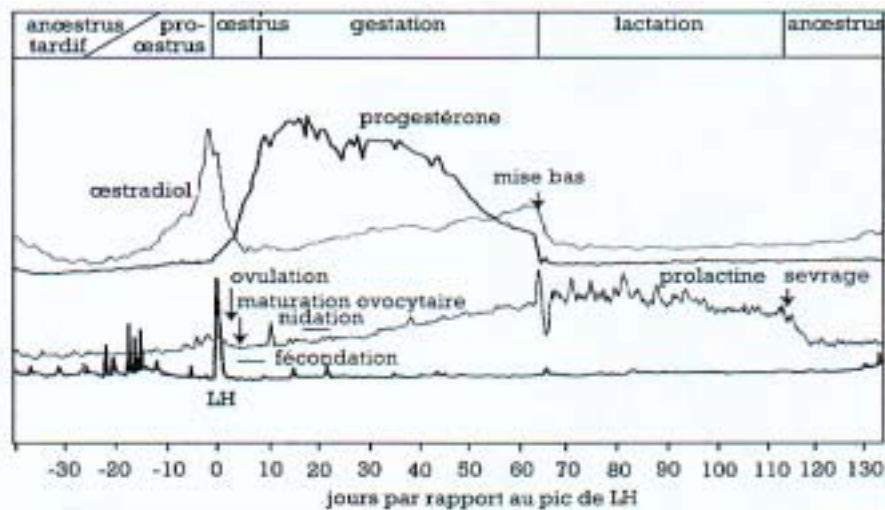
↳ Oestrus

Lorsque le taux de progestérone dépasse 5 à 10 nano gramme par millilitre, l'ovulation a eu lieu. Cependant, les variations raciales ou individuelles du taux de progestérone au moment de l'ovulation restent mal connus et il semble que les niveaux de sécrétion de progestérone varient largement d'une race à une autre voire même entre individus (79).

↳ Gestation et pseudo gestation

Pendant la gestation la progestérone est sécrétée uniquement par l'ovaire. La concentration en oestrogène augmente progressivement après 4 semaines de gestation. La prolactine d'origine hypophysaire augmente dès le deuxième tiers de la gestation et s'élève significativement entre le 30^{ème} et 35^{ème} jours. Elle présente un pic au moment de la parturition puis chute durant 24 à 48 heures avant d'augmenter de nouveau pour rester élevée tout au long de la période de lactation mais avec des variations importantes probablement liées à la tétée (145-221) (figure 2).

Figure 2 – Principales modifications hormonales au cours du cycle chez la chienne gestante (79)



La prolactine interviendrait dans l'expression des comportements maternels. Une primipare basenji étudié par Scott et Fuller (254) n'apportait pas d'attention à ses petits, très excitée, elle les dispersait dans toute la pièce. Une heure après une injection de prolactine, ces problèmes cessèrent. Chez la femelle gestante, la prolactine jouerait un rôle important dans la mammogénèse mais également dans le maintien en activité du corps jaune. A cet égard, elle jouerait un rôle lutéotrophique essentiel à partir du milieu de la phase lutéale sans pour autant engendrer une stimulation directe de sécrétion de progestérone (220).

Lors de pseudo gestation, la relaxine placentaire n'est pas sécrétée et l'on n'observe pas de remontée de progestérone entre le 25^{ème} et le 30^{ème} jour après le pic de LH (79-221). La fin de la période lutéale est par ailleurs plus progressive contrairement aux femelles gestantes pour qui elle chute un jour avant la parturition. Pour la prolactine, Fontbonne (79), mentionne un taux similaire entre femelles gestantes et pseudo gestantes. Pour Onclin (221), la prolactinémie reste à des niveaux constants inférieurs pour des femelles non gestantes avec une augmentation non significative vers le 70^{ème} jour. Pour Kooistra (145), les niveaux de prolactine restent inférieurs en particulier à la fin de la phase lutéale, mais une augmentation de prolactine fut associée à une diminution de la progestéronémie chez les femelles pseudo gestantes.

En ce qui concerne le déterminisme des symptômes associés à la pseudo gestation (lactation et signes comportementaux), la prolactine semble jouer un rôle important. Elle intervient pour le développement de la lactation et c'est l'hormone lutéotrophique de la deuxième moitié de la lactation maintenant la production de progestérone du corps jaune. La sécrétion de prolactine est inhibée par les PIF (prolactine inhibitory factors), dont le chef de file est la dopamine, mais également par les stéroïdes sexuels qui maintiennent un feed back négatif sur la production de prolactine. Ceci explique l'efficacité thérapeutique de l'utilisation de progestogènes dans les traitements de pseudo gestation mais également de la bromocriptine et de la cabergoline dopaminergiques. La sérotonine stimulerait la production de prolactine. Ce déterminisme expliquerait également les problèmes rencontrés lors de l'ovariectomie d'une chienne lors de pseudo gestation (130). La stérilisation peut en effet exacerber ou induire les symptômes de pseudo gestation et ce de manière semi-permanente (parfois pour plus de deux ans). La diminution des concentrations en progestérone permet l'expression des récepteurs à la prolactine au niveau mammaire et sa sécrétion au niveau hypothalamo-hypophysaire par l'absence de feed back négatif. Elle entraîne une concentration en prolactine élevée et donc les signes observés, généralement bien solutionnés par l'administration de cabergoline.

Cependant, des études récentes (130), n'ont pas mis en évidence d'augmentation significative de la concentration en prolactine durant la phase lutéale chez des femelles non gestantes (concentration inférieure à 10 nano grammes par millilitre semblable aux concentrations avant oestrus). En fait, si les concentrations en prolactine semblent en moyenne supérieures pour les femelles pseudo gestantes comparées à des femelles normales, il existe de grandes variations inter individuelles (130-216). En effet, plus de la moitié des femelles pseudo gestantes ont une concentration semblable à celle de femelles normales (inférieure à 10 nano grammes par millilitre) (130-138). De plus, il apparaît que le succès thérapeutique de la cabergoline n'est pas nécessairement relié à une diminution de la concentration en prolactine (130). Plus que la production en prolactine, il semble que la sensibilité des tissus (mamelle comme les centres comportementaux du système nerveux central) une fois activés, pourraient continuer à engendrer les signes observés sans production continue de prolactine. La sensibilité de la réponse serait contrôlée génétiquement (130). Ceci pourrait expliquer le grand écart de concentration en prolactine chez les femelles affectées, mais aussi, pourquoi certaines femelles développent ces comportements presque à chaque chaleur, d'autres jamais, d'autres de manières épisodiques.

Finalement, le déterminisme exact de la pseudo gestation reste peu clair mais il semble évident que l'effet de la sélection artificielle a certainement modifié l'expression d'un comportement présent chez le loup. Par ailleurs, étant donné les neurotransmetteurs impliqués, on peut supposer un effet des relations sociales dans la production de prolactine. Certaines chiennes pourront développer des pseudo gestations après avoir changé d'environnement social. L'effet exact de la domestication reste cependant difficile à cerner. La domestication en relâchant le stress environnemental lié aux compétitions de survie en milieu sauvage a pu modifier l'organisation neuro-hormonale des espèces. Une sélection portant sur des caractères de docilité chez des rats ou des renards s'est avérée modifier les systèmes de neurotransmission au niveau central, notamment sérotoninergiques, dopaminergiques, catécholaminergiques ou cholinergiques (10-122-238). Par exemple, chez les renards domestiques la densité des récepteurs 5 HT1A était diminuée au niveau de l'hypothalamus (10). Or, comme on a pu le voir, la sérotonine a un rôle dans le contrôle de la sécrétion de la prolactine comme d'ailleurs la dopamine.

En ce qui concerne le rythme circannuel de sécrétion de prolactine observé chez le loup, peu d'études sont disponibles pour le chien. Concannon (cité par 79), établirait l'existence d'un tel rythme. Kreeger (148), a étudié la sécrétion de prolactine et de progestérone sur huit chiens, quatre mâles et quatre femelles, élevés à l'extérieur sur une période de deux ans. Il établit un rythme circannuel significatif de la sécrétion de prolactine pour tous les chiens, qu'il valide statistiquement pour la population. Un rythme bi-annuel est observé pour les périodes d'œstrus chez les femelles, sans pour autant établir de relation entre le cycle de la prolactine et celui de la progestérone.

L'absence d'une photo périodicité naturelle chez les chiens vivants à l'intérieur du foyer domestique pourrait être évoquée dans le déterminisme des modifications du profil reproducteur. On sait par exemple que la mélatonine par voie orale entraîne une diminution des concentrations en œstradiol, testostérone et dihydroépiandrostènedione (DHEA), chez la chienne et en œstradiol et progestérone chez le mâle (8). Les concentrations en prolactine ne furent cependant pas modifiées. Mais on ne sait la période au cours de laquelle s'est déroulée l'expérience. Rappelons en effet que chez le loup, la mélatonine par voie orale diminue la concentration en prolactine de mai à juin et n'a pas d'influence d'octobre à décembre. Il apparaît de plus que les chiens expriment un rythme circadien de mélatonine et qu'ils présentent un système de récepteur apparemment fonctionnel dans les localisations clés au niveau cérébral (pars tuberalis et distalis de la glande pituitaire, noyau supra chiasmatique, bulbe olfactif ...) (269). Il paraît par conséquent plausible que les chiens soient sensibles à la photo périodicité, aux influences de cette photopériode sur la physiologie reproductrice et à sa modification suite à leur vie domestique. Cependant, cette réponse a pu être altérée suite aux modifications structurelles subséquentes à la domestication. Par exemple un noyau dopaminergique hypothalamique est évoqué dans le contrôle de l'anoestrus saisonnier en interaction avec la mélatonine. Si la domestication a modifié l'expression des systèmes de neurotransmetteurs hypothalamiques par exemple, une modification de la régulation via la photopériode a pu en découler. Les études portant sur des renards argentés corroborent cette idée. Par exemple (223), des femelles domestiques se sont avérées plus sensibles aux illuminations nocturnes que leur vis à vis de type sauvage, notamment à travers une augmentation subséquente plus importante des niveaux plasmatiques en hormones sexuelles (œstradiol, progestérone). A contrario, dans une autre étude (166), une illumination additionnelle s'est vue stimuler la zone réticulaire surrénalienne pour les renards sauvages et la zone fasciculaire pour leurs vis à vis domestiques, suggérant une influence de la sélection pour des comportements de type domestique, sur la sensibilité des surrénales à l'illumination externe.

Par conséquent, si les mécanismes exacts concernant les modifications de la physiologie reproductrice subséquente à la domestication restent à élucider, il semble s'ébaucher un cadre explicatif à ces changements. Ainsi, si la domestication n'a pas altéré les structures fondamentales de survie assurant la reproduction de l'espèce, la pression sélective en milieu sauvage ajustant l'expression de certains systèmes de régulations neuro-hormonaux s'est vue relâchée ou modifiée, entraînant dans son sillage une plus grande diversité inter individuelle aussi bien dans le maintien que dans l'altération des caractéristiques propres à l'espèce sauvage ancestrale. Ces modifications n'apparaissent pas détritantes à la survie de l'individu et de l'espèce en raison de l'intervention humaine. On se souviendra cependant que de telles caractéristiques en milieu sauvage pourraient s'avérer préjudiciables. Rappelons l'exemple des portées étudiées par Bekoff dont la mortalité importante fut rattachée à une mise bas diachronique, survenant deux mois avant celle des coyotes sympatriques.

II) Comportements de reproduction

A) Compétition intrasexuelle

1) Comportements intermâles

Lors de la période d'œstrus, les chiens errants peuvent former des petits groupes autour des femelles en chaleurs. Ce type de regroupement permet d'explorer les comportements des chiens vis à vis de leurs congénères.

Pal (227), a suivi 20 femelles durant leur période de chaleur dans la ville de Katwa en Inde. Les comportements entre mâles furent dans 74 % des cas agressifs (grognements jusqu'à poursuites et parfois combats et morsures). Cependant, le taux d'agressions augmentait avec le nombre d'individus présents alors que le nombre de copulations réussies diminuait. Les mâles cherchent également à intervenir en essayant de s'immiscer entre un couple qui copule, ou de monter la femelle par le côté. Des comportements de monte de la part de dominants furent également observés entre mâles. Daniels (55), observe le même type de comportements agonistiques de la part des mâles pour empêcher l'accès de la femelle à leurs congénères. Comme dans l'étude de Pal, ces comportements sont préférentiellement émis par les chiens de hauts rangs qui se reproduisent généralement avant les autres. Pourtant, après l'acte réalisé, d'autres mâles peuvent s'accoupler. Pal (227), rapporte que les mâles de passage sont capables de copuler après avoir été présents sur une courte durée. Ils profitent en fait des interactions agressives entre mâles courtisans, réalisant ce que De Vito a nommé une stratégie de cour rapide chez les chats (227). Dans ces cas, le mâle dominant ne manifesta pas d'agressions subséquentes vers le mâle opportuniste mais essaya de monter la femelle, pourtant liée à son partenaire. Ainsi les mâles de haut rang interviennent plus fréquemment pour empêcher l'accès à une femelle. Pourtant ce comportement ne garantit pas nécessairement un accès à la reproduction. En fait dans l'étude de Pal, les femelles rejettent davantage les mâles physiquement imposants et agressifs. Pal rapporte même l'existence d'accouplements forcés de la part de ces mâles, en dépit des réactions agressives, alors plus fréquentes, émises par les femelles. Cependant, le taux de réussite dans ce cas est diminué si on le compare à celui observé lorsque les femelles coopèrent. Par ailleurs, les mâles de bas rangs hiérarchiques peuvent s'accoupler avec succès.

2) Comportements interfemelles

A la différence des interactions entre mâles, Pal rapporte des comportements agonistiques moins fréquents entre les femelles (52 interactions amicales par rapport à 22 agressives). Le Boeuf observe également moins d'interactions agonistiques entre femelles qu'entre mâles (154).

En une occasion une femelle en oestrus a manifesté un comportement de monte sur une autre femelle. Ce comportement est relaté par Le Boeuf lorsqu'il associe une femelle en chaleur avec une en repos sexuel. Plus souvent c'est la femelle en anoestrus qui réalise le comportement de monte même si les femelles en oestrus l'ont également manifesté mais plus rarement. Les femelles répondent rarement négativement aux investigations ou aux comportements de montes réalisés par leurs congénères. Cependant, lorsque c'est le cas, elles répondent aussi intensément que si c'était un mâle. La raison de ce comportement reste peu claire. On peut évoquer la manifestation de comportement de dominance. Cependant, des chiennes de bas rang peuvent monter une femelle dominante en oestrus. Il pourrait s'agir d'un comportement de cour de femelles sexuellement expérimentées stimulé par le statut reproducteur de la femelle en oestrus (voie phéromonale ?).

B) Préférences sexuelles

Dans l'étude de Pal, le nombre de mâles courtisant chaque femelle varie de 7 à 28 avec des associations durant en moyenne 2h30. 44 % des associations incluent un seul mâle, dans 37 % deux mâles et jusqu'à 7 mâles furent impliqués. Au cours de ces associations, la plupart des femelles (17 sur 20) permettent l'accès à certains mâles évitant ou attaquant les autres s'ils s'essayent de s'accoupler. Cependant, certaines femelles permettent à tous les mâles présents de s'accoupler. Finalement, sur les 277 mâles qui ont tenté l'accouplement, 159 ont été autorisés à le faire. Certaines femelles peuvent exprimer un comportement de cour vis à vis de certains mâles préférentiels qui sont récalcitrants. Ce comportement a été largement décrit (154-227-254). Il consiste à des sollicitations de plus en plus poussées. Les chiennes peuvent étendre leurs pattes en avant au sol maintenant celles de derrière semi fléchies alors qu'elles jettent la tête sur le côté. Elles peuvent orienter leur vulve sous le nez du mâle, en tournant leur queue sur le côté. Elles peuvent sentir et lécher la région anogénitale du mâle mais également sa face, son abdomen et son pénis. Les comportements de montes sont parfois réalisés de côté, sur le cou ou derrière. Certaines femelles peuvent même manifester des mouvements de bassin. Les jeux de poursuite ou de lutte sont également rencontrés. Ces sollicitations se produisent jusqu'à que le mâle réponde à ces avances ou s'en aille. Dans l'étude de Daniels, les chiens familiers à la chienne passent 2,2 fois plus de temps avec elle que les chiens non familiers qui restent plutôt à la périphérie du groupe ne réalisant que 6 % des copulations observées (55). Cependant, si les chiens non familiers évitent davantage le groupe, il semble que ce soit davantage lié au comportement agressif des mâles, significativement plus élevés vis à vis des chiens non familiers, qu'aux réponses agressives différentielles de la part des femelles.

Des études réalisées en captivité nous apportent quelques précisions supplémentaires. Les études faites par Leboeuf (154) et Beach (17) en enclos, mettent clairement en évidence des associations préférentielles de la part de femelles en oestrus. Par exemple dans l'étude de Leboeuf, si les mâles sont maintenus dans un petit espace, les femelles étant libres de leurs mouvements, on remarque qu'elles pourront passer plus de 80 % de leur temps avec certains mâles alors que pour d'autres, ce temps passe en dessous de 5 %. Lorsqu'on inverse les rôles, elles seront réceptives aux mêmes mâles, allant même jusqu'à les solliciter, alors qu'elles repousseront les autres, les évitant simplement, ou plus activement en aboyant, grognant, ou

même en les attaquant. Comme ce fut également observé par Pal, cette ségrégation n'est pas exprimée par toutes les femelles. L'orientation des préférences varie d'une femelle à une autre. Un point intéressant est le fait que ces préférences perdurent d'une année à l'autre. Ainsi, entre deux périodes d'œstrus espacées de deux ans, les femelles ont exprimé les mêmes préférences sélectives.

En ce qui concerne les caractéristiques du mâle préféré, on observe une grande variabilité. Certains mâles sont en général plus préférés que d'autres. Par exemple, Broadus visite très fréquemment les femelles et n'est pas rejeté. Il s'accouple généralement rapidement et plus souvent que les autres. Clark à contrario est le mâle le plus fréquemment rejeté. Un même mâle peut être rejeté par une femelle et accepté par une autre. Les préférences ne semblent pas être reliées au statut plus ou moins dominant des mâles. Un des deux mâles les plus agressifs vis à vis des autres mâles est bien accepté alors que l'autre ne l'est pas. Dans l'étude de Beach, aucune relation entre le statut hiérarchique des mâles et les préférences exprimées par chaque femelle ne fut révélée. Dans celle de Leboeuf, les mêmes types de relations préférentielles existaient en dehors des périodes d'œstrus suggérant l'importance de l'expérience pour tisser les liens préférentiels. Cependant, dans l'étude de Beach, il apparaît aucune concordance entre la tendance d'une femelle quelconque d'accepter les avances sexuelles d'un certain mâle et la fréquence des relations sociales entre la même paire, dans les tests d'affinité sociale, réalisés au préalable avant le premier oestrus de la femelle. Par exemple, deux des mâles qui présentaient le plus d'affinité sociale avec l'une des femelles furent les moins acceptés sexuellement. Cependant, ils étaient frère et sœur. Etant donné que c'est le seul exemple de ce type de cas de figure, il est difficile d'en tirer des conclusions trop hâtives. Il semble quoi qu'il en soit que les préférences sociales peuvent être soumises à une configuration nouvelle d'affinité ou d'aversion hétéro sexuelle sous l'influence des conditions hormonales de l'œstrus. Les mâles diffèrent quant à l'intensité, la durée, la variété de leur activité pré copulatoire et ces différences pourraient largement contribuer aux préférences sexuelles des femelles. Par ailleurs, l'expérience pourrait jouer un rôle non négligeable (16). Ainsi, si l'on élève des chiens, du sevrage jusqu'à la maturité sexuelle dans un demi-isolement, avec très peu de contacts physiques avec d'autres chiens et que l'on compare leur performance avec celle de chiens élevés au contact d'autres chiens, une différence nette s'observe. Dans 39 % des tentatives de monte, les chiens du premier groupe monte sur la tête, le côté ou le flanc de la femelle réceptive, contre 3 % pour les autres chiens. L'intromission est achevée dans 24 % des tests comparés à 56 % pour les chiens expérimentés. Quoi qu'il en soit, les grandes variations individuelles dans le comportement de reproduction sont observées à la fois chez les mâles comme chez les femelles. Ainsi, le succès reproductif dépendra de la réceptivité plus ou moins importante de chaque femelle, de la sélectivité mais également de l'expérience du mâle, de sa façon de faire ou de sa patiente.

C) Comparaisons avec le loup

Plusieurs traits du comportement reproducteur du chien s'apparentent donc à ceux mentionnés chez le loup.

Tout d'abord, chez les deux espèces, de fortes préférences semblent orientées vers le choix d'un partenaire sexuel. Cependant, les préférences plus dispersées à l'ensemble des mâles de la part de la femelle étudiée par Derix (62-63), ne se retrouve pas chez les chiennes sauf pour quelques individus qui ne présentent pas de réceptivité sélective.

Comme chez le loup, les mâles interviennent afin de prévenir l'accouplement de leurs congénères. Les individus de haut rang réalisent préférentiellement ce type d'intervention. Seulement les mâles, une fois la copulation terminée semblent moins enclins à intervenir.

Quoi qu'il en soit, il apparaît que l'exclusivité exprimée par les loups est beaucoup plus prégnante que celle manifestée par les chiens.

L'étude de Pal révèle une compétition intra sexuelle moins importante chez les femelles que chez les mâles au cours de la saison reproductrice comme chez le loup. Les loups étudiés par Derix manifestaient à la différence des mâles, des interactions agonistiques vis à vis des femelles tout au long de l'année. Une telle différence n'a pas été étudiée chez les chiens, mais il apparaît que les chiennes en dehors de la période de reproduction sont moins enclines à s'engager dans des interactions sociales avec d'autres chiennes (27 %) qu'avec des mâles (73 %) (17).

Les comparaisons que l'on peut établir restent imparfaites et relatives. En effet, les études qui ont permis ces comparaisons se réfèrent, soit à des chiens errants qui se regroupent occasionnellement durant la période d'œstrus, soit à des chiens élevés en groupe et dont les tests font intervenir des relations dyadiques sans contrôle de la part des autres chiens. Ainsi, toutes les règles et pressions sociales d'une vie en meute organisée sont absentes. Or, ces contraintes sociales sont primordiales comme on l'a vu dans la régulation du comportement reproductif chez le loup. Cependant, si l'on s'intéresse aux meutes de chiens feraux, il semble que le contrôle social sur le comportement reproducteur intervienne de manière moins nette que chez le loup. Ainsi dans l'étude de Mac Donald (170), les trois femelles du groupe ont mis bas au cours d'une même saison reproductrice. Dans celle de Bekoff (56), trois femelles d'une même meute ont mis bas la même année. Dans celle de Boitani (29), la meute était composée généralement de deux paires de reproducteurs et il n'apparaît aucune évidence d'une reproduction exclusive. Il semble donc que certaines régulations sociales observées chez le loup, garant d'une bonne adaptation de la vie en meute en milieu sauvage, sont devenues beaucoup plus flexibles chez le chien. Les comportements du loup laissent présager de telles alternatives dans la mesure où la stricte monogamie réservée au couple dominant est loin d'être la règle absolue surtout en captivité. La sélection et le mode d'élevage orchestré par l'homme, voulant gouverner la reproduction en choisissant les reproducteurs, a pu également jouer un rôle dans cette flexibilité.

III) Elevage parental

Les chiens feraux présentent des modalités d'élevage des chiots variables. Les chiennes en général semblent quitter le groupe au moment de la mise bas (29-56-170). Souvent la tanière reste cependant à proximité du site préférentiellement fréquenté par le groupe. Mac Donald (170), n'observe aucune visite de la part du reste du groupe à la tanière. Cependant, Boitani (29), mentionne des visites fréquentes de la part des autres membres de la meute. Dans l'étude de Daniels (56), deux des femelles du groupe mettent bas en restant avec le reste du groupe alors que la troisième établit sa tanière loin du groupe. Pour les paires étudiées par Mac Donald, le mâle reste étroitement associé à la femelle. Pour les chiens étudiés par Scott et Fuller, les mâles s'intéressaient rarement aux chiots (254). Les femelles restent étroitement avec leurs petits jusqu'à l'âge de six semaines. Vers dix semaines, les petits sont relativement autonomes et bien mobiles. A cet âge, la portée peut être déplacée dans un nouveau lieu, mais les changements de lieux peuvent être observés plus tôt, si la femelle est dérangée. Entre 10 et 20 semaines, les mères passent un temps de plus en plus important loin de la portée. A ce stade, le taux de survie reste faible (5 % pour Boitani, 16 % pour Mac Donald, 32 % pour Pal et 33 % pour Bekoff). Les causes de décès sont liées aux conditions climatiques, au changement de tanières, aux prédateurs lors des premiers mouvements des chiots. Après quatre mois, les jeunes sont soit rattachés à la meute, soit ils mènent une existence indépendante, parfois restant entre membres de la même portée. Ainsi,

l'ensemble des auteurs semble s'accorder sur une faible, voire inexistante, coopération du reste du groupe dans l'élevage des chiots. Les jeunes souvent livrés à eux-mêmes, notamment à l'âge de trois quatre mois, sans la supervision d'un adulte, et la diminution d'intérêt de la part de la mère, qui peut entrer dans un nouvel oestrus, pour la portée, sont autant d'éléments qui peuvent contribuer à la forte mortalité juvénile. La manifestation d'oestrus tout au long de l'année peut par ailleurs engendrer des portées durant des périodes où les conditions climatiques sont délétères pour la survie des chiots. Concernant l'élevage parental, il semble que certains chiens soient cependant plus enclins à exprimer des comportements parentaux. Les degrés de proximité avec la meute, dans l'établissement de la tanière par la femelle, pourraient influencer les relations subséquentes avec le groupe.

En ce qui concerne les phénomènes de régurgitations, Scott et Fuller observent ce comportement chez des mères à l'égard de leurs chiots dès l'âge de trois semaines (254). Une étude réalisée chez des éleveurs en suède (170), révèle que 65 % des éleveurs ont observé ce comportement au moins une fois notamment lors du sevrage, avec de fortes variabilités raciales et individuelles.

Ainsi, de grandes différences s'observent entre le chien et le loup, concernant aussi bien l'influence de l'ensemble du groupe sur l'élevage des chiots que le temps où les jeunes restent liés au groupe. Le processus de domestication a profondément modifié un comportement qui devenait inutile dans des conditions de survie dirigées par les comportements humains, même si l'expression de ces comportements reste possible chez certains individus. L'assistance apportée par l'homme aurait en quelque sorte compensée celle non dispensée par les chiens.

CHAPITRE XV

LA COMMUNICATION CHEZ LE LOUP

I) Notion de communication

Afin de s'intéresser aux interactions sociales, qui existent au sein d'une meute de loups, il est nécessaire de décrire les comportements qui sont émis et sous-tendent de telles interactions. L'expression de ces comportements participe à la communication entre congénères. La notion de communication suppose l'émission d'un signal par un émetteur et sa réception par un récepteur. L'information communiquée peut être alors de deux types. Wiley (cité par 264), distingue ainsi les informations transmises, des informations émises.

Dans le premier cas, l'émetteur émet un signal qui affecte le comportement du receveur. L'information est alors mesurée par une augmentation de la prédictibilité du comportement du receveur après la production du signal. Le sens que prend le signal pour le receveur varie d'un individu à l'autre et en fonction du contexte.

Les informations émises quant à elles, augmentent la prédictibilité de l'identité de l'émetteur ou de son comportement après un signal. Les informations à propos de l'émetteur ont été nommées le message. Dans ce cas, l'émetteur fournit donc des informations à propos de son identité, ou traduit l'état du système nerveux en changements externes qui produisent un signal identifiable.

Ainsi autant la description d'un comportement est objective, autant l'analyse de l'information transmise ou émise reste souvent inférentielle. On s'attachera donc à proposer une description objective des signaux émis par les loups, conjointement, on s'intéressera à l'information transmise ou émise par ces signaux. C'est sur ce point que les interprétations sont souvent de natures différentes en fonction des auteurs, même si elles semblent viser le même but : revêtir une valeur explicative en regroupant certains détails du comportement en un ensemble cohérent. Cependant, la distinction entre description et analyse reste importante puisque les descriptions purement formelles sont souvent confondues avec des critères de types fonctionnels ou causals (motivationnels) (205). Chaque niveau d'étude est important et nécessaire mais de telles confusions sont loin de donner une lisibilité parfaite de la communication chez le loup. Ainsi par exemple Schenkel, utilise des catégories comportementales telles que : face imposante, confiance en soi, soumission. Zimen interprète les comportements comme amicaux, soumis, agressifs ... et il utilise les termes de menace, de morsure inhibé ou de queue haute simultanément pour décrire une configuration comportementale (204).

On devra donc prendre en compte ces considérations lors de la lecture des résultats mentionnés ci-dessous, qui relatent les propos des auteurs des différentes études. On gardera finalement à l'esprit que le caractère inférentiel des interprétations reste très peu soumis à des preuves expérimentales.

II) Une communication visuelle très élaborée

Le loup présente un code de communication visuel très élaboré, basé sur un système complexe de mimiques faciales et corporelles. Fox (87), dans ses études comparatives entre canidés soulignait déjà cette complexité dans la communication visuelle chez le loup à la différence des autres canidés moins sociaux. Il observait ainsi une graduation subtile des signaux visuels avec des possibilités de combinaisons successives et simultanées. A contrario, le renard par exemple, présentait une absence de graduation dans l'intensité des expressions

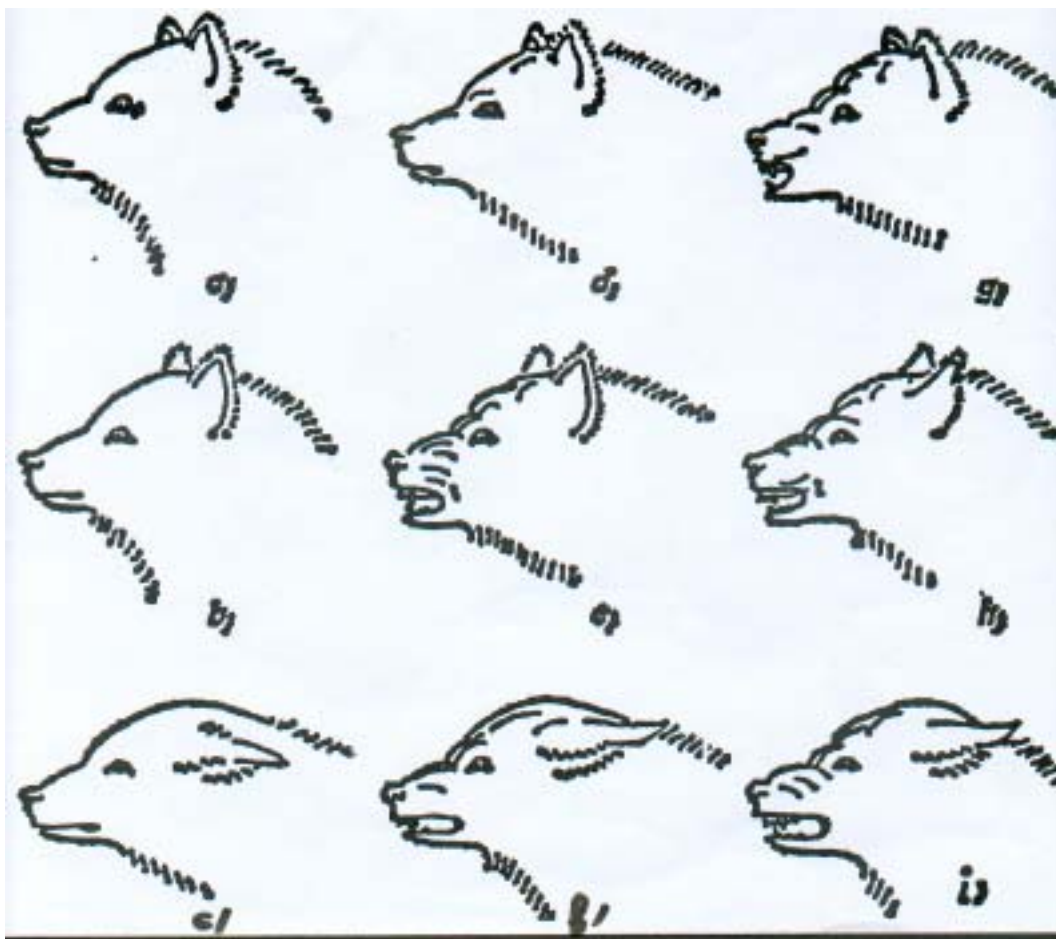
corporelles avec souvent des intensités typiques du type tout ou rien. Qu'elles sont ces expressions corporelles ?

A) Les expressions faciales

L'ensemble des régions de la face est important. Cependant, les mouvements des babines, du regard ou de la région périorbitaire et des oreilles sont les expressions les plus saillantes de la face qui ont donné lieu à différentes analyses visant à la compréhension de la communication chez le loup.

Lorentz (1964), proposa l'analyse du message émis selon une interprétation motivationnelle. La figure 1 présente un continuum d'expressions faciales, l'axe horizontal qualifierait l'agression qui augmente de gauche à droite, l'axe vertical qualifierait le degré de peur. Zimen a quant à lui modifié ce modèle en maintenant une dimension causale de peur, mais il parla d'une tendance à l'attaque pour le deuxième axe.

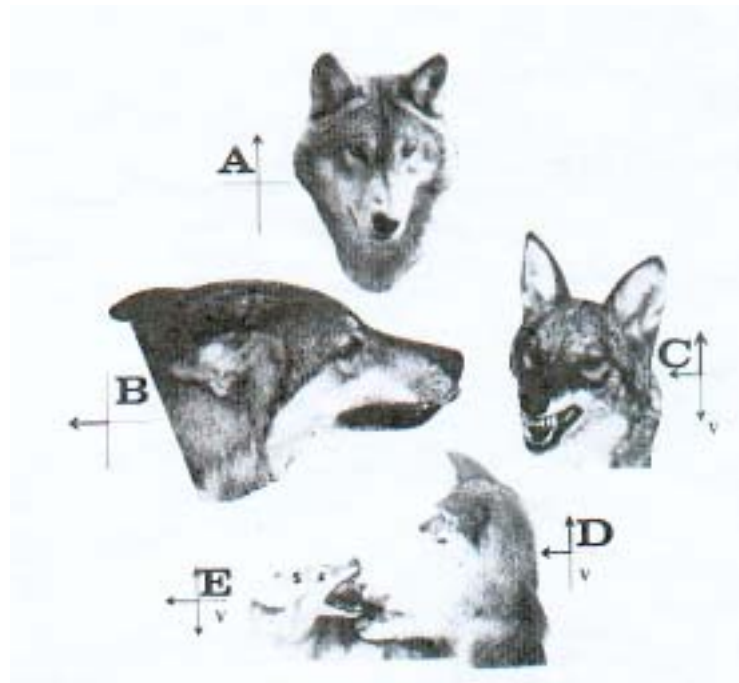
Figure 1 – Expressions faciales selon Lorentz (1964)



Ainsi, en haut à droite, les oreilles du loup sont dressées, tournées vers l'avant, la gueule est ouverte, les lèvres sont rétractées verticalement dévoilant les dents, le regard est fixe. Cette mimique traduirait la menace d'un animal dominant très agressif. En bas à gauche à l'opposé, les oreilles sont aplaties, tournées vers l'arrière, les lèvres sont rétractées horizontalement, le regard est détourné. Cette mimique selon Lorentz, représente une soumission totale. Entre ces deux extrêmes, toutes les situations peuvent se rencontrer, en fonction de la motivation de l'animal et du contexte déclencheur.

Par exemple, la mimique (i) traduit une défense active de la part d'un animal dominé. La figure 2 propose un schéma d'expressions faciales analysées par Fox suivant le même principe de contraction verticale et horizontale des structures faciales, notamment des lèvres, des mâchoires et des oreilles (87).

Figure 2 – Expressions faciales chez le loup (87)



La photo A représente une face alerte ou neutre. La photo B représente une face dite soumise avec une rétraction horizontale postérieure des lèvres et une intention de léchage. La photo C représente une face agressive, menaçante avec une rétraction verticale des lèvres et une légère contraction verticale des mâchoires indiquant une intention de mordre. La photo D représente une face agressive et menaçante avec une orientation verticale des oreilles dirigées vers l'avant tout comme les lèvres qui sont plissées. La photo E présente une face de subordonné avec une rétraction horizontale et verticale des lèvres pour dégager les dents associée à l'ouverture des mâchoires.

La figure 3 propose certaines mimiques faciales du loup et leurs interprétations par Slater (78).

Figure 3 – Mimiques faciales chez le loup : 1 - amicale, 2 - soumise, 3 - joueuse, 4 - très offensive, 5 - très défensive, 6 - d'agression défensive (78)



Pour Schenkel (251), le dévoilement des dents ainsi que l'ouverture de la gueule sont des signaux de menaces, dont le degré d'assurance ou d'incertitude, serait transmis en fonction de la position des lèvres et des oreilles (respectivement contractées vers l'avant ou retirées vers l'arrière). Pour Landry (152), les oreilles dirigées vers l'avant peuvent signifier que l'animal est confiant, attentif ou menaçant. Les oreilles plaquées en arrière désignent la peur et/ou la soumission. Cette approche schématique, aussi opératoire soit-elle, ne doit pas cependant occulter la grande subtilité des différents signaux.

Aussi par exemple pour Fox, les oreilles aplaties vers l'arrière, le méat auditif externe vers le côté sont interprétées comme un message de soumission, de peur ou d'appréhension, alors que si elles sont aplaties sur le côté, le méat auditif vers le bas, elles signaleront une soumission ou une salutation amicale (99).

La figure 4 présente différentes photos de loups à proximité d'une proie, les oreilles légèrement aplaties sur le côté, sont associées à un signal de menace au niveau des lèvres, avec un dévoilement des dents. La quatrième photo de cette figure présente le même type d'expression faciale chez une louve affirmant son autorité face à une jeune femelle. Les deux dernières photos présentent une position similaire des oreilles chez les loups s'accouplant. Dans ces deux derniers cas, l'adjonction d'autres signaux semble associée à une forme de négociation différente.



*Figure 4 –
Différentes
expressions
faciales
(37-310)*

*Expression
de menace à
proximité
d'une proie*



Expression de menace d'une femelle alpha qui réaffirme son autorité face à une jeune femelle intimidée



*Expressions
faciales différentes
au cours de
l'accouplement*

On remarque dans une de ces photos, comme par ailleurs dans la photo B de la figure 2, l'adjonction d'un signal supplémentaire au mouvement des muscles faciaux qui est l'extrusion de la langue entre les dents (qui peut être aussi un mouvement de léchage plus ample). Ce type de signal se rencontre associé à une rétraction horizontale des lèvres (aussi nommé par Fox sourire soumis ou docile), mais il s'observe également lors d'expressions faciales plus menaçantes (cf. dans la figure 5). Pour Fox (87), il pourrait signaler une ambivalence ou un caractère amical. On peut l'observer par exemple chez deux congénères plus au moins simultanément ou successivement apparaissant alors comme un signal d'arrêt pour mettre fin à une rencontre de type agonistique (287). La figure 5 présente différentes expressions faciales chez le loup et leur interprétation selon Fox (87).

Figure 5 – Expressions chez le loup (87)



- a) *face alerte, neutre*
- b) *regard intimidant*
- c) *légère menace de la gueule*
- d) *soumission passive durant un regard intimidant*
- e) *expression défensive et agressive*
- f) *face légèrement menaçante avec extrusion de la langue*
- g) *face légèrement menaçante*
- h) *sourire soumis lors de soumission active*
- i et j) *play face*
- k) *face de soumission passive anxieuse*
- l) *face consommatoire*
- m) *expression de soumission passive*

Par ailleurs, l'orientation de la tête, en particulier du regard, joue un rôle important dans la communication entre loups. Lors de rencontres de types agonistiques, le subordonné évite le regard lancé par le dominant dès que le contact oculaire est établi. Dans une meute, les subordonnés regardent fréquemment vers l'individu alpha qui les ignore le plus souvent. Si le contact est établi, même à distance, clairement le subordonné regarde ailleurs, baissant parfois les oreilles, voire la croupe et la queue (84). Cependant, le loup dominant peut parfois détourner la tête pour éviter une escalade d'agressions (152). Il peut également tourner la tête, regarder loin d'un subordonné pour rompre une interaction avec lui.

La fuite du regard peut être accompagnée par la rétraction horizontale des lèvres, des mouvements d'intention de léchage ou la présentation de la région inguinale. Les oreilles sont

alors souvent couchées vers l'arrière. La photo de la figure 6 présente un loup avec un sourire soumis, les oreilles couchées sur l'arrière, évitant le regard d'un autre loup menaçant. Cette fuite du regard peut être associée à un comportement de défense active lorsque le loup montre les dents, hérisse les poils avec des mouvements d'intention de léchage, tout en tournant la tête loin de l'adversaire (84). Elle peut être associée à un mouvement de la tête et du cou marqué, comme si l'animal regardait ses épaules. Ces mouvements de tête font souvent office d'un signal d'arrêt afin de rompre une interaction. Ce comportement est en particulier manifesté lors de situations conflictuelles, que l'origine soit un stimulus inconnu inanimé (alternance de regards vers l'objet et d'évitements) ou un membre dominant de la meute (82).



Figure 6 – Expression de menace et sourire soumis chez deux loups, (noter la fuite du regard du loup à gauche et le regard fixe du loup à droite) (37)

Afin d'augmenter la distance sociale, le loup peut réaliser un claquement de mâchoire dirigé vers le congénère à repousser. Ce comportement apparaît comme un avertissement

d'une intention de mordre. Cette morsure dans le vide est souvent couplée à des comportements ambivalents associant une rétraction verticale des lèvres avec des oreilles alternativement couchées ou dressées. La queue peut être alors entre les jambes et une pilo-érection peut être observée (82-84).

Il est à noter que certains des comportements ci-dessus décrits ne rentrent pas nécessairement dans un cadre agonistique. Par exemple, un jeune loup pourra approcher un congénère oreilles baissées, sourire soumis et soudainement tourner sa tête sur le côté avec un regard dans la direction opposée. Ces comportements se manifestent lors d'invitation au jeu (figure 7). Un loup pourrait également ouvrir la gueule avec une rétraction horizontale des lèvres dans une invitation au jeu (play-face). Il est à noter qu'une expression particulière est observée lors d'activité consommatoire si le loup n'est pas dérangé. Les oreilles sont partiellement aplaties, les yeux sont rétrécis ou fermés voire fixés dans le vide (figure 8).

Comme on a pu en partie le constater, les expressions faciales sont donc complexes et variées et elles sont souvent associées à l'expression d'autres parties du corps. Intéressons nous d'un peu plus près à ces expressions corporelles.



Figure 7 – Play face chez un loup (84)



Figure 8 – Face consommatoire (84)

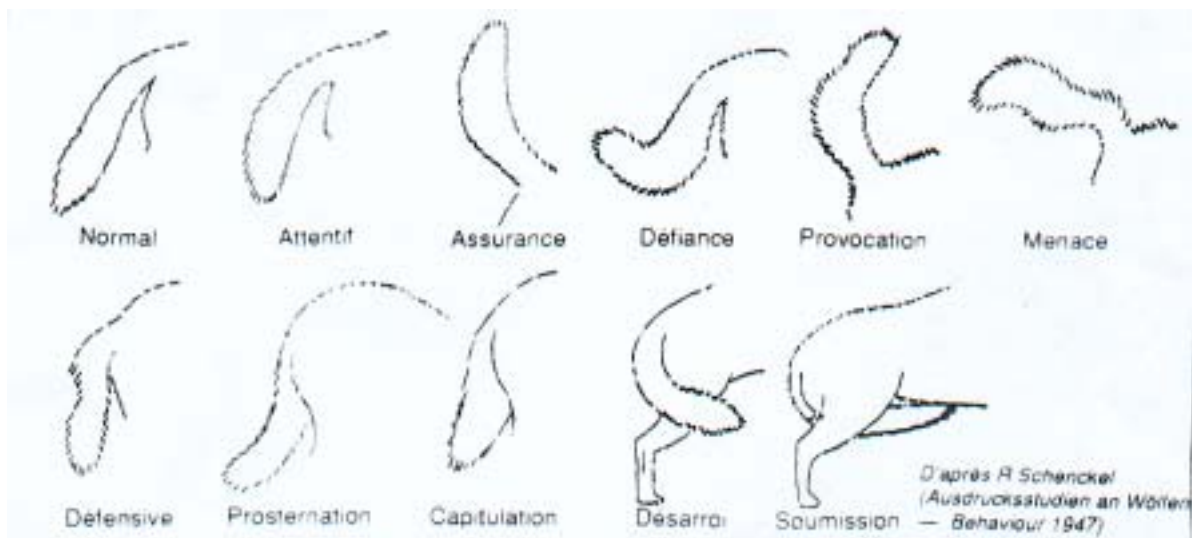
B) Postures et expressions corporelles

Une posture plutôt digitigrade, les membres postérieurs tendus et rigides, le bassin surélevé, la tête haute, le corps dressé, la démarche rigide, la queue horizontale ou dressée, sont les postures d'un loup qualifié de dominant, confiant, menaçant ou voulant s'imposer. Inversement, une posture plutôt plantigrade à l'arrière, les membres postérieurs fléchis, le corps recroquevillé, la queue entre les jambes, la tête basse, sont les postures d'un loup dominé ou soumis.

La pilo-érection de la crinière, ou des poils du dos et du garrot, est souvent associée à un message de menace.

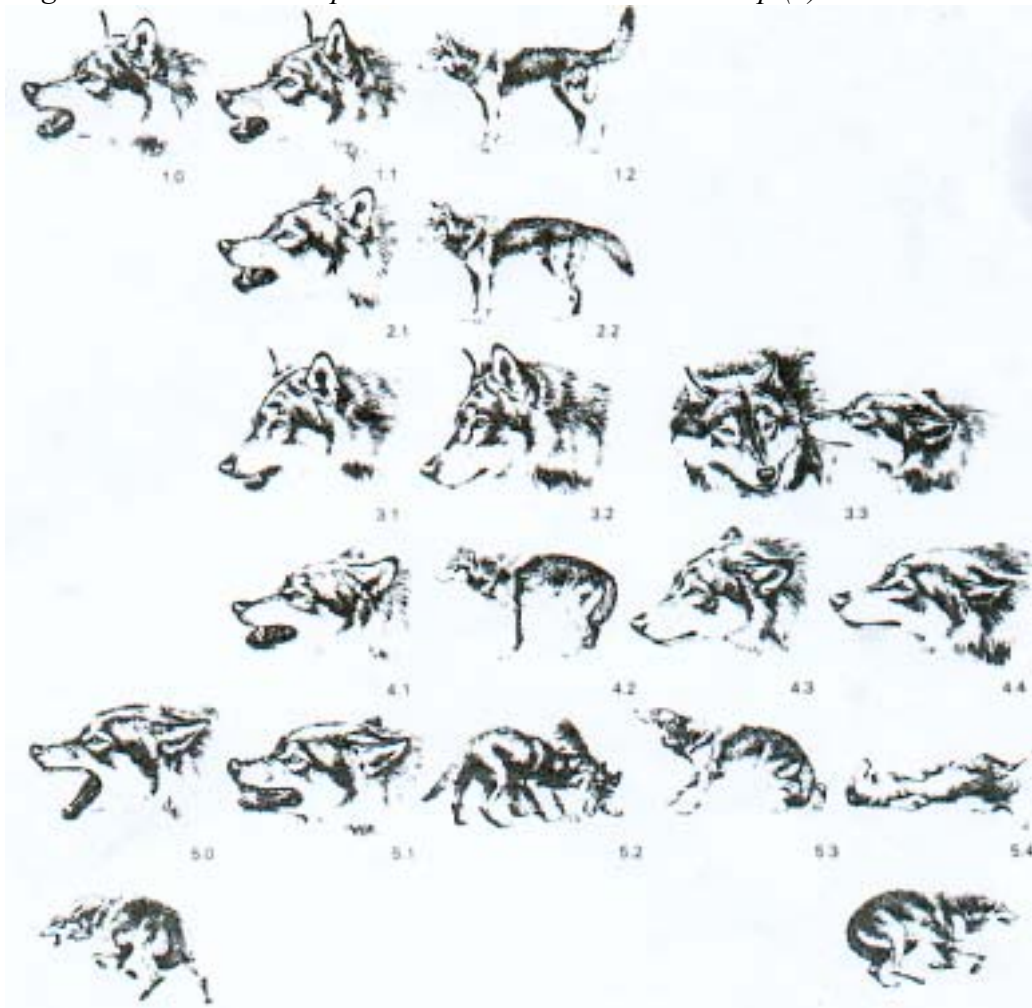
Selon Schenkel, la position de la queue donne également une indication de l'humeur du loup (figure 9). Le mouvement de celle-ci semble également jouer un rôle important. Une queue pendant librement, remuant légèrement indique une attitude amicale. Des mouvements amples s'apparentent à un message amical. Des mouvements plus rapides, assez rigides du bout de la queue ou de la queue entière peuvent signer une certaine agressivité ou une menace. Une queue agitée verticalement est caractéristique d'un loup de haut rang rencontrant un loup de rang élevé (155).

Figure 9 – Signification de la position de la queue chez le loup (251)



A partir de différents types d'expressions corporelles, Abrantes (1), propose un modèle des différents types d'émotions exprimées par les loups (figure 10). A partir de la figure 3-2 représentant une expression de type neutre, l'auteur suggère une augmentation de la dominance vers le haut et une augmentation de la sous dominance vers le bas. Alors que vers la gauche, il conclut à une augmentation de l'agressivité, vers la droite de la peur. Ainsi, la figure 5-0 représente une superposition maximale de sous dominance et d'agressivité. Les figures 5-3 et 5-4 de sous dominance et de peur. Et les figure 1-0 et 1-1, de dominance et d'agressivité. La figure 1-2 représente un loup alpha et la figure 5-2 des louveteaux. La figure 3-3 montre une cérémonie de salutations où le loup sur la droite présente une soumission active (cf plus loin). Cérémonie au cours desquelles selon Abrantes, les loups utilisent des expressions apparentées à des rapports de dominance, agressivité et sous dominance, peur.

Figure 10 – Modèle d'expression des émotions chez le loup (1)



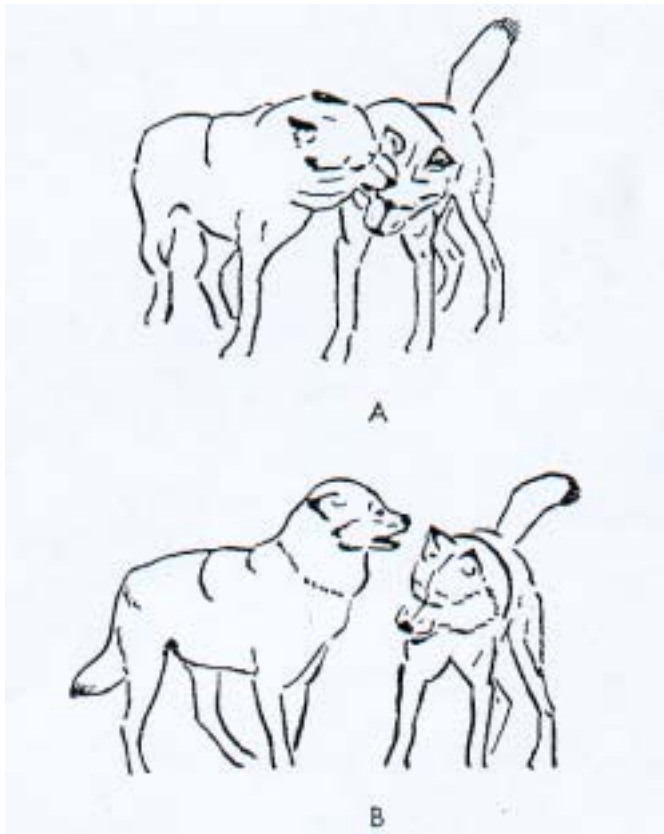
D'autres schémas posturaux peuvent être associés à l'expression d'un statut différent. C'est par exemple le cas d'une position en T, lorsqu'un animal agressif ou dominant approche la région de l'épaule d'un conspécifique. L'individu dominant peut alors poser sa tête ou son cou sur l'épaule de son vis-à-vis, avant, par exemple, de le pousser. Les pattes antérieures peuvent être placées sur les épaules du loup dominé. Les comportements de luttes, d'étreintes et de morsures de la peau du cou peuvent alors s'observer.

Cette position n'est cependant pas nécessairement agonistique et dépend du contexte dans lequel elle est exprimée, par exemple on la rencontre utilisée lors de l'approche d'une femelle en chaleurs.

De plus, toutes positions en T n'impliquent pas que la barre verticale représente un loup dominant. En effet, celui-ci s'interpose souvent devant le congénère à intimider. Cette position fut ainsi sujette à des erreurs d'interprétation de la part de Lorentz, qui considérait que le dominé offrait son cou au dominant, à travers un comportement de soumission, s'imposant comme un signal d'arrêt lors de rencontres agonistiques. Selon Lorentz (164), lors d'un affrontement sévère, l'individu qui ne peut plus soutenir l'attaque de l'adversaire s'immobilise en grognant, offrant le côté de son encolure aux crocs adverses, admettant ainsi son infériorité. En fait, toutes les observations effectuées depuis, ont montré que cette hypothèse était fautive dans la mesure où l'animal, qui selon Lorentz apparaissait soumis, était en fait, l'individu dominant sûr de lui. Il apparaît que c'est le loup en position inférieure qui a les mâchoires proches du cou de son adversaire, ce qui est un net signe de supériorité.

L'inférieur peut cependant empoigner la tête ou le museau du dominant sans que ce dernier ne se départisse de son attitude. Il pourra alors avec le postérieur pousser son opposant, ou lui bloquer un antérieur, puis le jeter vigoureusement à terre. Il pourra aussi menacer alternativement les antérieurs et le cou de son adversaire, forçant ce dernier à bouger la tête de bas en haut pour se défendre, ce qui permet au supérieur de le pousser, par exemple avec son corps. La figure 11 présente une scène de domination entre deux loups.

Figure 11 – Scène de domination (155)

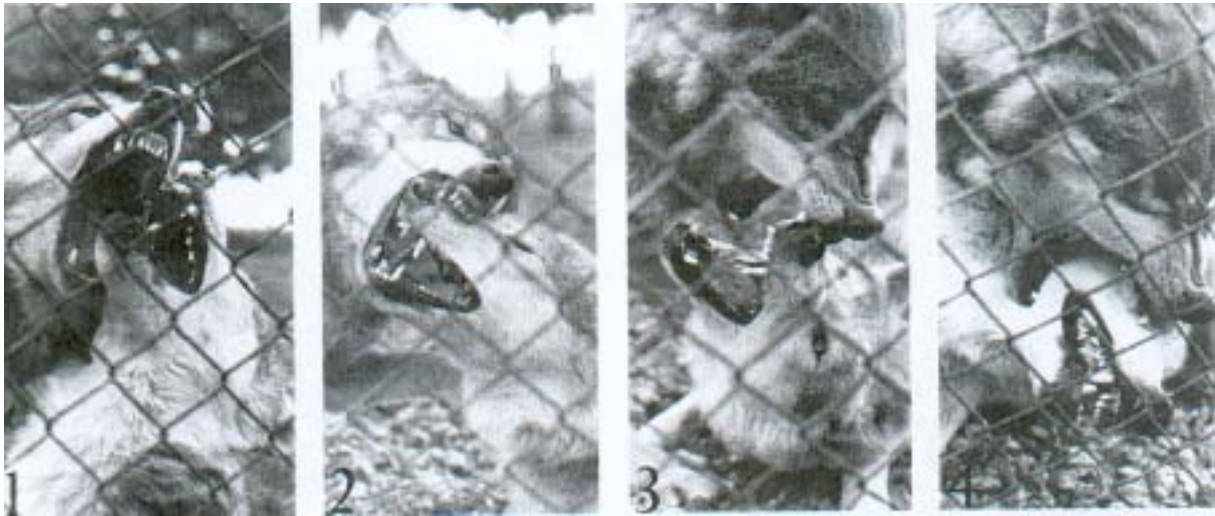


A : Le dominant est l'animal avec le fouet dressé

B : Le subordonné n'ose pas relever le défi de l'individu dominant

Les rencontres agonistiques entre loups se soldent fréquemment par des agressions ritualisées au cours desquelles les morsures sont inhibées. Elles peuvent alors être réalisées en différents endroits du corps, notamment au niveau de la peau au-dessus des épaules. L'animal peut être maintenu immobile ou plaqué au sol. Ces attaques rituelles sont souvent associées à un niveau d'agressivité bas. C'est également le cas lors des luttes de mâchoires lorsqu'un dominant saisit le museau et/ou les mâchoires de son congénère (figure 12). Les attaques où l'ensemble de la gorge est saisi sont plus rares. Lorsque de telles attaques se produisent, le niveau d'agressivité est généralement extrêmement haut (82). Selon Fox (82), à mesure que le seuil d'agressivité diminue, l'orientation de l'attaque progresse du museau à la crinière et finalement à la gorge. A chaque niveau la morsure est inhibée mais son intensité augmente et la tête est de plus en plus secouée si l'adversaire, une fois saisi, ne reste pas passif mais réplique. En plus de ces expressions corporelles, les loups manifestent ce qui fut nommé par Schenkel, des comportements de soumissions actives et passives.

Figure 12 – Séquence de lutte des mâchoires (84)

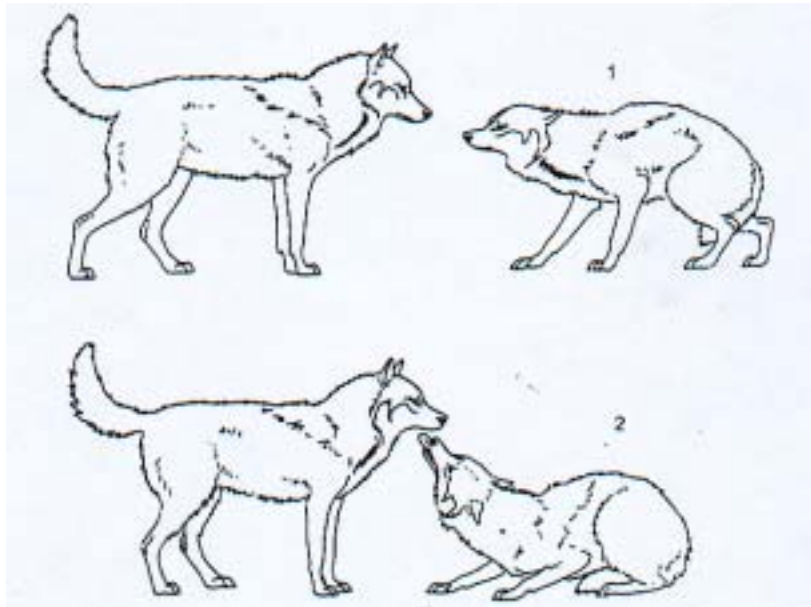


↳ La soumission active

Lors de soumission active, le loup inférieur s'approche, la tête basse, en position accroupie, la queue entre les jambes, les oreilles baissées avec un sourire docile. Lors du contact, avec des mouvements rapides, il pousse le museau du dominant avec sa truffe, lui donne des petits coups de langue, le mordille légèrement. Il peut effectuer des mouvements avec les postérieurs, tel que le piétinement sur place ou lever un antérieur et l'orienter vers le congénère (figure 13). Socialement la soumission active est souvent un cérémonial de groupe où le leader est entouré par les autres membres de la meute, qui le lèchent, le mordillent ou le poussent avec le museau. Elle est également manifestée lors de salutations entre reproducteurs. Le loup vers lequel ce comportement est dirigé reste souvent stoïque dans une attitude distante. Parfois, il baisse les oreilles avec un léger sourire tout en remuant la queue. Pour Fox (93), cette attitude est imprimée d'une expression de plaisir extatique. Des menaces peuvent également succéder à une soumission active. Le bénéficiaire peut alors rester dans une position de pierre, la queue et les oreilles dressées éventuellement en grognant avant de s'éloigner dans une posture rigide. Il peut également saisir le museau du subordonné, le mettant parfois au sol, comme un père le ferait avec ses louveteaux. Ce comportement peut se réaliser très gentiment notamment entre une paire de reproducteur. Lors de soumission excessive ou lorsque le subordonné manifeste conjointement des agressions défensives ou des mouvements soudains, le dominant reste stoïque en réalisant des mouvements de l'épaule ou de la hanche voire de la tête en direction de la partie antérieure de son congénère. Il peut aussi affirmer sa dominance en grognant ou en plaquant l'autre au sol. Chez les jeunes, la soumission active peut être entrecoupée d'invitation ludique (93).



Figure 13 – Phase de soumission active (155)



- 1) L'inférieur s'approche en baissant la queue et les oreilles
- 2) Accroupi, il lèche le museau de l'individu dominant

Figure 14 – Polarisation sociale autour du dominant : soumission active et exploration olfactive par plusieurs loups (152)



↳ La soumission passive

Lorsque la soumission est plus intense, le loup peut réaliser une soumission passive. Le subordonné se couche alors sur le côté ou sur le dos, le postérieur levé, offrant ses régions anogénitales à l'inquisition de son congénère. Il peut également uriner. L'exposition du bas ventre a été interprétée comme un signal de soumission inhibant l'agression de l'adversaire qui parfois exécute des mouvements de morsure dans le vide (59) (figure 15).

Pour Schenkel (251), ces comportements de soumission sont des efforts pour une intégration sociale harmonieuse et amicale. Les différents types de soumissions correspondraient à des nuances en fonction de l'attitude ou de la tolérance du supérieur.

Toutes ces expressions faciales et corporelles peuvent être accompagnées de messages auditifs, tels que des grognements, plus ou moins forts en fonction du degré par exemple de menace ou de tolérance et/ou des gémissements, plus aigus et plaintifs, au rôle apaisant.

Figure 15 – Soumission passive (155)



Tableau 1 (selon Fox (84)) : résumé des différentes expressions associées à une augmentation et à une diminution de la distance sociale

<p>Expressions associées à une augmentation de la distance sociale et à l'agressivité</p>	<ul style="list-style-type: none"> - tête haute et cou tendu, - grognements, - aboiements, - plissement des babines avec contraction horizontale, - plissement des babines avec contraction verticale, - claquement de dents, - oreilles dressées vers l'avant, - regard fixe et menaçant, - yeux grands ouverts ronds, - oreilles aplaties tournées vers l'arrière
<p>Expression associée à une diminution de la distance sociale et à la soumission</p>	<ul style="list-style-type: none"> - tête basse et cou horizontal, - oreilles aplaties tournées vers les côtés, - sourire soumis, - rétraction horizontale des lèvres, - play-face, - léchage, - mordillement, - jeu de lutte des mâchoires, - regards fuyants et gémissements

C) Variations phénotypiques et expressions corporelles

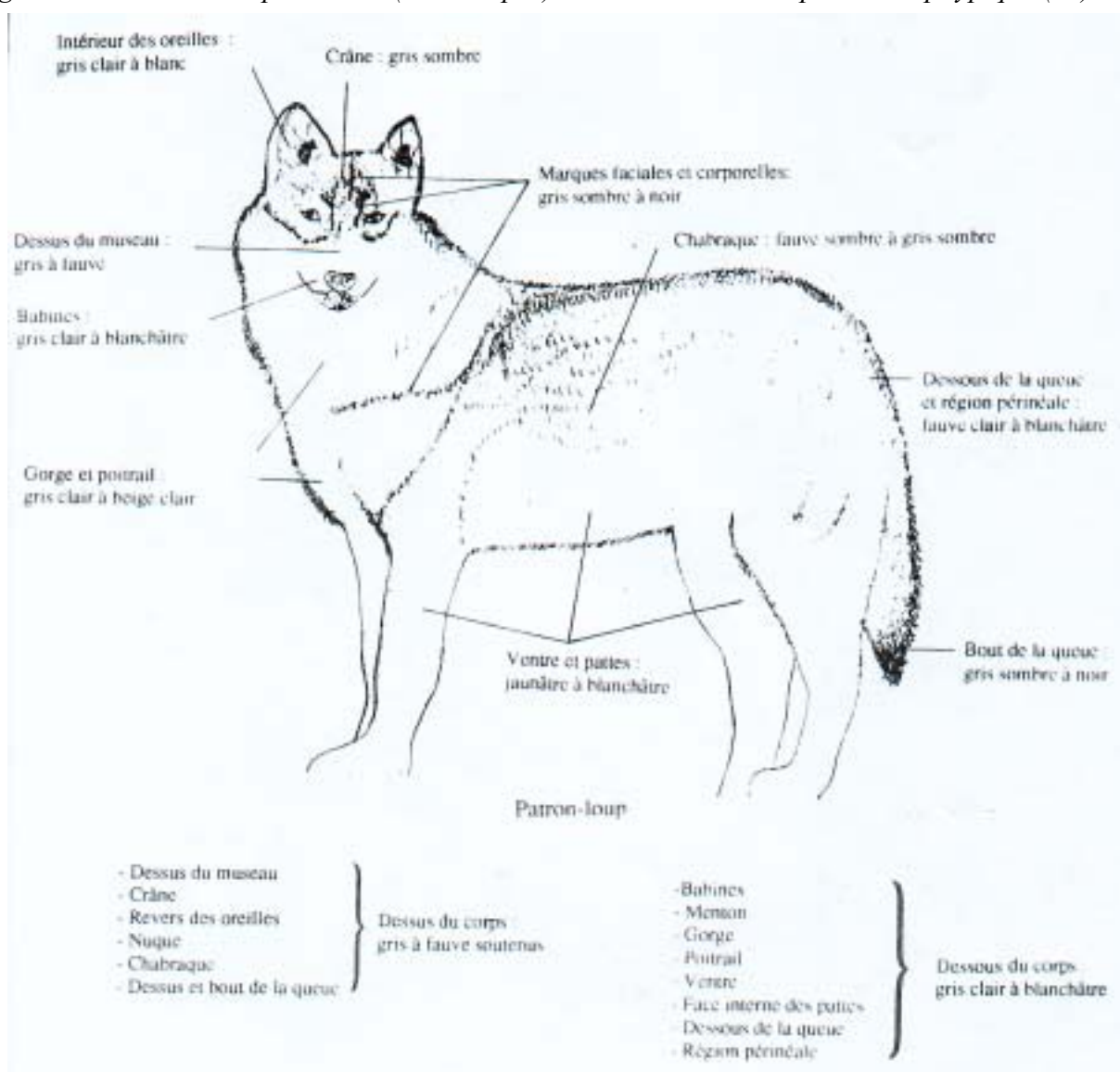
Le phénotype est généralement exprimé de telle sorte qu'il souligne la valeur du signal émis par une zone corporelle (82) (figure 16).

Par exemple, le pavillon auriculaire interne est blanc, bordé de noir. Le museau clair augmente la visibilité des lèvres noires.

La région supraorbitale est souvent accentuée par des couleurs plus sombres ou plus claires comme une sorte de sourcil. Cette partie est légèrement relevée lorsque l'animal est attentif et quand les yeux sont largement ouverts lors de regards agonistiques fixes. Elle est élevée médialement et baissée latéralement dans les expressions associées à des conflits ou à de l'anxiété, quand l'animal regarde alternativement devant et sur le côté. Les yeux sont étroits et les sourcils abaissés horizontalement lors de rencontres soumises (82). Ces mouvements sont étroitement associés avec ceux des oreilles préalablement décrits.

Les poils plus longs au niveau de l'épaule, sorte de crinière chez certains loups, et à moindre degré le long du dos sont généralement de couleurs différentes. Le ventre, présenté lors de soumission passive, est également blanc ou jaune clair. Le bout de la queue est généralement plus clair ou blanc soulignant ainsi la fréquence et l'amplitude des mouvements (99).

Figure 16 – Robe du loup commun (*Canis lupus*) : schématisation du patron loup typique (78)



D) Problèmes posés par l'analyse de la communication chez le loup

On vient d'évoquer les grands types d'expressions faciales et corporelles et le sens ou le message des signaux transmis ou émis.

Cependant, ceci ne représente pas une étude exhaustive de l'ensemble des signaux que peut émettre un loup. Feddersen Petersen (73), a ainsi pu délimiter chez le loup adulte 11 régions faciales expressives pour lesquelles 2 à 13 possibilités de signalisations sont notées. Par conséquent, un grand nombre de combinaisons de signaux est possible. L'expression globale, résultant d'une combinaison particulière, sera déterminante dans la communication. Chez le loup adulte, Feddersen Petersen observe ainsi environ 85 mimiques, dont 75 sont exprimées lors de communication intraspécifique.

De plus, le loup a une perception des mouvements beaucoup plus fine que la notre. Ainsi, le temps d'expression d'un comportement, sa vitesse ou sa lenteur, sa rigidité ou sa souplesse, son intensité, sont autant d'éléments qui participent à la signification d'un signal que l'observateur humain ne pourra nécessairement percevoir. Une analyse plus fine (ralenti par exemple), d'une séquence comportementale révèle une formidable complexité des signaux émis. Par exemple un loup s'approche, le corps rigide, droit, les oreilles comme le regard sont pointés vers le congénère qui s'éloigne lentement, recroquevillé sur lui-même, tout en découvrant ses dents. En fait lorsque ce dernier regarde rapidement le loup menaçant, celui-ci dans un mouvement aussi rapide, baisse les oreilles. Les deux se séparent alors calmement. En fait si certains items et leurs sens ou messages semblent se dégager, la communication entre loups présente un réseau de signes qui ne sont pas toujours complètement compris ou étudiés.

Par ailleurs, il existe peu de preuves expérimentales ou de données quantitatives. Lorsqu'elles existent, les résultats ne sont pas toujours si facilement prévisibles. Par exemple Mac Leod (174), s'est intéressé à l'expression de différents items posturaux des louveteaux entre eux ou avec les adultes. En fonction des différentes associations d'items observées, Mac Leod utilise un des modèles statistiques (multi dimensionnal scaling, cluster analysis), qui permet d'arranger les différentes postures observées sur un espace bi-dimensionnel. Par exemple, les items regarder vers et tête haute, seront préférentiellement reliés et proches l'un de l'autre. En fonction de la position des différents items, Mac Leod propose deux axes perpendiculaires formant deux types de continuum, dominant soumis et ludique sérieux. Certains résultats surprenants se dégagent alors de l'analyse.

L'item tête basse par exemple est en fonction des classes d'âges (2 à 3 mois, 1 à 2 mois, inférieur à 1 mois), proche respectivement du comportement dominant, sérieux et entre sérieux et soumis. Dans les deux dernières classes, il est relié aux items, queue haute, corps bas, regard fuyant, et dans la première classe aux items, corps bas, oreilles en arrière, regard fuyant. Ainsi, selon Mac Leod, le sens de cette composante dépendrait de la présence d'autres éléments posturaux et elle pourrait indiquer la vraisemblable initiation d'une interaction, agressive ou amicale.

L'item queue entre les jambes est relié aux items, oreilles couchées, couchées sur le côté, ce qui n'a rien de surprenant. Mais il est situé dans le cadre entre soumission et jeu probablement car il est souvent observé lors de jeu de poursuite et émis pour inhiber d'autres jeux de combats (cf également Fox (82)).

Finalement, il apparaît que les composantes posturales peuvent se dérouler dans un large éventail de combinaisons. De façon générale, peu de ces combinaisons observées peuvent être reliées à des comportements référencés dans la littérature (du type queue entre les jambes et couché sur le côté à partir du troisième mois pour la soumission passive ou regarder devant et dominance). Mac Leod suggère, soit l'existence d'un message par item postural et par conséquent un message unique en fonction des différentes combinaisons, soit

une hiérarchie des signaux (par exemple la posture queue haute est davantage signifiante que la posture des oreilles), lors de messages conflictuels à la manière des signaux ludiques (cf infra). Il s'agirait ainsi d'une métacommunication (communication à propos de la communication). Par exemple, l'item battre la queue qui n'est associé préférentiellement à aucune composante posturale, pourrait servir à une telle métacommunication. Le sens pourrait être : ce qui suit n'est pas à prendre au sérieux (175). De la même façon, on peut supposer, par exemple, que dans la gestion d'une interaction, dévoiler les dents la gueule ouverte, peut être un signal beaucoup plus saillant que les oreilles baissées.

Leibniz, dans sa conception de la perception supposait déjà une telle méta communication. Ainsi selon lui, la matière sensible recevrait une infinité de perceptions, de micro-perceptions, d'impressions et en composerait une à travers une détermination différentielle. Comme s'il existait une sélection de ces petites perceptions entremêlées, obscures, pour tirer une perception claire, distinguée, qui tranche par rapport aux autres, les rapports différentiels jouant un rôle de filtre qui distille du remarquable. Ces processus s'organiseraient différemment en fonction des prégnances et du contexte par exemple.

A cet égard, il est toujours important de considérer un signal dans le contexte qui le fait naître puisque la signification des signaux, comme le mentionnait déjà Wiley (cité par 1), sera fonction du contexte dans lequel ces réactions se manifestent. Les dimensions utilisées dans les nombreux modèles peuvent être des indicateurs de tels contextes, au sein desquels la composante posturale est observée (menace, dominance, assurance, confiance ou agression, versus apaisement, soumission, déférence, caractère amical ou peur). Cependant, autant l'analyse purement descriptive des expressions corporelles est peu sujette à controverse, autant leur interprétation en terme de facteurs motivationnels est loin de former un consensus. Pour Lorentz ou Zimen, les expressions faciales sont corrélées à des états internes de peur ou d'agressivité. Pour d'autres, elles seront effectuées selon un continuum de dominance soumission et agression ou peur pour Abrantes, ou joueur sérieux pour MacLeod. Ce même auteur suggère d'ailleurs de remplacer la dimension descriptive du continuum dominance soumission par une dimension motivationnelle de type assurance déférence. Alors que le continuum joueur sérieux peut être aussi bien motivationnel que descriptif (173). Devant de telles divergences d'approches, on peut s'interroger sur leurs validités. Il est important de se rappeler que ces interprétations sont purement inférentielles, conceptualisées. Il reste difficile de certifier que le message de tel signal correspond à tel état interne.

La modélisation des expressions comportementales telle celle de Lorentz par exemple, est loin d'être exempte de toute critique. Par exemple, assigner telle posture à tel facteur émotionnel causal, suppose que ce comportement est l'expression directe de la motivation sous-jacente. Dans le schéma proposé par Lorentz, la figure c représente un animal en situation de peur. C'est ce qui expliquerait les oreilles baissées etc ... Cependant, le même type d'expression faciale se rencontre, par exemple, lors de salutations après la chasse ou chez une louve lors de sollicitation de nourriture de ses louveteaux. On peut alors largement supposer que l'état émotionnel de l'animal, dans ces contextes, n'est pas alors nécessairement la peur. De manière similaire lors de combats ritualisés, les deux protagonistes ont les oreilles baissées.

Prenons un autre exemple. On considère que les gestes de soumission et d'apaisement sont des mouvements ritualisés qui sont devenus indépendants des comportements qui les ont initiés, perdant leur finalité première pour créer de nouveaux buts que l'animal poursuit par eux-mêmes : s'opposer à l'agression, la canaliser vers des voies non nocives et freiner ses effets préjudiciables pour l'espèce (59). Ainsi, la soumission active comprend les éléments comportementaux dérivés de la sollicitation de nourriture exprimés par les jeunes vis à vis de leurs parents (léchage des babines ou du museau, contact avec une patte ...) La soumission passive comporte des éléments comportementaux qui évoquent le nettoyage des parties

génitales du jeune, notamment pour stimuler le réflexe d'élimination. Ainsi par exemple, l'état émotionnel semble bien différent lors de sollicitation de nourriture et lors de soumission active. On peut alors supposer chez l'adulte la possible variabilité des états motivationnels lors de l'expression de ce comportement.

Par conséquent, l'analyse motivationnelle des signaux de communication chez le loup est donc loin d'être pleinement comprise. Qui plus est, certains auteurs, notamment Hinde (cité par Mac Leod 173-174), considèrent que c'est précisément lorsqu'il existe un conflit de motivation (l'animal n'est pas certain de ce qu'il doit faire) que la plupart des signaux sont émis. Pour Hinde, un des facteurs déterminant est le comportement du rival dans l'interaction. Ainsi, l'émission d'un signal impliquerait, supposerait une sorte de négociation sur le déroulement de l'interaction. Cette idée corroborerait les observations de Zimen (312) ou de Mac Leod (174-175), selon lesquelles les formes les plus sérieuses d'agressions ne sont pas signalées. Les actions agressives chez le loup dans ce cas ne sont pas dépendantes des actions du partenaire. Finalement, il est important de considérer le fait que la plupart des descriptions évoquées relèvent de descriptions statiques, alors que la communication est dynamique. Les études de Moran nous aident à mieux comprendre la communication posturale dans un cadre dynamique.

E) Cadre spatial et communication posturale dynamique

Comme on vient de le voir, l'analyse de la communication entre loups par l'observation des postures corporelles et/ou des mimiques faciales peut prêter à confusion. Les critères formels peuvent ainsi souvent être confondus avec des critères fonctionnels. Afin d'éclaircir ce problème, Moran s'est intéressé plus particulièrement à la relation qui existait dans l'agencement des mouvements entre deux partenaires. Il accorde ainsi une importance toute particulière à la description des mouvements en fonction d'un référentiel qui est le partenaire et non pas l'observateur.

Pour Moran, le concept d'espace individuel joue un rôle essentiel dans la dynamique des rencontres sociales. Dans cette optique, ce n'est pas tant l'expression corporelle qui est importante mais la distance entre les deux partenaires, leur orientation relative ainsi que l'établissement de points de contact référentiels. L'avantage de cette approche, est de permettre une description formelle, selon des variables quantitatives.

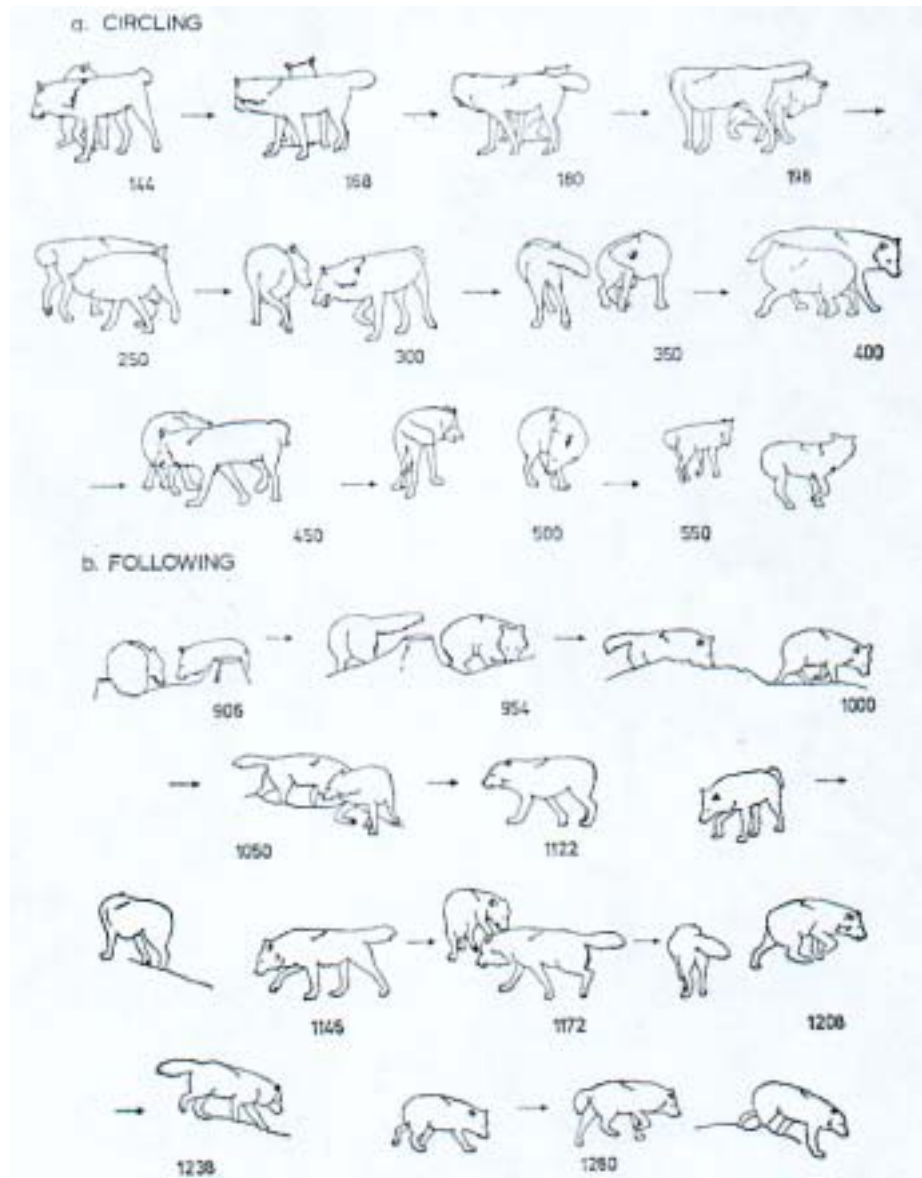
Ainsi, trois variables sont définies en fonction du partenaire : la distance qui les sépare, leur orientation relative et leur point d'opposition, c'est à dire la partie corporelle la plus proche du partenaire. Deux variables sont définies par rapport à l'environnement : le changement d'orientation de la ligne passant perpendiculairement entre les épaules et la progression de l'animal le long de cette ligne. La combinaison de ces variables décrit alors l'état de la configuration entre loups. Moran étudie ces variables dans une relation dyadique particulière lorsqu'un loup supplante son partenaire. Ainsi, un animal nommé (s) approche son partenaire (d) qui part dans la direction opposée avec ou sans interaction. Ce type d'interaction représente 75 % des 2 823 interactions sociales enregistrées de juin 1975 à janvier 1977 (205). Lors de chaque interaction d'éviction, (s) porte les oreilles dressées vers l'avant, la queue plus ou moins haute et les membres postérieurs tendus. (d) porte les oreilles aplatis vers l'arrière, la queue entre les membres qui sont plus ou moins fléchis.

Parmi toutes les configurations qui seraient possibles, Moran établit quatre configurations stables qui peuvent être maintenues au cours du temps, notamment par des mouvements compensateurs des partenaires. Ces configurations impliquent la fixation de certains points d'oppositions et une fixation temporaire des autres variables.

Si les loups sont espacés, c'est à dire éloignés à plus de une demi-distance de la longueur d'un loup, les points d'oppositions seront toujours le bassin de (d) avec la partie

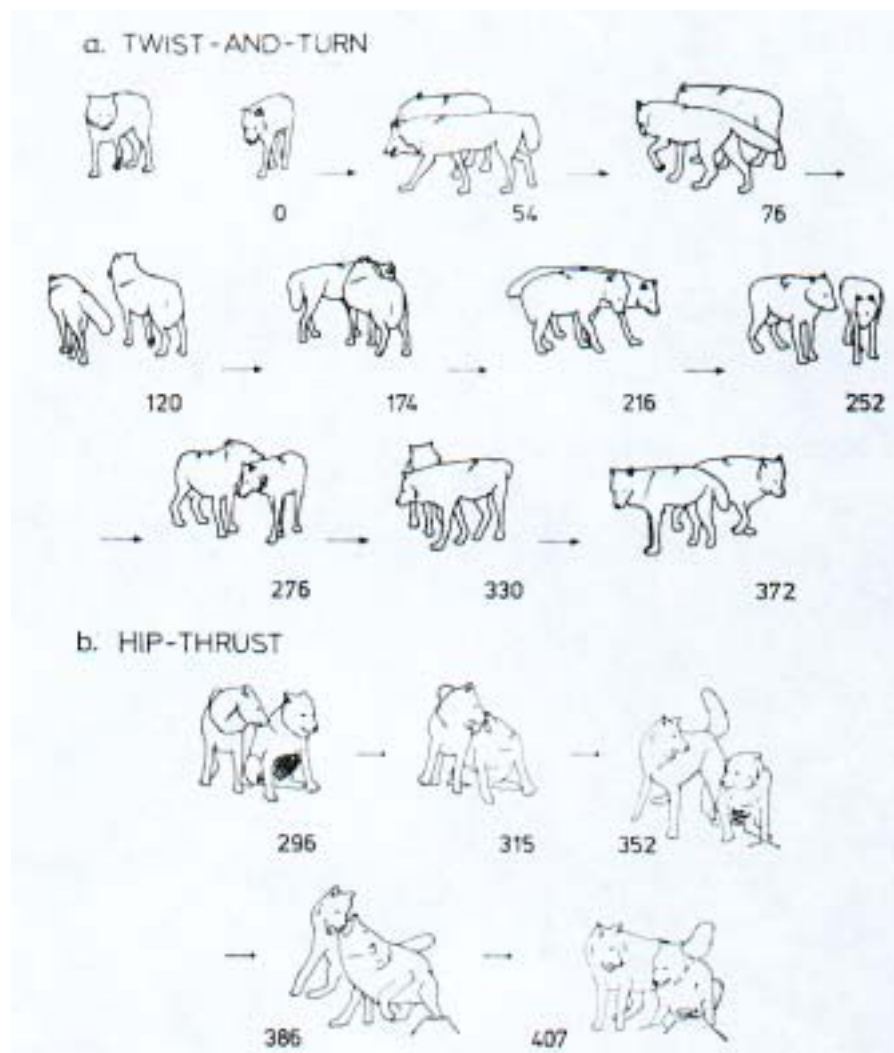
antérieure de (s). Deux types de configuration sont alors possibles. Soit une configuration circulaire anti-parallèle (orientation entre 135 et 180°), soit une configuration du type se suivre, parallèle (orientation en 0 et 45°) (figure 17). Ce type de configuration peut durer jusqu'à trente minutes, en moyenne une minute.

Figure 17 – Configuration de type circulaire (a) et de type se suivre (b) (205)



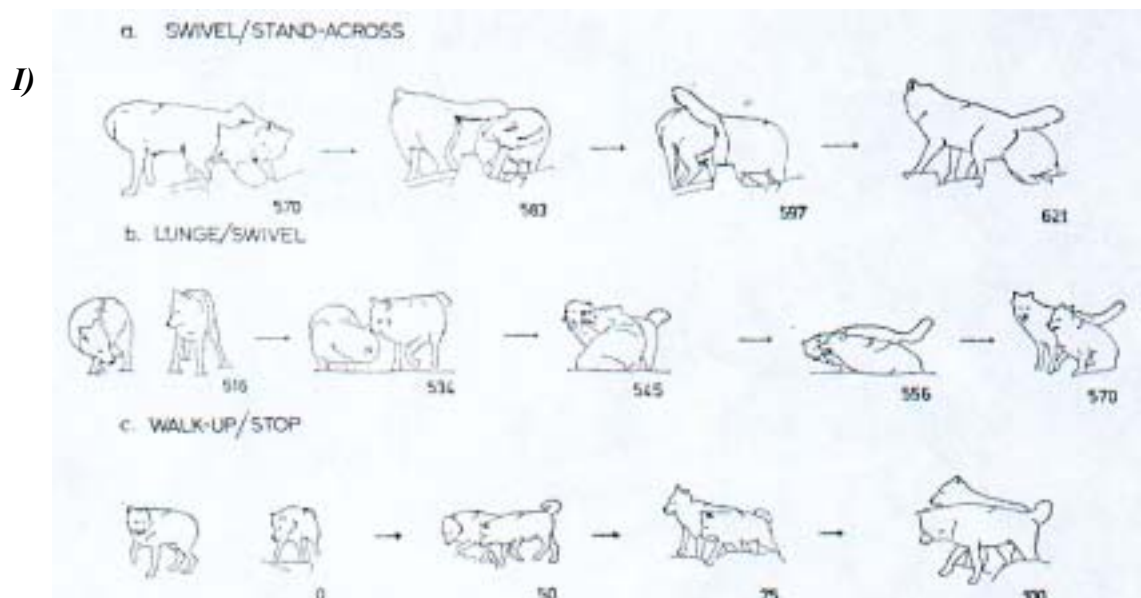
Si les loups sont proches l'un de l'autre, les points d'oppositions seront toujours les deux parties antérieures des deux loups, soit dans la configuration pendulaire en rond (twist and turn) (orientation entre 45 et 90°), soit dans la configuration appui de la hanche (hip thrust) (orientation parallèle) (figure 18). Dans la première, le sommet du T est toujours assuré par (s) et la base par (d). La configuration est maintenue par des mouvements assez lents. La deuxième est réalisée avec en alternance des absences de mouvements. (d) essaye souvent de changer de position alors que (s) cherche à maintenir une position parallèle. Des grognements forts, des claquements de dents et des rétractions des babines sont observés chez les deux animaux. (s) exécute des mouvements de queue amples et vigoureux lors du contact avec le dos de (d).

Figure 18 – Configuration pendulaire en rond (a) et appui de la hanche (b) (205)

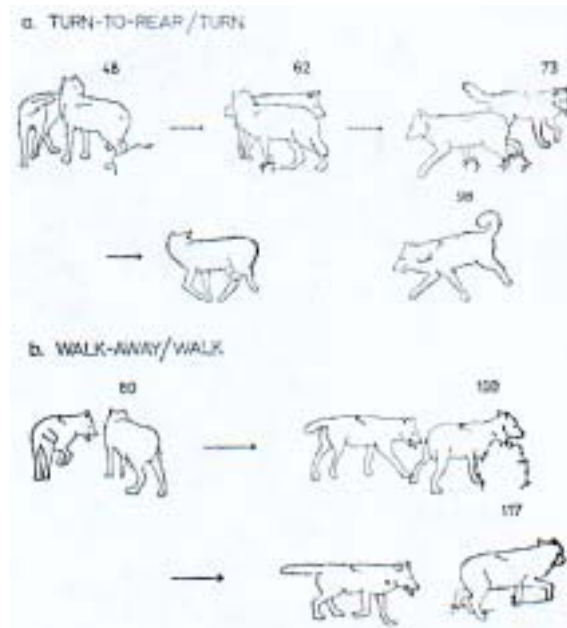


Entre ces positions stables temporellement (c'est à dire dont les variables restent assez constantes), Moran met en évidence cinq transitions différentes (figure 19).

Figure 19 – Phase de transition entre les configurations stables (205)



II)



➤ **Ia** représente la transition d'une configuration circulaire à une configuration où la distance diminue. Elle est réalisée par un changement lent de (d) de 180°.

➤ **Ib** représente une transition dans une configuration se suivre, (d) ralentit puis tourne rapidement et vigoureusement de 360° quand la distance diminue.

➤ **Ic** ressemble à Ib mais (d) ne tourne pas et laisse revenir (s) vers son épaule ;

➤ **IIa** traduit une augmentation de la distance entre les deux partenaires par un changement d'orientation de (d) suivi par (s).

➤ **IIb** : (d) s'éloigne de (s) tout en restant assez parallèle.

Ainsi, toutes les transitions sont initiées par (d). De plus, la durée, la direction, l'amplitude des mouvements individuels apparaissent régulées par la nécessité d'être orchestrées avec les mouvements du partenaire, pour rester conformes à certains modèles relationnels qui règlent leurs relations spatio-temporelles. Ceci rappelle l'importance de l'interaction lors de la communication.

D'un point de vue fonctionnel, on remarque que les points d'oppositions sont toujours la gueule de (s) avec l'arrière train de (d) pour des distances supérieures à un demi-loup, mais à une distance où (s) peut se précipiter pour mordre (d). Aussi (d) cherche à rester à une certaine distance pour minimiser autant que possible les morsures de (s). Inversement, lors de distances proches du contact, les points d'oppositions sont les régions antérieures des deux individus. Pour Moran, il s'agirait d'une technique de blocage des morsures potentielles de (s). En effet, la configuration de l'appui de la hanche s'accompagne presque toujours de tentatives de morsures des deux animaux près de la tête et de l'encolure. D'autre part, ils montrent les crocs lors de cette configuration beaucoup plus souvent que lors des autres séquences. Dans tous les cas, les loups grognent bruyamment et fréquemment et (s) fait de vigoureux mouvements de la queue. Par ailleurs, Moran observe que les blessures sérieuses sont situées au niveau de l'arrière train. Ainsi, (d) lors d'un contact plus proche éviterait le contact de son bassin avec la gueule de (s) et assurerait une défense potentielle en maintenant sa tête opposée à celle de (s). Lors d'interaction en face à face, les loups se dressent sur leur postérieur et se battent vigoureusement. Les interactions apparaissent donc suffisamment structurées pour permettre au partenaire à la fois d'éviter mais aussi de réaliser un combat lors de changements sociaux par exemple.

Mech (186), a observé le même type d'agencement spatial lors de la rencontre de deux loups étrangers dans les Territoires du Nord Ouest. Celui qui prit le rôle de (s) était sur son territoire, voyageant avec sa partenaire et leur descendance restées 300 mètres derrière. Durant deux minutes, les loups sont restés près l'un de l'autre et effectuaient le même type de manœuvre que celles citées ci-dessus, se contournant, cherchant à se mordre jusqu'à ce que le loup étranger prenne la fuite poursuivie alors par les deux résidents sur 1,2 kilomètres. Aucune blessure ne fut infligée. Etant donné le caractère fatal que peuvent prendre ces rencontres, Mech suppose l'existence d'un lien de parenté, et/ou l'expression d'un comportement de défense réalisé avec succès par le loup étranger.

Pour conclure, on gardera en premier lieu à l'esprit la grande finesse et complexité des signaux visuels exprimés par les loups, notamment dans leur agencement dynamique. Certains signes peuvent alors passer inaperçus à l'expérimentateur, en raison de leur fugacité.

L'analyse d'un signal, d'un item comportemental paraît difficile en raison de son association à d'autres expressions corporelles (tension ou relâchement, rigidité ou souplesse corporelle, positions respectives des corps dans l'espace, posture haute ou basse, position d'autres saillances visuelles : queue, lèvres, regards ...), dont les multiples combinaisons pourraient conférer autant de sens à l'expression globale, mais également dans la mesure où certaines de ces expressions semblent suggérer l'existence d'une méta communication.

Difficulté d'analyse surenchérie par le fait qu'elle ne peut être séparée du contexte dans lequel le signal surgit. C'est sur ce point, que l'analyse de la communication du loup reste la plus sibylline, puisque l'interprétation de la signification d'un signal restera difficile voire trompeuse sans la prise en compte conjointe du contexte dans lequel ce signal est émis. La signification d'un signal n'a de sens que sous l'angle d'une vision de loup. Aussi, il apparaît évident que les tentatives d'interprétation en termes motivationnels, causals (peur ...), voire fonctionnels ou conceptuels (dominance, soumission ...) achopperont sur le caractère éclectique des propositions des différents auteurs.

Pour essayer de comprendre la signification d'un signal, on peut essayer de l'appréhender à travers son rôle dans une communauté de loups. Rôle qui certainement s'apparente à l'autorisation ou non d'un contact, d'une proximité sociale au sein d'un espace qui peut être investi d'une valeur biologique, d'une prégnance particulière (proies, louves en chaleurs, lieu de repos ...).

La communication entre loups pourrait s'appréhender objectivement comme la manifestation d'expressions corporelles différenciées entre deux ou plusieurs individus, qui constituerait une forme de négociation, portant sur une tendance dominante, sur une forme d'extériorité propre à un contexte particulier. Cette négociation pourrait porter prioritairement sur des facteurs d'ordres spatiaux, oscillants entre deux pôles. Le premier comme espace individuel, zone propre, espace corporel critique. Le second comme espace partagé, investi conjointement, pré-requis à la cohésion du groupe, essentiel à sa survie, notamment sous la forme d'une attraction sociale stigmatisée sur quelques individus. Le passage de l'un à l'autre pourrait se faire selon une circulation de prégnances qui constitue ce que l'on nomme contexte. C'est l'analyse de ces prégnances, comme biologiquement signifiantes pour les loups et la meute, qui peut permettre de donner un sens ou message au signal. Prenons une prégnance alimentaire, elle pourra conditionner l'expression de signaux dans le maintien d'un espace propre, lors de la consommation d'une proie. Au retour de la chasse du mâle reproducteur, cette prégnance engendrera un espace commun nécessaire au partage de la nourriture. Alors que dans les deux cas, le mâle dit dominant pourrait exprimer le même type de signaux, (par exemple en s'approchant avec une posture haute et rigide), dans le premier il

impliquera le maintien ou l'établissement d'un espace propre, individuel, dans le deuxième son partage. La posture haute pouvant signer alors une invitation aux salutations que les autres membres acceptent par leurs « soumissions actives ». Dans un troisième cas, ce même mâle dans une posture haute, acceptera les salutations soumises de sa partenaire avant de partager par exemple avec elle, le même lieu de couchage. Dans ces trois cas, même si les signaux paraissent semblables, « l'état d'esprit » des protagonistes et par conséquent la signification du signal sont nécessairement différents.

Quoi qu'il en soit, la communication entre loups reste un sujet insuffisamment compris et dont on découvre de plus en plus la richesse. Richesse d'un répertoire comportemental dont les composantes s'acquièrent et se structurent, se combinent graduellement au cours de l'ontogenèse, source d'une communication subtile, de différents messages. Le jeu pourrait ainsi apprendre aux louveteaux à tromper, duper un partenaire ou négocier avec lui (175). Abordons ce sujet.

III) Ontogenèse des comportements agonistiques et des jeux sociaux

A) Présentation

Chez les loups, les jeux sociaux sont observés avec une fréquence élevée de la sixième semaine à 24 mois. Ils incluent des jeux de mimiques, de luttes, de morsures, de sauts, de courses ou des jeux « sexuels » par exemple.

Lors des premières semaines de vie, les louveteaux essaient de maintenir un contact avec les objets chauds dont bien sûr font partis les membres de la portée. Les louveteaux se déplacent vers les points de contacts corporels, notamment en fléchissant leur cou. Les objets à proximité de leurs gueules sont mâchés, sucés ou mordus, ils incluent leurs propres corps comme ceux de leurs frères et sœurs. Puis les louveteaux émettent des mouvements de pattes vers les objets proches, notamment en mouvement. Durant le premier mois, les louveteaux ne réalisent pas de coactions sociales (ils ne sont pas interactifs avec les autres). Ils deviennent mieux coordonnés sur une base individuelle, et plus réceptifs aux traits saillants de leur environnement. Puis au cours du deuxième mois, les louveteaux sont plus réceptifs aux actions de leurs partenaires sociaux, établissant des relations sociales dont les jeux font partie intégrante (175).

Lors du jeu, les louveteaux expriment des items comportementaux qui sont également utilisés dans des contextes agonistiques ou de prédateurs chez l'adulte. Cependant, ces items sont exprimés de manières différentes. Ainsi, certains signaux sont exprimés selon une intensité typique de manière stéréotypée, qui donne une impression d'exagération lorsqu'ils sont associés à des signaux de neutralité. L'amplitude du signal en tant que telle n'est pas nécessairement différente par exemple d'une menace sérieuse. Cependant, la vitesse de changement d'expression est différente. Ainsi, le signal est émis rapidement et répété plusieurs fois avant, par exemple, de se figer dans une pose. L'expression faciale peut être interrompue par l'introduction d'autres signaux de jeux (exemple secouer la tête d'un côté à l'autre, étendre la patte avant vers un congénère). Par ailleurs, les jeux sont accompagnés de vocalisations typiques différentes des vocalisations agressives (72).

B) Les jeux de mimiques

Durant les trois premiers mois, 19 % des comportements sociaux enregistrés chez les louveteaux relèvent d'une communication mutuelle de signaux exagérés, localisés presque exclusivement au niveau de la face (jeux de mimique). Ces jeux de mimiques sont réalisés sans contacts physiques. Le corps reste immobile, couché, assis ou debout à côté du

congénère avec qui une transmission réciproque de signaux est réalisée, pendant parfois plus d'une heure. Ce type de jeu augmente significativement à partir de la quatrième semaine. Les louveteaux jouent ainsi sans esprit agressif. Le répertoire des mimiques comprend à cet âge au moins 23 signaux individuels, d'intensité variable. Au début (4 à 6 semaines), chaque signal est exprimé de façon exagérée et un seul signal de jeu par expression faciale est réalisé. La figure 20 montre par exemple une mimique de jeu avec seulement un plissement de museau chez un louveteau de six semaines.

Figure 20 – Jeu de menace exprimé par un simple froncement du museau chez un louveteau de six semaines (71)



La figure 21 montre le même type de signal avec la gueule ouverte, souvent utilisé comme signal d'invitation ludique. Après l'âge de 7 – 8 semaines, les signaux sont émis dans un grand nombre de combinaisons différentes, chaque mimique comprenant plusieurs signaux de jeux exagérés. Ainsi, différentes formes de comportements, agonistique, apaisant ou de contact, sont exprimés, impliquant des éléments tel que le museau, les lèvres, les yeux, la peau du front et des oreilles. Chaque mimique de jeu reste toujours caractérisé cependant par une intensité élevée d'un nombre limité de signaux spécifiques.

Figure 21 – Jeu de menace avec la gueule ouverte (71)



La figure 22 présente une mimique couramment exprimée (70 % des expressions à trois mois) (71). Elle montre un plissement du museau, un dévoilement des dents et une ouverture de la gueule, mais les autres signaux additionnels, présents lors de menaces authentiques chez l'adulte, ne sont pas exprimés (figure 23). Ainsi, le corps est relaxé, les oreilles ont une position neutre (c'est-à-dire exprimée quand l'animal ne manifeste pas d'activité particulière) et l'adversaire n'est pas fixé. Au contraire, les louveteaux le regardent sur le côté, le regard dirigé dans la distance qui les sépare, dans le vide, ou sur un autre point que la face. Ce coup d'œil, découvrant la sclère au niveau du canthus latéral, est typique du « play-look ». Le partenaire dans cet exemple répond par une morsure d'invitation au jeu, de faible intensité.



Figure 22 – Jeu de menace exprimé par une gueule largement ouverte, un plissement de museau et un dévoilement prononcé des dents (jeu de mimique) chez un louveteau de huit semaines (72)

Figure 23 – Menace défensive d'un loup adulte (72)



La mimique de jeu peut être interrompue par un signal de jeu comme un coup de tête pour solliciter son congénère. Il apparaît que la réponse à la mimique de jeu diffère en fonction de la nature du premier signal. D'un autre côté, il existe des mimiques dont le sens du signal n'est pas toujours clair pour l'observateur. En fait, l'observateur passe souvent à

côté des signaux subtils, pas toujours évident à observer. Ce peut être un mouvement des yeux ou des oreilles vers l'arrière de la tête, exprimé de manière saccadée et rapide voire un sourire soumis réalisé rapidement mais exagéré. A cette invitation, le congénère répondra alors par des mimiques de jeux qui peuvent être précédés par des signaux plus clairs du type secouer la tête, comme s'il répondait que la sollicitation au jeu a été comprise (71). Exceptionnellement d'autres éléments de communications, notamment corporels, sont émis lors de communication ludique.

La figure 24 montre par exemple l'expression de l'item poils hérissés alors que l'expression faciale ressemble à un masque et la position corporelle ne semble pouvoir être reliée à une situation sociale particulière.

Figure 24 – Hérissément de poils isolé durant une communication de jeu alors que l'expression faciale est comme un masque (71)



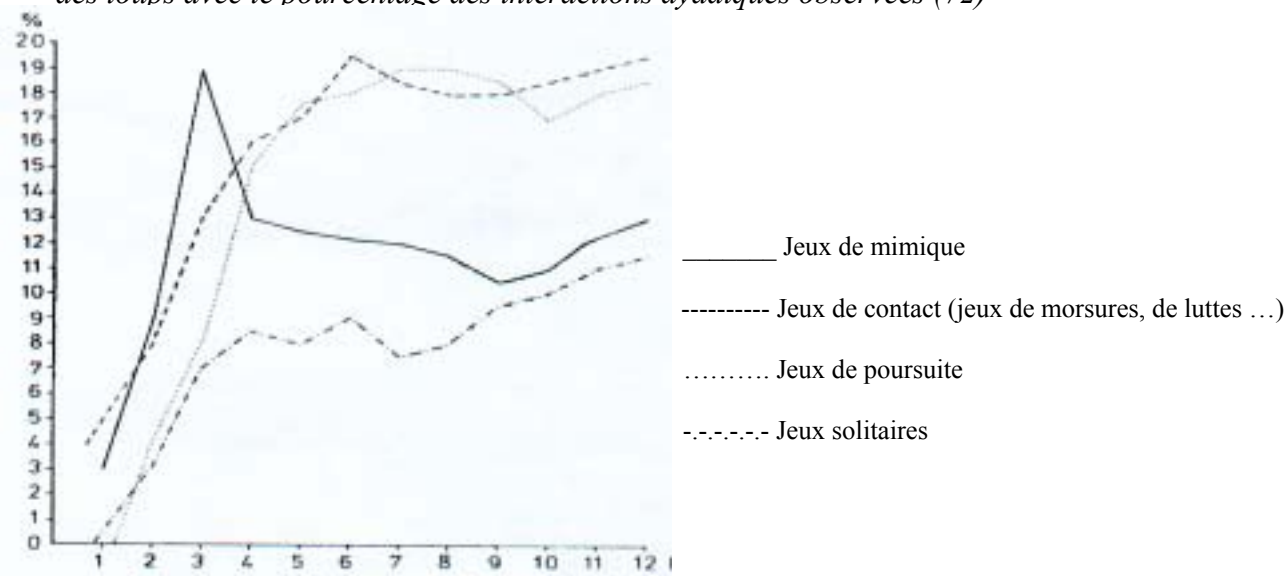
Mac Leod (175), a étudié la manifestation de certains items comportementaux et le comportement émis subséquentment par les louveteaux. Par exemple, jusqu'à les cinquièmes semaines, lorsqu'un louveteau lève la queue verticalement, il mord un congénère dans 30 à 70 % des cas. De plus, plus de 56 % des morsures émises entre le 28^{ème} et le 30^{ème} jour sont réalisées avec la queue dressée. Cependant, au cours du troisième mois, les louveteaux ne réalisent plus cet item. L'auteur émet l'hypothèse que le fait de lever la queue est initialement une expression comportementale incontrôlable, un état motivationnel interne (du type rougir quand on est embarrassé). Par la suite, les loups posséderaient un contrôle sur cette expression et seraient capables de la supprimer. Dans une autre étude, Mac Leod (174), a pu mettre en évidence une association de plus en plus structurée entre les composantes posturales au cours du développement. Alors que la plupart des composantes posturales sont rapidement acquises, leurs associations se développent graduellement au cours de l'ontogenèse, avec une différenciation et une intégration croissante. Cette structuration croissante se traduit par un couplage de plus en plus étroit entre certains items et une plus grande dissociation parmi d'autres. Selon l'auteur, chacune de ces combinaisons pourrait révéler des messages différents de ceux fournis par chacun des signaux. Les jeux entre louveteaux ainsi que les contacts avec les adultes joueraient un rôle essentiel dans cette structuration.

C) Les autres types de jeux

En plus de ces jeux de mimiques, les louveteaux réalisent d'autres types de jeux. Les jeux de contacts qui impliquent des contacts corporels entre les partenaires sociaux sont les plus précoces et les plus fréquents durant toute la première année.

La figure 25 présente la fréquence des différentes formes de jeux durant la première année des loups.

Figure 25 – Fréquence des différentes formes de jeux durant la première année des loups avec le pourcentage des interactions dyadiques observées (72)



C'est au cours de ces jeux de contact, ou des jeux de course ou de sauts, que le louveteau imite les différentes positions du corps, des membres postérieurs, de la queue ou tout élément de communication. Mais lorsque les positions du corps sont hautement expressives, les mimiques faciales sont absentes. Les jeux de contact évoquent des jeux de combat de faible intensité (161). Les protagonistes essaient de se mordre doucement les uns les autres, tirant par exemple sur la fourrure d'un. La morsure du jeu est typiquement donnée alors que la gueule est largement ouverte, la mimique faciale ne présentant pas de signaux de menace. Les combats présentent les exagérations caractéristiques du jeu (gueule largement ouverte ...). Les conflits sérieux sont de l'ordre de l'exception et si cela se produit lors d'une morsure un peu sévère, l'interaction est rompue, par leur propre initiative (dès l'âge de 30 jours, les louveteaux poussent leurs congénères par un mouvement de hanche pour rompre l'interaction (82)), ou par l'intervention des adultes. Ainsi, contrairement au coyote et au renard gris par exemples, les jeux peuvent durer sur de longues périodes.

De la deuxième à la cinquième semaine, les morsures mutuelles se réalisent surtout au niveau du museau, des oreilles ou de la peau de la nuque et du garrot (figure 26).



Figure 26 – Morsure du museau lors de jeux de contacts chez les louveteaux (72)



Figure 27 – « Soumission » durant les jeux de combats



Fox (82), a étudié deux groupes dont un était composé d'individus élevés jusqu'à quatre semaines en privation visuelle. Dans les deux cas, les individus montraient une approche et un contact plus important au niveau de la tête et du garrot. La peau du garrot est généralement saisie. L'orientation préférentielle vers cette zone, qui prélude vraisemblablement à la position en T observée plus tard, semble liée au positionnement en cercle chez les nouveaux nés et le repos de la tête sur l'épaule du congénère. Après la huitième semaine, les morsures sont orientées vers le garrot et le cou, elles sont souvent combinées alors avec des mouvements de tête (qui ressemblent à ceux utilisés pour la mise à mort de petites proies), des étreintes ou des luttes (congénère poussé). Durant le deuxième mois, certaines des interactions peuvent devenir douloureuses, notamment en raison de la poussée des dents. La réponse des louveteaux peut alors être un sursaut ou un gémissement. Le dévoilement des dents ou des grognements apparaissent alors au cours de certaines de ces interactions. Elles sont suivies soit par une rupture de contact soit par des morsures réciproques. Pour Mac Leod (175), c'est au cours de ces interactions que les louveteaux établissent leurs relations sociales. A partir du troisième mois, les interactions incluent alors des jeux de rôles, chaque partenaire jouant successivement un rôle différent. Certains signaux, qui auront une valeur de soumission ou de dominance ultérieure, sont alors exprimés de manière exagérée (figure 26 et figure 27). Les signes de détresse (gémissement ...) sont alors de nouveau rares. Au cours de ces jeux de rôles, une fois le rôle déterminé pour une interaction donnée, les louveteaux accorderaient peu d'attention aux actions de leurs partenaires. Mac Leod parle alors d'un changement de stratégie comportementale (175). Au

fur et à mesure que les louveteaux grandissent, les situations sociales qui sont jouées dans les différents jeux sociaux correspondent de plus en plus à leur rôle ou rang ultérieur.

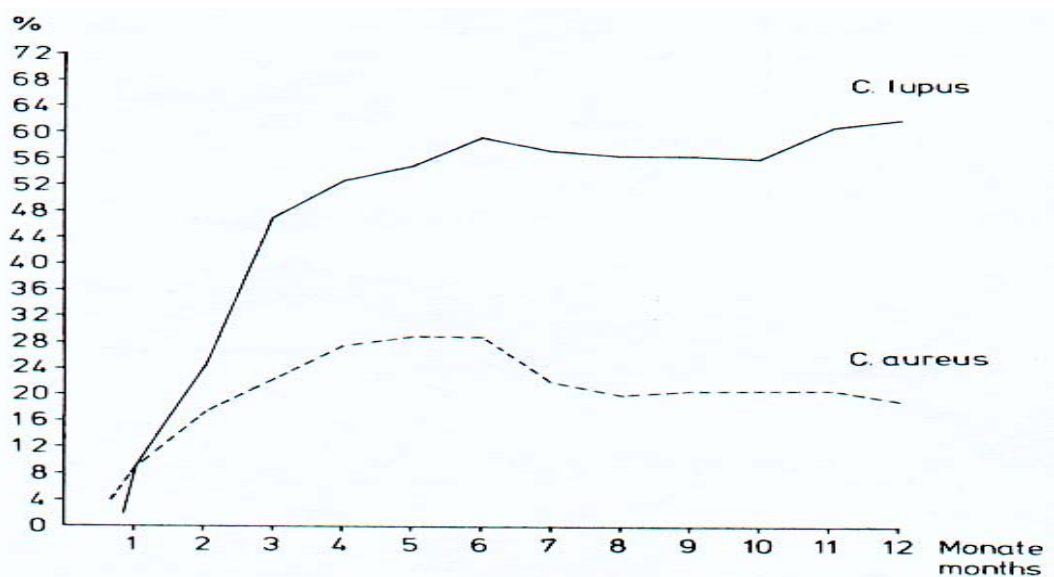
Cette période correspond également au développement des jeux de course avec des poursuites mutuelles, démarrant par une course soudaine. L'agencement de ces poursuites avec des louveteaux à l'affût rappelle étrangement le comportement de prédation des adultes. Les louveteaux se cachent puis tour à tour bondissent sur la cible qui continue sa course, avant que celle-ci ne s'arrête pour continuer avec des jeux de morsures et de luttes par exemple (expérience personnelle). Selon Fox (82), le port de la queue entre les jambes est fréquemment observé lors des jeux de poursuites. Il interviendrait pour inhiber les jeux de combats ultérieurs.

Les jeux utilisant des items propres aux comportements reproducteurs sont également réalisés.

En dernier lieu des jeux solitaires beaucoup moins fréquents que les jeux sociaux, sont observés (avec un bâton par exemple ...). Ils peuvent faire suite à des jeux sociaux lorsqu'un des partenaires a rompu l'interaction, le louveteau restant redirigeant ses mordillements sur un objet. Chez le loup, les jeux sociaux représentent la part la plus importante des activités de jeux. Ils sont par ailleurs plus fréquents et s'étalent sur une plus longue période comparativement aux autres canidés (figure 28).

D) Comparaisons avec les autres Canidés

Figure 28 – Fréquence des jeux sociaux chez 16 loups et 12 chacals durant leur première année (72)

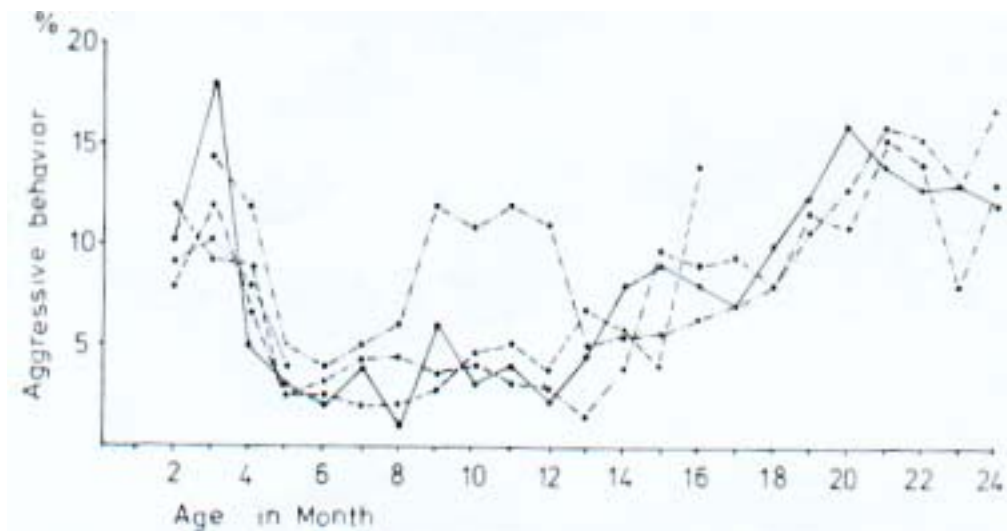


Chez le coyote, le renard ou le chacal doré, la période de jeu est très courte comparativement au loup. Par ailleurs, chez ces espèces moins sociales, les jeux sociaux sans agressivité ne sont observés que lorsque les jeunes se séparent en petits groupes, ou en paires, vers l'âge de 10 à 12 semaines. A ce stade, les interactions agonistiques diminuent et les relations de dominances sont déjà établies. Les combats entre jeunes conditionnent ces arrangements et les évitements entre individus. Une fois ces groupes formés, les jeux sociaux sont plus stéréotypés et moins variés que ceux du loup. Les éléments de communication sont moins nombreux et moins différenciés (les jeux de mimiques sont absents, les jeux solitaires souvent plus fréquents) (72). Chez le loup, les jeux sociaux plus importants permettent d'intégrer et d'affiner, petit à petit, des signaux de communications

subtiles, notamment par les jeux de mimiques, comme si le louveteau exprimait différentes combinaisons pour former des séquences de plus en plus différenciées. Il émet ainsi une communication plus différenciée et plus subtile qui devient déjà évidente durant la période juvénile. Par ailleurs, les comportements agonistiques sont plutôt rares chez les jeunes loups comparativement aux autres canidés.

La figure 29 montre la fréquence des comportements agressifs, pour cinq portées étudiées par Zimen, jusqu'à leur maturité (312). Chez le chacal par exemple, la fréquence des relations agonistiques est multipliée par deux par rapport à celle des loups (72). La très faible agressivité des louveteaux et des juvéniles est encore plus importante l'été. En fait, les comportements agonistiques sont observés le plus souvent autour de la nourriture, dans la mesure où l'absence d'un maintien des distances entre individus, ne bloque pas les altercations agressives, comme chez les adultes. De plus, quelques secondes après un combat, les jeunes peuvent jouer ensemble ou dormir l'un à côté de l'autre. (312). Dès l'âge de huit semaines, les louveteaux défendent leur pièce de viande vis à vis d'autres louveteaux et des adultes. Cependant, les louveteaux peuvent fréquemment changer de place et de repas avec un autre louveteau. Souvent un louveteau peut réduire une distance interindividuelle, par des invitations au jeu envers un congénère qui défend son butin. Il peut le distraire temporairement afin de lui subtiliser une pièce de viande pour la défendre subséquemment ou la laisser quelques instants après. Pour Fox (34), à la différence des coyotes, des renards ou de beaucoup de chiens qui présentent au même âge une distance individuelle marquée, celle exprimée par les louveteaux est beaucoup plus fluctuante. Finalement, les comportements agressifs réels ne sont pas observés avant qu'ils n'atteignent leur seconde année.

Figure 29 – Fréquence des comportements agressifs au cours de l'ontogenèse pour 5 portées de loups (312)



CHAPITRE XVI

ORGANISATION DE LA VIE SOCIALE CHEZ LE LOUP

Nous venons d'étudier la richesse d'expression des signaux participant à la communication intraspécifique chez le loup ainsi que leur développement. Appréhendons à présent la manière dont ces signaux s'intègrent dans l'établissement d'une vie sociale structurée au sein d'une meute. C'est à partir de l'analyse de ces signaux que bons nombres d'auteurs ont inféré l'existence d'une vie sociale hiérarchisée. Nous aborderons dans ce sens un des modèles proposés par Zimen, faisant référence dans la littérature, avant de nous intéresser aux différentes études réalisées afin d'élucider une hiérarchie sociale chez le loup, pour nous focaliser finalement sur le concept même de hiérarchie de dominance, élément essentiel à l'appréhension de la vie sociale chez le loup et dont l'analyse est loin cependant de former un consensus.

D) Modèle social développé par Zimen

A) Structure de la meute

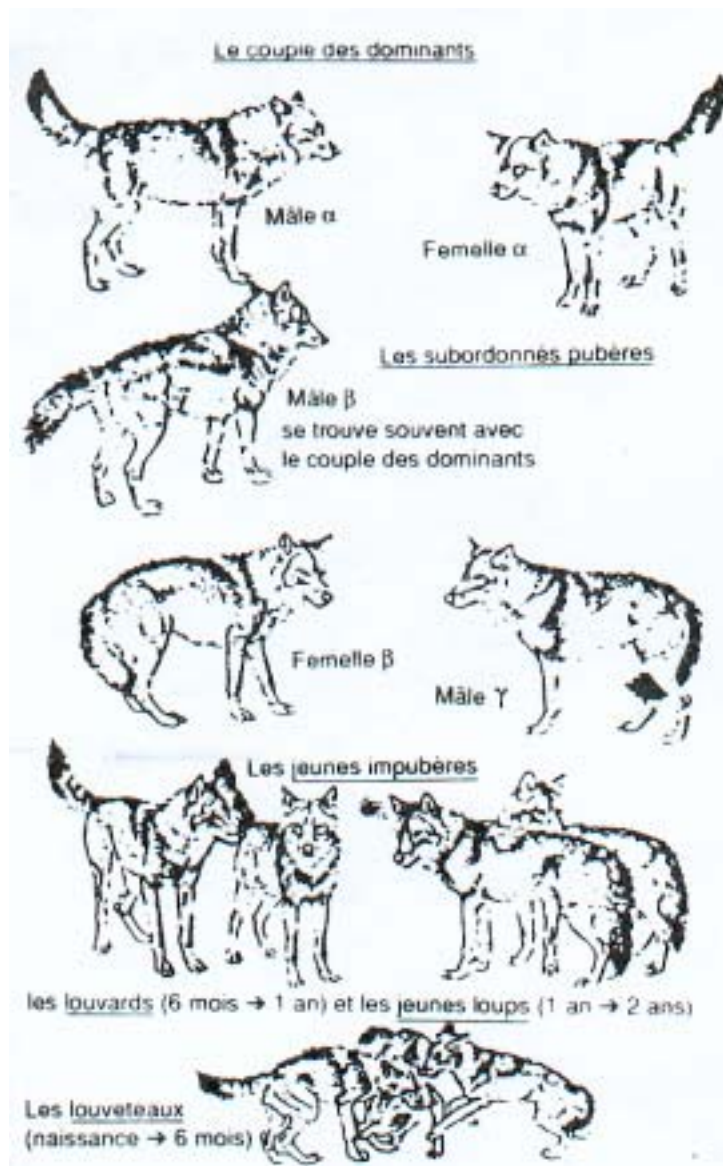
Zimen a étudié une meute de loups pendant plus de dix ans dans un enclos de 500 mètres carrés. Pour étudier l'organisation sociale du groupe, Zimen a utilisé les expressions qualitatives des loups (postures, attitudes), lors de rencontres avec un congénère. Pour évaluer le rang social dans les meutes de loups, Zimen a utilisé comme critère, la fréquence des postures de soumission active (312). Le dominant porte sa queue haute et les oreilles droites portées vers l'avant. A l'approche du dominant, les dominés baissent la tête et couchent les oreilles en arrière. Malgré la variabilité des positions hiérarchiques des individus d'une même meute, Zimen relève certains invariants de même que Schenkel (251), sur différentes meutes captives (312).

Deux ordres coexistent. Généralement l'un chez le mâle, l'autre chez les femelles (cf. également 87-152-173-261). Après les individus alpha, au sommet de cet ordre, se tiennent les loups de rang intermédiaire (adultes, subadultes) puis les individus de rang inférieur (juvéniles). Dans chacun de ces sous-groupes, il existe peu ou pas d'ordre chez les mâles alors qu'il existe un ordre linéaire chez les femelles. Ensuite se situent les louveteaux sans ordre entre eux, sinon temporaire lors du nourrissage ou de l'obtention d'un objet, généralement après le premier hiver. Enfin, en bas de l'échelle hiérarchique, se tient l'individu nommé bouc émissaire, chassé de la meute, attaqué par une partie ou la totalité des individus. Le traitement qui lui est infligé dépend notamment du rang qui était le sien précédemment et est appliqué par ses rivaux. S'il s'agissait d'un animal de haut rang, impopulaire, toute la meute peut intervenir. Les instigateurs de l'exclusion peuvent être uniquement des rivaux du même sexe qui l'ont destitué ou uniquement les subdominants, auquel cas il peut alors se trouver protégé par les individus de haut rang. Dans la nature, un tel individu s'enfuit plus au moins temporairement. Les relations de dominance entre sexes existent entre loups de classes différentes. Il existe une structuration hiérarchique en fonction de l'âge, un plus vieux dominant souvent un plus jeune.

Sur la meute étudiée par Zimen, les individus qui composaient le groupe ont changé (par exemple sur les dix années d'observations la position du mâle alpha fut occupée par six loups différents). Cependant, sept entités furent généralement relevées. Le mâle et la femelle

alpha, le mâle bêta, les mâles adultes subordonnés, les femelles adultes subordonnées, les mâles juvéniles, les femelles juvéniles et les louveteaux (cf. figure 1).

Figure 1 – Organisation sociale dans une meute (313)



Pour Zimen, les relations de dominance entre deux animaux sont basées sur leur expérience mutuelle, qui a permis à chacun d'eux d'affirmer une relative force ou faiblesse à l'égard de l'autre. Ces relations ne sont pas nécessairement basées sur des combats réels mais exprimées davantage par le degré de liberté sociale de chaque loup lors de rencontre sociale. Plus les initiatives d'un subdominant sont supprimées par un dominant, plus forte est la dominance. Mais une relation de dominance entre deux loups est souvent dépendante des relations individuelles avec les autres membres du groupe. Par conséquent, le rang n'est pas le simple reflet d'une somme des relations dyadiques.

B) Sociogrammes

A partir des positions établies, Zimen s'est intéressé à l'organisation entre émetteurs et receveurs, de 47 comportements qu'il représente sous forme de matrices. Il divise alors les comportements sociaux des loups en quatre catégories (313).

➤ Contacts sociaux à caractère neutre (amical)

Ils regroupent les items du type contact de museau, flairage de la fourrure ... Ces patterns comportementaux sont les plus fréquemment observés.

➤ Comportements agressifs

Ils regroupent les menaces offensives sans contact physique, les comportements pour imposer avec contacts corporels, les morsures inhibées, l'encercllement, l'exclusion, les morsures sévères, le maintien à distance, les comportements suivre, poursuivre, chasser.

➤ Les comportements de soumission

Ils regroupent les soumissions actives et passives.

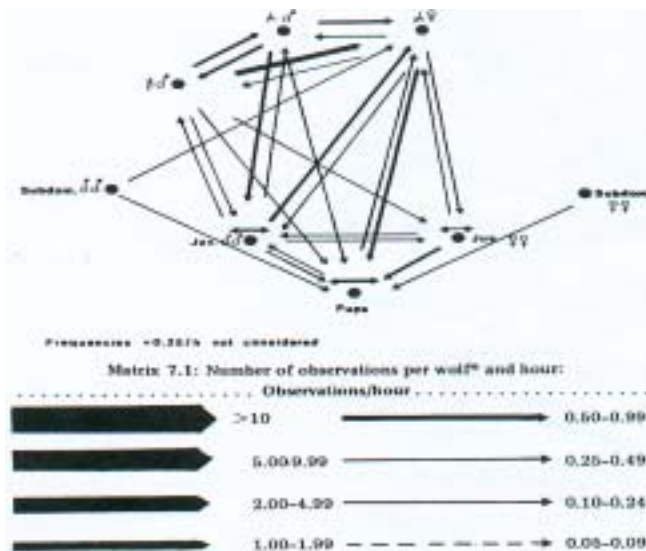
➤ Les comportements de jeu ainsi que les comportements sexuels et territoriaux déjà abordés

En fonction du nombre d'observation de chacun de ces items et des loups qui les manifestent, Zimen établit une matrice des comportements sociaux sous la forme d'un sociogramme en fonction du rang des individus (313).

1) Les contacts neutres

Ils sont surtout exprimés par les individus alpha, le mâle bêta ainsi que les juvéniles et les louveteaux. Les individus de bas rang les manifestent moins fréquemment. Les loups les moins impliqués dans ces contacts (adultes de bas rang), présentent une tendance à s'écarter volontairement du groupe, ou alternativement sont forcés de quitter le groupe par des actions individuelles ou concertées des autres membres. Pour Zimen, ces comportements jouent un rôle important dans l'établissement et le renforcement des liens nécessaires à la cohésion du groupe.

Figure 2 – Sociogramme pour le comportement de reniflement de la fourrure (313)

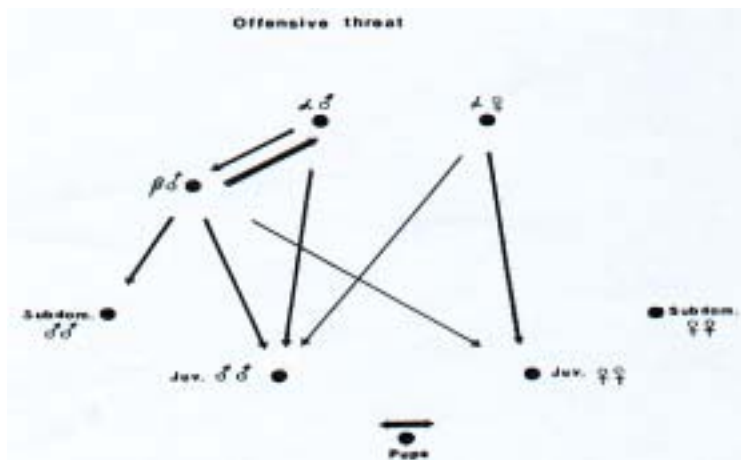


2) Les comportements agressifs

↳ Les menaces

Elles sont soit défensives en réaction à une agression (51 %), soit offensives émises spontanément (23 %). Dans la plupart des cas, elles closent la confrontation. Les menaces offensives sont en particuliers exprimées entre individus de haut rang, de même sexe et en direction des juvéniles. Pour Zimen, elles participent au maintien de la dominance. Le mâle bêta est plus enclin à manifester ces comportements, vis à vis du mâle alpha pour le tester en vue d'un changement éventuel et vis à vis des autres, pour maintenir son statut (cependant la plupart de ces menaces s'expriment lors de la période de reproduction) (figure 3).

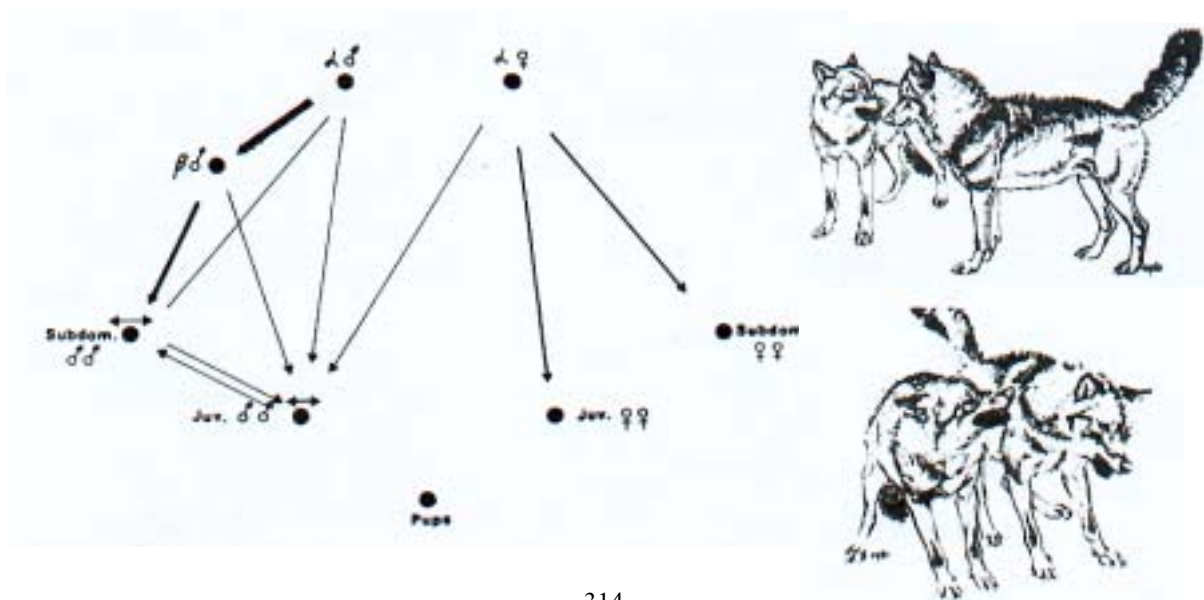
Figure 3 – Sociogramme pour les comportements de menaces offensives (313)



↳ Les comportements imposants (dont le résultat est l'éviction du partenaire)

Ils sont réalisés par les individus de haut rang vers le congénère dont le rang est le plus proche. Ils sont donc associés à l'établissement et au maintien des relations de dominance. Ils sont rarement observés lors des conflits pour les sources de nourriture ou les places de repos (figure 4).

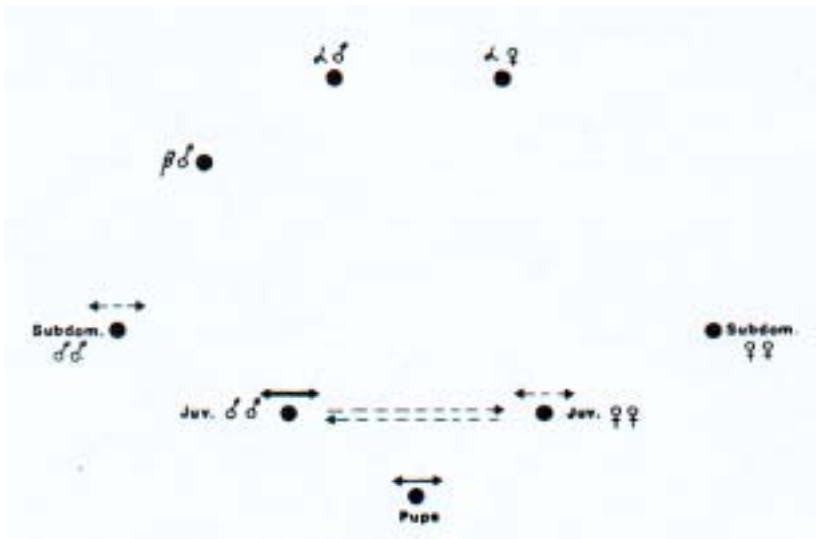
Figure 4 – Sociogramme pour les comportements imposants (313)



↳ Les morsures inhibées

Elles font suite à des menaces ou des comportements d'évictions. Elles sont accompagnées de grognements et de menaces. Les protagonistes souvent se lèvent sur les membres postérieurs. Elles sont principalement réalisées par les individus qui n'ont pas établi de hiérarchie, notamment les juvéniles.

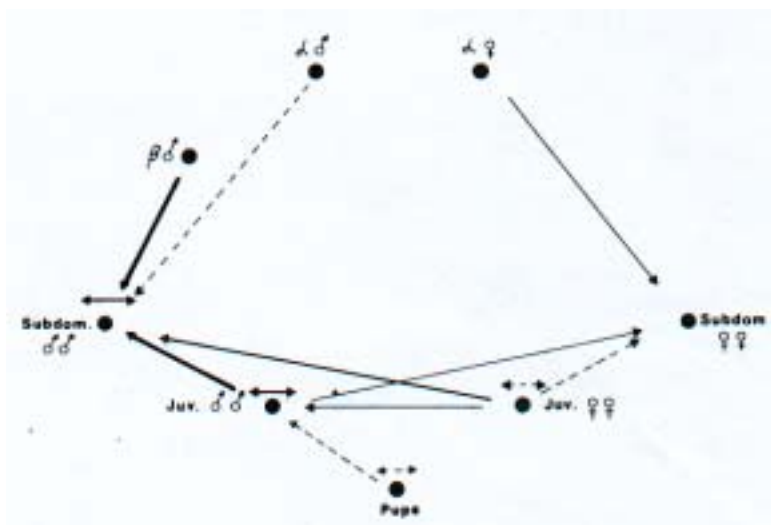
Figure 5 – Sociogramme pour le comportement de morsure inhibé (313)



↳ Encerclements et attaques

Le bouc émissaire est encerclé par plusieurs loups qui tentent de le mordre, parfois sévèrement. Le mâle alpha participe rarement. Le mâle bêta initie souvent ce comportement suivi par les jeunes. Lorsque la femelle alpha occasionnellement se joint ou initie les attaques en groupe sur les femelles de bas rang, ses morsures sont rarement inhibées (figure 6).

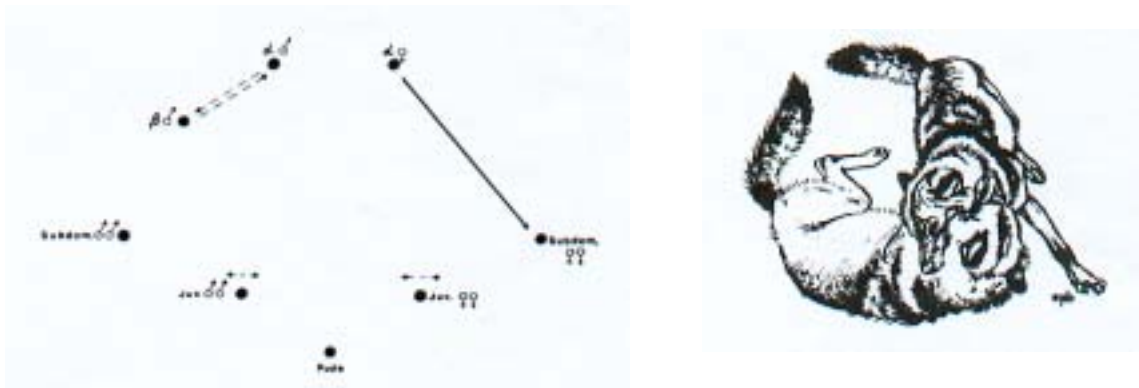
Figure 6 – Sociogramme pour le comportement d'encercllement (313)



↳ Morsures sévères

Le loup exécute des morsures acharnées secouant la tête, entraînant des blessures sévères. Elles sont prodiguées essentiellement par la femelle alpha contre les autres femelles mais également lors de combats de dominance entre le mâle bêta et le mâle alpha ou entre juvéniles (figure 7).

Figure 7 – Sociogramme pour le comportement de morsure sévère (313)



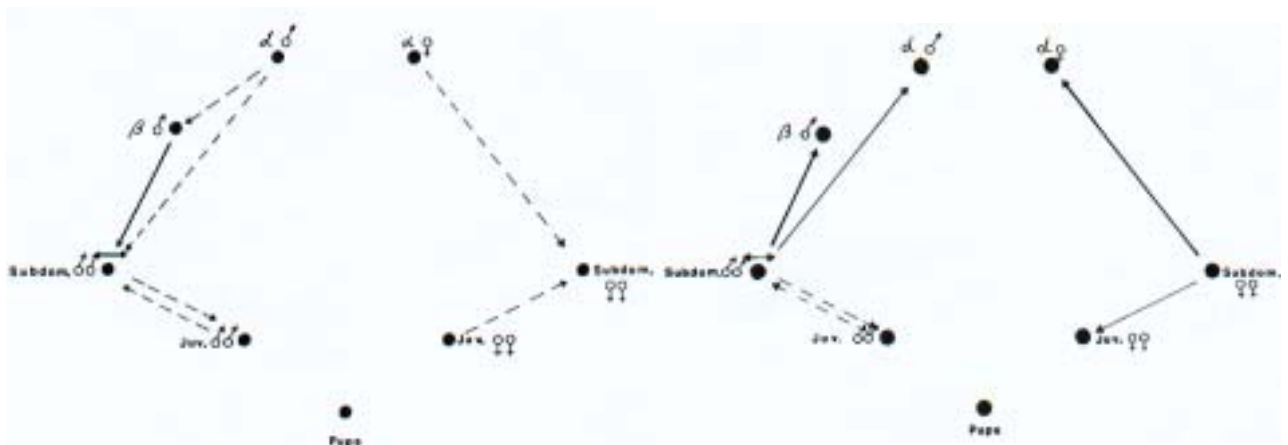
↳ Comportements d'évictions

Ces comportements sont émis pour supplanter un congénère. Ils sont souvent réalisés par le mâle bêta à l'encontre des mâles de bas rang, souvent suivi par les juvéniles. Les femelles évitent généralement la femelle alpha et ses aides juvéniles. La femelle alpha, lorsqu'elle suit une autre femelle, cherche à appréhender sa victime pour la mordre, parfois, suivie par les juvéniles. La femelle manifeste ce comportement beaucoup plus rarement que les mâles mais de façon beaucoup plus agressive. Le mâle alpha est particulièrement tolérant (figure 8).

Figure 8 – Sociogramme pour les comportements d'évictions (suivre, garder ses distances, chasser, fuir) (373)

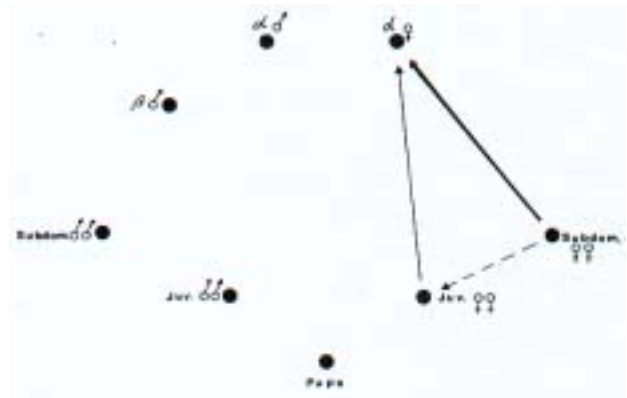
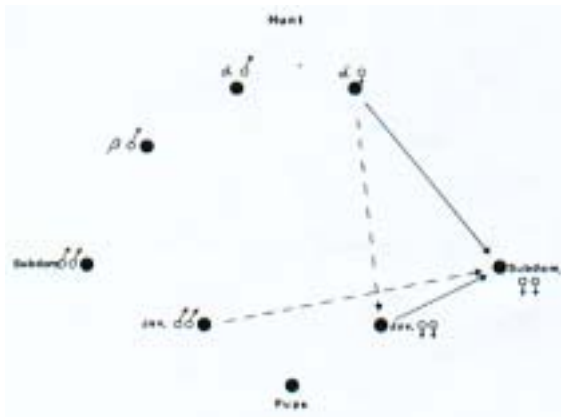
Suivre

Garder ses distances



Chasser

Fuir

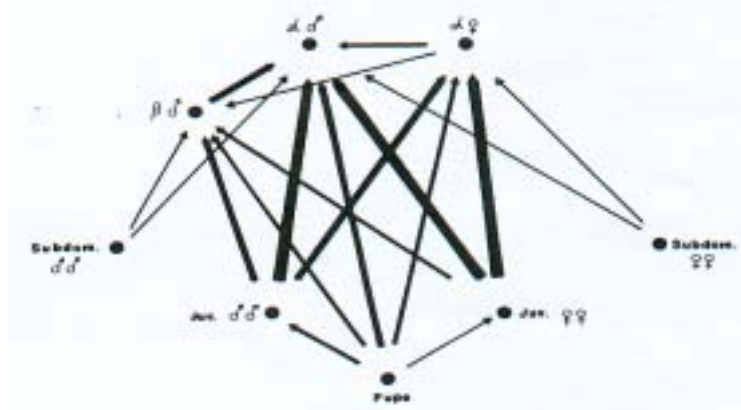


2) Les comportements de soumission

↳ Soumission active

C'est un comportement souvent cérémonial au début d'une période d'activité, souvent initié par les jeunes vers les loups plus vieux. Ils sont ciblés dans 40 % des observations vers le mâle alpha et réalisés de la part de tous les membres du groupe. La femelle alpha reçoit ces comportements surtout de la part des juvéniles et des louveteaux. Le mâle bêta par les mâles mais aussi les femelles plus jeunes. Les juvéniles le reçoivent de la part des louveteaux. La femelle alpha manifeste ce comportement à l'égard du mâle, notamment lors de sollicitation de nourriture ou lors de la saison de reproduction. Il est préférentiellement réalisé par les individus de rang inférieur vis à vis des loups de statut supérieur. Ce comportement diminue lors de tendance à l'expansion dans la hiérarchie ou lorsqu'un loup est sévèrement réprimé par un loup supérieur. Son absence signe souvent une instabilité dans les relations de dominance et précède fréquemment les conflits. Les louveteaux ciblent vite ce comportement vers les individus de haut rang et peu vers les adultes subordonnés, plus ou moins écartés du groupe. Zimen utilise cet exemple pour corroborer l'idée selon laquelle les relations entre deux individus sont tributaires des relations sociales de chaque animal avec les autres membres du groupe. Ce comportement s'apparente finalement à un comportement apaisant, indiquant l'infériorité et l'absence d'intention de compétition (figure 9).

Figure 9 – Sociogramme pour le comportement de soumission active (313)



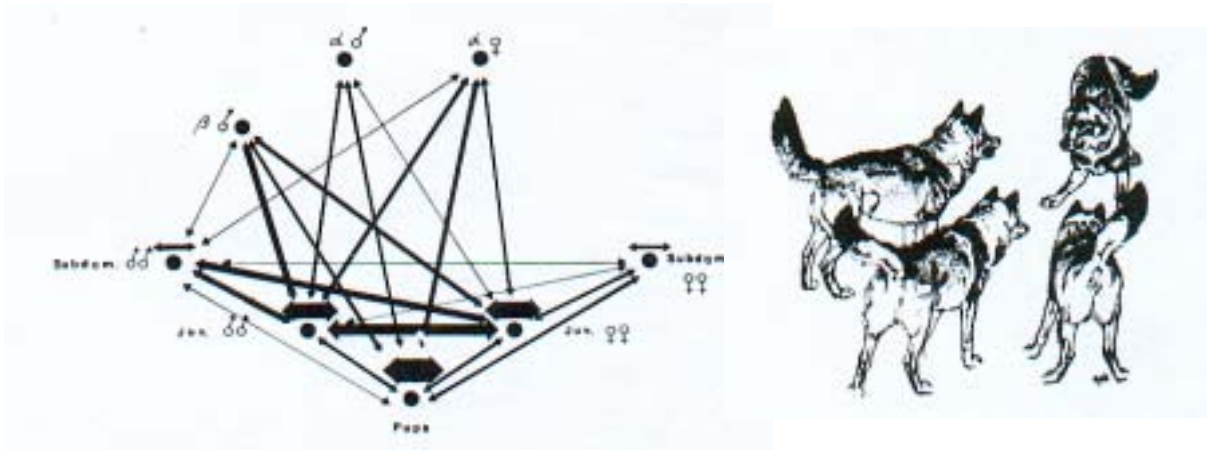
↳ Soumission passive

Elle est essentiellement dirigée vers le mâle bêta. Celui-ci apparaît finalement comme une plaque tournante agressive selon Zimen. Elle n'est jamais réalisée pour mettre fin à une attaque sévère dont les réactions subséquentes sont la fuite ou la défense intensive.

3) Le comportement de jeu

Il est observé entre les louveteaux, les juvéniles et les subordonnés de même sexe. Il est réalisé également par tous les membres de la meute avec les juvéniles et les louveteaux. Les sollicitations ludiques peuvent être utilisées afin de rediriger des tendances agressives d'un congénère vers des activités de jeu, en particulier par les subordonnés. Tous les membres du groupe peuvent manifester ce comportement vis à vis de leurs congénères, de telle sorte que ce comportement participe largement au maintien d'une cohésion sociale dans le groupe (figure 10).

Figure 10– Sociogramme pour les comportements de jeu avec contact corporel (313)



L'étude de Zimen apparaît finalement relativement exhaustive, en abordant différents comportements sociaux et leur agencement dans l'organisation de la meute. Elle met en avant une distribution différenciée des comportements entre les loups formant des sphères sociales distinctes, ce qui semble donc corroborer l'organisation hiérarchisée proposée à partir de l'organisation des comportements de soumission active. Cependant, la prise en compte de plusieurs comportements sociaux souligne une complexité certaine, qui semble voilée par la mise en évidence d'une hiérarchie claire via l'utilisation d'un seul item comportemental.

Intéressons nous à d'autres études qui ont cherché à analyser l'organisation sociale des loups.

II) Notion de hiérarchie et de dominance vue sous l'angle de différentes études

A) Etudes de Moran et Landry

➤ Moran (206), a étudié les interactions agonistiques d'une meute de loups pendant 21 mois en s'attachant aux comportements d'évictions, préalablement décrit par l'auteur (204-205). Ces comportements représentaient 2 098 interactions sur les 2 823 enregistrées, de juin 1975 à février 1977. Le groupe initial (juin 1975), était composé d'une femelle adulte de cinq ans (Zelda) qui a donné naissance l'année précédente à cinq louveteaux (3 femelles, Kluane,

Jupiter et Grey et 2 mâles, Milford et Thor). Le père de la portée, un vieux mâle est mort peu de temps avant le début de l'étude. Deux sœurs (Sally et Suzie) de deux ans, furent introduites peu de temps avant le début de l'étude. Le groupe fut formé après un déplacement par avion dans un nouveau lieu. A la fin de l'étude (février 1977), la meute était composée de huit adultes de plus de trois ans et de jeunes de un an.

La figure 11 présente les fluctuations majeures qui sont survenues durant l'étude. La flèche 1 indique le moment où Zelda fut supplantée par Klua, avant cette date elle était à l'origine de toutes les interventions supplantives observées. La flèche 2 indique une diminution des interactions sociales dues à la naissance des petits. La troisième flèche, un changement majeur quand Suzie et Sally ont cherché à supplanter Zelda.

80 % des interactions évictives ont concerné trois paires regroupant quatre femelles. En l'occurrence, Zelda avec Sally, Suzie et Kluane. Trois périodes ont été distinguées. Durant la première, Zelda réalise des comportements d'évictions sur Suzie et Sally. Dans la seconde, c'est Kluane devenue mature qui les réalise sur Zelda et Sally et Zelda sur Sally et Suzie. Dans la dernière, c'est Suzie qui manifeste ces comportements sur Zelda uniquement (figure 12).

Figure 11 – Fluctuations des interactions de dominance et autres interactions (206)

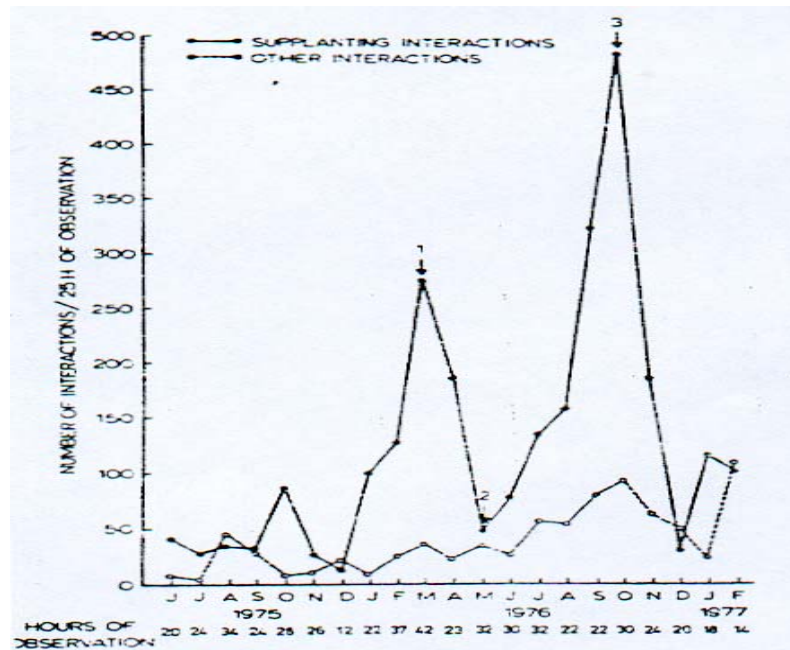
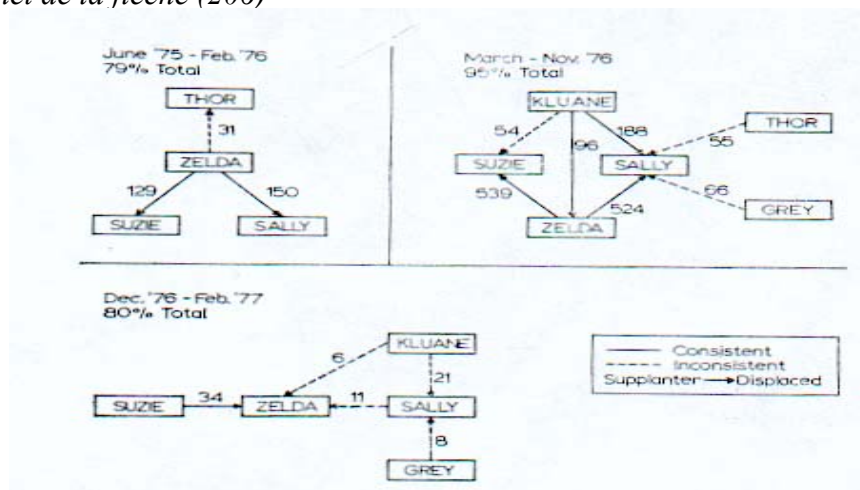


Figure 12 – Relations entre loups de la meute étudiée par Moran. Ne sont prises en compte que les interactions qui ont représenté plus de 5 % des interactions totales. Le loup déplacé est au sommet de la flèche (206)



Les changements de dominance observés (cf. Zelda Suzie, Zelda Sally, Kluane Zelda), furent rapides et sans raison apparente, tel que des combats ou des challenges, que Zimen qualifie de tendance à l'expansion des subordonnés.

Une distinction peut être faite quant aux circonstances d'apparitions des interactions agonistiques.

Dans le premier cas (flèches pointillées de la figure 12), ce comportement est exprimé de manière inconstante et se produit sporadiquement à proximité de la nourriture. Les protagonistes maintenant une proximité dans d'autres situations, sans incident (exemple Kluane et Sally).

Dans le second (flèches noires), les interactions évictives sont réalisées constamment, que l'animal soit proche ou éloigné. Pour toutes les autres paires, les interactions agonistiques sont rares ou absentes. Ainsi, les interactions agonistiques sont importantes dans un faible nombre de relations mais relativement négligeables dans la majorité des cas.

Pour trois paires, une relation typique de dominance peut être établie. Pour chaque période, une seule femelle n'est pas supplantée par les autres, on peut donc supposer l'existence d'une femelle alpha (Zelda puis Kluane), qui initie d'ailleurs un grand nombre des interactions agonistiques. Tout se passe donc comme s'il existait un ordre social, reflété par des comportements d'évictions, uniquement au sommet et à la base. Pour tous les autres membres, la hiérarchie est floue voire absente.

Par conséquent, l'organisation sociale dans cette meute est davantage flexible que soumise à des contraintes rigides. De plus, Moran insiste sur le fait que le changement de lieu, la mort du mâle reproducteur, l'introduction de loups étrangers et l'exposition à un observateur non familier, sont des facteurs qui ne peuvent être omis dans l'étude de l'organisation sociale, tout comme ils ne peuvent être séparés des facteurs de changement liés à l'âge. Une hiérarchie de dominance n'est donc pas si évidente sur la base des seules interactions agonistiques. La compréhension de la structure sociale requiert selon Moran, l'examen d'un grand éventail d'interactions différentes, pour essayer de comprendre un système comportemental complexe.

➤ Dans une étude de Landry (152) à Wolf Park (Etats-Unis), les comportements d'évictions agonistiques sont saillants entre le mâle alpha et le mâle oméga, qui avait échoué dans une confrontation avec ce dernier l'année précédente et avait perdu sa place de mâle bêta. Il était sans cesse harcelé par le mâle alpha et vivait aux marges de la meute. Pour se nourrir, il devait avancer sans que le mâle alpha ne l'aperçoive. Parfois, tous les loups se joignaient au dominant pour le harceler. Les morsures infligées, contrairement aux autres loups, étaient souvent réelles. Ce même mâle se réfugiait souvent dans l'étang ou la tanière. Un tel loup doit certainement quitter la meute à l'état sauvage. Un autre loup était particulièrement soumis au mâle alpha. Le seul fait de le voir même à plus de 60 mètres lui faisait adopter un comportement de soumission. La seconde femelle était également très soumise à la femelle reproductrice. Sa seule vue la mettait en soumission. En dehors de ces exemples la hiérarchie n'était pas très claire.

B) Etudes de Fox

Fox (86), a étudié trois meutes de loups captifs. Le statut hiérarchique des loups fut essentiellement inféré à partir de tests de compétition alimentaire.

La première meute est composée de cinq mâles et deux femelles de la même portée. En 1970, elle est composée de juvéniles qui présentent une hiérarchie linéaire sans distinction de sexe. En 1971, les loups ont deux ans. La compétition est essentiellement intra-sexuelle.

Cependant, la femelle alpha est dominante sur les mâles 2 et 3 uniquement en présence du mâle alpha, sinon elle est soumise à ces deux mâles.

La deuxième meute est composée d'une femelle de quatre ans et de huit juvéniles. La femelle est dominante suivie par un mâle juvénile. Trois paires partagent un rang similaire.

La troisième meute est composée d'un mâle de huit ans et de cinq juvéniles. Le mâle est dominant au sein d'une hiérarchie linéaire. Une triade, composée de deux mâles dont le juvénile de plus haut rang et une femelle, manifeste une allégeance particulière entre eux. L'animal le plus bas de la hiérarchie est exclu par cette triade. Mais lorsque le juvénile de haut rang fut séparé du groupe, il devint le juvénile de plus haut rang avant de retourner à sa place initiale lorsque son adversaire fut réintroduit.

Dans chaque meute, la réintroduction du loup de plus haut rang se traduit par une cérémonie de salutations où les juvéniles de haut rang sont plus insistants et les jeunes plus bas dans la hiérarchie sont les premiers à se séparer. Schenkel (24) parle d'une sphère sociale polarisée où les tensions pour chercher une opportunité d'élever son statut social coexistent avec des liens d'affection très forts. Les agressions ambivalentes sont parfois observées lors de ces réintroductions, ou lors de compétitions alimentaires par les juvéniles de haut rang. Un subordonné approche son supérieur tentant de lui saisir le museau tout en grognant puis gémissant. Lorsque le dominant ouvre la gueule en émettant un grognement fort, le subordonné dirige sa patte vers lui, léchant ses lèvres et l'intérieur de sa gueule. Cependant, les juvéniles de haut rang peuvent persister et l'individu alpha, au lieu de revendiquer sa dominance, peut simplement s'en aller.

Fox observe que les comportements de soumission précèdent le plus souvent la manifestation des comportements de dominance chez l'individu alpha et non l'inverse. Par exemple, lors de la mise en commun de deux jeunes adultes avec des louveteaux de dix mois, inconnus jusqu'alors, c'est la soumission active de ceux-ci qui engendreront les manifestations de dominance de la part d'un jeune mâle et non l'inverse (23). Lockwood (161) et Woolpy (cité par 155), relatent les mêmes observations.

A l'égard de l'individu alpha, les comportements de soumission sont souvent associés à des sollicitations au jeu qui peuvent donner suite à des jeux de contact ou de poursuite (par exemple quand l'individu alpha a fini de manger). Qui plus est, les loups, après plusieurs tentatives infructueuses de prédation, jouent souvent ensemble. Ainsi, le jeu peut être un comportement déplacé une fois le blocage de certains comportements (sollicitation alimentaire ; chasse). Ceci peut expliquer les observations de Zimen lorsque les subordonnés sollicitent le jeu lors de menaces agressives et augmentent leur tendance à jouer si l'agression s'accroît (313).

En ce qui concerne les relations de dominance, Fox observe qu'elles varient avec le contexte. Par exemple le membre d'une paire pourra tolérer, se soumettre, solliciter, éviter ou rejeter l'approche ou la proximité de l'autre. Un subordonné peut se parader avec des postures de dominance devant ses supérieurs. De même il peut présenter les comportements de dominant vis à vis d'un individu alpha si il est en possession de nourriture. Les contextes et les motivations pour chaque animal sont donc à prendre en considération selon Fox.

Un dernier point souligné par l'auteur est une forte perturbation des individus de haut rang lorsqu'ils sont séparés du groupe, contrairement aux loups subordonnés. Ils manifestent par exemple des efforts plus importants pour voir leurs congénères. Cet attachement au noyau du groupe de la part des individus alpha s'accorde avec les observations de Mech (cité par 86), selon lesquelles les subordonnés sont plus tolérants vis à vis des loups étrangers et de Zimen (312-313), pour qui les individus de haut rang sont plus agressifs vis à vis de chiens qui passent devant l'enclos, ou lors des promenades, que les subordonnés.

Dans les trois meutes, Fox n'établit pas vraiment de distinction de hiérarchie entre les sexes. Cependant, il considère qu'une hiérarchie linéaire serait plutôt de l'ordre de

l'exception. Van Hoof (cité par 258-260), quand à lui, établit l'existence d'une hiérarchie de dominance linéaire pour la meute qu'il a étudié. Alors que Zimen (312-313), Mac Leod (173), Schenkel (251), Rabb (241) ou Fentress (cité par 173), s'accordent sur une hiérarchie séparée pour chaque sexe.

Fox a par ailleurs étudié trois groupes de loups (94). Une paire de quatre ans, une de deux ans et un groupe de louveteaux. Chaque fois que la femelle du premier groupe s'approche de l'auteur, le mâle repousse la femelle, il lui inflige même des morsures inhibées, quitte à la plaquer au sol. Un autre exemple nous est donné par le mâle du deuxième groupe, réuni avec les louveteaux. La femelle, suivant en grognant le jeune qui venait de lui prendre un morceau de viande, fut poussée puis saisie à la gorge par le mâle qui ne la relâcha qu'une fois passive et gémissante. Ainsi, même si il semble que le mâle ne manifeste généralement pas de dominance vis à vis de sa femelle, ceci n'est pas une règle absolue. L'observation personnelle d'une meute de loup à Orlu (Ariège) va dans le même sens. Les mâles chassaient souvent les femelles de leur morceau de carcasse même si ils étaient entrain d'en déguster une à plus de 50 mètres. Un des mâles, considéré comme dominant, est particulièrement motivé, imité par deux autres loups, dans cet exercice, ciblé en particulier sur les femelles. Il est à noter dans l'étude de Fox que lorsque les loups furent réunis, le mâle de quatre ans a rapidement pris un statut de dominant et de *leader* pour le groupe. Lors de la mise en commun, tous les autres loups ont manifesté spontanément des comportements de soumission active à son encontre, auxquels il répondit par des postures de dominant.

C) Etudes de Rabb

Rabb (241) a étudié une meute de loups au zoo de Chicago. Son étude souligne l'importance des relations d'allégeance entre certains loups. Ainsi, le mâle 3 dans la hiérarchie est toujours à côté du mâle alpha. Lorsque ce dernier est attaqué, alors qu'il est lié à une femelle pendant la copulation, le mâle 3 le protège. De la même façon, le mâle 2 est protégé par les mâles 4 et 5. Le mâle 1 est le mâle alpha durant les trois premières années de l'étude puis il est séparé du groupe pour une longue période au cours de laquelle il se casse une canine. A son retour, il tombe à la dernière place dans la hiérarchie des cinq mâles. Cependant, cette approche linéaire est biaisée voire fautive. En effet, le mâle 3, maintenant en seconde position, n'est pas dominant vis à vis de 1, qui est dominé par les quatre autres mâles.

Ces notions de liens préférentiels et de coalitions possibles furent également relevés dans la meute étudiée par Fox ci-dessus.

Zimen souligne également que les relations de dominance entre deux loups dépendent souvent des relations individuelles avec les autres membres du groupe (313). On peut donner un autre exemple de l'importance des coalitions mais également de leur possible variabilité temporelle. Dans une autre meute étudiée par Zimen (312), l'individu alpha est retiré. Trois mâles de un an et demi restent présents. Avant ce départ, leurs interactions sont amicales et les interactions agressives rares et de faibles intensités. Une fois le mâle alpha parti, les interactions agressives augmentent considérablement entre les trois loups. Naschen est le plus agressif au début vis à vis des deux autres (Wolfen et Alexander), qui forment une coalition pour combattre Naschen. Plus tard après une période de stabilité, Naschen alors second est attaqué par Wolfen et Alexander. Wolfen prend alors la deuxième place. Encore plus tard alors que Alexander est séparé du groupe, un sévère combat inverse de nouveau les rôles entre Wolfen et Naschen. Mais au retour d'Alexander, grâce à son aide, Naschen est de nouveau relayé en troisième position. Un an après le départ du mâle alpha, Wolfen cherche à s'imposer de plus en plus vis à vis d'Alexander. Les interactions agressives augmentent et Wolfen reste à proximité d'Alexander, cherchant toute opportunité d'attaquer. Puis le combat décisif eut lieu, silencieux mais intense durant quinze minutes, à la fin duquel Alexander se retira dans

un chenil, harcelé par Wolfen pendant des heures. Il resta dans le chenil près de trois semaines. En quelques minutes Wolfen prit une démarche de dominant. Il garda sa position plusieurs années sans contestation. Naschen et Alexander ont maintenu des relations très amicales. D'ailleurs, Naschen le défendra contre les attaques d'Alexander après les combats, couchant vers lui et lui léchant ses blessures. Il est à noter que lorsque des louveteaux furent introduits par la suite, ils ont tout de suite montré une préférence pour Wolfen et sa partenaire.

Dans l'étude en cours de Anne Frézard (com. personnelle), celle-ci met en évidence l'existence d'associations entre des loups, de manière temporaire, notamment lors de buts communs. Par exemple, les deux femelles qui ont mis bas ensemble en 2001, ont présenté une occupation de l'espace (déplacement, zone de toilettage, repos, repas) à 90 % identique et synchrone tout au long de la période d'élevage des petits. Une autre association similaire entre un mâle et une femelle fut observée tout au long de l'hiver (association liée à la période pré-reproductrice ?) avant qu'ils ne reprennent des comportements complètement indépendant, en été.

D) Etude de Kachuba

Au zoo de Beardsley (Allemagne), Kachuba (142) rapporte l'existence de comportements agonistiques de deux loups de la même portée, vis-à-vis du couple reproducteur. La meute était composée de cinq loups adultes. Le mâle reproducteur, le plus âgé, occupait le parc du zoo avant l'introduction des deux mâles puis des deux femelles. Au cours de la première saison de reproduction, à la naissance des louveteaux, les deux frères ont régulièrement manifesté des attaques agressives vis à vis du mâle reproducteur et sa partenaire et ce toujours en duo. Ces attaques portaient également contre les louveteaux, ceux-ci furent séparés du groupe et les attaques stoppèrent quelques jours plus tard. L'année suivante, le même schéma se reproduisit avec à la différence, la mise bas de la seconde femelle, qui envenima le conflit à l'ensemble du groupe. Les petits des deux femelles ont été retirés mais des combats sévères et sanglants perdurèrent. Devant ces assauts, le plus vieux mâle se résigna à n'occuper qu'une partie partiellement clôturée de l'enclos, souvent rejoint par sa partenaire, le protégeant contre les attaques des deux mâles et se défendant contre celles de la femelle. Devant le maintien de ces comportements agonistiques excessifs et particulièrement violents, les loups furent séparés.

Cet exemple illustre la formation de liens préférentiels (les deux frères, le couple reproducteur initial) et son importance dans l'évolution des relations sociales d'une meute mais il souligne également la période clef que représente la saison de reproduction. On peut s'interroger cependant sur l'origine d'une telle agressivité (regroupement artificiel dans un espace clôturé de loups adultes dont une partie, les deux frères, ont été élevés par l'homme ?). Il reste surprenant que chaque année les relations agressives aient été déclenchées suite au déplacement des louveteaux de leur tanière alors inondée, vers le coin clôturé de l'enclos (importance d'un investissement spatial particulier non exploré par l'auteur ?).

E) Etude de Lockwood

Lockwood (161), a étudié 50 variables comportementales et physiques chez sept meutes de loups captifs (36 loups) en Alaska, sur une période de trois ans. Ces variables prennent notamment en compte les comportements classiquement attachés à la notion de dominance. Par exemple, la fréquence et la direction des comportements de soumission ou agonistiques, la réalisation de marquages urinaires etc. sont étudiées.

Un premier test statistique est réalisé. Si la hiérarchie est la suivante, (A) supérieur à (B) supérieur à (C), lors d'une rencontre entre (A) et (B), on peut prédire que (A) émet un

comportement agonistique vers (B) ou (A) reçoit un comportement de soumission de (B) et non l'inverse. La comparaison de ce type de prédiction avec les rencontres dyadiques observées nous donne une mesure statistique de prédiction. Pour toutes les meutes étudiées, Lockwood ne met en évidence aucune linéarité entre l'ordre social et la direction des rencontres agonistiques (nombre de loup dominé par un loup) ou des soumissions (nombre de loups auquel un loup se soumet). Par conséquent pour Lockwood, le rang social n'est pas un produit des compétitions agonistiques, dyadiques. Ceci serait lié au fait que les individus dominants n'ont justement pas besoin d'exprimer des comportements agonistiques et sont rarement engagés dans de telles rencontres.

Dans un second temps, l'auteur essaie de relier les variables qui sont le plus corrélées entre elles, partageant ainsi un certain facteur hypothétique.

① Ainsi par exemple, pour le facteur 1, les variables qui présentent le plus grand poids sont la direction des comportements agonistiques (pourcentage des rencontres agonistiques pour lesquelles le sujet est l'initiateur), la compétition alimentaire (rang pour l'obtention de nourriture dans les tests de compétition alimentaire), le poids corporel, la direction des soumissions (pourcentage de tous les comportements de soumission émis dans la meute reçu par un loup) et la fréquence du marquage. Lockwood interprète alors ce facteur comme de la *dominance*.

② Le deuxième facteur comprenant les variables tel que l'âge, le jeu, la synchronisation des actions, la proximité, est interprété comme de *l'affiliation*.

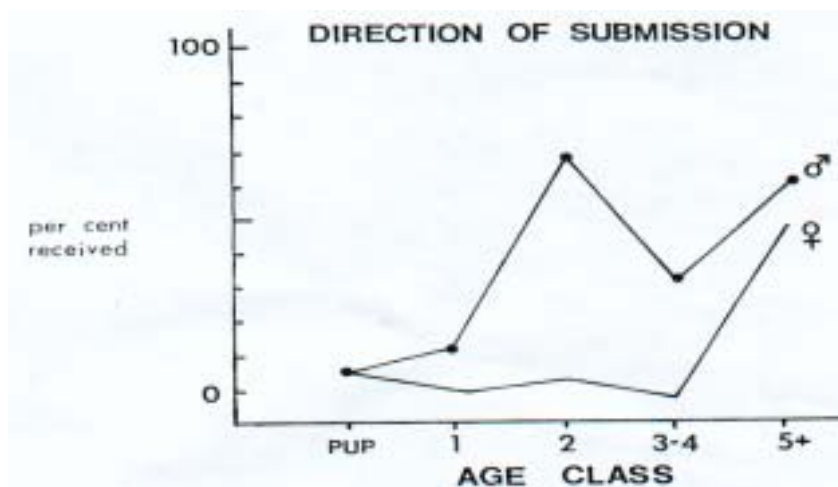
③ Le troisième facteur reliant les variables nombre de comportements agonistiques reçus ou émis, nombre de présentations de la région génitale au léchage, direction des comportements de léchage, est interprété comme *agonistique*.

④ La quatrième comme *activité*.

⑤ La cinquième est rattachée à la réception d'attention (direction des léchages, nombre de fois que le sujet est regardé par les congénères quand il est retiré du groupe) et est interprété comme de la *déférence*.

Selon Lockwood, cette étude suggère la validité du concept de dominance chez le loup, cependant le poids des variables du premier facteur est important à l'échelle de la population étudiée et non pas par individu, ce qui suppose que l'absence d'une de ces variables ne relègue pas cet individu au bas de l'échelle sociale. La variable nombre de comportements agonistiques émis, qui est de très faible poids dans le facteur 1, (à la différence de la variable pourcentage des rencontres agonistiques pour lesquelles le sujet est l'initiateur) a par conséquent peu de relation avec le facteur de dominance. Les variables associées aux facteurs de dominance sont par ailleurs affectées par l'âge et le sexe (exemple de la direction des comportements de soumission (figure 13)), ce qui suppose un rôle lié au sexe et à l'âge. Pour le facteur 2, certains loups expriment très peu de variables et s'apparentent à des individus isolés socialement. Pour les variables tel que le marquage ou la direction des comportements agonistiques, les juvéniles et les jeunes adultes présentent des scores intermédiaires suggérant leur rôle transitionnel. Lockwood suggère donc que l'expression de certains comportements est associée à un rôle social. Dans la mesure où les comportements de dominance sont plus souvent sollicités qu'émis spontanément, Lockwood s'intéresse à la possibilité d'une hiérarchie de subordination plutôt que de dominance. Pour 5 meutes sur 8 elle semble un meilleur indicateur du rang. Finalement, l'attention apparaît plus une fonction des relations dyadiques que du rang. L'auteur conclut que chaque loup est un individu flexible, et en beaucoup de points, unique.

Figure 13 – Direction des comportements de soumissions en fonction de l'âge et du sexe (161)



F) Conclusions

Ainsi, différentes techniques ont été utilisées pour définir le rang social de chaque membre d'une meute. La première fait appel aux situations de compétitions alimentaires (86). D'autres se sont attachées à la restriction spatiale des individus de bas rang (241) ou au comportement d'éviction spatiale (206). D'autres techniques étudient comme critères d'évaluation, les postures, les attitudes (251-252). Zimen (312-313), a ainsi réparti ces différents patterns comportementaux dans trois catégories différentes : amicales, agressives et soumises. Lockwood (161), isole des variables encore différentes. Van Hoof (62-63-213), montre quant à lui que les deux postures, haut et bas, accompagnant sept comportements agonistiques et affiliatifs, sont des meilleurs indicateurs de dominance que les comportements par eux-mêmes. Les mâles de haut rang peuvent être reconnus par la prépondérance de postures hautes lors d'interactions, notamment avec des mâles de rang similaire, alors qu'un individu dominant, lors de rencontres entre femelles ou entre mâles et femelles, peut être inféré par la prépondérance des postures basses qu'il reçoit. Entre mâles, les relations de dominances peuvent être caractérisées par l'affirmation d'une dominance, alors qu'entre femelles ou entre sexes opposés, elles sont mieux décrites par la reconnaissance d'une dominance. Van Hoof (258), à l'instar de Lockwood (161) pour le nombre de comportements agonistiques émis, conclut que la direction et la fréquence des menaces ou attaques ne sont pas des indicateurs de relations de dominance. Ces observations s'accordent donc avec celles de Zimen pour qui le rang social ne peut être déterminé à partir de la comparaison du nombre d'attaques émises par un animal envers les autres et du nombre d'attaques dont il est la cible puisque selon Zimen, les subdominants peuvent, dans certaines circonstances, attaquer plus souvent un dominant qu'être agressé par lui (312). On peut dès lors essayer de s'intéresser à la pertinence de ces techniques et à la validité du concept de dominance et de hiérarchie chez le loup.

IV) Hiérarchie de dominance, un concept utile ou inutile ?

A) Hiérarchie de dominance conceptuelle ou dominance contextuelle ?

1) Définition et fonction

La vie organisée dans une communauté d'animaux supérieurs ne semble pouvoir exister sans un principe d'ordre. Ce principe peut reposer sur la notion de statut ou sur celle de rang. Le statut social d'un individu dans une dyade donnée renvoie à l'issue de la relation agonistique. Le statut est alors celui de dominant ou de subordonné. Le rang quant à lui renvoie à la position dans la hiérarchie de dominance (59).

La fonction d'une organisation sociale chez le loup serait de limiter les agressions ouvertes dans la meute, tout en régulant l'accès aux ressources (251-252-206). Les comportements de soumission seraient importants à cet égard, en limitant le contrôle social par agression, des loups hiérarchiquement supérieurs. Dominance et soumission seraient les contributions du supérieur et de l'inférieur à une intégration sociale harmonieuse sur la base d'une différenciation hiérarchique. La différenciation fonctionnelle entre dominance et soumission serait un prélude à l'intégration sociale des loups, caractérisée par le développement d'un aspect hiérarchique des interactions (155).

2) Exploration via la compétition agonistique et la priorité d'accès alimentaire

Initialement, la notion de dominance a été reliée chez les poulets aux nombres de coups de bec reçus et donnés (Hebbe 1922 cité par 59). Cependant, la relation entre dominance et agression n'est pas toujours très claire. Le plus souvent, la dominance est associée à la résolution de conflits lors de compétitions agonistiques pour un lieu, un objet, un congénère. Cependant, pour d'autres la dominance jouerait un rôle dans la résolution de conflit sans agressions ouvertes manifestes. L'étude de Lockwood (101), irait plutôt dans ce sens. En effet, la variable « nombres de comportements agonistiques émis » a un faible poids dans le facteur de dominance, contrairement à celle faisant référence à la proportion des comportements agonistiques initiés.

Afin de définir la hiérarchie de dominance, le rang social de chaque membre du groupe, une des premières techniques utilisées a donc été la détermination des statuts dans toutes les dyades possibles. Cette technique fut développée par Scott et Fuller chez le chien et Fox l'a utilisée, par exemple, pour mettre les loups en situation de compétition alimentaire. Après plusieurs essais, l'animal qui s'empare le plus souvent de l'aliment est considéré comme dominant.

Pour Fox mais également Mac Donald (cité par 260), les situations de compétitions alimentaires entre des paires de louveteaux ne sont pas de bons indicateurs pour estimer les relations de dominances puisque les louveteaux tendent à partager leur os plutôt qu'à rivaliser pour son obtention. Quand cependant les portées sont testées en masse, les deux auteurs s'accordent pour conclure que de telles contestations sont de bons indicateurs de l'individu (ou des) le (ou les) plus dominant(s) au sein d'une portée. Pour Fox, cette situation est d'autant plus révélatrice d'une hiérarchie de dominance que les individus de haut rang sont aussi les plus actifs lors de l'exploration de nouveaux objets ou les plus performants pour tuer des rats vivants. Mac Donald relève la même hiérarchie d'intrépidité dans les situations non familières que celles révélées par les tests. Plusieurs auteurs (152-312-50), s'accordent à dire que le loup dominant est souvent plus « dégourdi ». Cette hiérarchie reste stable 10 mois après les tests pour les louveteaux étudiés par Fox et pour 20 des 25 semaines de l'étude de Mac Donald. Pour Mac Donald, la tendance des loups à devenir socialement dominant est un

aspect d'un trait de personnalité relativement stable qui peut être détecté dès l'âge de six semaines.

La technique des compétitions alimentaires a d'ailleurs été utilisée par Lockwood et s'est révélée dans son étude être un bon indicateur de dominance. Plus généralement, les études de meutes captives notent généralement des rapports de type agonistique lors de situations alimentaires susceptibles de réserver une priorité d'accès au dominant.

Cependant, cette relation de dominance relative à la compétition alimentaire n'est pas toujours si claire.

On a vu dans l'étude de Fox qu'un subordonné peut présenter des comportements de dominance vis à vis d'un supérieur s'il est en possession de nourriture.

Dans la meute d'Orlu en Ariège, j'ai pu observer un mâle adulte chasser le mâle qui présentait toutes les caractéristiques de dominant lorsque celui-ci s'approchait d'une pièce de veau, située à proximité du lieu où il était en train de déguster un autre morceau. Il n'hésitait pas par ailleurs à aller chercher d'autres pièces malgré les menaces du mâle dominant. Il présenta des postures de soumission en s'approchant de la pièce de viande, le dominant lui donna la charge, mais il retourna rapidement au lieu de son festin habituel avec la pièce, chèrement défendue, que le dominant n'osa pas aller chercher.

Dans l'étude de Combette, le dominant ne se sert pas toujours en premier (50).

Pour Zimen (312), la hiérarchie observée lors du nourrissage doit être distinguée de la hiérarchie sociale et le rang social n'est pas toujours identique à l'ordre pouvant exister lors du nourrissage.

Dans l'étude de Landry (152), un mâle alpha, qui s'était fait « destitué » par un autre mâle, maintenait une dominance sur la nourriture. Mech nomme ce phénomène *ownership-zone*, où tout objet proche de la gueule d'un loup, quelque soit son rang social, est hors contestation.

3) Investissement spatial et dominance contextuelle

Afin d'essayer d'éclaircir ce problème, on peut se référer à l'étude menée par Fabienne De Gaulejac (59).

Dans un premier temps, l'auteur étudie l'ordre d'accès à la nourriture, dans une meute de 13 loups, dans le parc du Gevaudan en Lozère. En situation habituelle de nourrissage, la nourriture est déposée en tas à l'entrée de l'enclos. Les animaux étant à jeun depuis 48 heures, cette situation s'apparente donc à un contexte de compétition alimentaire. Dans ce cas les adultes (couple reproducteur plus la sœur de la reproductrice), sont systématiquement les premiers à accéder à la zone alimentaire, y passent le plus de temps et consacrent la totalité de l'heure à consommer la nourriture. Suivent les subadultes puis enfin les juvéniles. Ainsi, les indices de hiérarchie (ordre d'arrivée, temps de présence et de consommation) permettent d'attribuer le rang alpha aux reproducteurs et un rang élevé au dernier adulte, suivis par les deux subadultes puis les juvéniles en bas de la hiérarchie.

L'ordre ainsi observé va donc dans le même sens que ce qui est classiquement admis. De plus, les adultes et subadultes consomment leur nourriture sur place ou à proximité du lieu de dépôt, alors que les juvéniles consomment la nourriture dans une autre zone de l'enclos. Dans l'étude des loups de Sainte Lucie, Combette (50), met également en évidence un déplacement de nourriture à partir du lieu de dépôt. Anne Frézard (communication personnelle) souligne l'existence de zones alimentaires différenciées en fonction des classes d'âges, dans le parc de Sainte Croix à Rhodes (Moselle). Dans l'étude de De Gaulejac, il existe également une différenciation de l'investissement spatial en fonction des classes d'âges. Dans un second temps, De Gaulejac déplace le lieu de nourrissage de 20 mètres par rapport au lieu habituel, dans une zone ordinairement totalement inoccupée. En utilisant les mêmes

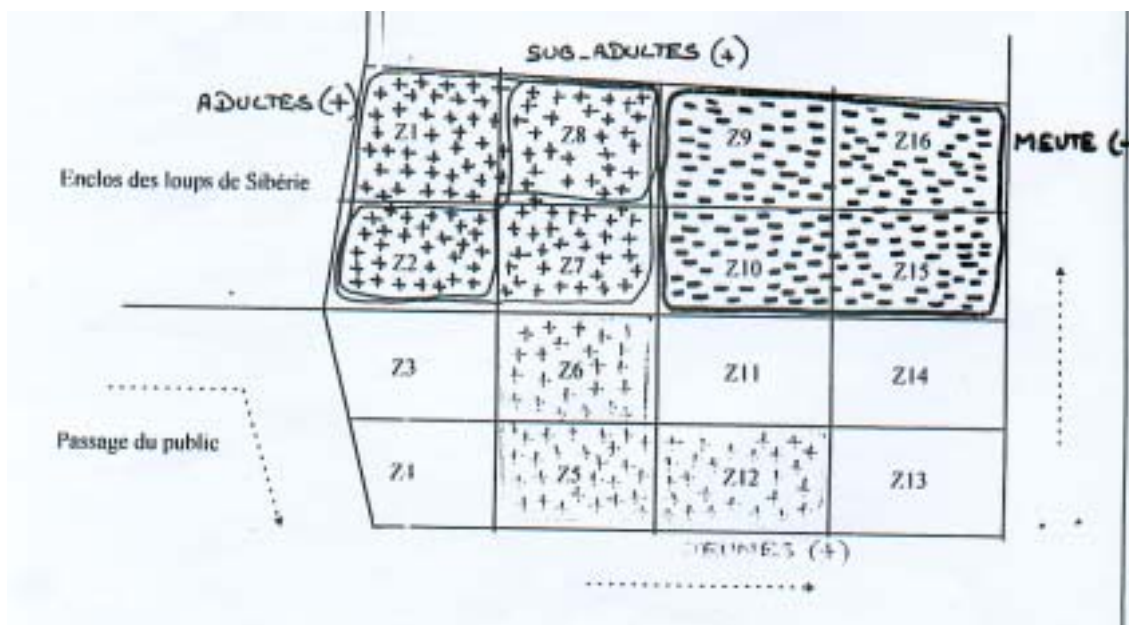
critères, le classement des individus est alors différent. Les individus qui bénéficient le plus de la nouvelle situation sont à présent les femelles subadultes, pour ce qui est de l'ordre d'approche et du temps passé au site d'alimentation, les adultes étant en dernière position alors qu'ils sont en tête pour ce qui concerne la durée de consommation. A chaque fois, les subadultes et les juvéniles ramènent la nourriture dans leur zone habituelle de consommation. C'est à ce moment que les adultes ont pu s'emparer de nombreux morceaux transportés par les subadultes avec qui ils partagent la même zone alimentaire, différente de celle des juvéniles. Par ailleurs, aucune compétition n'est observée au cours des nourrissages.

La stabilité constatée dans l'ordre d'approche et la durée de séjour semble corroborer la thèse de Chamove (59), selon laquelle deux individus de sexe et d'âge différent, au milieu et en fin de hiérarchie, exercent les rôles d'explorateurs en situation nouvelle de nourrissage.

La zone habituelle de nourrissage fait d'abord l'objet de flairage du sol et de creusement de la part des adultes et des subadultes. Comme si les animaux se concentraient prioritairement sur la zone où la nourriture aurait dû apparaître (prégnance alimentaire du lieu). La zone inhabituelle, approchée après un délai de 20 minutes, est associée à des comportements de flairages des congénères, de la part des individus les plus jeunes et d'âge intermédiaire qui sont les seuls à pénétrer cette zone et à se saisir de la nourriture. Les zones où sont conduites les activités post-alimentaires (enfouissage ...) restent les mêmes. Il est à noter par ailleurs qu'en situation habituelle, seuls les subadultes et les juvéniles émettent des comportements dans les zones proches du nouveau lieu de dépôt, habituellement délaissé par la meute. Comme si cette proximité, associée à la valence vitale de la nourriture, leur permettait de pénétrer dans cette zone avant de regagner leur zone alimentaire habituelle. On peut également remarquer que le déplacement d'un objet biologiquement neutre d'une zone prégnante vers une zone inoccupée, provoquait un désintérêt manifeste des loups. Dans le cas de la nourriture, tout se passe comme si la valence attachée à la nourriture faisait temporairement « exister » le nouveau lieu (circulation, dynamique des prégnances).

Une autre étude fut menée par De Gaulejac pour une autre meute de huit loups au muséum d'histoire naturelle en Indre et Loire. Plusieurs séances de nourrissage sont réalisées au lieu habituel (zone 2) et dans quatre emplacements différents. En situation habituelle, les adultes consomment leur nourriture dans la zone 4, les juvéniles dans la zone 6, les subadultes au niveau du lieu de dépôt, la femelle transportant souvent la nourriture dans la tanière à proximité, suite aux agressions des adultes (figure 14).

Figure 14 – Quadrillage de l'enclos (environ 3 000 m²) en 16 zones. Investissement de l'espace par les 3 âges (59)



Cette femelle reste souvent seule, rejetée par les membres de la meute, dans la zone 1. Les deux subadultes sont les premiers à approcher, suivis de deux juvéniles puis des adultes réfractaires à approcher l'entrée de l'enclos près duquel est placée la nourriture.

Lors du déplacement de la zone de dépôt en zone 8, zone de repos des adultes, ces derniers sont les premiers à accéder à la nourriture. Lors de déplacement en zone 1 c'est la femelle subadulte, et lors de déplacement en zone 4 et 6 les adultes et juvéniles. Ensuite viennent les individus qui ont investi les proches abords du lieu de dépôt et finalement les loups dont l'investissement spatial ne s'étend pas à cette région. Lors de dépôt en zone 1 (zone anxiogène pour les adultes), la situation reste similaire à celle du dépôt habituel dans la zone 2 à proximité. A la différence près que le mâle subadulte qui n'a pas investi cette zone (à la différence de la femelle) reste dans sa zone de consommation habituelle, qu'il partage avec elle. Les juvéniles profitent plus rapidement de la situation que les adultes, comme lors du nourrissage habituel. A la différence de ce qui fut observé pour la meute du Gévaudan, le rôle d'explorateur est variable en fonction des situations et n'est pas lié au statut social. Cependant, dans la meute de Rhodes, lors du dépôt d'un objet inhabituel seul le dominant explore l'objet, le déplace de quelques mètres, le mord puis l'abandonne rapidement (investissement d'une prégnance alimentaire suite au dépôt de l'objet par le nourrisseur des loups ?) (A. Frézard com. personnelle).

Par conséquent, ces études soulignent l'importance des facteurs contextuels dans la hiérarchie d'accès alimentaire. Ces facteurs sont dans ce cas liés au degré d'investissement de l'espace où a lieu les dépôts de nourriture. Ceci corrobore les idées de Hand (cité par 59), pour qui la dimension contextuelle a un rôle déterminant dans la définition de la dominance. Selon lui, à chaque situation de compétition correspond une relation particulière de dominance. On peut rappeler pour souligner l'importance du contexte que les rats conditionnés dans une boîte de skinner, émettent la réponse opérante d'appuyer sur le levier à l'endroit de son emplacement initial une fois que celui-ci est déplacé. Comme si le facteur contextuel était plus important que le stimulus (cf. le levier vu par le rat non comme objet mais comme lieu investi d'une signification alimentaire) (107).

4) Entre concept et contexte

Le concept de dominance est associé à la résolution de conflits lors de compétition pour un lieu, un objet, un congénère. Il renvoie généralement à la notion d'accès prioritaire aux ressources, conférant au dominant un certain privilège, non contestable de part son statut. Chez le loup, on a ainsi, sans clairement le démontrer, mis en exergue l'existence d'individu alpha dont le statut de dominant était le plus élevé du groupe. Ce statut est supposé être constant au cours d'une période donnée.

Cependant, on a pu voir pour l'accès aux ressources alimentaires, l'existence de ce que l'on peut nommer une dominance contextuelle.

Van Hoof (258), rapporte que des subordonnés peuvent avoir accès à des ressources particulières, par des menaces par exemple et qu'ils expriment une dominance de situation sans pour autant bouleverser la dominance formelle. On peut se demander qu'elle est la signification de cette dominance formelle dans la vie d'un loup.

En fait, si la ressource est un partenaire sexuel, on a pu voir que la dominance pouvait également être contextuelle dans la mesure où elle s'exerce essentiellement lors de compétition autour d'une femelle préférentielle, un mâle subordonné pouvant également faire preuve d'exclusivité.

On a pu voir également que la dominance sociale pouvait être fonction du lieu de rencontre. Ainsi, la familiarisation à un lieu, l'investissement spatial déterminent généralement l'issue de combat entre loups étrangers, notamment suite au stress associé à

l'adaptation à un nouveau lieu (modulée par les expériences agonistiques préalables et les forces en présence). C'est également le cas pour une femelle autour de la tanière. Wiley (cité par 59), a introduit le terme de « *site dépendant dominance* » pour illustrer cette variabilité géographique. Si chaque groupe social dispose de plusieurs ordres de dominances, alors le concept même de dominance, en tout cas comme il est classiquement abordé chez le loup, devient obsolète. On peut se demander à l'instar de Drews (cité par 59), si la notion de dominance hiérarchique ne reflète pas finalement l'ignorance de l'observateur quant au déterminant de l'issue des conflits.

Prendre en compte l'expression des comportements de dominance ou de soumission, pour révéler une hiérarchie de dominance, suppose que ces comportements sont appréciés comme tels par les loups. Or, les facteurs motivationnels et fonctionnels qui les sous-tendent sont souvent variables en fonction du contexte. Lors de salutations cérémoniales par exemple, les soumissions actives ne sont pas simplement dirigées vers le loup dominant puisque les autres loups se lèchent mutuellement la face, montrant des soumissions actives réciproques, entrecoupées de phase de jeu. Entre les couples reproducteurs et notamment lors de la période de reproduction, les comportements de soumission, en particulier de la femelle, sont fréquents. Doit-on pour autant dans ces deux cas parler de soumission. Proposer comme seul facteur explicatif à la compréhension de la vie sociale du loup, les notions de dominance et de soumission, c'est parfois faire preuve d'un hermétisme de pensée et d'observation. Proposer comme principe subséquent à ces notions une hiérarchie de dominance, c'est corroder la réalité des relations sociales complexes du loup, par une interprétation sur des bases parfois tronquées.

En fait, le concept de hiérarchie semble produire une vue très simplifiée de la complexité de la vie sociale, notamment lorsque les ressources sont des partenaires sociaux. L'établissement d'un ordre hiérarchique linéaire apparaît plus une vue de l'esprit qu'une véritable transcription de la réalité.

Chez les babouins, on a pu montrer par exemple qu'une relation dyadique de dominance peut être inhibée lors d'une interaction triadique (Kummeur cité par 59). Chez les macaques japonais juvéniles, le rang varie en fonction de la présence de la mère (59). On a vu par exemple chez le loup que le mâle de plus bas rang, gradait dans la hiérarchie en l'absence d'un des protagonistes du trio qui le reléguait en bas de la hiérarchie. Les associations préférentielles entre loups sont des éléments importants pour l'issue du combat, pour le maintien d'un *leader* stable.

Pour Sharp (260), la notion de dominance chez le loup est un concept qui rend complètement abscons la subtilité et la complexité des comportements sociaux et elle devrait être écartée. Pour cet auteur, les comportements sociaux sont ainsi comprimés dans un cadre analytique au lieu de réaliser le chemin inverse. De plus, vouloir établir un modèle de dominance valable pour l'ensemble des loups est une erreur qui compromet l'analyse des relations sociales propres à chaque meute, dépendantes de leur histoire spécifique, de la grande variabilité de « personnalité » des individus qui la compose à un moment donné. Landry (152), souligne par ailleurs l'importance de ne pas généraliser à l'espèce la relation observée entre les individus d'une meute donnée. Or, il est clair que si les études citées ne semblent former un consensus sur une hiérarchie de dominance transposable à l'ensemble de l'espèce, c'est bien qu'il s'agit à chaque fois de meutes différentes avec leur vécu propre. Pour A. Frézard, la hiérarchie n'est en fait que le reflet des différences de caractère entre loups, et il ne s'agit pas d'une hiérarchie conceptuelle généralisable mais d'une hiérarchie de type opportuniste variable en fonction des facteurs environnementaux et des motivations de chaque loup. Les loups « dominants » seraient les plus sûrs d'eux et auraient un côté rassurants pour les autres loups alors que les subordonnés auraient un tempérament davantage timide. Pour corroborer ceci, on peut citer une de ses expériences. Après avoir entouré la zone

de dépôt de nourriture avec une fladry (clôture portant des morceaux d'étoffes rouges censée effrayer les loups, utilisée par les bergers), elle a observé le comportement de l'ensemble de la meute. Seul le mâle dominant chercha à accéder à la nourriture, tout en tentant de motiver les autres loups (27 allers retours entre la zone expérimentale et les autres loups restés à distance, au cours desquels le mâle dominant recevait des comportements de léchage à leurs contacts et s'arrêtait en les regardant lorsqu'il se dirigeait vers la fladry). Finalement, il fut le seul à détruire la clôture pour accéder à la nourriture.

Dans l'étude de Moran, la tentative de mise en évidence d'une hiérarchie bien définie, achoppe sur la complexité des relations sociales au sein d'une meute. Ce qui apparaît comme des comportements suggérant une hiérarchie peuvent être appréhendés sans nécessairement faire appel à ce concept. Au début, Zelda supplante Sally et Suzy qui sont, ne l'oublions pas, deux louves étrangères au groupe qui viennent être introduites. Lorsque Zelda est supplantée par Kluane, ceci se déroule au moment de la période de reproduction alors que Kluane devient mature sexuellement.

Ainsi, le paradigme de la dominance reste une notion essentiellement conceptuelle. Ce paradigme est censé être étayé sur une observation du comportement des loups. Il apparaît comme un principe fondateur d'un ordre, d'une hiérarchie sociale, de telle sorte que la plupart des comportements sociaux sont interprétés selon ce principe. Lockwood souligne pourtant que l'observateur le plus objectif omettra l'exploration de certains comportements puisqu'ils ne seront en accord avec sa vision préconçue de la dominance. Beaucoup de comportements finalement tombent sous le joug de ce concept sans que l'observateur ne cherche d'autres interprétations.

Un des exemples de ceci nous est également donné par une étude réalisée par Mac Leod sur l'exploration du stress social (173). Cet auteur et ses collaborateurs ont cherché à explorer l'expression du stress en fonction du statut hiérarchique des loups dans une meute. Pour se faire, ils ont analysé l'excrétion urinaire de cortisol, hormone de réaction au stress, afin de chercher une corrélation avec le statut hiérarchique des loups. La meute était composée de 14 loups. Parmi ceux-ci, deux individus, une femelle et un mâle, présentaient un rapport cortisol créatinine urinaire significativement plus élevé que les autres membres du groupe. La femelle était une adulte qui avait le rang social le plus bas. En fait, elle était sujette comme on l'a déjà remarqué dans d'autres meutes à l'exclusion sociale. Elle était rarement présente avec le reste du groupe, pendant la période de reproduction de l'étude. Lorsqu'elle était présente, elle était la cible d'éviction et d'attaque par la femelle dominante. A quatre reprises, elle fut l'objet de poursuites et d'attaques de groupe. Les valeurs élevées cortisol urinaire ont été enregistrées dans les jours qui suivaient ces attaques (37 et 38,2) alors que les deux autres mesures révélaient des valeurs normales (9,6 et 12,8). Pour les auteurs les mesures furent secondaires à un stress social lié au statut hiérarchique de la louve dans la meute. Cependant, le concept de dominance et son utilisation comme principe générateur d'ordre n'est pas nécessairement utile à l'explication des mesures révélées. En s'attachant simplement aux faits, on peut aisément comprendre que cette louve fut stressée après avoir subi ces attaques de groupe. Par ailleurs, sans utiliser la notion de dominance, on peut simplement évoquer que cette louve est exclue du groupe. On peut se demander pourquoi une telle exclusion et alors évoquer une cause proximale, liée au statut hormonale par exemple, de la femelle reproductrice et un phénomène de facilitation sociale puisque d'autres membres suivaient les initiatives de la femelle reproductrice. Quant aux causes distales, on peut mentionner un phénomène d'exclusion lié à la période de reproduction, afin de garantir un succès reproductif pour la femelle. Par conséquent, l'expression des comportements agonistiques expliquée par le statut reproducteur de la femelle, suffit à la compréhension des valeurs observées, sans nécessairement faire appel au concept de dominance. Dans un contexte naturel, cette femelle aurait vraisemblablement quitté le groupe à la recherche d'un

partenaire reproducteur. L'intérêt de ces observations est plus lié au problème d'exclusion et de sa signification dans un milieu naturel qu'à un problème de dominance et de son utilité dans l'établissement d'une hiérarchie sociale.

En ce qui concerne l'autre loup, l'exemple est encore plus révélateur de ce que peut être une erreur d'interprétation dans un cadre de dominance hiérarchique. Le mâle était considéré comme le mâle bêta. Au cours de la période de l'étude, il était impliqué dans un grand nombre d'interactions agressives, d'une façon significativement plus élevée que les autres loups. De plus, à plusieurs reprises, son rang social changea d'une observation à une autre. Ce loup manifestait des comportements de subordonné vis à vis de loups de plus bas rang. Il était par ailleurs la cible de beaucoup de comportements agressifs de la part du mâle reproducteur et de la femelle reproductrice. Ainsi, le stress révélé par un ratio cortisol/créatinine urinaire élevé, fut attaché à une instabilité de son rang hiérarchique considéré alors comme labile. Trois ans plus tard, ce loup est mort d'une torsion gastrique et une autopsie fut réalisée (203). Il s'est avéré que ce mâle présentait un séminome (tumeur testiculaire), une tumeur pulmonaire mais aussi un adénome du cortex surrénalien. La glande surrénale controlatérale présentait une légère atrophie. Aussi, un contexte d'hypercorticisme pourrait expliquer les analyses biochimiques et les comportements observés précédemment. L'auteur conclue que des pathologies peuvent être une cause de changements des comportements sociaux.

Cet exemple souligne à quel point l'analyse d'un comportement ne doit pas être inféodé à la démonstration d'un paradigme préconçu et nous rappelle également, que l'appréhension de l'état de santé d'un animal est essentielle dans l'analyse des comportements, notamment sociaux de cet animal. On comprendrait aisément qu'un loup arthrosique cherche à éviter les conflits avec ses partenaires en manifestant davantage de comportements d'évitement, de soumission, sans nécessairement devoir invoquer une relégation dans la hiérarchie de dominance. On comprendrait aussi aisément qu'un animal en douleur ait nettement plus tendance à augmenter sa distance critique. On comprendrait alors que la manifestation de comportements agonistiques pour maintenir ses congénères à distance n'est pas nécessairement liée à un principe général de dominance garant d'une hiérarchie sociale.

On n'oubliera pas non plus que la communication entre loups passe certainement par des voies que l'observateur, d'autant plus s'il est aveuglé par ce qu'il cherche à démontrer, ne peut pleinement apprécier. Ainsi par exemple, pour les items considérés comme des comportements sociaux neutres tels que sentir la fourrure d'un congénère, on s'aperçoit qu'ils concernent tous les membres de la meute dans un réseau qui est loin de suivre une linéarité hiérarchique. Que se passe-t-il dans cet espace de communication là ? Certainement autre chose qu'une simple neutralité. Rien ne nous prouve que ces comportements soient biologiquement insignifiants. On ne peut que se réjouir que certains s'attachent à cette communication olfactive chez les canidés, qui indubitablement est un espace sensoriel essentiel dans la communication des loups. N'oublions pas non plus qu'un loup en soumission passive offre sa région anogénitale à l'exploration olfactive du « dominant ». Les soumissions actives sont également propices à une communication olfactive quand les loups lèchent, sentent le pourtour des babines, des oreilles. Peu d'études voire pas, explorent le sens ou le message de ces signaux olfactifs.

En dernier lieu et c'est peut être le plus important, on n'oubliera pas que l'analyse et l'interprétation des comportements d'une espèce sauvage ne peut trouver de fondement biologique que s'ils sont projetés dans un contexte de vie sauvage. Dans cette optique, l'analyse la plus efficiente s'attachera à observer ces comportements dans leur milieu naturel. Prenons un exemple pour suggérer l'importance de telles observations avant de si attacher un peu plus en détail.

Vilà (288), a observé un groupe de trois loups, un mâle, une femelle gestante et un jeune loup. Le mâle, de grande taille réalisait des rlu et marchait dix mètres devant ses congénères. Il fut considéré comme mâle alpha. Au cours de l'observation, les trois loups sont dans un petit bois, d'où des grognements sont entendus. Le mâle sort du fourré qu'il continue à regarder alors que des craquements d'os sont entendus. Au bout de quelques minutes, le mâle retourne dans le bois avant de revenir avec un tarse de mouton qu'il commence à déguster 30 mètres plus loin sans grand intérêt, continuant à regarder dans le bois. Trois minutes plus tard, il retourne dans le fourré. Des grognements sont entendus mais le mâle resta cinq minutes avant de revenir se coucher, se toilettant comme après un repas. Quelques minutes plus tard, la jeune femelle prit les morceaux délaissés par le mâle et retourna dans le bosquet. Ainsi, dans ce contexte où une femelle gestante est présente, le mâle alpha fut rétrogradé dans la hiérarchie d'accès à la nourriture sans d'ailleurs que cela ne semble l'affecter particulièrement. Rapportons nous maintenant à une étude faite par Mech, étude réalisée après plus de 40 ans d'observation des loups dans leur milieu sauvage.

B) Notion de dominance dans un contexte naturel

Tout d'abord, il est utile de rappeler que les meutes de loups captifs sont souvent composées d'un assortiment de loups provenant de différentes origines. Dans la nature, une meute de loup est généralement une famille qui comprend une paire de reproducteur et leur descendance des trois dernières années. On peut rappeler que la paire de reproducteur est généralement composée d'individus qui ne sont pas apparentés (265) et qu'elle résulte de la dispersion puis de la rencontre de loups de meutes plus ou moins voisines. Parfois, un loup non apparenté et incorporé dans la meute. Dans l'étude de Lehman (156) par exemple, un tiers des meutes incluait un loup adopté. Il se peut qu'un des parents d'un reproducteur soit ainsi inclus. Il n'est pas rare par exemple d'observer deux frères qui ont quitté leur meute d'origine pour former une nouvelle meute avec par exemple deux femelles issues d'une meute voisine (190). Parfois, la mort d'un des parents est remplacée par l'arrivée d'un loup étranger qui peut se reproduire avec l'ancienne reproductrice ou une fille de celle-ci. Plusieurs familles peuvent former un seul groupe mais le plus souvent, la meute est composée d'une paire reproductrice et de sa jeune descendance. La plupart du temps, les jeunes loups dispersent vers un à deux ans et peu restent après trois ans. Contrairement encore une fois à ce qu'on observe en captivité. Les vieux loups une fois leur statut reproducteur dépassé, restent généralement avec le groupe. Ce rappel est important car il permet de comprendre qu'une meute de loups est essentiellement agencée autour de loups adultes âgés qui forment un couple reproducteur et de leur descendance plus jeune. Ainsi, on comprend mieux l'un des facteurs souvent cités dans les meutes captives corrélant l'âge des loups à leur apparent statut de dominant.

Le concept de loup alpha régulant un groupe de loups d'âge similaire comme il est souvent avancé dans l'étude des meutes captives est donc aux yeux de Mech (190), particulièrement trompeur.

Les études de Mech que l'on va aborder maintenant sont particulièrement intéressantes car elles se sont basées sur l'observation d'une meute de loups avec une grande proximité, sur une longue période. Mech a en effet habitué une meute de loups à sa présence, ce qui lui a permis de rester à proximité d'eux (à moins d'un mètre parfois), et de les étudier de manière journalière pendant 13 étés, sur l'île d'Ellesmere, dans les Territoires du Nord Ouest canadien. A partir de cette étude, et enrichi de 40 ans d'expérience a étudié les loups dans leur milieu sauvage, Mech s'est intéressé au concept alpha, au concept de dominance sociale et de *leadership* (190-191).

1) Statut alpha

Par définition, alpha est le loup de plus haut rang social. En captivité, comme on l'a vu, il est souvent fait référence à une femelle alpha et à un mâle alpha. Pour Mech, tous les jeunes loups sont des reproducteurs potentiels et lorsqu'ils se reproduisent, ils deviennent automatiquement alpha. Dans une portée, tous les loups sont susceptibles de pouvoir se reproduire dans la mesure notamment où la plupart des loups quittent leur meute natale. A sa connaissance, aucun des loups qui a dispersé de manière permanente n'a échoué dans la formation d'un couple reproducteur, s'ils vivent suffisamment longtemps. De plus pour Mech, aucun loup mature ne peut hériter d'une position qui lui permette de se reproduire avec un parent plus âgé de sa propre meute. Tôt ou tard, il quitte la meute pour se reproduire ailleurs.

Nommer un loup de haut rang alpha met l'accent sur son rang dans une hiérarchie de dominance. Cependant, dans une meute de loups sauvages, le mâle et la femelle alpha sont presque toujours le couple reproducteur, les parents du groupe et les conflits de dominance avec les autres loups sont rares pour ne pas dire inexistantes. Sur les 13 étés de son étude, il n'en a observé aucun. Aucun parent n'est dominant sur sa descendance. Aussi, le terme alpha n'apporte à ses yeux aucune information. Pourquoi alors ne pas utiliser des termes du type matriarche ou simplement mère, qui ne désigne pas le statut de dominance de l'animal, qui aux dires de Mech est une information triviale, mais son rôle de géniteur dans la meute qui est une information beaucoup plus essentielle.

Pour Mech, le terme alpha pourrait être utilisé dans le cas de meutes importantes qui incluent plusieurs portées. Souvent dans ces meutes, les mères sont la matriarche originelle et une ou plusieurs de ses filles alors que les pères sont le patriarche et des loups adoptés. Dans ces cas, les plus vieux reproducteurs peuvent être considérés comme dominants sur les plus jeunes reproducteurs et on peut alors leur conférer le titre d'alpha. Un tel attribut étant relié au choix des trajets de la meute et à l'accès aux ressources alimentaires. Ainsi pour Mech, ce n'est pas tant le terme alpha qui est critiquable mais son utilisation fallacieuse pour parler d'une hiérarchie de dominance rigide, basée sur la force.

2) Dominance et soumission

Pour Mech, dans une meute en condition naturelle, la notion de dominance est beaucoup moins signifiante que les résultats des meutes captives le laissent présager. En aucun cas dans une telle meute les règles de dominance ressemblent à ce qui a été mis en évidence initialement chez les poulets (rappelons le ...) où les membres d'un groupe d'individus similaires sont en compétition pour un rang.

La seule manifestation d'un rang dans une meute sauvage est la réalisation des postures de dominance durant les interactions sociales alors que les autres loups manifestent des postures de soumission. Seulement et ce point était déjà clairement exprimé par Schenkel, la soumission puisqu'il faut bien lui donner un nom, est largement aussi importante dans la promotion des relations sociales de type amical. Elle est pour Schenkel un effort des loups pour une intégration sociale harmonieuse et elle reflète une tendance sociale positive mêlée à une forme d'attraction et d'allégeance (93). Dans la meute étudiée par Mech, tous les membres du groupe, ainsi que la femelle reproductrice, émettent des postures de soumission vis à vis du mâle. Tous les jeunes, les adultes de deux ans et la vieille femelle, anciennement reproductrice, manifestent ces postures à l'égard des deux reproducteurs. Le fait que des postures de soumission participent à l'établissement de relations amicales est corroboré par un exemple référant à la vieille femelle post-reproductrice. Celle-ci retourna à la tanière avec une vieille carcasse de lièvre, mais au lieu de la porter aux louveteaux comme c'est souvent le cas,

elle se dirigea vers le mâle, exprimant une posture de soumission à son égard et lui offrit son butin qu'il garda jalousement une demi-heure.

En ce qui concerne la compétition alimentaire, le mâle reproducteur régurgitait ou apportait de la nourriture à sa partenaire et lui permettait de saisir la nourriture sinon, il l'offrait directement aux jeunes. Pour Mech, chaque loup, quelque soit son rang peut chercher à voler la nourriture d'un autre, mais chaque loup défend également sa nourriture. Le couple reproducteur tend cependant vers un meilleur succès dans ces tentatives de spoliation qui restent rares. Pour ce qui est du privilège d'accès à la nourriture et lorsqu'il s'agit de grosses proies, tous les membres de la meute mangent ensemble. Lors de proies plus petites, comme un petit veau, les reproducteurs mangent en premiers. Les jeunes sont nourris préférentiellement par les parents, cependant lorsque la nourriture est rare, ils dominent leurs plus vieux descendants empêchant l'accès à la nourriture, qu'ils réservent aux louveteaux. Ainsi, tout ce passe comme si une des finalités de la dominance sociale était de permettre aux dominants de choisir à qui ils permettent de se nourrir. Situations là encore variables en fonction du contexte et de la disponibilité en nourriture. Pour Mech finalement, les règles de dominance, qui impliquent un ordre naturel basé sur l'âge, sont si automatiques qu'elles sont rarement contestées.

Les autres comportements pouvant se référer à des comportements de dominance sont rares. Mech observe les cas où un loup se met au-dessus d'un congénère couché, la gueule sur le nez de ce dernier. Parfois, le loup couché sent le museau ou la région anogénitale de son vis à vis. Cependant, ce comportement est toujours réalisé nonchalamment, lors de périodes paisibles, ainsi pour Mech, ce n'est pas un comportement de dominance. L'autre comportement observé est un comportement de monte et d'étreintes mais il ne fut observé que cinq fois durant les 13 étés. Finalement, les interactions sociales entre les membres d'une meute sont vraiment calmes et paisibles, même entre subadultes.

Il est évident que les tensions sociales montent durant la période de reproduction, mais les loups sont matures à 22 mois et certains pas avant quatre ans. La dispersion de la plupart de ces individus évite donc beaucoup de tensions prolongées dans la plupart des meutes. Mech par ailleurs, rapporte deux éléments essentiels. Il ne trouve strictement aucune distinction entre la réalisation de soumission active et les sollicitations alimentaires, ce qui peut souligner que ce comportement semble réalisé dans un contexte apaisant. Par ailleurs, il a observé occasionnellement des comportements que beaucoup interpréteront comme hostiles entre deux femelles. Ainsi durant un été, la mère saisit plusieurs fois de manière intense une femelle de deux ans pour la plaquer au sol. Cependant pour Mech, c'est exactement les mêmes types d'interactions qui se produisent entre une mère et un louveteau errant, qu'elle ne peut contrôler. Quoi qu'il en soit, ce type d'interactions « hostiles », furent très rare durant son étude.

3) Dominance entre le couple reproducteur

En milieu naturel, l'existence d'une hiérarchie séparée en fonction du genre prête à caution. Clark comme Haber, (cité par 190) indiquent que le mâle reproducteur dominait tous les loups et la femelle reproductrice, tous les loups sauf son partenaire. Pour les loups étudiés par Mech, lorsque le couple reproducteur se retrouve, la femelle approche le mâle dans une posture de soumission typique (queue basse ou entre les jambes, corps plus ou moins recroquevillé, oreilles en arrière, museau pointé en avant léchant celui du mâle). Le mâle reste là nonchalamment ou levant la queue horizontalement. Ces rencontres ont souvent lieu après les quêtes alimentaires. Lorsque les louveteaux étaient présents, ces comportements étaient

souvent associés à un transfert alimentaire. Mais aucune différence ne fut observée entre ces salutations et celles où les louveteaux étaient absents (par exemple en 1998).

La femelle réalisa, sur toute l'étude trois soumissions passives. Ainsi, elle semblait être subordonnée au mâle. Cependant, quelque soit la proie, le couple mangeait côte à côte. Lors de l'élevage des louveteaux, le mâle semble exprimer un impératif à nourrir la femelle. Par exemple, si Mech envoie une carcasse de lièvre à ce dernier, la femelle va s'en saisir dès qu'il en a pris possession. Si l'auteur renvoie de nouveau une proie, le mâle l'apporte à sa femelle. Lors de l'élevage des petits, surtout dans les trois premières semaines, la femelle règne de façon suprême et empêche tout individu d'approcher d'eux, même le mâle reproducteur. C'est au cours de cette période que Mech a observé le mâle s'approcher de la tanière en agitant le corps et la queue, comme un subordonné vis à vis d'un dominant. Lors de cette période, la femelle était la plus encline à protéger ses petits. Elle fut par exemple la plus agressive à repousser un bœuf musqué à l'entrée de la tanière. Murie rapporte que le mâle reproducteur fut le plus agressif pour chasser un ours polaire des environs de la tanière.

Il apparaît donc que les interactions sociales d'une meute, au moins en été, sont extrêmement paisibles. La notion de dominance hiérarchique est en premier lieu le reflet de la structure reproductrice, de l'âge et du sexe des membres du groupe.

4) Leadership

Le terme de *leadership* a été défini par Mech pour les loups, comme le comportement d'un loup qui a l'évidence contrôle, gouverne ou dirige le comportement de plusieurs autres (191). Pour Mech, puisqu'une meute comprend presque toujours un couple reproducteur, il est naturel que les membres de cette paire soient les *leaders* de la meute. Dans la mesure où la plupart des membres du groupe sont la descendance de la paire reproductrice, ils auront tendance à suivre les initiatives de leurs parents. Essayons d'appréhender ce concept de *leader* pour différentes activités d'une meute.

↳ Réveil et initiative de mise en route

Dans l'étude de Mech dans l'île Ellesmere, les membres de la meute attendent le réveil de leurs parents avant de devenir actifs, même si parfois leurs activités réveillent leurs parents. Cependant, c'est au réveil de ces derniers que la plupart des événements de socialisation du groupe se produit. Durant l'étude, en été, la femelle reproductrice se réveillait la première, sollicitant alors son partenaire, l'attirant derrière elle, pour selon Mech éviter qu'il ne se recouche. Les deux se mettent alors à hurler. Les deux loups peuvent ensuite se mettre en route, la femelle revenant parfois seule cinq à trente minutes plus tard vers les louveteaux, alors qu'elle accompagne généralement le reste du groupe quand les louveteaux sont plus vieux. D'un autre côté dans une autre paire étudiée par Mech, sans louveteaux, la femelle ignorait les hurlements de son partenaire, debout à côté, qui se comportait comme s'il voulait se mettre en route. Elle continuait à se reposer ou à dormir sans répondre aux nombreux appels (exemple 48) de son partenaire. Sur les 29 départs de la tanière observés par Mech, le mâle fut en tête 22 fois et la femelle 7 fois. Dans une étude dans le parc du Yellowstone 75% des activités sont initiés par le couple reproducteur (64% pour la meute de 14-23 loups, 71% et 88% pour les plus petites meutes de 8 à 13 loups) (264').

↳ Trajet

Durant les trajets, l'exubérance des jeunes peut les porter en tête du groupe et chaque loup peut se trouver en tête temporairement, notamment sur les chemins ou le long du lit d'une rivière (191, Murie, Haber cités par 191). Durant la saison reproductrice, l'ordre des loups est influencé par l'œstrus de la femelle reproductrice. Le mâle reproducteur se trouve alors généralement derrière elle (Mech 191, Peterson cité par 191, Pullianen cité par 155). A contrario lorsque celle-ci est gestante, elle est moins souvent en tête (264'). Sur l'île Ellesmere sur les 70 occasions où Mech put observer le loup en tête du groupe lors des trajets, le mâle était en tête 46 fois et la femelle 24 fois. En 1993, où la meute ne comprenait pas de louveteaux (couple reproducteur plus trois jeunes), le mâle était en tête 27 fois pour 8 fois pour la femelle. Les jeunes sollicitaient et se déferaient beaucoup plus vers le mâle. En 1996, le couple et leurs louveteaux fut mené 14 fois par le mâle et 12 fois par la femelle. Le loup reproducteur, souvent plus âgé et plus expérimenté, connaissant un territoire qu'il a investi initialement, lors de la formation du couple par exemple, se verra certainement plus enclin à être en tête lors des déplacements. Une étude sur 3 meutes dans le parc de Yellowstone met en évidence un *leadership* partagé dans les déplacements, entre le couple reproducteur (264'). Lorsque d'autres femelles reproductrices sont présentes (exemple d'une grande meute de 14 à 23 loups) elles peuvent également mener le groupe, tout comme moins fréquemment les autres loups, en particuliers dans cette grande meute. Pour les auteurs les rôles de leader changent entre les meutes voire entre les saisons. Des facteurs individuels, liés à l'âge, aux alliances précédentes, au tempérament de chacun, influenceraient les aptitudes de leader. La place en tête des subordonnés pourrait être reliée à l'expérience territoriale qu'ils peuvent avoir d'un endroit précis. Elle peut précéder une dispersion (exemple d'un mâle qui sorti du rang pour mener la meute dans une autre direction en 3 occasions, l'hiver précédant sa dispersion) ou préfigurer une potentielle succession. Elle serait plus souvent relative à une proposition de direction qu'à de véritables décisions...

↳ Activité de prédation

Durant les attaques de proies, le reproducteur initie et mène souvent les attaques.

Pour Murie, c'était souvent le mâle de haut rang. Dans la meute de sept adultes et cinq louveteaux du mont Mac Kinley (Alaska), il identifia un leader (*lord and master*), devant lequel tous les autres loups s'approchaient avec déférence. Il y avait du « dandy » en lui quand il trottait pour partir à la chasse (155). Un autre mâle cependant semblait mener les poursuites de caribous.

Dans l'étude de Haber (cité par 191), le mâle bêta choisissait les différentes directions, initiait et terminait la plupart des activités de chasse et de repos. Les deux loups (alpha et bêta) sont cependant restés dans la même meute neuf ans ensemble. Ce fait plutôt rare, laisse supposer une certaine entente et complicité entre ces deux loups plutôt qu'une nécessaire assignation d'un statut alpha et bêta.

Dans une meute du Yellow Stone (286), la sœur de la reproductrice était particulièrement insistante et souvent la première à tomber sur la proie par ses aptitudes particulières à la course. Les deux reproducteurs étaient également souvent les initiateurs et se montraient tout aussi insistants et déterminés.

Brandenburg (37), sur l'île Ellesmere, nota que la chasse était parfois conduite par la femelle reproductrice qui était « de loin la meilleure et passait beaucoup plus de temps en reconnaissance ».

Pour Ballard (cité par 191), les adultes, notamment mâles, mènent la chasse. Pour Mech, savoir si le mâle ou la femelle reproductrice initie ou prédomine durant l'attaque, dépend des changements rapides des circonstances avantageuses durant la poursuite.

Selon le même auteur, tout membre expérimenté de la meute qui a l'opportunité d'initier les attaques peut le faire, ce qui semble aller dans le sens des observations de Frame (cité par 59), où le leader des activités de chasse n'était apparemment pas un dominant. Cependant à l'instar de Clark (cité par 191), Mech considère qu'ordinairement les reproducteurs seront souvent dans les meilleures positions pour initier une attaque.

Wood (310), relate des observations où des adultes, après avoir entamé une partie de chasse, ont abandonné soudainement la poursuite aux plus jeunes, apparemment en guise d'apprentissage pour bien mener l'approche.

Dans l'étude de Mech, durant la chasse aux lièvres sur l'île Ellesmere, tous les membres de la meute poursuivaient leur proie quand ils en avaient l'opportunité. Cependant, lorsque la chasse était longue, le mâle reproducteur, en embuscade, attrapait les lièvres poursuivis par les jeunes, qu'il leurs reléguait par la suite.

Parfois, le leader peut stopper et brusquement empêcher le reste de la meute de continuer (Mech, Murie cités par 155) mais les autres loups peuvent également s'arrêter et inciter le leader à faire demi-tour (Mech cité par 155).

↳ Défense

Murie observa que les mâles de haut rang (les plus vieux), étaient les plus agressifs et persistants pour chasser les grizzlis de la tanière. Pour Haber, c'est le mâle alpha et pour Clark, la femelle reproductrice (191). Dans une meute du Yellow Stone, la femelle reproductrice initiait les comportements de défense, imitée par les autres. Sur l'île Ellesmere, à l'approche d'un rat musqué, le mâle reproducteur fut le premier à le détecter avant de l'encercler avec les autres membres du groupe, pour le faire partir sans succès. Une heure après, la femelle commença à hurler et à aboyer alors que les autres attendaient à cinq mètres à l'écart. Puis elle amena le reste de la meute vers elle, pour laisser une direction libre à l'intrus, qu'il prit. La femelle, s'est montrée la plus déterminée mais en une autre occasion, ce fut le mâle. A l'approche d'un être humain, le mâle s'est montré le plus agressif, la femelle déplaçant les louveteaux plus loin. Pour Mech comme Harrington (124), les reproducteurs sont souvent les plus agressifs à l'approche d'un loup étranger.

↳ Soins des jeunes

Le mâle reproducteur dans l'étude de Mech, domine clairement l'approvisionnement de la meute, notamment de la mère puis des louveteaux durant la première semaine de la vie des louveteaux. Lorsqu'il n'existe pas de louveteaux, le mâle joue un rôle majeur dans le nourrissage des louvards, mais la mère également. Au cours d'une observation, le couple quitta le site de rendez-vous. Dix kilomètres plus loin, le mâle déterra l'épaule d'un jeune bœuf musqué, la délivra à la femelle qui la consuma et retourna immédiatement vers les jeunes au site de rendez-vous pour leur régurgiter la proie. Pour l'éducation, les femelles prennent les initiatives et clairement passent plus de temps à s'occuper des louveteaux même si tous les membres du groupe, notamment le père nourrissent et jouent avec les louveteaux (Murie, Clark, Habert, Mech, Ballard 191).

Finalement pour Mech, les parents guident les activités du groupe et se partagent le travail : la femelle initie prioritairement les activités de soins et de défense des jeunes, le mâle, la recherche et l'approvisionnement en nourriture, avec de grands chevauchements quant au *leadership* de ces activités. Socialement, la paire de reproducteur domine leur

descendance et mène leur activité. Le mâle apparaît alors socialement dominant devant la femelle mais la nourrit et coopère dans l'élevage des jeunes, montrant plus de propension à nourrir les louveteaux quand ceux-ci sont plus âgés, ce qui permettrait à la femelle d'améliorer sa condition physique. Puis la femelle contribue aussi vigoureusement que le mâle à l'approvisionnement des jeunes. La singularité de chaque loup, leur expérience jouent également un rôle important dans l'agencement des activités de groupe. Lors de grandes meutes aux portées multiples, le progéniteur originel, plus vieux probablement, domine et mène la meute. Lorsque les jeunes reproducteurs grandissent, ils peuvent alors davantage initier et mener leur propre portée indépendamment.

Conclusion

Le terme social vient du latin *socius* : compagnon. Aussi, un mode de vie sociale est caractérisé par une association d'individus organisée en vue d'intérêts communs. La vie des loups en meute peut sous cet angle s'apparentée à un mode de vie sociale. Une meute est en effet un groupe d'individus différenciés, qui organise ses activités en vue de l'intérêt du groupe. Les reproducteurs auront à cet égard un rôle essentiel dans l'agencement des activités, dans l'intérêt de leur descendance.

Comprendre l'évolution et l'organisation d'une telle vie en groupe est fondamentalement indissociable d'une approche éthologique du loup dans son milieu sauvage, de son intégration au sein d'un écosystème particulier et de son mode de survie essentiel : la chasse. Le facteur proie sera un élément fondamental de la survie d'un groupe, conditionnant le nombre d'individus suffisants pour une prédation efficace et le nombre maximal pour une utilisation optimale de la biomasse. Ainsi, on observera des petits groupes, chassant en paires ou en solitaire, en Inde ou au Moyen Orient avec *Canis lupus pallipes* ou *Canis lupus arabs*, ou au Mexique avec *Canis lupus baileyi*, où les proies sont plus rares et dispersées, alors que les meutes de plus grandes tailles sont de règle en Europe septentrionale ou en Amérique du Nord. Mais une relation plus intime semble exister entre les comportements de prédation et la vie sociale du loup. C'est toute une structuration de la vie sociale du loup qui s'organise à la manière des activités de prédation. Lors de la chasse, la meute est à la fois un collectif uni par le même objectif à un instant donné, la proie, et d'un autre côté un groupe polarisé sur les initiatives de certains membres, fédérant le reste du groupe dans une forme de facilitation et de mimétisme social.

Pour comprendre l'organisation sociale du loup, les scientifiques ont souvent fait appel au concept de hiérarchie de dominance, accordant un statut et un rang social, susceptible d'accorder une hiérarchie des privilèges. Cependant, cette hiérarchie de dominance ne peut être prônée comme un grand principe fondateur et explicatif de l'ensemble des liens sociaux dans les meutes de loups. Ce principe prête finalement plus souvent à confusion, par la diversité des schémas rencontrés, qu'il ne nous éclaire réellement sur la compréhension du comportement social du loup. Plus qu'une hiérarchie de dominance, c'est davantage une dominance contextuelle que l'on rencontre. On n'oubliera donc pas que le loup, jusqu'à preuve du contraire, vit dans le contexte et non dans le concept. On ne confondra pas un être capable d'élaborer des contraintes légales et de s'y soumettre (du type concept de hiérarchie de dominance) comme l'homme, et un être soumis à des contraintes essentiellement empiriques, comme le loup. Il n'existe pas une organisation sociale qui régit l'individu où qu'il soit chez le loup (59).

La notion de dominance, dans le cadre de relations dyadiques, reste tout de même un concept efficient dans l'établissement ou la réduction d'un espace social, dans l'expression de certains comportements d'éviction, faisant intervenir menaces et postures particulières. L'expression de ces comportements, essentiellement ritualisée, permet ainsi de canaliser les phases d'agressions, dont l'objet peut être le maintien d'une certaine distance sociale, variable en fonction des prégnances, sans risquer d'altérer profondément l'intégrité physique des loups et assurer ainsi la survie du groupe. Cependant, certaines formes d'exclusion sociale sont singulièrement sanglantes, même si elles semblent beaucoup plus rares en milieu naturel, où les dispersions, biologiquement significatives, sont possibles. Certains comportements habituellement vus selon des rapports de dominances, si l'on s'attache à rechercher une autre motivation biologiquement significative, résistent moins à l'analyse. Le maintien de contacts sociaux amicaux à l'égard des loups, essentiels à la survie du groupe, comme le couple reproducteur ou des loups plus âgés, et plus expérimentés en est un exemple.

Loin d'une simple approche d'une hiérarchie de dominance, l'approche d'une meute, vue comme une sphère sociale polarisée, proposée par Schenkel, semble être davantage efficiente pour comprendre une meute de loups.

⇒ Il s'agit en premier lieu d'une polarisation entre individus, attractive ou répulsive. Cette polarisation reste variable en fonction du contexte, de l'investissement spatial, des prégnances circulant au sein de la meute. Mais elle reste également variable en fonction des individus (formation d'associations préférentielles, notamment entre les membres d'une même fratrie, entre le couple reproducteur ...), en fonction des classes d'âges (attraction des louveteaux ou juvéniles pour les adultes ...), en fonction du stade reproductif (éviction des loups matures de mêmes sexes lors de la saison reproductive ...). C'est dans l'établissement de ces relations sociales polarisées que l'expression de différents signaux de communication prend tout son sens.

⇒ En second lieu, il s'agit d'une polarisation de l'ensemble du groupe sur certains individus. Ainsi, on observe une polarisation sur les individus plus âgés, qui sont aussi plus expérimentés et donc les plus aptes à prendre l'initiative dans une situation donnée (chasse, défense ...), mais également une polarisation sur les loups impliqués dans l'élevage parental par leurs comportements de soins, de défense, de nourrissage ... qui de surcroît, favorisent l'intégration sociale, par la manifestation de comportements de jeu par exemple, à l'égard des plus jeunes. On comprend aisément la valeur téléonomique d'une telle polarisation sociale pour la survie de l'ensemble du groupe, chez une espèce dont la période de développement est relativement longue et dont le mode de prédation en meutes, sur de grosses proies, est un élément essentiel de son écologie.

Ce qui reste tout de même particulier au loup parmi les Canidés, c'est cette propension à maintenir une vie de meute, une fois l'âge adulte, malgré les pressions liées au succès reproductif, à l'obtention de nourriture ... On devra certainement évoquer alors un attachement particulier au groupe ou à certains loups. Mais là encore, une polarisation sociale sur certains loups semble primordiale au maintien d'une vie en meute, permettant à la fois selon Sharp (260), un échange des comportements appris et le maintien d'une cohésion sociale. On notera alors l'importance de la circulation de saillances olfactives émises par certains loups sur l'ensemble de la meute (comportements de marquage focalisant l'attention des congénères, explorations olfactives ciblées ...), les cérémonies de salutations focalisant l'attention sur certains loups ... On n'oubliera pas que cette différenciation sociale découle d'une réciprocité relationnelle. Ainsi, les loups solliciteront les comportements de dominance

de la part d'un loup reproducteur, par l'expression des comportements de soumissions, tout comme ce même loup sollicitera l'attention des autres, en paradant avec un os par exemple, engendrant un cérémonial de sollicitations et de salutations, avant de relâcher l'os et de l'ignorer. Les autres loups entoureront l'os un moment puis retourneront se coucher sans y avoir touché. Fox (93), considéra ces comportements comme une scène symbolique de sollicitation alimentaire, assurant un rôle de cohésion et d'intégration sociale harmonieuse. On se référera aussi à l'importance des cérémonies de hurlements qui selon Sharp (263), réaffirment les relations sociales existantes et génèrent une solidarité, en focalisant l'attention du groupe sur ses activités et ses oppositions aux autres meutes de loups.

Enfin, on pourra trouver intéressante la thèse développée par Gallo et De Gaulejac (51) qui considèrent la cognition sociale chez l'animal comme reposant sur l'attachement de significations particulières aux congénères, en fonction de différents facteurs concrets, aux nombres desquels on citera la prégnance du lieu de la rencontre, et l'état psychophysiologique de l'animal. Les individus qui partagent les mêmes affordances des mêmes lieux, établiraient des relations sociales privilégiées. Les relations sociales observables constitueraient alors le reflet des résultats visibles de cet investissement de l'espace par les animaux. Le fait de vivre en groupes, ou simplement le rapprochement temporaire entre individus, serait essentiellement déterminé par l'occupation d'un même espace et la congruence de ce qui est prégnant pour chacun. Il n'existerait pas, chez l'animal, de rencontre véritable sans partage psychologique du même espace. Dans ce contexte, la hiérarchie de dominance serait donc une conséquence, un effet des hiérarchies des prégnances individuelles et évoluerait en fonction de l'évolution des hiérarchies de prégnances. Pour conclure, on n'oubliera pas qu'un loup apparaît comme un individu avec toutes les variations singulières interindividuelles possibles, souvent à l'origine des nombreuses différences observées, quant aux rôles et comportements de chacun.

CHAPITRE XVII

COMMUNICATION, HIERARCHIE ET DOMINANCE CHEZ LE CHIEN : CONSEQUENCES DE LA DOMESTICATION

D) Communication

A) Communication visuelle

1) Effets des variations phénotypiques sur les signaux émis

On a vu que la vie en meute chez le loup était particulièrement inféodée à l'existence d'une communication bien différenciée entre les membres du groupe. Cette communication permet l'établissement, le maintien des espaces de liberté individuelle, des différents membres de la meute, tout comme elle assure l'établissement de liens sociaux préférentiels et polarisés au sein du groupe. La possibilité d'expressions comportementales éclectiques, permet également une communication suffisamment riche pour assurer l'intégration de loups étrangers comme pour les chasser. On peut donc se demander dans qu'elle mesure un chien peut encore assurer une communication aussi riche. On a vu que chez le loup, Feddersen Petersen avait délimité onze régions expressives au niveau du visage, avec deux à treize possibilités de signalisations par région (73). Ainsi, environ 75 mimiques faciales sont exprimées par le loup au cours de la communication intraspécifique. L'expression de cette signalisation est ainsi extrêmement variable, très différenciée et précisément graduée. Elle permet par exemple l'expression d'une valeur précise, de subdominance lors d'une rencontre. Cependant, plusieurs races de chiens, du fait d'une différence parfois très grande sur le plan phénotypique ne peuvent plus manifester une telle diversité propre au loup. Si l'on compare la figure 1 et la figure 2, on remarque que chez le dogue de Bordeaux, le front ainsi que le nez sont constamment ridés, ce qui chez le loup peut être un signe de menace.

Figure 1 (73) – Menace de défense chez le loup. Chaque cercle correspond à des régions expressives de la face avec un nombre variable de signaux définis



Figure 2 – Expression neutre de la face chez un dogue de bordeaux. La séquence d'expression montre des réductions marquées : dans le secteur de la gueule et du dos du nez, il n'existe pas de possibilités de signalements, dans le secteur des oreilles on ne peut enregistrer que des mouvements à la racine des oreilles (73)



Inversement, il ne peut plus découvrir ses dents en raison de la proéminence des babines. Lorsqu'il essaie de le faire, seules les babines se tendent. Finalement, seules les oreilles conservent une possibilité de signalement par des mouvements à la racine des oreilles. Par conséquent, certaines régions expressives ont disparu et un nombre important de signaux de mimiques est absent, la séquence globale correspondante n'est que fragmentaire. Nous avons pris le cas du dogue de Bordeaux, mais à une autre extrême, on pourrait considérer le bull terrier par exemple. Cette différence d'expressivité liée à la sélection artificielle, notamment phénotypique peut donc limiter l'éventail des signaux émis, mais également prêter à confusion sur le sens de certains signaux.

Pour Feddersen Pertersen, ce défaut d'expressivité est à l'origine d'un échange d'informations extrêmement réduit au sein d'un groupe, qui peut être à l'origine d'agressions. Pour Zimen (cité par 10), 67 % des comportements expressifs du loup sont modifiés ou absents chez le caniche. Chez ces chiens, les comportements agressifs sont beaucoup moins complexes et gradués et beaucoup plus simplifiés et stéréotypés que chez le loup. Ainsi, pour Zimen, il est difficile de pouvoir discriminer chez ces chiens des expressions agressives, amicales, joueuses ou apeurées. Par exemple, la queue ne peut être portée entre les pattes lors de soumission ou de peur tout comme elle ne peut exprimer les grands battements rencontrés lors d'excitations positives. Le pelage peut également empêcher que les signes pourtant présents puissent être vus. Zimen note également que les expressions intimidantes, comme des grognements ou la rétraction des lèvres, ne précèdent les attaques que de manière aléatoire. En comparant les comportements des loups et des caniches, Pertersen rapporte que les relations agressives apparaissent plus tôt et sont parfois plus sérieuses chez les caniches

que chez les loups. Aussi, chez les adultes, les conflits mineurs se transforment plus souvent en combat. Alors que chez les loups d'une meute, les conflits sont en général ritualisés, dans 70 % des cas les caniches poursuivent le combat même après que leur adversaire ait adopté l'attitude de soumission. Chez le caniche, les petits conflits s'enveniment souvent et débouchent sur une vraie lutte allant même jusqu'à provoquer une agression collective d'un des membres du groupe (72). Dans les conflits pour obtenir quelque chose (nourriture, partenaire, certaines places), les caniches étudiés par Pertersen saisissent dans 70 % des cas d'animal menacé et le secouent violemment dans leur gueule indépendamment de sa réaction.

En fait, cette différence d'expressivité par rapport au loup se rencontre pour quasiment toutes les races de chiens. Alors que les loups expriment plus de 60 signaux possibles avec la tête, ce nombre tombe à 14 pour les caniches, à 16 pour les bergers allemands et à 43 pour les malamutes (275). Comme autres exemples on peut également signaler les grandes oreilles pendantes qui réduisent la capacité de l'animal à utiliser ces structures comme signaux de communication, ou les très longs poils qui rendent moins évidente la détection des signaux émis par les yeux ou la gueule.

Les mêmes conclusions s'appliquent à la signalétique corporelle. On a vu que chez le loup l'expression des signaux est souvent renforcée par la manifestation phénotypique de couleurs qui soulignent l'expression du signal. Chez la plupart des chiens, notamment lorsque les robes sont uniformes, l'expression des signaux visuels ne peut être éclairée comme chez le loup. D'autres qualités phénotypiques peuvent modifier l'émission de ces signaux. Ainsi, les chiens à longs poils ne peuvent dresser leur fourrure de manière efficiente. A l'inverse, la crête dorsale continue du rhodésien ridgeback, peut prêter à confusion sur l'émission d'un signal de menace. L'expression de la posture de la queue peut également être mentionnée. Chez certains chiens, la queue toujours recourbée vers le dessus du dos, peut signaler une menace ou un comportement de dominant et être à l'origine de communication ambivalente. Un déficit dans l'émission de signaux est également présent pour les chiens à la queue coupée par exemple. Des études comparatives entre chiens de mêmes races, dont la queue a été coupée ou non, montrent que les interactions agressives sont plus fréquentes entre les chiens sans queue (275).

Scott et Fuller (254), relèvent le même type de tendances agressives chez les fox terriers. Chez ces chiens, les auteurs observent un nombre important d'attaques, persistantes et très sérieuses. Lorsqu'ils sont en groupe, les attaques collectives sont fréquentes. Les mâles et les femelles ciblent leur attaque contre une femelle. Si celle-ci est retirée, une autre femelle est prise pour cible. Ce « petit jeu » continue jusqu'à ce que les chiens ne soient plus que deux. Fox note la même impossibilité pour les fox terriers à vivre ensemble, de part une grande intolérance mutuelle et un seuil d'agressivité très bas, pouvant entraîner des combats mortels (97). Cependant, les auteurs rappellent que ces chiens ont été sélectionnés pour continuer les attaques sur les proies, sans faire attention à la souffrance de la blessure que leur proie pouvait leur infliger. On peut par exemple rappeler que la sélection des ratiers était assez simple lors de l'invasion des gros rats gris (*Rattus norvegicus*) au 18^{ème} siècle. Les chiens étaient mis dans une lessiveuse avec quatre ou cinq rats et le verdict était assez rapide (66). Il est indéniable que cette sélection a participé à la tendance agressive de ces chiens envers leurs congénères. Ainsi, autant la sélection phénotypique a pu largement modifier les possibilités de communication visuelle chez les chiens, et par conséquent participer par exemple à une expression de comportements plus agressifs moins ritualisés, autant la sélection d'aptitudes comportementales particulières est également importante pour expliquer certaines modifications par rapport au loup.

Inversement, ce n'est pas parce que certaines structures externes sont présentes que les éléments structuraux internes, motivationnels existent. Goodwin (117), s'est intéressé à l'expression des signaux visuels pour différentes races afin de les comparer à ceux émis par

les loups. Il s'est tout particulièrement attaché aux différents signaux agonistiques communément utilisés par les chiens d'une même race. Pour ce faire, il s'est basé sur les différents patterns comportementaux fréquemment rencontrés chez les loups et a observé l'expression de ces patterns pour dix races de chiens (tableau 1). Chaque groupe était composé de quatre à sept chiens d'une même race vivant ensemble depuis au moins un an. Les observations d'enregistrements vidéo (tableau 2), ont révélé que chaque race réalisa un éventail de comportements de dominance et de soumission, différent de ceux exprimés par leurs ancêtres. Sur les quinze patterns comportementaux recherchés, les différentes races exprimaient, deux pour les cavaliers king-charles à quinze pour les sibériens huskys de ces patterns. La diversité du répertoire comportemental fut corrélée positivement au degré de ressemblance de chaque type racial avec le loup (figure 3).

Figure 3 – Relation entre le nombre de signaux exprimé par chaque race et le degré de similarité d'apparence avec le loup (117).

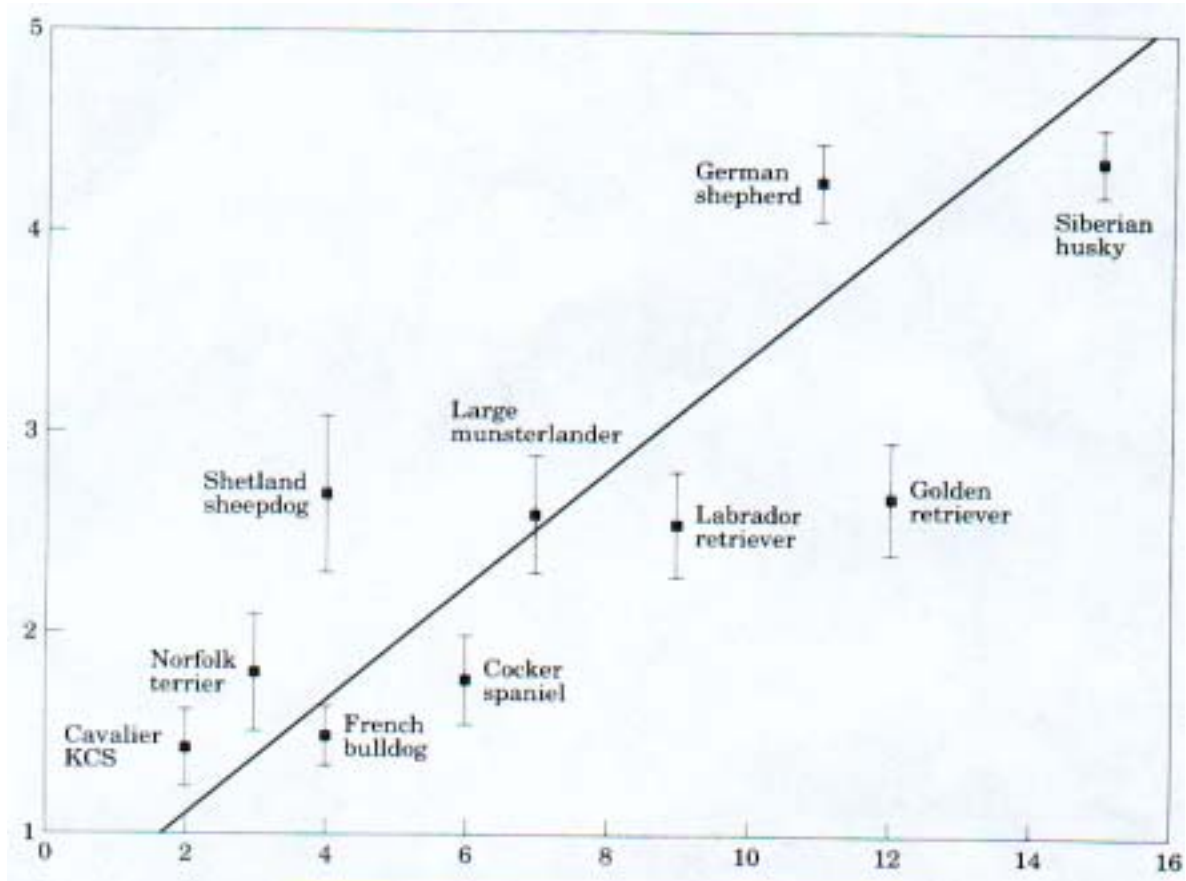


Tableau 1 – Définitions des patterns comportementaux utilisés par Goodwin basés sur les signaux agonistiques observés chez le loup (117 d'après Fox.)

Comportements	Définitions
<p><u>Menaces</u></p> <p>Grognements (Growl)</p> <p>Déplacement (Displace)</p> <p>Etre sur (Stand over)</p> <p>Morsure inhibée (Inhibited bite)</p> <p>Se tenir droit (Stand erect)</p> <p>Lutte corporelle (Body wrestle)</p> <p>Gueule ouverte agressive (Agressive gape)</p> <p>Dévoilement des dents (Bare teeth)</p> <p>Fixation (Stare)</p>	<p>L'agresseur produit un grognement avec un timbre bas</p> <p>L'agresseur entrave le déplacement de son adversaire d'une ressource ou d'un but</p> <p>L'agresseur est proche de son adversaire et place sa tête sur son corps ou place ses pattes en élevant sa tête et sa poitrine au-dessus du corps de son adversaire</p> <p>L'agresseur place ses mâchoires autour d'une partie du corps de son adversaire sans les fermer pleinement</p> <p>L'agresseur se dresse de tout son corps avec le dos cambré, la tête dressée et parfois la crinière</p> <p>L'adversaire se dresse sur ses pattes arrières tout en luttant avec ses pattes avant, avec souvent la gueule ouverte</p> <p>L'agresseur ouvre la gueule à moitié et relève les lèvres verticalement dévoilant ses dents</p> <p>L'agresseur relève ses lèvres verticalement et expose ses dents</p> <p>L'agresseur regarde directement son adversaire et maintien le contact oculaire</p>
<p><u>Soumission</u></p> <p>Léchage du museau (Muzzle lick)</p> <p>Regarder ailleurs (Look away)</p> <p>S'accroupir (Crouch)</p> <p>Sourire soumis (Submissive grin)</p> <p>Soumission passive (Passive submit)</p> <p>Soumission active (Active submit)</p>	<p>L'animal soumis lèche le museau de son adversaire parfois sans contact</p> <p>L'animal soumis détourne ses yeux de l'agresseur et tourne sa tête de façon lente et exagérée</p> <p>L'animal baisse la tête et le corps avec souvent la queue entre les pattes</p> <p>L'animal rétracte ses lèvres horizontalement vers l'arrière pour dévoiler les dents la gueule fermée</p> <p>L'animal se couche sur le dos dévoilant sa région anogénitale</p> <p>L'animal soumis approche l'agresseur dans une position accroupie avec la queue entre les pattes et peut tenter de lécher le museau de l'agresseur</p>

Tableau 2 – Patterns comportementaux observés dans les interactions sociales pour différents groupes de chiens (117)

CK : Cavaliers king Charles ; NT : Norfolk terrier ; SS : Shetland ; FB ; French Bulldog ; CS : Cocker spaniel ; ML : Munster lander ; LB : Labrador retriever ; GS : German Shepherd ; GR : Golder retriever ; SB : Sibérian husky ; WO : loup ;
 Les chiffres représentent l'âge d'apparition du pattern comportemental au cours de l'ontogenèse

Behaviour	CK	NT	SS	FB	CS	ML	LR	GS	GR	SH	WO
Threats											
Growl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	<20
Displace	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	<20
Stand over					+	+	+	+	+	+	20-30
Inhibited bite						+	+	+	+	+	20-30
Stand erect		+		+	+	+	+	+	+	+	>30
Body wrestle					+	+		+	+	+	>30
Aggressive gape							+	+	+	+	>30
Bare teeth			+					+	+	+	>30
Stare										+	>30
Soumission											
Muzzle lick			+				+	+	+	+	<20
Look away				+	+			+	+	+	20-30
Crouch						+	+	+		+	20-30
Submissive grin									+	+	20-30
Passive submit							+		+	+	>30
Active submit										+	>30

Aussi, plus l'apparence des chiens a divergé de celle du loup, plus les éléments du langage corporel des loups ont été perdus. Chez le sibérian husky, le nombre de signaux de menaces manifestés lors de relations dyadiques a été corrélé négativement avec le nombre de comportements de soumission. Aussi, au moins pour cette race, l'information contenue dans le signal émis, ne semble pas avoir divergé de son état ancestral. Cependant la ressemblance phénotypique n'est pas nécessairement reliée à la diversité comportementale qu'elle pourrait laisser supposer. Par exemple, trois des chiens de chasse (cocker spaniel, labrador et golden retriever) manifestent plus de patterns comportementaux typiques du loup que leur apparence ne pourrait le suggérer. Pour Goodwin, la tâche à laquelle ces races furent vouées, nécessita le maintien d'un panel de comportements ancestraux plus importants que pour les deux races initialement sélectionnées pour la garde de troupeaux, comme le berger allemand et le shetland.

L'apparence phénotypique de ces deux races ressemble plus au type lupoïde que les scores comportementaux n'auraient pu le prédire. Ceci suggère qu'une fois qu'un

comportement est perdu, il ne peut être retrouvé en modifiant l'apparence physique de la race. Le berger allemand, qui a été développé à partir de chiens de bergers avec l'intention d'aboutir à un chien ressemblant au loup, exprime ainsi moins de patterns du loup que le sibérien husky ou le golden retriever. Par ailleurs, beaucoup moins de signaux sont émis comparé au golden et ils seraient essentiellement exprimés lors de conflits autour des ressources, l'escalade dans l'agression étant alors souvent la règle. Les jeux sont par ailleurs rares dans cette race.

Inversement, chez les goldens les signaux visuels sont beaucoup plus fréquents, notamment pendant les nombreuses phases de jeu, et peu d'escalades dans l'agression sont notées. Chez cette race qui présente une forte propension à réaliser des comportements de jeux sociaux de type juvénile, l'expression des signaux fut essentiellement maintenue lors du jeu. La fonction originelle de ces signaux, évidente lors de compétition pour des ressources hautement significatives, aurait plus ou moins disparue sous la domestication.

En rendant négligeable la compétition pour les ressources fournies par l'homme, la domestication aurait ainsi œuvrée, en tout cas pour certaines races, pour le maintien de comportement de type juvénile chez l'adulte. Si l'on admet que l'une des fonctions des signaux agonistiques chez le loup est de réguler l'agression lors des interactions sociales afin de réduire les risques pour l'espèce (blessures ...), alors il apparaît que le coût que peut représenter l'escalade des agressions, notamment chez les races dont le répertoire comportemental est limité, fut réduit par l'appivoisement humain. En effet, l'expression des signaux de communication chez les loups, apporte des informations sur les habilités compétitives des adversaires. Sans une telle régulation, les interactions compétitives seraient susceptibles d'engendrer des blessures qui affecteraient la compétition pour les ressources (nourriture, partenaire ...). Chez le chien, la manifestation d'agressions envers un congénère est moins dommageable, en raison des situations de compétitions réduites, mais également de l'intervention de l'homme, durant ou après le conflit. Ainsi par exemple, un chien blessé dans une meute, soigné rapidement par le vétérinaire, sera plus enclin à retourner au combat qu'un chien non soigné. Dans cette optique, le coût que peut représenter l'absence de comportement de soumission sera réduit, autorisant son élimination du répertoire.

Ceci étant dit, deux remarques sont à apporter.

⇒ On a vu que chez le loup l'agressivité est particulièrement prégnante lors de rencontres de loups étrangers dans des lieux investis par une meute. Lors d'une telle rencontre, l'agression n'est pas une règle absolue, loin s'en faut. Des comportements ritualisés peuvent se manifester de telle sorte que le loup étranger puisse s'intégrer à la meute ou partir sans subir de graves blessures. Cependant, lors de telles rencontres, le seuil d'agressivité est généralement plus bas que pour les interactions au sein de la meute. Les combats sanglants sont alors loin d'être rares. Dans les régions où la pression humaine est limitée, plus de 50 % des loups retrouvés morts l'ont été suite à des combats avec d'autres loups (275). Il est donc légitime de distinguer l'agressivité au sein de la meute de l'agressivité vis à vis de loups étrangers, dans ce cas généralement plus importante.

Les chiens peuvent agir de même, cependant ils se montrent fort heureusement, beaucoup plus tolérants lors de rencontre avec des chiens inconnus, tout du moins à l'extérieur de chez eux. La domestication, qui a favorisé le plus souvent la reproduction des sujets les plus dociles, ainsi que la socialisation précoce des chiens à ce type de rencontre, participent indéniablement à l'expression de ces comportements particulièrement amicaux. Cependant, ce point souligne le fait que les signaux comportementaux permettant la régulation des agressions restent particulièrement présents, malgré l'extrême diversité phénotypique des chiens. A ce titre, l'habilité qui concerne quasiment tous les chiens à

changer leur attitude corporelle, notamment la hauteur et la rigidité de leur posture, semble le signal le plus important pour réguler l'agression, notamment entre races différentes (213). Il est d'ailleurs intéressant de noter que ce pattern comportemental est observé pour huit des dix races étudiées par Goodwin, malgré le fait que cette posture se développe relativement tardivement dans l'ontogenèse (cf. infra). Comme si finalement cette caractéristique avait été maintenue en raison de son caractère essentiel dans la communication entre chiens.

⇒ Par ailleurs, la communication olfactive reste un facteur essentiel lors de telles rencontres, tout comme elle l'est pour les chiens vivant en groupe. Lors de rencontre avec un autre chien, la majorité des interactions semble en effet se focaliser sur un échange d'informations olfactives. Le reniflement progresse le plus souvent de la tête vers la queue, le chien qui est en train de sentir est généralement celui qui termine les interactions. Celui qui initie l'approche est le plus propice à sentir l'autre. Le receveur sent rarement l'initiateur s'il évite d'être lui-même senti. Ainsi, tout se passe comme si chaque chien cherchait à acquérir des informations olfactives de son congénère tout en évitant d'en fournir lui-même. Les chiens, en particulier les femelles, peuvent éviter d'être sentis au niveau des régions péri-anales en baissant leur queue (34). Chez les loups, les individus de haut rang présentent régulièrement leur région périnéale aux autres membres de la meute. Les subordonnés évitent le plus souvent d'être sentis par les individus de haut rang en baissant leur queue entre les jambes. Bradshaw (34), en conclut que lors d'une rencontre, le chien essaie d'éviter l'inspection ano-génitale par un congénère et par conséquent se comporte comme un loup subordonné.

Il est important de signaler qu'au sein d'une meute de loups, tout se passe comme si la circulation des informations olfactives entre les membres du groupe (marquage urinaire, exposition de la région anale, des lèvres etc.) au nez des congénères, était réservée à certains membres de la meute. Certains avanceront que la fonction de tels comportements est liée à l'expression de la dominance. Cependant, on peut considérer que ces saillances olfactives sont exprimées par des loups dont le rôle au sein de la meute est essentiel (reproducteur et parents, initiateurs des activités de chasse, de défense ...). Ainsi, tout se passe comme si la circulation de ces saillances olfactives, devenait prégnante en se focalisant sur des loups essentiels à la survie du groupe. En d'autres termes, tout se passe comme si l'expression et la communication de ces odeurs assuraient une cohésion, un ciment au sein de la meute, autour des loups importants pour la survie du groupe. Par conséquent, une telle fonction pourrait perdre de sa valeur biologique chez le chien. Intéressons nous maintenant aux études propres aux développements des comportements canins lors de l'ontogenèse afin de les comparer au loup.

2) Effets du pédomorphisme sur l'expression des comportements chez le chien

Le pédomorphisme est défini par la rétention d'un caractère juvénile lors de la maturité. Il résulte d'une réduction des taux de changements lors du développement, c'est à dire que l'adulte traverse moins d'étapes au cours de sa croissance et qu'il ressemble à un stade juvénile de son ancêtre. Trois raisons peuvent expliquer le pédomorphisme.

Un taux de croissance réduit (néoténie), un début du développement différé (post-déplacement) ou un développement achevé précoce (progénésis). Ce processus peut, soit affecter l'ensemble du développement (effets globaux), soit certaines périodes du développement (effets locaux) (117). On a vu que chez le chien, la grande diversité morphologique observée est largement liée à un pédomorphisme local et global. En fonction des races, la néoténie est souvent impliquée mais elle peut être couplée pour certaines à un

progénésis global. Cependant, pour d'autres, le développement peut être retardé au début et accéléré par la suite, comme pour le malamute par exemple (100).

Goodwin (117), s'est intéressé à l'effet de ce pédomorphisme sur les comportements. On a mis en évidence que des mutations sur des gènes structuraux sans rapport avec la survenue des étapes du développement étaient associées au pelage caractéristique du caniche par exemple. Cependant, la plupart des modifications phénotypiques semblent être reliées à des mutations qui interviennent dans la régulation du développement. Ces mutations engendreraient le maintien des caractères juvéniles chez l'adulte (notamment le seuil d'agressivité plus haut par exemple). Ainsi, on peut se demander si les races qui présentent un répertoire comportemental réduit, sont celles qui présentent un comportement juvénile à l'âge adulte et si les patterns comportementaux présents, sont ceux qui émergent le plus précocement chez les louveteaux.

Les patterns comportementaux étudiés par Goodwin sont ceux du tableau 1. Ils se développent progressivement chez le loup durant les sept semaines de vie. Les 10 races sont ainsi divisées en trois groupes en fonction du nombre de patterns observés. Il ressort de l'analyse, une corrélation positive entre chacun des groupes et la période d'apparition des patterns observés lors du développement des louveteaux. Ainsi, le premier groupe qui possède l'éventail comportemental le plus réduit, exprime des patterns qui apparaissent lors des périodes les plus précoces du développement des loups. Les races de ce groupe sont celles qui présentent les caractères morphologiques pédomorphiques les plus prononcés (réduction de la taille corporelle, maintien d'un ratio tête/corps de type juvénile). La sélection artificielle en modifiant les caractéristiques morphologiques de certaines races, pour former des phénotypes de type juvénile, a parallèlement amoindri la richesse comportementale de ces races, en maintenant essentiellement des patterns comportementaux de type juvénile. La réduction des possibilités d'expressions liée aux phénotypes et des patterns exprimés qui en résultent, a altéré les possibilités de comportements ritualisés pleinement développés chez le loup grâce à un panel plus riche de signaux visuels.

Cependant, si la sélection a œuvré vers le maintien de caractéristiques juvéniles, aussi bien phénotypiques que comportementales, notamment pour les chiens de compagnie, il serait faux de schématiser en considérant tous les chiens comme des jeunes loups. En effet, si l'expression de certains patterns comportementaux chez le chien peut s'apparenter au maintien de caractéristiques juvéniles chez l'adulte, il semble cependant que la domestication a engendré une modification de structure du répertoire comportemental canin, beaucoup plus complexe et dont les conséquences s'observent dès l'ontogenèse.

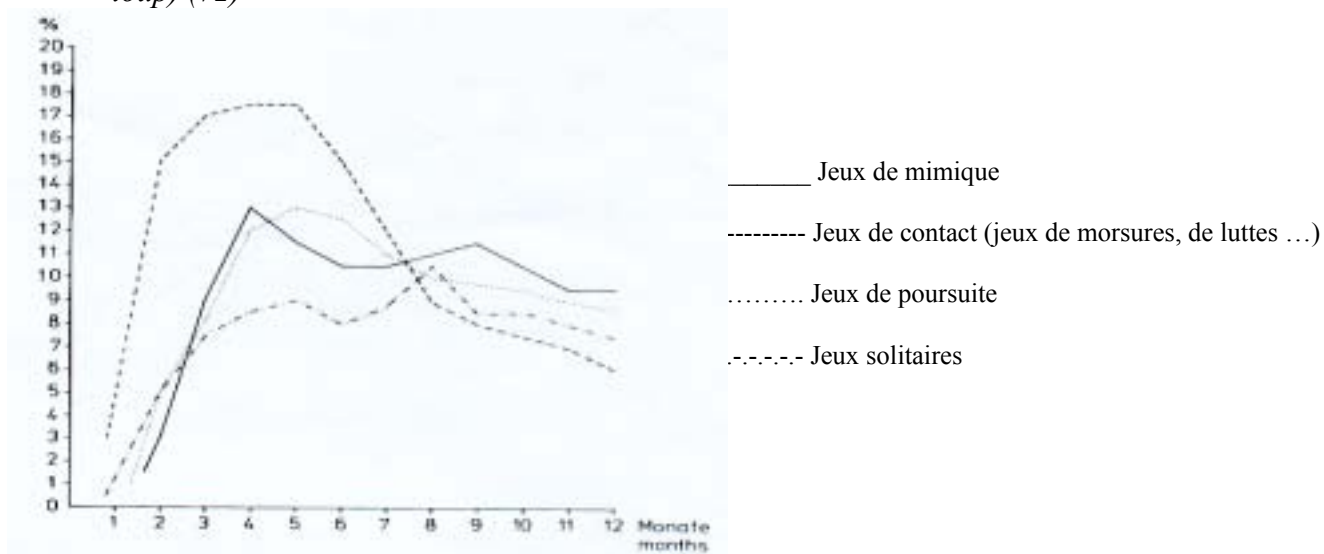
3) Effets de la domestication sur l'ontogenèse des comportements agonistiques

Franck (100), a étudié les différences de développement entre des malamutes et des louveteaux. Dans son étude, il observe une manifestation des comportements agressifs beaucoup plus précoce et intense chez les chiots malamutes alors que les jeux agonistiques (relaxation corporelle générale, alternance de jeux de rôle ...), sont exprimés plus tardivement. Ainsi, chez les louveteaux, les jeux agonistiques sont observés dès l'âge de quinze jours. Quelques combats sérieux sont observés à la fin du premier mois. La manifestation de ces comportements inhabituels, en comparaison à d'autres études, suggère à l'auteur qu'ils peuvent être reliés à une absence d'éducation parentale. Les juvéniles et adultes qui participent à l'éducation, dans un cadre naturel, sont en effet absents de l'expérimentation. Inversement pour les malamutes, les combats sérieux sont observés dès l'âge de quinze jours et il faut attendre l'âge de cinq semaines pour observer les premiers jeux agonistiques (jeux de poursuite). Contrairement aux louveteaux, les comportements de soumission en réponse à des comportements d'intimidation de congénères, ne sont pas observés avant trois mois. De

manière plus générale, les interactions avec les conspécifiques s'établissent plus lentement et plus tardivement chez les chiens. A l'âge de trois / quatre semaines, les combats intenses entre chiots et leurs jeux parallèles contrastent avec les activités d'une grande réciprocité sociale des louveteaux (lutttes, expression alternée de comportements de dominance, léchage mutuel ...). Jusqu'à cinq / six semaines, les chiots sont peu actifs et dorment beaucoup plus fréquemment et longtemps que les louveteaux, qui passent une grande proportion de leur temps éveillés, à explorer, manipuler ou jouer avec leur fratrie. Alors que les louveteaux sont plus enclins à rentrer en contact avec leurs congénères, notamment à travers une communication subtile, les chiens sont davantage asociaux et répondent aux sollicitations d'autrui par des comportements plutôt stéréotypés. Dans l'étude de Franck (100), un jeune loup manifestait un attachement important vis à vis d'un malamute adulte, cherchant toute occasion pour se soumettre. Devant l'impassibilité du chien, le louveteau allait jusqu'à se mettre dans sa gueule lorsqu'il baillait. Le chien semblait aussi étonné que le louveteau réjouit. Un autre jeune loup de sept mois a répété de manière insistante des comportements de soumission vis à vis d'un adulte sans occasionner la moindre réponse de sa part, si ce n'est une réaction violente, saisissant le louveteau par la peau du cou pour le jeter au loin lorsqu'il s'approchait plus près ou lui mordillait la joue. A l'inverse des loups, qui émettent fréquemment des signaux pour couper court à la turbulence des jeunes, les malamutes se montraient incapables d'une communication adaptée, répondant par une loi du tout ou rien. Pour Franck, l'organisation des composantes comportementales, notamment agonistiques, qui peuvent être innées au sein d'un système comportemental cohérent, implique une interaction complexe de maturation et d'interactions sociales qui fait en partie défaut chez le chien. Selon lui, la domestication, par une sélection portée contre l'agression, a relaxé voire désintégré les rituels hautement prédictibles de dominance du loup en un assortiment de fragments comportementaux indépendants. Aussi, considérer les chiens comme des jeunes loups, apparaît comme une approche trop simplifiée.

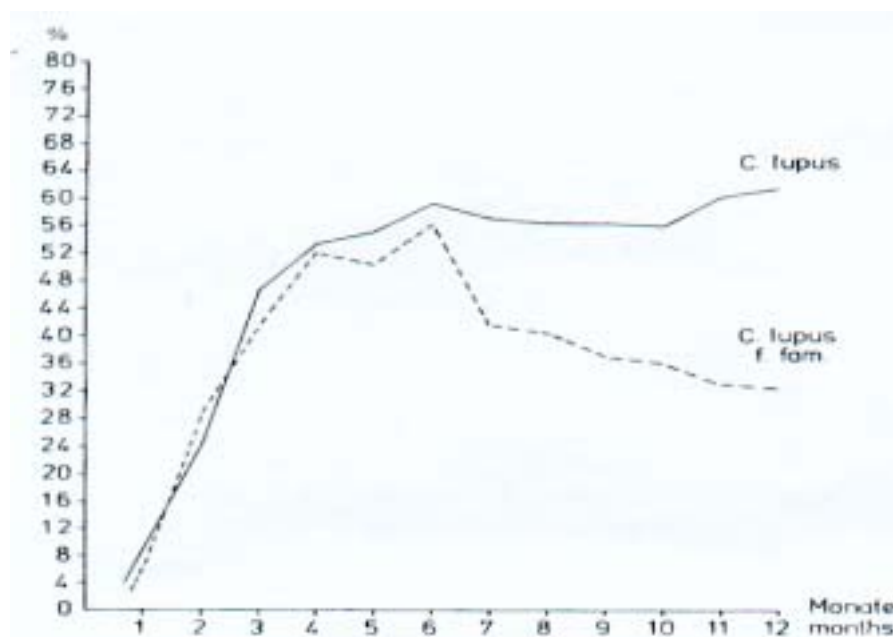
Les études réalisées par Feddersen Petersen nous éclairent un peu plus sur ce sujet (71-72-73). Les caniches étudiés par Feddersen Petersen manifestent des comportements de jeu essentiellement entre la sixième semaine et environ six mois. A ce stade, une hiérarchie relativement stable est établie. Les jeux deviennent particulièrement agressifs et se terminent parfois par des combats sérieux. Les jeux de combats (jeux de morsures ou de lutttes), sont les plus fréquents mais ils diminuent rapidement à partir de six mois, pour devenir de plus en plus rares à partir de huit mois. Alors que les loups intègrent un grand nombre de signaux visuels au cours des jeux de mimiques, les plus importants lors des premiers mois, les caniches développent des jeux de communication acoustique, sous la forme de jeux d'aboiements. Ces jeux sont particulièrement stéréotypés et ils atteignent leur maximum vers quatre mois. Inversement, les caniches imitent rarement les mouvements d'expressions et les jeux de mimique sont absents. A la différence des loups, les initiations au jeu se font essentiellement par des comportements de piétinements, de sautilllements ou d'invitations ludiques avec la posture caractéristique où le chien maintien son postérieur élevé avec les épaules au sol. Ces invitations sont le plus souvent suivies de jeux de combats. A l'inverse, le jeu chez le loup apparaît beaucoup plus complexe. Les contacts pour jouer présente un grand niveau de complexité et les signaux émis entraînent des réponses beaucoup plus différenciées (figure 4).

Figure 4 – Fréquence des différentes formes de jeu chez le caniche à travers le pourcentage des interactions dyadiques observées pour 20 chiens (cf figure 25 chap. XV pour le loup) (72)



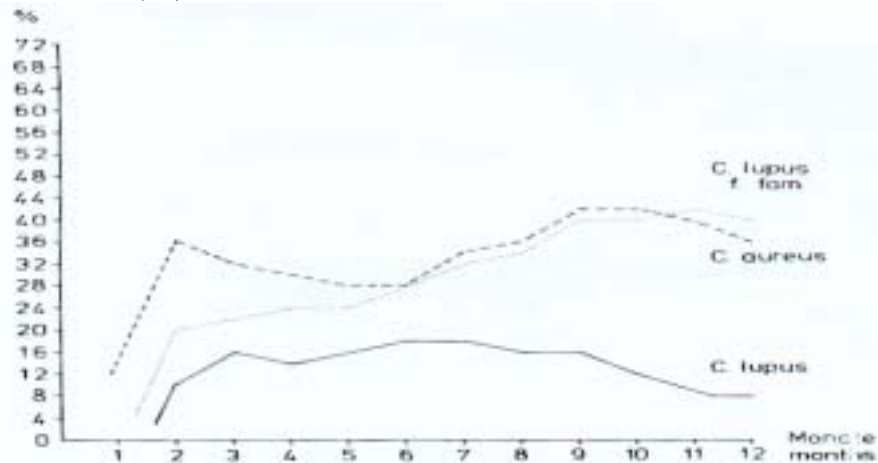
Dans l'étude de Feddersen Petersen, lors des jeux de combat, les rôles sont beaucoup plus souvent inversés que chez les caniches, et les contre-attaques beaucoup plus fréquentes. En comparant la fréquence relative du jeu chez ces deux espèces, on s'aperçoit que les jeux sont plus précoces et beaucoup plus prolongés chez les loups. Par ailleurs, la fréquence des jeux est presque toujours supérieure chez le loup (figure 5).

Figure 5 – Fréquence des jeux pour 16 loups et 20 caniches (72)



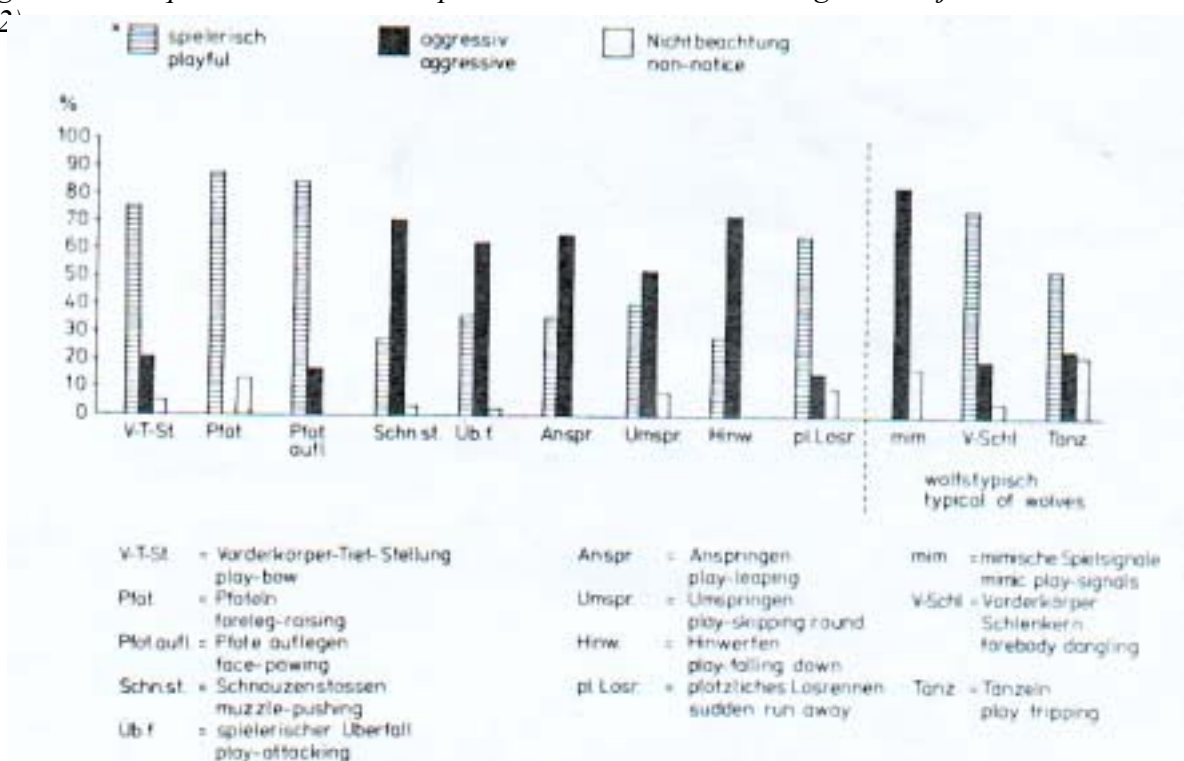
En fait, à partir de six mois, les jeux chez les caniches contiennent de plus en plus de comportements agonistiques. La figure 6 présente le pourcentage d'interactions agonistiques chez le caniche, le loup et le chacal doré. Ces interactions sont plus précoces chez le caniche et elles augmentent tout au long de leur première année pour accélérer par la suite.

Figure 6 – Fréquence des interactions agonistiques pour 16 loups, 20 caniches et 12 chacals dorés (72)



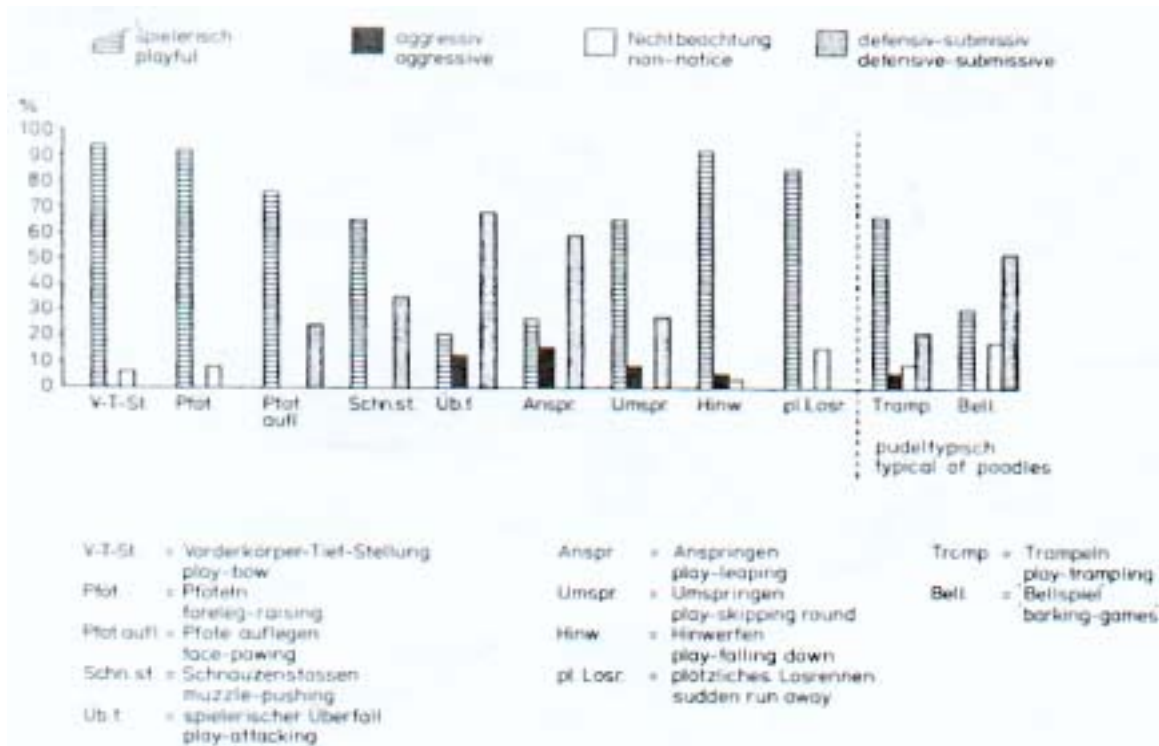
Inversement, chez le loup ces interactions sont beaucoup moins fréquentes et elles diminuent le dernier tiers de leur première année pour augmenter véritablement vers 22 à 23 mois. Chez le loup, les conflits observés lors de contextes agonistiques, se manifestaient uniquement sous la forme de combats ritualisés d'un haut niveau de complexité. Comme nous l'avons déjà évoqués, chez les caniches dans 70 % des cas, les conflits se soldent par la morsure d'un congénère qui est alors secoué, quelque soit sa réaction. Par ailleurs, les agressions de groupe sont fréquentes. Aucune hiérarchie fine ne fut observée, seuls un ou plusieurs chiens étaient clairement au-dessus du reste du groupe, initiant ou conduisant les attaques sur ses congénères. Un point essentiel est l'observation des groupes de caniches et de loups ensemble. La fréquence des jeux est alors très basse. Les caniches dirigent un grand nombre de comportements agonistiques envers les loups. A contrario, les loups, remarquablement, expriment souvent des comportements d'apaisements vis à vis des caniches et se montrent soumis. Lorsque l'on s'intéresse à la réponse des caniches lors des sollicitations aux jeux de la part des loups, on note que les caniches se montrent dans la plupart des cas agressifs (figure 7).

Figure 7 – Fréquence des réactions possibles des caniches aux signaux de jeu des louveteaux (72)



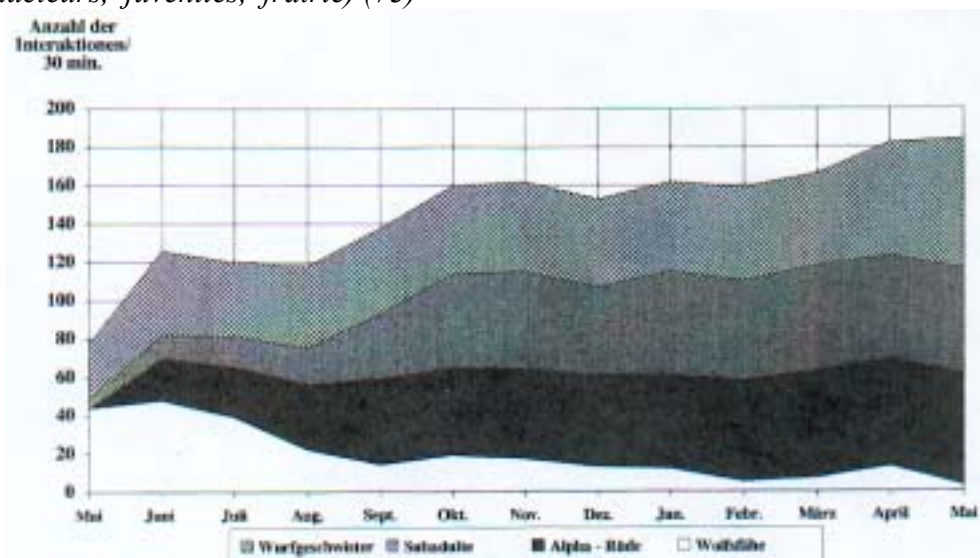
Ceci est tout particulièrement évident en réponse à des jeux de mimiques typiques du loup. Les invitations au jeu (jeter un congénère au sol de manière ludique, sauter autour, sauter l'un sur l'autre, réaliser des attaques ludiques) conduisent rarement à des jeux sociaux mais sont souvent le prélude à des attaques sociales des caniches. A contrario, les loups réagissent beaucoup plus souvent aux sollicitations de jeu de la part des caniches (figure 8) par des séquences de jeu ou des comportements d'apaisement et très rarement par de l'agression, et ce même pour les signaux typiques des caniches comme les aboiements ou les sautilllements. Comme conséquence directe de ces comportements, vers trois / quatre mois, les loups sont dominés par les caniches lors de l'accès à la nourriture, à des places favorites ... De telle sorte que les loups se trouvent restreints dans l'espace utilisable pour leurs comportements sociaux.

Figure 8 – Fréquences des réactions possibles des louveteaux aux signaux de jeu des caniches (72)



Ainsi, l'importance des jeux sociaux, qui enrichit les séquences de communication et assure la flexibilité du répertoire comportemental du loup, est fortement contrastée par des comportements de jeux plus grossiers et plus agressifs chez les caniches, pour qui l'organisation de la meute est plus simple et moins subtile. Qui plus est, alors que les contacts sociaux entre louveteaux et loups concernent l'ensemble de la meute, ceux entre caniches sont moins développés et davantage focalisés, notamment sur les frères et sœurs et à moindre degré sur la mère. Quand les louveteaux reçoivent à un ou deux mois de plus en plus de comportements de la part du mâle, des juvéniles et des frères et sœurs, les caniches reçoivent des comportements principalement de la part des frères et sœurs. Puis l'intérêt augmente lorsque les jeunes acquièrent la maturité sexuelle (comportement agressif vis à vis des mâles et comportement sexuel vis à vis des femelles) (figure 9 et figure 10).

Figure 9 – Comportements sociaux pour 6 louveteaux : initiatives sociales manifestées à l'attention des différents membres du groupe (de bas en haut : femelle puis mâle reproducteurs, juvéniles, fratrie) (73)



Idem pour 8 chiots caniches

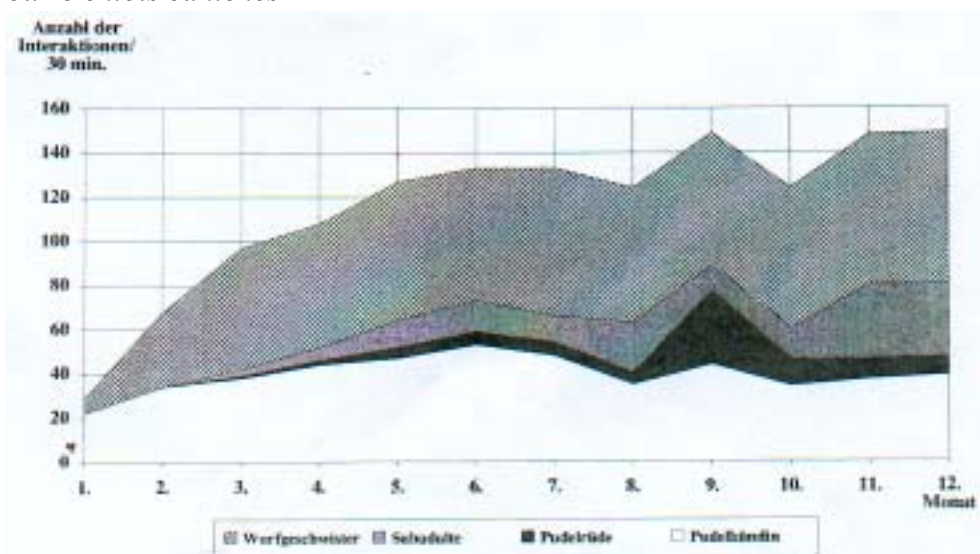
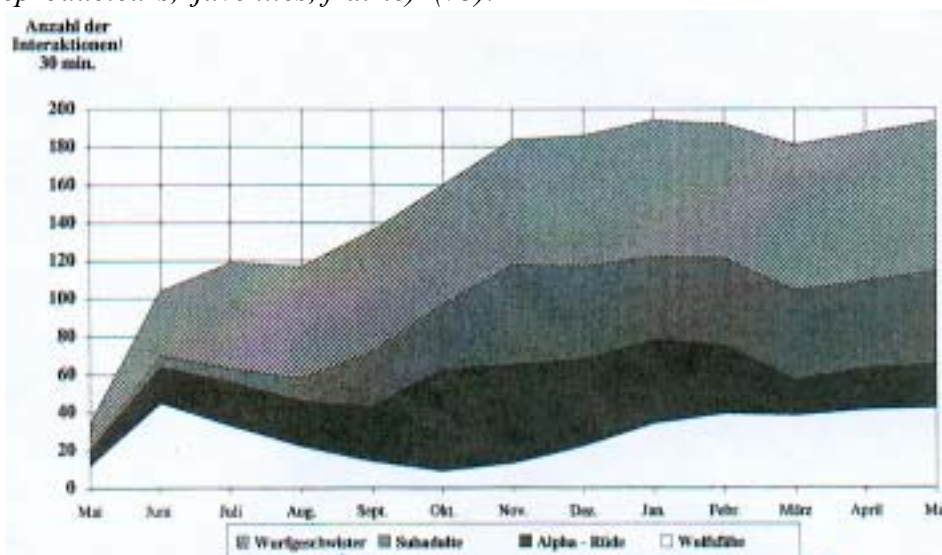
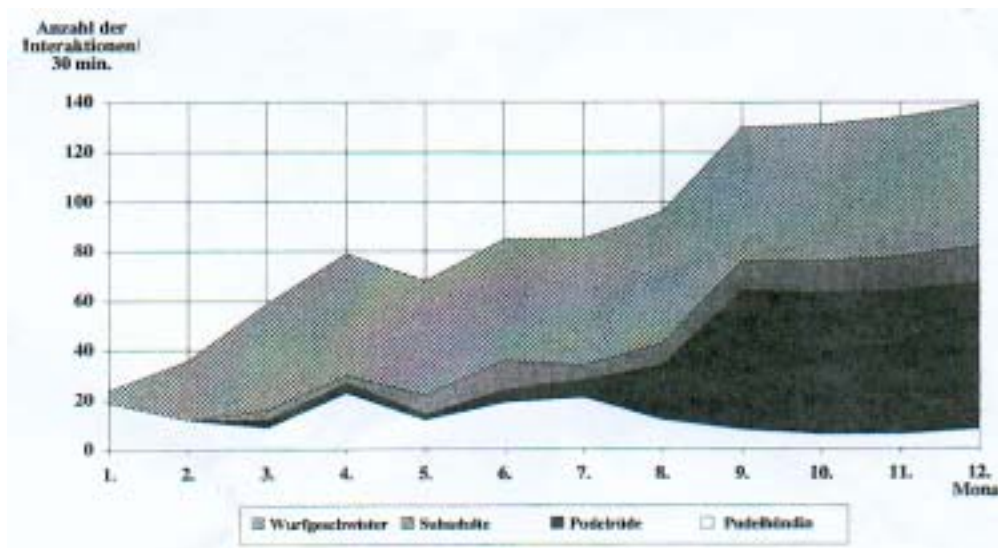


Figure 10 – Comportements sociaux reçus chez 6 louveteaux (de bas en haut : femelle puis mâle reproducteurs, juvéniles, fratrie) (73).



Idem pour 8 chiots caniches



La période limitée des jeux et la plus grande agression des caniches sont probablement corrélées avec une maturité sexuelle plus précoce. Aux yeux de Petersen, ces différences sont reliées à une accélération du processus de développement chez ces chiens. Elle rejette par conséquent l'hypothèse, avancée par Zimen, d'une néoténie où le caniche adulte se comporte comme un loup juvénile. Pour l'auteur, cette thèse ne peut en tout cas être retenue pour l'ontogenèse des comportements agonistiques. Dans la mesure où le caniche en meute exprime beaucoup de comportements agonistiques, alors qu'il serait plus subordonné, peu expansif ou agressif et très joueur lors de cohabitation avec l'homme, l'auteur réfute les comparaisons avec d'autres races si elles ne sont pas réalisées dans le cadre d'observations de l'ontogenèse, dans des conditions comparables. Les études réalisées par le même auteur chez les retrievers et les bergers allemands supportent l'existence d'une ontogenèse spécifique à une race. Par ailleurs, l'absence de l'homme, pour les caniches étudiés par Petersen, en tant que partenaire social, est un facteur important qui contribue à rendre inadéquat l'environnement dans lequel a lieu l'élevage de la bande (73). Finalement, il apparaît que l'habilité de certaines races de chiens à vivre ensemble, est limitée suite à la longue pression sélective pour maintenir les chiens en bonne cohabitation avec l'homme, plutôt qu'avec ceux de son espèce. A contrario, pour les races devant vivre en meute comme les chiens courants, la sélection s'est attachée à diminuer les potentialités agressives de ces races.

B) Communication auditive

Pour souligner ou enrichir certains traits de la communication corporelle, les chiens possèdent également un vaste répertoire de sons, de grognements, de hurlements, d'abolements ou de pleurs. Le tableau 3 rapporte les contextes au cours desquels chaque son peut être utilisé.

Tableau 3 – Circonstances d'apparition des vocalises chez le chien (C), le loup (L) et les nouveau-nés de ces espèces (N) (89)

	Accueil	Invitation au jeu	Soumission	Défense	Menace	Recherche de soins ou de contact	Détresse douleur	Appels isolés	Vocalise de groupe
Gémissement	L, C	C	L, C	L, C		N, L, C	N, L, C	N, L, C	L, C
Cri aigu			L, C	L			N, L, C		
Grognement de satisfaction	L, C							L, C	
Miaulement						N	N	N	
Jappement	C	C	C	C		N	N	C	
Abolement	C	C		L, C	L, C	C	C	C	L, C
Grondement	L, C			L, C	L, C		C		L, C
Hurlement	L, C			L				L, C	L, C
Tousotement (abolement étouffé)				L, C	L, C				
Claquement de dents		L, C		L, C	L, C				
Halètement		C							

1) L'aboïement

A la différence des loups, les chiens présentent une propension particulière à utiliser des aboiements dans un grand nombre de contextes. Plusieurs raisons semblent pouvoir expliquer ceci.

Chez le loup, l'aboïement est utilisé essentiellement dans deux contextes. Pour alarmer le reste du groupe de la présence d'un danger potentiel, il est alors généralement de courte durée, et suivi par du silence. Un hurlement associé à un aboiement étouffé peut également être émis dans ce contexte. Ces aboiements serviraient à éloigner les congénères, notamment les louveteaux, du danger. Pour le second, il s'agit davantage d'un aboiement menaçant lors d'agressions défensives, à l'approche d'un intrus. Il servirait davantage à éloigner l'intrus. Ce type d'aboïement est également exprimé chez les louveteaux dès 16 jours lorsqu'un humain s'approche de sa zone de consommation alimentaire (100-117). Ainsi, dans certains cas, le chien aboie dans les mêmes contextes que le loup, pour attirer l'attention lors d'un danger, pour signaler la présence d'un intrus et le menacer. On peut d'ailleurs signaler que le terme *canis* vient du latin *canere* qui signifie signal. Dans les autres cas, les aboiements ne semblent pas fournir un message clair et l'on ne sait pas vraiment si les aboiements sont des signaux de communication par eux-mêmes, fournissant une information spécifique, ou s'ils servent simplement à attirer l'attention vers un signal visuel que l'émetteur pourrait également donner.

Cependant, certains sons spécifiques ont été enregistrés au cours de l'aboïement. Ces sons, dénommés *tannenbaum* par Schassburger (73), sont une forme de sons tonals, à modulation de fréquence importante, qui montrent des paramètres typiques pour le contexte de jeu. Pour Feddersen Petersen, il existe chez les chiens, plusieurs formes d'aboïements, qui sont l'expression incontestable de diverses motivations. Dans les enregistrements des vocalisations de chiens appartenant à dix races différentes durant leurs douze premières semaines de vie, les aboiements furent les sons les plus variables, à la fois dans leur structure et leur fonction. Ainsi, quatre à six sous-groupes furent distingués dans les différentes races en fonction de paramètres structuraux spécifiques et de leur fréquence d'occurrence, et ils furent corrélés à un contexte social spécifique (74). Il semblerait donc que l'aboïement ait été finalement sophistiqué en réponse aux conditions environnementales associées au processus de domestication et à l'utilisation du chien par l'homme.

Il paraît vraisemblable que la sélection artificielle ait largement contribué à la forte expression de ce trait comportemental chez le chien. Il est donc possible que les hommes aient sélectionné les chiens pour aboyer plus facilement afin d'attirer l'attention lors de danger ou de problèmes potentiels. Ainsi par exemple, la sélection à favoriser l'émergence de races spécialisées dans la garde. Fox (89), a observé une apparition précoce du répertoire vocal, et notamment des aboiements (dix jours après la naissance), chez les dobermans pinchers sélectionnés comme chien de garde. A contrario, pour les chihuahuas, sélectionnés pour des caractères de type néoténique, l'acquisition du répertoire vocal est plus tardive et les aboiements n'apparaissent pas avant quinze jours. D'une manière semblable, la sélection à favoriser cette propension à aboyer à travers l'émergence de certaines races utilisées pour la chasse. Ainsi, selon leurs utilisations, les chiens sont censés aboyer durant la poursuite du gibier, lorsqu'il est réfugié dans un terrier ... Cette aptitude semble pouvoir être rapidement acquise, à partir de l'espèce sauvage. Des renards sélectionnés en vingt générations pour leur apprivoisement ont manifesté au cours des générations des sons de plus en plus semblables à ceux des chiens (34).

Coppinger (51), a par ailleurs mis en évidence que les jeunes aboient plus fréquemment que les adultes. Pour Bradshaw (34), la sélection de caractéristique juvénile (pédomorphisme), a pu également inclure cette aptitude à aboyer.

Cependant, tous les chiens ne sont pas semblables à ce sujet. Les chiens nordiques par exemple, n'aboient que très rarement tout en disposant d'un répertoire vocal étendu (grincements, gémissements, plaintes, grognements, hurlements ...). Le basenji, aboie rarement et s'exprime davantage comme les chiens chanteurs de Nouvelle Guinée, ils ioudlent. Tout vétérinaire a pu noter la différence entre les aboiements intempestifs d'un doberman et les sons plus proches du hurlement d'un porcelaine. Cette caractéristique a pu être utilisée par les chasseurs pour les entendre sur de plus longues distances. Un autre point qui peut être évoqué est le relâchement d'une pression sélective pour le silence, nécessaire aux prédateurs sauvages. Ainsi par exemple, les louveteaux, même dans leurs jeux les plus exubérants restent silencieux, à l'inverse des chiens dont les aboiements font partie intégrante du jeu. Cette communication auditive particulière, pourrait être également exprimée en compensation du déficit éventuel de la communication visuelle. Pour Zimen (cité par 10), ce que les chiens ne peuvent exprimer par les gestes, les expressions faciales et leurs postures corporelles, ils le disent avec leurs aboiements. Il existe selon l'auteur, un grand nombre de situations où c'est la plus importante, voire la seule forme comportementale expressive manifestée. Zimen observe en effet que les aboiements sont le signal de communication le plus important, notamment lors de comportements de défenses chez le chien, alors que le loup utilise préférentiellement des signaux visuels, comme par exemple des regards fixes ou le relèvement des babines.

2) Les hurlements

Chez le loup, les hurlements sont souvent émis dans un cadre collectif, avec une forme de « contagiosité », à l'ensemble de la meute. Un autre hurlement, plus solitaire, serait émis dans le cadre de recherche d'un partenaire notamment reproducteur. Chez le chien, l'expression de cet item vocal reste extrêmement variable d'une race à une autre.

Ainsi, une meute de chiens esquimaux hurlait lors de situations apaisantes, lors de situations de jeux ou d'excitation. Pour l'éleveur, c'était un signe de cohésion et de bien être au sein du groupe. Ces chiens pouvaient hurler à toute heure du jour ou de la nuit et de manière plus significative à l'aube et au crépuscule. Les hurlements peuvent être émis dans un contexte d'apaisement collectif. Un vétérinaire m'a ainsi communiqué que ces trois chiens hurlaient régulièrement, assis dans la cuisine lorsqu'ils n'étaient pas dérangés, notamment le soir. Les hurlements étaient souvent initiés par le même chien. Avant l'arrivée de ce chien, les deux autres ne hurlaient pas, mais un beau jour, celui-ci, lança les prémices de ce qui allait devenir un rituel pour le groupe. Les chiens de chasse peuvent hurler lors des départs pour la chasse, signe d'une excitation positive du groupe. Ainsi, une des conditions qui semble essentielle aux hurlements est la présence de chiens vivant en groupe. Dans la mesure où ce n'est pas si fréquent, ceci pourrait expliquer la faible propension des chiens à hurler.

Comme les loups, les chiens peuvent également hurler à l'écoute d'une sirène ou d'un violon. Certains chiens hurlent quand ils sont seuls et on peut apparenter ce hurlement à celui manifesté par les loups lors de recherche de contacts sociaux, notamment avec une louve (34).

Cependant, il existe de grandes variabilités individuelles et raciales. La plupart des chiens ne hurlent jamais au cours de leur vie. La vie au contact de l'homme, loin d'une nécessité de communication sociale propre en milieu sauvage, l'absence d'apprentissage par imitation ainsi que la sélection artificielle ont probablement contribué à rendre inutile l'expression de ce comportement chez le chien et à l'effacer de son répertoire comportemental. La sélection pour certains traits morphologiques a pu modifier les voix aériennes de certaines races et par la même le répertoire vocal canin.

II) Hiérarchie et dominance chez le chien

Différentes études se sont attachées à étudier la hiérarchie de dominance pour des groupes de chiens. L'approche, permettant d'établir cette hiérarchie de dominance diffère d'une étude à l'autre. On peut donc essayer d'appréhender cette notion en citant dans un premier temps les résultats de ces études.

A) Etudes de Scott et Fuller

Une des premières études les plus exhaustives à ce sujet fut réalisée par Scott et Fuller (254). Afin d'étudier les relations de dominances et d'établir une hiérarchie subséquente, ces auteurs ont mis les chiens dans des situations de compétitions alimentaires au cours d'interactions dyadiques. Les tests de dominances ont été réalisés sur des chiens de cinq à quinze semaines d'âge, qui furent laissés en paire dans un enclos en situation de compétition avec un os. Puis, tous les comportements agonistiques et les temps de possession de l'os ont été enregistrés. Un chien fut considéré comme dominant, s'il restait en possession de l'os pendant 80 % du temps (8 minutes), et si à la fin du test il fut en mesure de reprendre l'os que l'expérimentateur avait envoyé à l'apparent subordonné.

Alors que les chiots grandissent, le nombre de relations de dominances par tests augmentent. Ces relations sont de l'ordre de 10 à 25 % des tests à 5 semaines, pour 30 à 60 et 40 à 75 % à 11 et 15 semaines respectivement. Certaines races restent stables à partir de 15 semaines, comme le beagle, alors que pour d'autres, comme le basenji, le pourcentage continue à augmenter jusqu'à un an (45 à 70 % dans ce cas).

Cependant, le développement des relations de dominance n'empêche pas le maintien des combats à un niveau constant, entre 10 et 20 % des tests. Il apparaît que l'expression des comportements d'attaque et de combat est différente d'une race à l'autre (figure 11).

Le basenji par exemple, augmente ses attaques entre 5 et 11 semaines pour rester à un niveau assez stable à un an. Pour les shetlands inversement, les combats et attaques sont plus nombreux à 5 semaines, ils tombent à 0 à 11 semaines pour rester au-dessous de 5 % jusqu'à un an.

Pour les fox terriers, presque aucun combat ou attaque n'est observé lorsqu'ils sont en paire, par contre des combats sérieux d'un groupe sur un seul individu peuvent se produire plus fréquemment. Pour les cockers et les beagles, aucun combat n'est observé. Le degré d'agressivité apparaît très bas dans ces races.

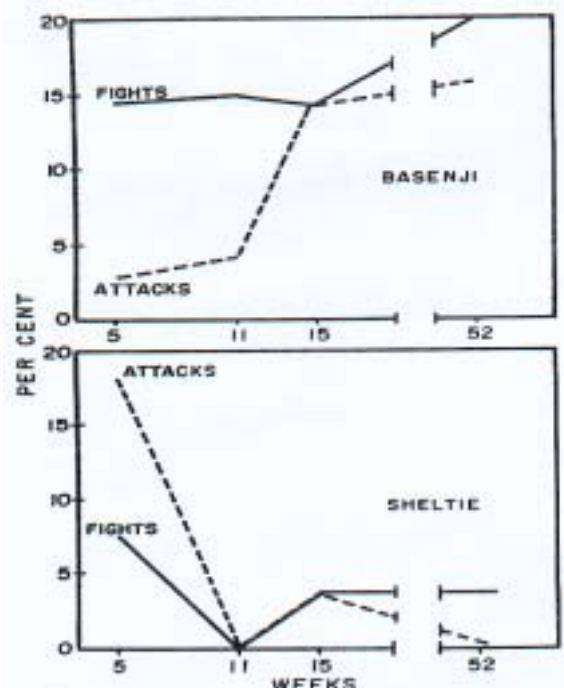


Figure 11 – Incidences des attaques ou des combats durant les tests de dominance pour les basenjis et shetlands (254)

Les relations de dominance pour les fox terriers sont de plus en plus importantes jusqu'à 15 semaines et restent stables à un an. Les mâles deviennent de plus en plus dominants sur les femelles. Pour le basenji, les relations de dominance augmentent jusqu'à 11 semaines pour rester stable jusqu'à 15 semaines, et finalement continuer à augmenter à un an. Les mâles deviennent, comme pour les fox, de plus en plus dominants sur les femelles. Pour les cockers et les beagles, on observe une augmentation des relations de dominance entre 5 et 11 semaines, puis une légère diminution jusqu'à un an. Adultes, ces chiens se montrent indifférents à la possession de l'os. Peu de différences sont observées entre mâles et femelles, quelque soit la période.

Les shetlands comme les cockers et les beagles, expriment finalement peu de dominance complète et les mâles ne tentent pas de dominer particulièrement les femelles. Cependant, les shetlands semblent exprimer une relation de dominance plus prononcée dans la gestion de l'espace. Certains chiens sont ainsi fréquemment contraints à rester ou rentrer dans leur abri. Les basenjis à contrario, sont beaucoup plus tolérants à la présence des congénères à proximité alors que les compétitions sont sévères lors de l'apport de nourriture, contrairement aux shetlands. Dans ce cas, un dominant empêche l'accès aux autres. Pour ce qui est des cockers et des beagles, ce sont les plus paisibles même lors d'apports alimentaires. Il semble que la sélection de ces chiens pour vivre en meute a largement participé à diminuer leur agressivité. En ce qui concerne les shetlands, Scott considère qu'ils furent sélectionnés pour leur manque de motivations alimentaires afin de ne pas interférer avec leur entraînement comme chien de travail (utilisés comme chiens de bergers).

Ainsi, pour Scott et Fuller les hiérarchies de dominance ne sont pas universelles mais s'expriment différemment en fonction des situations, voire même des races. Pour les races les plus agressives, une hiérarchie de dominance linéaire se développe, avec chaque animal dominant ceux des rangs inférieurs. Pour les races moins agressives, le diagramme est beaucoup plus étalé avec plusieurs individus pour le même rang. En général, il existe plus de relations de dominance entre mâles et femelles qu'entre individus du même sexe. Les mâles se montrent par ailleurs plus agressifs. Ils engagent plus de combats que les femelles, expriment davantage de vocalisations ou de menaces. La taille plus importante des mâles jouerait un rôle dans l'issue des combats.

Deux points sont encore signalés par Scott. Les relations de dominance entre individus sont d'autant plus différenciées que leur capacité biologique de base est différente. Ces capacités biologiques sont déterminées par le sexe, l'hérédité individuel et l'âge. Ainsi, il est difficile d'établir une forme de *leadership* dans un groupe de même âge et de même sexe. Par ailleurs, lorsque l'on place des cockers et des basenjis dans un enclos, il s'avère que les chiens expriment plus de comportements agressifs à l'égard des étrangers placés dans l'enclos qui leurs ressemblent (les cockers manifestent plus d'agressivité pour les cockers que pour les basenjis, les femelles plus d'agressivité pour les autres femelles que pour les mâles etc.). Les beagles par ailleurs, ne possèderaient pas la capacité (de type génétique), de devenir hautement agressifs, pour toutes les situations étudiées. La différenciation mesurée par le pourcentage de relations de dominance, montre qu'elle est plus importante au sein d'une population hybride de cockers et de basenjis, que pour leurs ancêtres (moyenne de dominance pour les hybrides supérieure à la moyenne de dominance pour les deux races originelles). Par conséquent, le schéma d'une hiérarchie de dominance proposé par Scott et Fuller reste assez polymorphe.

B) Etudes de Beach et Leboeuf

Pour étudier les relations de dominance pour 11 chiens, Beach a également utilisé une méthode qui consiste à mettre en situation de compétition alimentaire deux chiens (17). Il a ainsi utilisé 5 femelles et 6 mâles qu'il a réuni en paire autour d'un os. Il apparaît ainsi une sorte de hiérarchie en ce qui concerne le temps de possession de l'os (tableau 4).

Tableau 4 – Temps de possession total d'un os pour différentes paires de chiens (17)

	Cassius	Amigo	Juan	Cecil	Joe	Don	X%	Body Wt. (Kg)
Lolita	33	42	59	50	70	50	52.17	6.29
Tina	2	1	26	38	51	36	25.67	6.86
Joan	1	3	9	5	32	47	16.17	7.78
Judy	4	3	6	9	23	35	13.33	7.65
Kathy	6	3	5	4	28	32	13.00	7.73
X%	9.20	10.40	21.00	21.20	40.80	41.20		
Body (Kg)	8.21	9.34	5.05	8.41	9.23	5.15		

Lolita, une femelle prend possession de l'os le plus souvent, sauf avec deux des mâles. Cependant, ces mêmes mâles, avec les autres femelles, monopolisent l'os beaucoup plus qu'avec Lolita avec qui ils sont frères et sœurs. Tina est en seconde position. Les deux mâles avec qui elle conserve le plus l'os sont ses deux frères (Cecil et Joe). Lolita, ses deux frères et un autre mâle, ne partagent jamais leur os contrairement aux autres qui le partagent notamment lorsqu'ils sont frère et sœur. 277 exemples « d'offrandes » ont été observés au cours desquels, le chien en possession de l'os s'approchait du congénère, frottant l'os contre lui, parfois en grognant, voire avec une pilo érection. Aucun échange ne fut observé. Lolita et un de ses frères sont les plus actifs dans ce jeu. Beach considère ce comportement comme un geste de dominance. Cependant, on remarque que les femelles offrent généralement l'os à leurs frères, et/ou aux mâles qui sont les moins dominants avec elles. Les mêmes schémas s'observent chez les mâles. Lors des compétitions intra sexuelles, le même type de hiérarchie corrélée en temps de possession, est obtenu. Les dominants semblent offrir l'os plus fréquemment à un subordonné ou à un frère et sœur. Il est intéressant de noter que le mâle et la femelle les plus dominants dans les tests de compétition alimentaire, sont les moins impliqués dans la fréquence des interactions sociales dans les tests d'affinité sociale. Ils ne partagent jamais l'os et ne sont jamais la cible des offrandes des autres.

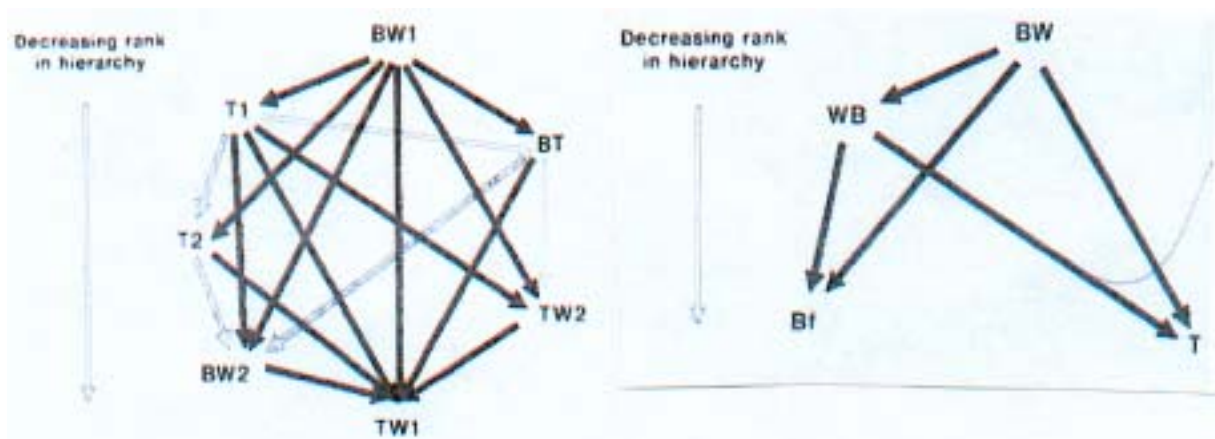
Leboeuf (154), s'est intéressé aux relations agonistiques entre différentes dyades possibles, par exemple entre cinq mâles. Clark et John passent le plus de temps à visiter les autres alors qu'ils sont les moins visités, vraisemblablement car ils se montrent plus agressifs. Clark s'approche de Ken et Brodus, la queue haute battant avec entrain tout en grognant, et ces derniers se soumettent (soumission passive par exemple). John réalise le même comportement vis à vis de Eddy et de Ken. Entre eux, ils s'approchent de la même manière, sans se soumettre et réalisent des investigations faciales et anogénitales. Les autres mâles entre eux se montrent rarement agressifs. Seul Eddy émet quelques comportements de soumissions, c'est également le mâle le plus visité. Eddy est de plus le moins agressif dans ses rencontres, sauf avec John. Ainsi, deux des mâles sont apparemment dominant sur les trois autres qui ne manifestent pas de relation de dominance entre eux. Explorer une possible

hiérarchie de dominance à travers l'expression de comportements agonistiques, comme on a pu le voir chez le loup, semble être un mauvais révélateur d'une hiérarchie de dominance. Par conséquent, il reste difficile d'inférer l'existence d'une telle dominance à partir de ces observations, si ce n'est une dominance contextuelle. L'approche proposée par Bradshaw est différente de celle des auteurs précédents (33-34).

C) Etudes de Bradshaw

L'auteur a étudié les relations de dominance pour un groupe de femelles cavalier king-charles. Chez ces chiens, l'auteur n'a observé aucune agression et l'expression de signaux visuels évidents dont il est souvent fait référence chez le loup, fut très rare. Cette absence d'expression de signaux visuels de dominance est pour Bradshaw largement liée à la modification, notamment phénotypique engendrée par la sélection artificielle. Finalement, les seuls indicateurs communs de compétition chez ces chiens furent l'expression de comportements de déférence à l'égard d'un congénère, ou le fait d'être poussé de côté par ce congénère lors de déplacements vers une ressource ou un but. Ces patterns comportementaux ont été nommés comportements de déplacements par Bradshaw. Au sein d'une dyade, l'auteur observe une asymétrie significative dans la mesure de ces comportements de déplacements de telle sorte qu'une hiérarchie stable a pu être construite (figure 12).

Figure 12 – Hiérarchie obtenue à partir des comportements de déplacements, à gauche pour des femelles cavaliers king charles, à droite pour des femelles bouledogues français (34)



La hiérarchie ainsi établie reste indépendante du contexte au cours duquel elle fut mesurée. Quelque soit la compétition utilisée (nourriture, propriétaire, lieu ou accès à un chien étranger) aucune différence significative n'est observée. Cette absence de différence contextuelle suggère à l'auteur, l'existence d'une organisation sociale fondée sur le statut de chaque chien. Dans la hiérarchie ainsi construite, on observe un individu alpha, qui prend la place de tous les autres chiens et un individu oméga qui se fait devancer par tous les autres. Entre les deux, les rangs sont moins bien définis avec certains chiens possédant le même rang (Bw2 et Tw2 par exemple). Cependant, il n'existe pas une compétition plus importante entre chiens dont les rangs sont plus proches l'un de l'autre. Par exemple, la femelle de plus haut rang interagit aussi souvent avec T1 qu'avec Tw2. La position de chaque animal est affectée

par son âge. Ainsi, la chienne oméga Tw1 est la plus âgée (10 ans). Les deux autres femelles les plus âgées (Bw2 et Tw2 de 7 ans), sont situées juste au-dessus. La femelle alpha a 5 ans alors que T1 et BT ont 2 et 3 ans respectivement. La femelle dite alpha est la fille de Bw2 qui est la fille, comme Tw2, de Tw1.

Une étude similaire, des comportements de déplacements sur des femelles bouledogue français, révèle le même type de hiérarchie avec une femelle alpha. Cependant les relations avec un jeune mâle sont plus dépendantes du contexte. Ce mâle est dominant sur les deux femelles de plus bas rang. Lors de compétitions pour accéder à un mâle familial ou un objet nouveau, ce mâle est dominant sur la femelle alpha, mais dominé par elle lors de compétitions alimentaires. Les 45 interactions agressives de ce groupe, furent exprimées par les deux femelles de haut rang et le mâle. Elles se sont principalement déroulées lors de compétitions pour des items alimentaires bien que l'agresseur était souvent le perdant de la contestation. Cependant, ces agressions ne furent pas observées si l'issue de la rencontre pouvait être prédite par le rang des protagonistes. La femelle alpha a 4 ans lors de l'étude. Les deux femelles les plus subordonnées sont les plus vieilles, et la femelle de rang intermédiaire est la plus jeune.

En conclusion, dans le premier groupe, la notion de hiérarchie de dominance est reliée à l'existence d'un privilège d'accès aux ressources sans manifestation de comportements agonistiques. Dans le second groupe, la relation de dominance est plus contextuelle entre le mâle et la femelle alpha. Pour cette race, l'expression des comportements agonistiques est importante, notamment pour les chiens dont le rang est proche. Pour ces chiens, la notion de hiérarchie de dominance en tant que privilège d'accès est bien plus nuancée, elle est plus souvent remise en cause par des comportements agressifs. De plus, il apparaît pour ces deux groupes, une hiérarchie chez les femelles corrélée à l'âge des chiens. Dans les deux cas, les femelles les plus âgées sont en bas dans la hiérarchie, la femelle d'âge intermédiaire étant la femelle dominante. En fait, cette dominance pourrait être rattachée à des privilèges liés au rôle social. En effet, la reproduction pour les deux groupes est hautement contrôlée par l'éleveur. En l'occurrence, dans les deux cas la femelle dominante est la femelle reproductrice, et les femelles les plus dominées sont les femelles post-reproductrices. Ce schéma ressemble étrangement à celui des loups en conditions naturelles, étudiés par Mech. L'initiative des privilèges d'accès pourrait être attachée à ce rôle de reproducteur. Dans ce cas, le concept d'une hiérarchie de dominance peut paraître inutile. Pour les femelles, on peut en effet davantage relier l'organisation sociale et les comportements de déférences qui lui sont associés, à l'existence d'un rôle social sous-jacent plutôt qu'à un statut fondamental. Dans le cadre du mâle et des femelles, la notion de dominance serait davantage contextuelle plutôt que reliée à la notion de statut dans une hiérarchie stable.

D) Etudes de Netto

Netto (213), s'est quant à lui intéressé à l'établissement d'une hiérarchie de dominance, en étudiant un groupe de 16 chiens de différentes races durant trois mois, divisés en trois périodes, après leur mise en commun. A la manière de Van Hoof pour les loups, l'auteur s'est intéressé à l'expression des postures hautes et basses qui accompagnent les comportements agonistiques et affiliatifs. 7 postures et 75 éléments comportementaux sont ainsi analysés. Les postures observées sont des postures neutres, basses (soumission active), demi-basses, basses sur l'arrière (soumission passive), sur l'arrière, demi hautes et hautes.

Les postures neutres sont observées dans 1/3 des interactions. Les postures extrêmes du type haute, basse, basse sur l'arrière seulement dans 3,5 % des interactions. Dans 16 % des interactions, les deux partenaires présentent la posture neutre. Les postures hautes, basses, semi-basses et basses sur l'arrière ont été exprimées dans 95 % des cas par le même individu,

au cours d'une relation dyadique particulière. L'établissement d'une hiérarchie à partir de ces items a révélé une hiérarchie linéaire, transitive, qui était corrélée au score de succès lors des conflits dyadiques. Lorsque les relations hiérarchiques furent bien établies, c'est à dire au cours du troisième mois, les postures hautes, basses et demi-basses étaient les plus fréquentes en comparaison aux postures neutres, basses sur l'arrière et sur l'arrière. Le premier mois, le rapport inverse fut observé. Aussi, l'auteur conclut que les positions basses (soumission active), sont les indicateurs d'une position subordonnée acceptée, alors que les positions basses sur l'arrière (soumission passive), sont forcées par les dominants. L'association d'éléments comportementaux variables avec les postures et les résultats des analyses de dominance, suggère à l'auteur que les postures fonctionnent comme une méta communication.

La fréquence des postures diffère par ailleurs avec le contexte. Les postures hautes, demi-basses et basses sont fréquentes lors d'interactions agonistiques. Les postures basses, sur le côté, sont fréquentes lors de jeux agressifs alors que la position neutre est alors plus rare. Lors des jeux, les positions demi-hautes et sur l'arrière sont les plus fréquentes. Pour l'auteur, les jeux participent à l'établissement des relations de dominance, dans la mesure où le jeu permet d'explorer les relations de dominance, les jeux agressifs d'initier un changement et les agressions d'établir ou de consolider une relation. Ainsi, dans la dernière période, 100 % des interactions agressives se soldent par un vainqueur, alors que ce chiffre est de 58 % et 71 % pour les périodes 1 et 2 respectivement.

Dans son étude, les chiens formaient régulièrement des coalitions lors de conflits. Dans ce cas, les chiens qui intervenaient se joignaient significativement plus avec le vainqueur et ce aussi bien dans les jeux, les jeux agressifs que dans les agressions. Les perdants étaient encore moins supportés lors d'agressions que lors du jeu. De plus, les chiens intervenaient plus contre les chiens de bas rang et contre les perdants. Ainsi pour Netto, la majorité des interventions peut être relative à la consolidation des statuts. Dans 40 % des cas, ces coalitions pourraient être attachées à une stratégie d'acquisition de rang. En effet, elles furent plus fréquentes lors de relations instables et les chiens qui changeaient de rang avec leur voisin de statut, furent plus actifs dans la formation des coalitions contre ce même voisin. Par ailleurs, il existe une étroite correspondance entre le rang établi et le succès des conflits, pour les trois types d'interactions. Ce qui suggère à Netto que toutes ces interactions sont utiles pour la compétition de statut. Pour Feddersen Petersen, la hiérarchie sociale est associée à l'expression de comportements permettant d'augmenter ou de diminuer les distances entre congénères. La création et le maintien d'une telle hiérarchie sont basées d'une part, sur l'expression de comportements agonistiques (c'est à dire des comportements de combats, de menaces ou de soumission lors de situations compétitives), et des comportements d'échappements ; d'autre part, sur les comportements permettant l'établissement des contacts, comme les jeux sociaux.

E) Etudes de Feddersen Petersen

Pour les caniches étudiés par Feddersen Petersen, comme on l'a vu, les agressions sont fréquentes dans la résolution des conflits. Aucune hiérarchie fine ne fut observée. Seul un, voire plusieurs chiens, étaient clairement en dessus du reste du groupe, initiant ou conduisant les attaques sur leurs congénères. Pour Feddersen Petersen, il existe une grande différence entre le loup et le chien dans l'organisation sociale et les possibilités d'adaptations sociales. Ainsi, pour les chiens, il existe une hiérarchie qu'il s'agit de rétablir constamment, essentiellement par la lutte. Ces comportements agressifs altèrent la cohésion du groupe de telle manière que les membres du groupe ont des difficultés à organiser une vie commune avec leurs congénères (73). Pour l'auteur, ces difficultés sont apparues suite aux

modifications comportementales engendrées par la domestication. Aux yeux de Feddersen, l'absence de l'homme dans ces groupes étudiés en tant que partenaire social est un facteur important qui contribue à rendre inadéquat l'environnement dans lequel à lieu l'élevage de la bande. Les études comparatives sur des bergers allemands qui ont grandi dans un chenil avec peu de stimuli, et d'autre part en étant dans la famille des éleveurs corroborent cette idée (73). Pour des chiens qui ont vécu avec peu de contacts avec l'homme, leurs réactions à l'action de tendre la mains sont principalement des réactions comme fuir, se cacher, se tapir et mordre pour se défendre. Dans leurs expressions par ailleurs, ils donnent l'impression d'être effarouchés et apathiques, fuyant le contact visuel. A l'inverse, les chiens élevés dans une famille montrent une attention soutenue au contact visuel et réalisent des comportements d'approches. En outre, la relation insuffisante à l'homme a eu des répercussions sur les relations avec les congénères, bien que les chiots aient grandi ensemble durant les semaines de leurs phases sensibles. Ainsi, l'âge avançant, les conflits avec les congénères ont été de plus en plus nombreux.

Pour Feddersen, la précocité relationnelle du chien avec l'homme est importante pour ses relations futures avec ses congénères. Les chiens en effet, décoderaient notre mimique, notre gestuelle, notre façon de parler de façon « intraspécifique », en ce sens que les problèmes avec ce partenaire social qu'est l'homme, influenceraient les relations avec ses congénères. Feddersen propose ainsi l'existence de deux phases spécifiques, une socialisation par rapport à l'homme selon son hypothèse, avant la socialisation avec ses congénères, et qui pourrait influencer celle-ci. A contrario des loups élevés par l'homme se montrent inadaptés à une vie avec leurs congénères (rejet social, agressions, stéréotypies comportementales ...). L'établissement d'un lien social serait un point essentiel pour le chien. A titre d'exemple, les chiens guides d'aveugles présentent une motivation, lors de l'apprentissage pour la réalisation de tâches complexes, qui est augmentée par les louanges de l'homme car le chien aurait ainsi confirmation du lien social.

Lorsqu'ils vivent uniquement avec des congénères, beaucoup de chiens seraient incapables d'établir une bonne organisation sociale de par des liens sociaux altérés, notamment en raison de l'expression de comportements agressifs peu ritualisés. Ce pourquoi ils ont été sélectionnés, c'est à dire le plus souvent vivre avec l'homme, se heurterait alors à un environnement auquel ils ne sont pas adaptés.

Même s'il semble difficile de généraliser cette idée pour l'ensemble des races, il est vrai que la sélection de certaines races a profondément altéré leur capacité à vivre en un groupe social.

Ainsi par exemple, les chiots bull-terriers doivent être séparés vers six, sept semaines, car les animaux s'infligent de graves blessures (275). Schleger (cité par 275), a étudié des cas d'hypertrophie agressive chez certaines lignées de bull-terriers. Des constatations identiques ont été faites dans certains milieux de pitt-bulls et de staffordshire terriers.

Il s'est avéré par exemple que les femelles en oestrus sont extrêmement agressives, de telle sorte que les comportements de court se terminent en combats. Certaines mères refusent d'allaiter leurs jeunes et les mordent parfois mortellement. Elles ont tendance à répondre par des morsures aux cris de douleurs des rejetons. Par conséquent, le port de la muselière durant les deux premières semaines est de règle. Les jeux se transforment vite en bagarre entre la mère et les chiots, ou entre les chiots. Certaines mères sollicitent le jeu avant que les petits n'aient ouvert les yeux. Les mimiques dégénèrent alors vite : elles attrapent les chiots sans ménagement ou leurs donnent des coups de patte. Les froncements de museau et les grognements sont quasi inexistantes et les jeux dégénèrent rapidement. Certains mâles se montrent incapables de mener une vie sociale normale car ils n'ont pu acquérir l'inhibition de la morsure. Les combats se prolongent malgré les soumissions de l'adversaire parfois jusqu'à la mort. Ainsi les perturbations du comportement social sont si importantes que ces chiens

sont incapables de se reproduire sans l'intervention humaine. Il est à signaler que les conditions d'élevage pour les cas extrêmes, n'avaient plus aucune influence, comme si la régulation de la mécanique comportementale n'était plus possible (275).

Sans rentrer dans un cadre si extrême, il est vrai que la sélection des chiens de combat a vraisemblablement diminué la latence des agressions intraspécifiques chez ces races de chiens, à l'instar des terriers étudiés par Scott et Fuller. Il semblerait que certaines races semblent posséder un seuil de tolérance à la douleur plus élevé, médié par des particularités au niveau des neurotransmetteurs des sites opiacés. Ceci fut suggéré à partir d'une étude montrant des réponses inhabituelles à la morphine et la nalaxone chez un pitbull terrier (Brown cité par 162).

Il est à noter qu'un même phénotype n'implique pas les mêmes caractéristiques comportementales puisque certains chiens de ces races ont pu être séparés depuis de nombreuses générations des lignées de combat (162).

F) Conclusion

Il apparaît finalement que la hiérarchie de dominance chez le chien, oscillant entre dominance de statut, conceptuelle, ou dominance contextuelle, reste comme chez le loup à interpréter avec précaution. La valeur téléonomique d'une telle hiérarchie, ou tout du moins d'une organisation sociale chez le loup, est de garantir une cohésion et une intégration sociale, notamment autour de certains individus optimisant la survie du groupe, via une communication complexe, fine et ritualisée. Chez le chien, la sélection artificielle a fortement modifié ses capacités de vie en meute, alors qu'elle aurait davantage œuvrée pour une intégration à la vie sociale de l'homme. Elle a œuvré entre deux extrêmes. D'un côté elle s'est portée sur la sélection de certains chiens de combats présentant une déstructuration des comportements et une telle tendance agressive que la notion même de hiérarchie de dominance devient caduque. D'un autre côté elle a opté pour la sélection de chiens présentant un faible degré d'agressivité, qui semblent moins voués aux compétitions agonistiques d'ordre hiérarchique, comme les chiens courants ou certains chiens de compagnie. Entre ces extrêmes, la gestion des interactions intraspécifiques fait intervenir différentes composantes comportementales, variables en fonction des individus ou des races, où certains items, comme les postures resteront essentielles. Postures hautes qui finalement confèrent peut être à l'homme son statut de « dominant ».

Quoi qu'il en soit, il n'existera pas de schéma valable pour tous les chiens car il semble bien exister des variations liées aux groupes étudiés, aux contextes, aux caractères de chacun.

Pour les chiens esquimaux de Monsieur Malloire, vivant au sein d'un même enclos en différents clans, les schémas différeront en fonction des clans. Dans certains clans il existe un *leader* ou dominant, rassurant, fédérant les activités du groupe, qui cherchera à s'imposer, à régler les conflits, dans le clan et entre clans. Un d'eux par exemple, réussissait à maintenir une vingtaine de chiens loin d'une carcasse de veau tant qu'il n'avait pas fini de manger. Dans un autre clan, le *leader* pourra être beaucoup plus tolérant. Un des cinq clans pourtant ne possède aucun *leader* ni dominant.

CHAPITRE XVIII

DU LOUP AU CHIEN

CONCLUSIONS SUR LA DOMESTICATION

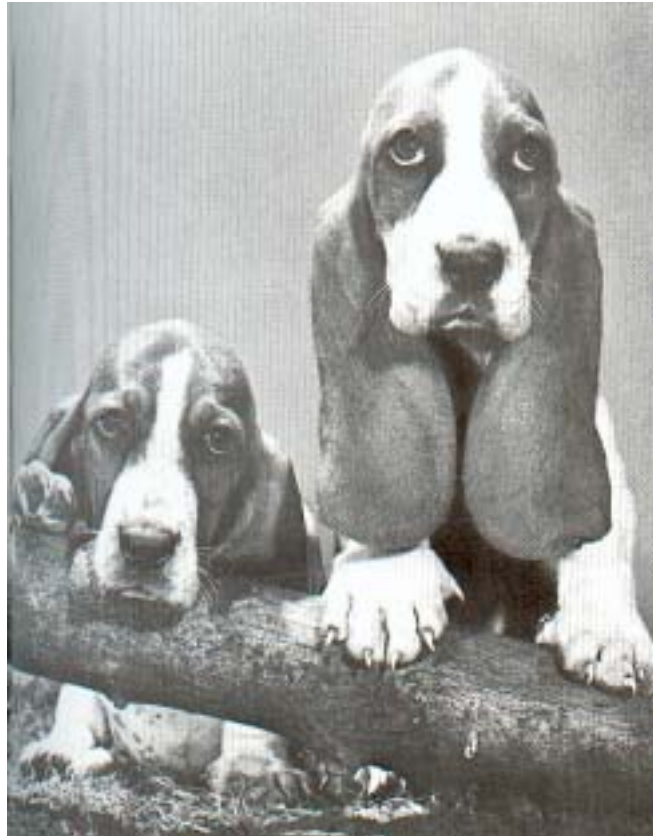
D) Une base sauvage diversifiée

Il nous faut essayer de revenir sur la domestication pour tenter de comprendre par quelles voies elle a pu engendrer nos chiens actuels, dans une telle diversité phénotypique ou comportementale. En premier lieu, il faudra prendre conscience de la base sur laquelle elle a opéré.

Les chiens sont phylogénétiquement rattachés à la famille des Canidés. Il semble que la sélection naturelle a pu opérer, pour conférer aux individus, qui composent cette famille, des caractères d'espèces, sur un pool génétique originel extrêmement malléable. A cet égard l'interfertilité de ses membres va à l'encontre d'une définition même de l'espèce et souligne un certain degré d'homogénéité au sein de cette famille. Il apparaît vraisemblable qu'une partie de ce pool commun originel, n'est pas nécessairement perdu par la simple spéciation ou sous spéciation, et qu'il peut se réorganiser sous l'influence de contraintes environnementales différentes. Ainsi, on ne sera pas surpris de voir à la fois à quel point certains comportements sont étonnement semblables entre différentes espèces et extrêmement différents au sein d'une même espèce.

On a pu voir par exemple, l'étonnante similitude dans la stéréotypie comportementale du comportement d'enfouissement entre loups, coyotes et chiens, ou du comportement de marquage des caches alimentaires entre loups et renards. Bekoff a par exemple mis en évidence une stéréotypie marquée du signal d'invitation ludique chez les coyotes, les loups, les malamutes et leurs hybrides. Il n'existe en effet, aucune différence de durée ou de forme dans ce comportement, quelque soit le groupe étudié, l'âge de l'individu ou son expérience préalable. Si l'on comprend aisément la valeur téléonomique d'une telle stéréotypie, levant toute ambiguïté sur les comportements subséquents, qui prennent valeur de signal de jeu, il n'en demeure pas moins qu'un coyote joue rarement avec un loup.

Tout comme on ne sera pas surpris de voir perdurer des comportements quasi identiques pour différentes espèces, on ne sera pas plus surpris de voir la grande diversité qu'il existe au sein d'une même espèce. Dire que le chien descend du loup n'implique pas qu'il descend d'un loup mais des loups. Ils ne sont donc pas à cet égard fixés dans un cadre rigide et défini, mais plutôt ouvert à de multiples possibilités de changements. Par exemple, lorsque l'on regarde des loups arctiques avec leurs petites oreilles, on peut se demander par quelle voie il a pu engendrer des chiens aux oreilles pendantes. Mais si l'on regarde des loups de Palestine, dont les oreilles beaucoup plus grandes sont portées pendantes par les jeunes louveteaux durant une partie de l'ontogenèse, on peut plus aisément comprendre qu'une modification portant sur le développement, trouvera plus facilement un support chez ces sous espèce, pour expliquer les oreilles de certains chiens.



D'une façon similaire, les comportements de vie en meute semblent s'exprimer de manières différentes chez les chiens. Or, on a vu que le loup méridional se comportait plutôt à la façon des chacals, sans former de groupes comme leurs cousins nordiques. Ainsi, la grande diversité des chiens a pour fondation première, la grande diversité des loups et la magnitude évolutive inhérente à cette espèce. Sur ce pool originel, une sélection a pu s'opérer en modifiant les contours et les saillances. Intéressons nous à ce point.

II) Une sélection artificielle importante

Nous avons pu voir en quoi la domestication avait pu modifier le répertoire comportemental du chien et ses modalités d'expressions dans un cadre donné, dessiné selon une finalité désirée par l'homme. Rappelons simplement le cas des chiens courants, dont la faible impétuosité fut sélectionnée pour faciliter une vie en meute, dont l'utilisation dans la poursuite du gibier s'est vue favoriser l'émergence de vocalisation, etc. La domestication, à travers les processus de sélection, liés aux fins visées par l'homme, a ainsi participé à modifier les comportements ancestraux, à travers un éventail de races et d'individus extrêmement divers. En gérant en grande partie la reproduction des chiens, l'homme a pu favoriser l'émergence de certaines mutations ou tout du moins, il a permis à certaines de ces mutations d'être fixées au sein d'une population. Incroyable jeu d'apprenti sorcier pour répondre à une attente, ou pour faire perdurer ce que les jeux de la vie ou du hasard avaient laissé émerger.

Le chien a été valorisé pour remplir un très grand nombre de fonctions, qu'il serait impossible de retracer de manière exhaustive. Citons juste quelques exemples. Chiens sauveteurs dans les décombres, en mer, ou lors d'avalanches, comme Barry, ce Saint-Bernard qui sauva plus de 40 personnes. Chiens guides d'aveugles ou utilisés pour anticiper la survenue des crises d'épilepsie. Souvent, l'homme a ainsi promu le chien, par sélection et apprentissages spécifiques à des tâches nobles. Parfois, cette sélection s'est portée sur des critères purement esthétiques comme le pékinois censé ressembler au lion de l'art oriental

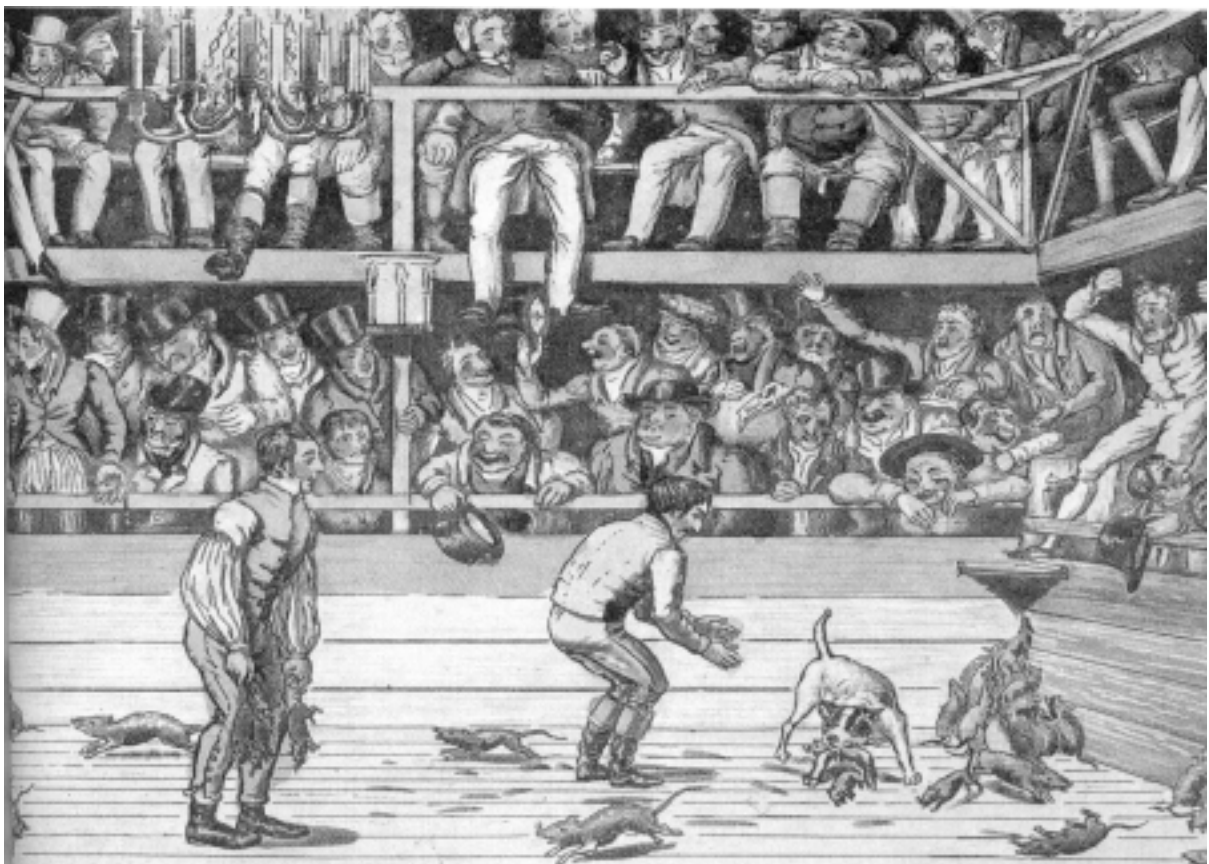
(92), pour d'autres races se furent des critères esthétiques et utilitaires comme le teckel, utilisé pour la chasse en terrier que l'homme a sélectionné à partir du bruno du Jura de type Saint Hubert, en fixant une mutation à l'origine du bassetisme (293) récemment fixée également chez le chat ! Ces bassets étaient déjà présents en Egypte 2 000 ans avant Jésus Christ. Parfois, la fonction qui leur était allouée passait par d'autres fins moins louables, comme pour ces chiens chargés d'explosifs, affamés, habitués à trouver de la nourriture entre les chenilles des chars (60), ou comme ces premiers cobayes des explosions nucléaires. Il y a bien eu Laika, première cosmonaute russe ...



Les molosses sont d'autres exemples des fins variables d'une sélection phénotypique sur la brachycéphalie. L'histoire de ces races a connu des vicissitudes diverses. Des petits bouledogues français contemporains comme chiens de compagnie au lointain *Canis pugnances* dans les arènes romaines, leur morphologie crânienne a été la cible de nombreux desseins. Celle ci leur permettant de respirer tout en maintenant une morsure prolongée, ils furent aussi bien utilisés comme chiens de guerre, par Toutankhamon ou Alexandre Le Grand par exemple, que pour « divertir » l'homme à travers des combats (cf le bulldog anglais utilisé dans les combats contre des taureaux ou des ours, dès le XIIIème siècle en Angleterre, ou le bouledogue français dans des combats entre chiens à la fin du XIXème siècle ou contre des rats, encore en vigueur dans les années 1970 au nord de la France).



Ci-contre : Bas relief assyriens, molosses utilisés au combat et à la garde des prisonniers.



Ci-dessous : « rat baiting ». Le champion Billy tuait 100 rats à chaque apparition.

La sélection s'est portée également sur des capacités physiologiques particulières. Les lévriers greyhound, rois de la vitesse canine, ont un rapport entre la taille du cœur et le poids de l'animal supérieur aux autres races de chiens (92) (1,2 % par rapport à 0,8 % en moyenne pour les autres chiens) (135). Les chiens de traîneaux nordiques, utilisés par exemple pour le transport sur de longues distances (2 200 kilomètres par exemple, pour transporter le courrier de Seward à Noma) (135), sont encore utilisés à l'heure actuelle pour des courses comme l'Iditarod, de plus de 1 800 kilomètres. Ils peuvent courir de 10 à 12 heures par jour, à des vitesses supérieures à 20 kilomètres par heure. Cette habilité particulière est attribuable à un grand nombre d'adaptations physiologiques. Les chiens nordiques présentent par exemple une conversion métabolique élevée et soutenue, leur permettant de transformer les 10 à 15 000 kilocalories par jour, dont ils ont besoin lors d'une course. Les régimes utilisés comportent alors plus de 46 % de graisse. Cette capacité à métaboliser les graisses est de manière intéressante reliée aux aliments depuis toujours apportés par les populations autochtones aux chiens, à base de viande de phoques contenant plus de 40 % de graisse (135). En plus d'une adaptation à un environnement particulier, les chiens arctiques ont en plus fait l'objet d'une sélection bien ciblée, par exemple pour une conformation morphométrique optimale afin de supporter le stress biomécanique (120). Depuis toujours, les peuplades locales (Chuchkis et sibérien husky, Inuits mahlemuts et malamutes, Samoyèdes et les chiens du même nom ...), ont perpétué une sélection primitive, conservant le meilleur des chiens de tête et les mâles les plus puissants pour la reproduction, castrant les autres. Si l'isolement géographique de ces peuplades expliquent le peu d'évolution observé à partir de ce que fut le chien de traîneau originel, c'est cependant loin d'être le cas pour la plupart des races de chiens dont les origines sont souvent difficiles à retrouver. La réalité indéniable d'une sélection ciblée dans des contextes variables, réfute la possibilité d'un répertoire comportemental similaire et unique à tous les chiens.

III) Les conséquences d'une sélection portant sur l'appivoisement

Revenons à un point essentiel du processus domesticatoire. En dépit de tout élément causal ayant poussé l'homme à intégrer dans son environnement familial une espèce sauvage, en dépit des modalités pratiques par lesquelles cette intégration fut réalisée, il demeure un point incontournable à la réussite d'un tel processus : la nécessité d'une diminution de la réactivité, notamment de fuite et de défense de l'espèce considérée, à l'égard et au contact de l'homme.

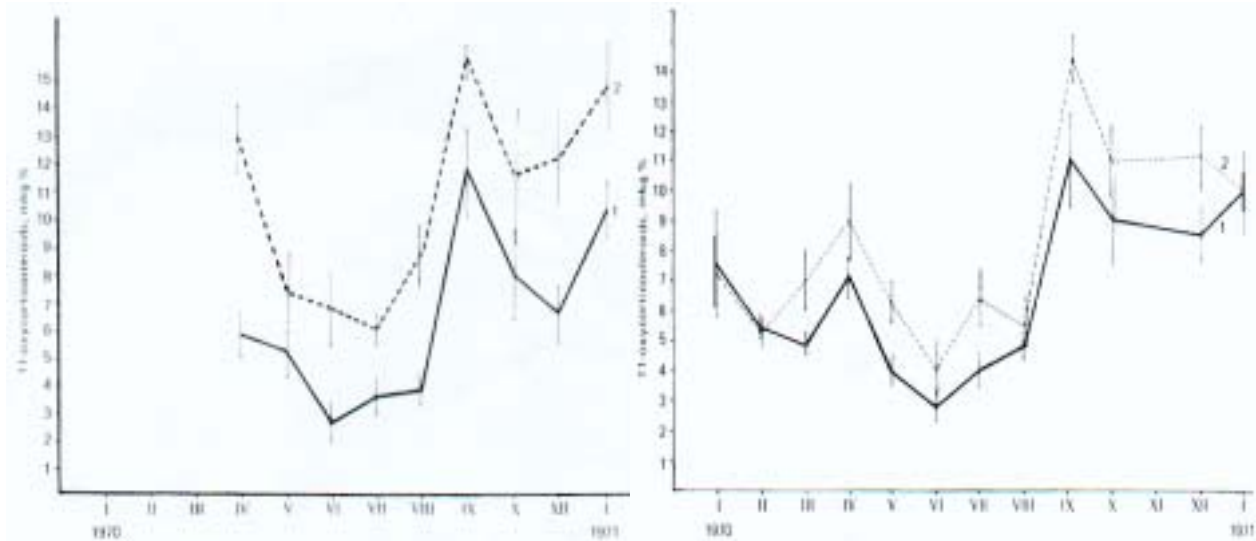
Ainsi, une des étapes essentielles de la domestication du chien, porte sur la sélection de caractères d'appivoisement. Or, cette étape n'a pu se réaliser sans une modification structurale profonde et perdurable de l'espèce considérée. Par ce fait, elle a nécessairement impliqué une reproduction orientée, permettant une évolution vers l'avènement d'une structuration comportementale adaptée à une vie au contact de l'homme. Rappelons le, que cette adaptation fut imprimée par une pression sélective naturelle (cf. adaptation progressive, et fortuite des loups via le maintien et la reproduction des individus les mieux adaptés à un nouvel environnement, par exemple des loups les moins craintifs, les plus dociles à proximité des campements humains), ou sous une pression sélective artificielle (désir conscient et ciblé de contrôle de la reproduction par l'homme ne gardant que les individus les plus dociles), il n'en demeure pas moins qu'une telle sélection a eu lieu. Ainsi, une des premières questions que l'on peut se poser est de s'interroger sur l'ensemble des modifications qu'une telle sélection a pu engendrée.

Dans un premier temps, on peut s'attendre à une modification des éléments structurant l'expression des comportements de type docile. Les études portant sur des rats gris (*Rattus*

norvegicus), sélectionnés dans ce sens, corroborent cette hypothèse. Pour appuyer l'idée des indissociables associations entre une modification comportementale et les variations de son support biologique, Hammer (122), met en évidence une différence d'expression des récepteurs sérotoninergiques de type 1A chez des cerveaux de rats domestiques, comparés à leurs ancêtres sauvages. Comparativement, pour les rats domestiques, la densité de ces récepteurs s'avère supérieure dans le cortex entorhinal superficiel et le gyrus denté rostrale, et inférieure dans le raphé nucléus médian. Selon l'auteur, ces résultats suggèrent une modification des circuits sérotoninergiques impliqués dans la régulation des comportements de défense, profondément différent chez le rat domestique. Fox (149), rapporte également une étude, où la faible expression des comportements de menaces et d'attaques en présence d'un rat étranger chez le rat domestique, à contrario de son ancêtre sauvage qui généralement tue un intrus étranger, fut liée en partie à une modification du système cholinergique au niveau de l'hypothalamus. Chez les Canidés, des études comparatives furent réalisées entre des renards argentés, sélectionnés sur 30 ans pour des comportements apprivoisés et une absence de réaction défensive au contact de l'homme et des renards sauvages. Popova (238), rapporte par exemple un niveau de sérotonine supérieur dans le mésencéphale et l'hypothalamus, une densité des récepteurs 5HT1A diminuée dans l'hypothalamus, une activité des monoamine-oxydases de type A diminuée, un taux d'acide 5 hydroxy indole acétique, supérieur dans le mésencéphale, l'hypothalamus, l'hippocampe. Nikulina (238), quant à lui met en évidence un niveau de noradrénaline supérieur dans l'hypothalamus antérieur, mais semblable dans l'hippocampe, le mésencéphale ou l'hypothalamus postérieur. Le niveau de dopamine est supérieur dans le tubercule olfactif et inférieur dans le striatum et le noyau accumbens. Il ressort de ces études, une modification des systèmes sérotoninergiques et catécholaminergiques, associée au processus domesticatoire de conversion d'animaux aux comportements de défense agressifs en renards apprivoisés. Faut-il pour autant supposer une modification similaire, par exemple des systèmes de neurotransmissions quelque soit l'espèce domestiquée ? L'étude de Avgustinovitch (10), semble nous indiquer le contraire. Les renards domestiqués présenteront un niveau inférieur de récepteurs 5HT1A au niveau du cortex frontal et de l'hypothalamus, comparativement à leurs vis à vis sauvages, alors que pour le rat, la relation inverse est observée.

Un des autres systèmes modifié, suite à une sélection portant sur des caractères relatifs à l'expression des comportements dociles sur des animaux sauvages vivants en captivité, est l'organisation de la physiologie de l'axe hypothalamo-hypophysaire. Sur des renards argentés, Belyaev (20), met en évidence un niveau de concentration plasmatique en corticostéroïdes significativement plus élevés chez les femelles de type sauvage en comparaison à leurs vis à vis de type domestique, et ce tout au long de l'année (figure 1). Par ailleurs, la réponse à l'administration d'ACTH, fut deux à quatre fois plus importante chez les femelles sauvages tout au long de l'année (sauf durant la période de reproduction où elle ne fut pas analysée). Il s'est avéré que l'axe hypothalamo-hypophysaire fut activé à un plus grand degré (concentration en corticostéroïde supérieure), suite à un stress émotionnel, sauf durant février et mars. Bazhan (15), au cours du proœstrus, met en évidence une augmentation de la taille de la zone fasciculaire et une augmentation de la concentration en corticoïdes circulant suite à l'administration d'ACTH chez le renard de type sauvage, qu'il ne retrouve pas pour le type domestique. Ceci suggère une diminution de la réactivité surrénalienne au cours du cycle oestral, corrélé à la domestication. On retrouve le même type d'absence d'activation surrénalienne chez le rat domestique au cours du cycle oestral (15).

Figure 1 – Dynamique saisonnière des niveaux plasmatiques en corticostéroïdes pour des renards apprivoisés (trait plein) et sauvages (trait pointillé) A : Femelles - B : Mâles (20)



En fait, en plus des modifications directement reliées à l'expression des comportements souhaités, c'est un ensemble de multiples autres facettes de la biologie de l'espèce qui se retrouve modifié. On citera les modifications relatives à la physiologie de la reproduction. Richter (cité par 81), par exemple, en comparant des rats domestiques à leurs ancêtres sauvages, met en évidence une augmentation de la taille et du poids des gonades (respectivement de 33 et 25 %), associée selon lui à une reproductivité supérieure et une maturité sexuelle plus précoce. Inversement, le cortex surrénalien plus petit, sera relié à une diminution du stress environnemental liée à une compétition de survie moindre. Chez le chien, on a pu voir à quel point la physiologie de la reproduction fut modifiée au regard de l'espèce sauvage. On a pu voir en quoi ces modifications pouvaient en partie être reliées aux conséquences relatives d'une sélection sur des critères de docilité.

Hemmer (cité par 109), suggère que l'appauvrissement du monde de la perception chez les animaux domestiques aurait pour corollaire, une limitation des effets des signaux reçus du monde extérieur et par conséquent, une plus grande tolérance psychologique. Dans la mesure où le stress affecte le fonctionnement des organes et glandes endocriniens, notamment sexuels (diminution de la fertilité, absence ou retard de la maturité sexuelle ...), la domestication, en opérant une sélection visant à éliminer les animaux trop sensibles au stress (agitation, méfiance, réaction de peur ou de panique, attitude hostile ...), aurait lentement augmenté la tolérance psychophysiologique des animaux, améliorant par là même fertilité et état de santé. L'évolution vers une réceptivité au stress amenuisée, dans un milieu dont les caractéristiques dès lors limite le stress environnemental lié aux contraintes et aux conditions de survie, puisque contrôlé par l'homme, aurait alors constitué le cadre permissif d'une surexpressivité reproductrice, impossible sous les pressions de survie en milieu sauvage, gouvernées par la sélection naturelle. Cependant, nous ne tenons pas encore l'ensemble des variations subséquentes au processus de la domestication. D'autres éléments de la biologie de l'organisme se trouvent modifiés, à priori sans être directement reliés à la pression sélective ou au relâchement de cette dernière, qui faciliterait le maintien de certaines mutations.

IV) L'importance des effets pléiotropiques et polygéniques

Keeler (cité par 149), dans une étude sur les rats domestiques, met en évidence une diminution de la taille des glandes surrénales inversement proportionnelle au degré d'apprivoisement, qui par ailleurs est corrélée au nombre de mutations de couleurs. Il observe également une augmentation de la taille des plaques de peyer intestinales ou du thymus et une diminution du nombre des papilles fongiformes au niveau de la langue. Pour expliquer ce phénomène et les variabilités subséquentes à la sélection d'un trait, il faut faire intervenir deux notions. La première concerne l'effet pléiotropique d'un gène, c'est à dire qu'un même gène peut influencer le développement de plusieurs traits, la seconde, l'effet polygénique d'un trait où plusieurs gènes interviennent dans son élaboration. Le second point explique le fait qu'une part d'individualité dépend d'une combinaison unique de gènes qui ne peut véritablement être fixée par sélection (cf Fuller, cité par 81). Elle est à l'origine d'une grande diversité au sein de la population, quelque soit la sélection opérée. Mais revenons au premier point. L'effet pléiotropique est un élément fondamental à la compréhension du processus domesticatoire.

Pour comprendre ce phénomène, on peut tout d'abord se référer aux travaux réalisés par Keeler et King (cités par 81). Ces auteurs ont mis en évidence qu'une évolution majeure pouvait être médiée par un changement génétique mineur. Ainsi, une mutation sur un seul gène a transformé la forme sauvage *Rattus norvegicus* en une forme apprivoisée et docile. Pour comprendre comment une seule mutation peut affecter différentes composantes de la biologie d'un organisme, on peut se référer à la notion même d'embryogenèse. Prenons un exemple. Les dalmatiens font parties des races de chiens pouvant présenter une surdité congénitale. Cette surdité serait reliée à une mutation sur un gène intervenant également dans l'expression des mélanocytes, ce qui expliquerait le caractère racial de cette anomalie. Pour relier ces deux aspects, il faut remonter à l'embryogenèse au cours de laquelle les mélanophores proviennent des mêmes territoires cellulaires de la crête neurale, que les cellules impliquées dans la surdité observée. Ainsi, une mutation se verra ou non exprimée sous de multiples facettes, selon le devenir lié à l'embryogenèse et au rôle que prendra alors ce gène muté, en fonction des qualités locales propres à la différenciation des populations cellulaires, se spécialisant dans une fonction donnée. La sélection d'un caractère médiée par la sélection d'une mutation particulière, pourra se voir alors associée à l'expression d'autres caractéristiques pourtant non désirées consciemment. Cette notion d'effet pléiotropique est donc un point essentiel pour la compréhension du processus domesticatoire et de ses conséquences. Darwin (cité par 109), soulignait déjà cette notion en affirmant que « si un homme sélectionnait un trait particulier, il modifierait involontairement d'autres composantes structurales par les lois mystérieuses de la corrélation ». On comprendra par ce phénomène que les changements entre les chiens et leurs ancêtres sauvages ne découlent pas simplement d'un processus de sélection trait par trait. Il est en effet difficile d'imaginer que beaucoup des caractères raciaux spécifiques comme le bassétisme des teckels ou le brachycéphalisme des pékinois ont pu être sélectionnés initialement en terme d'adaptation à une fin voulue. Au contraire, ces traits sont plus vraisemblablement les fruits du hasard d'un autre processus, subséquentement renforcé par sélection artificielle. A cet égard, les renards sélectionnés par Belyaev sont un exemple saillant. D'une sélection portant sur un comportement d'apprivoisement, résulta l'expression de caractéristiques, par exemple morphologiques, ressemblant au chien (fourrure tachetée de blanc, oreilles pendantes, queue enroulée, raccourcissement des pattes, de la mâchoire surtout supérieure ...). Il apparaît impossible que les hommes du néolithique aient pu sélectionner ces traits dans la mesure où ils n'existent pas chez leurs ancêtres sauvages. Les différences de couleurs par exemple, sont dues à des

différences alléliques dans la production et la distribution de la mélanine. Un chien blanc n'a pas de gènes pour le blanc au contraire il produit moins de pigment (mélanine) que le ferait un chien noir. Les gènes pour le pigment mélanine affectent également d'autres processus dérivés de la chaîne métabolique de la tyrosine, comme les hormones (adrénaline) ou les neurotransmetteurs (dopamine), impliqués dans les comportements d'appivoisement. Par conséquent, ce qui semble résulter de la sélection d'un seul gène ou plutôt d'une forme allélique d'un gène, engendrera des effets morphologiques et comportementaux d'une plus grande magnitude.

Figure 2 – Renard sélectionné pour des comportements d'appivoisement présentant des caractéristiques de chien (51)



A ce stade, trois points importants se dessinent. Le premier concerne la survenue aléatoire de mutations, par la suite maintenues par sélection et parfois autorisées uniquement dans le cadre d'une vie au contact de l'homme, alors qu'elles auraient été délétères dans un cadre de sélection naturelle. Le second concerne les effets pléiotropiques de la sélection d'un trait sur d'autres composants de la biologie de l'organisme. Le dernier réfère à l'origine polygénique d'un trait sur lequel la sélection ne peut précisément opérer. On voit donc bien que si la sélection artificielle est un point essentiel du processus domesticatoire, elle est par elle seule insuffisante à son déterminisme. De plus, d'autres voies et points essentiels de la domestication, reliés à ceux précédemment cités, participent au processus sibyllin de son évolution.

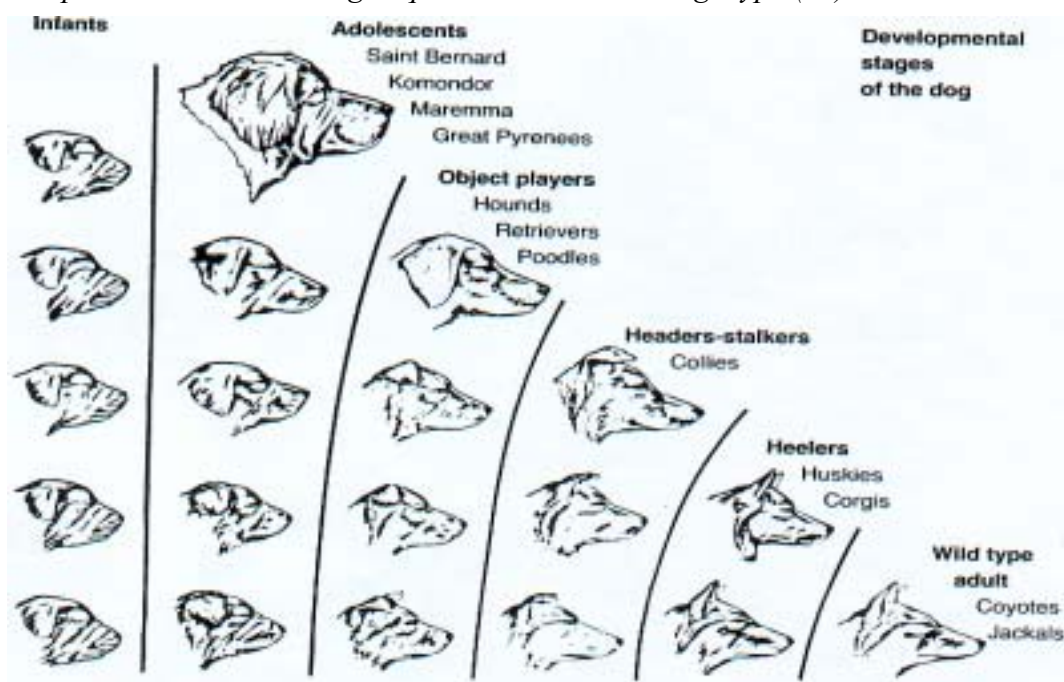
V) L'hétérochronie comme pièce fondatrice du processus domesticatoire

A) Pédomorphisme et autres hétérochronies

Au cours de cette étude sur le loup et le chien, on a pu mettre en évidence qu'un grand nombre des différences observées pouvaient être attachées à des modifications ou altérations dans le processus de développement ancestral du loup, phénomène nommé hétérochronie. Cette hétérochronie est une base fondamentale pour la compréhension des changements opérés au cours du processus de la domestication. L'apparition des caractères domestiques, a en effet vraisemblablement découlé, en grande partie, de ce phénomène biologique. Parmi les différentes formes de cette hétérochronie, la notion de pédomorphisme en tant que persistance des caractères juvéniles à l'âge adulte, via le passage par un nombre réduit de stade du développement, fut particulièrement saillante. Ce phénomène est doublement important dans la mesure où un pédomorphisme comportemental a pu accompagner un pédomorphisme morphologique.

Un point essentiel de l'analyse des différences morphologiques interraciales et interspécifiques fut de révéler que chaque chien pouvait être considéré comme une photo d'une étape du développement du loup. Pour différentes races de chiens, Goodwin a par ailleurs établi une corrélation positive, entre leurs ressemblances morphologiques à des étapes du développement du loup et l'émergence des patterns comportementaux spécifiques à ces étapes, qui vont constituer leur répertoire comportemental adulte (117). Coppinger (51), quant à lui, a proposé que l'expression des comportements spécifiques des races étaient étroitement reliés à des stades distincts de l'ontogenèse de leur ancêtre, et pouvait être prédit sur la base des proportions du crâne (figure 3).

Figure 3 – Modèle théorique de la néoténie chez le chien. L'évolution horizontale montre les stades de chaque type de chien se terminant par un stade correspondant au stade ontogénétique de l'ancêtre sauvage type (51)



Selon l'auteur, les patterns moteurs sont programmés pour émerger progressivement au cours de l'ontogenèse, à un moment donné, en corrélation avec des stimuli environnementaux appropriés. Par exemple, les patterns du comportement de prédation, regarder, fixer, poursuivre, saisir, broyer et disséquer, apparaissent progressivement au cours du stade juvénile. Les patterns spécifiques d'une race découleraient de la sélection des animaux exprimant une partie de ce programme, sans en manifester d'autre. Cette sélection aurait opéré par des modifications survenant au cours du développement. Ainsi, la faible fréquence des comportements de prédation pour les chiens gardiens de troupeaux résulterait d'une sélection d'animaux dont le développement ontogénique serait retardé (néoténie). Les chiens conducteurs de troupeaux, quant à eux, seraient arrêtés à un stade du développement où certains patterns de prédation émergent (regarder, fixer, poursuivre), alors que d'autres (mordre), sont moins développés. Pour ces deux types de races, il existerait donc une néoténie différentielle, qui paraît par ailleurs supportée par la distribution et le niveau de dopamine au sein du ganglion basal cérébral, plus faible chez les chiens gardiens de troupeaux à l'instar des nouveau-nés, que chez les border collies (51).

Ainsi, il semble bien se produire un phénomène important qui modifie le processus de développement. Un adulte d'une espèce sauvage est un animal adapté à sa niche écologique en possédant un répertoire comportemental relativement fixé selon des séquences comportementales fonctionnelles. Un nouveau-né peut être considéré comme adapté à un environnement spécial et particulier. Entre les deux, l'animal croît. Mais grandir c'est substituer un système d'organisation ou de comportements à un autre. Ce n'est pas devenir plus grand mais remodeler, se métamorphoser. Le comportement de tétée par exemple, ne grandit pas ou même ne se développe pas en comportement de mâchonnement. Il disparaît, puis le comportement de mâchonnement apparaît ontogéniquement. Les patterns comportementaux apparaissent, se chevauchent puis disparaissent, alors que l'organisme quitte un stade ontogénique pour rentrer dans un autre. Cette période métamorphique réfère généralement à la période juvénile. Aussi, l'adolescent possède, selon des fréquences variables, les patterns moteurs adultes et néonataux. Le nouveau-né ne peut pas mâcher, l'adulte téter. L'adolescent peut faire les deux. Or, c'est bien l'expression mixte de ces comportements à des degrés variables qui semblent caractérisés le chien adulte alors qu'ils ne sont la panacée que des loups juvéniles. Au cours de la période métamorphique, ces patterns ne sont pas connectés selon une séquence fonctionnelle. Les chiens adultes pourraient ainsi utiliser ces patterns adultes et néonataux, hérités mais non stéréotypés, selon de nouveaux schémas, simplement car au cours de la période métamorphique, ces patterns ne sont pas connectés selon une séquence fonctionnelle. Ce mixage en séquences non fonctionnelles se traduira souvent en terme de jeu, qui constituera le pré requis à un apprentissage au cours duquel l'animal réarrangera ces patterns en séquences fonctionnelles. Le retard de développement empêcherait ainsi l'acquisition de séquences comportementales complètes et fonctionnelles de l'adulte sauvage.

Expliquer ce phénomène par un retard de développement n'est pas entièrement satisfaisant. On a pu voir par exemple, que Feddersen considérait que la période limitée de jeu chez les caniches et l'expression précoce de comportements agressifs étaient reliés à un développement plus rapide et à une maturité sexuelle précoce. En fait, le déterminisme de l'hétérochronie reste complexe. Les changements peuvent affecter l'ensemble du développement (effets globaux) ou certains événements du processus (effets locaux). Or, c'est souvent dans une conjonction de ces deux types d'effets qu'il faut rechercher les différences

observées. Par exemple, rappelons que les différences morphologiques entre lhasa apso, cocker, labrador et dogue allemand, pouvaient être attribuées à des effets locaux et globaux. Les effets locaux sont une variation de la vitesse de croissance, uniquement durant les trois premières semaines, celles-ci étant d'autant plus importante qu'il s'agit de grandes races, d'où la néoténisation des plus petites races (vitesse de croissance ralentie). Les effets globaux sont liés à une croissance d'autant plus prolongée qu'il s'agit de grandes races, d'où la progénésie des petites races (achèvement précoce du développement).

Ce déterminisme, aussi séduisant soit-il, ne s'applique cependant pas à toutes les races. Par exemple, les malamutes paraissent davantage foetalisés à la naissance que les louveteaux, et leur vitesse de croissance leur est inférieure jusqu'à cinq semaines, avant d'accélérer par la suite. Par ailleurs, Wayne établit une vitesse de croissance fœtale similaire chez les Canidés (296-297). Pourtant, Osadchuk (224), a mis en évidence une hétérochronie dans le développement fœtal du complexe hypophyso-testiculaire chez le renard argenté domestique. La production de testostérone induite par la gonadotrophine chorionique est détectable dès le 40^{ème} jours du développement fœtal pour le type domestique, et à partir du 50^{ème} jour pour le type sauvage.

Ainsi, il semble vain de chercher à expliquer l'hétérochronie par une seule altération particulière du développement, apparue dès le début du processus domesticatoire, et expliquant toutes les différences observées de nos jours. Il serait illusoire et faux de prétendre à une telle conclusion, alors que des millénaires de sélections et de reproductions contrôlées ont pu modifier de manières complexes, différents stades du développement, en fonction des desseins souhaités ou des fruits du hasard.

B) Hybridation et accommodation

Pour expliquer certaines modifications hétérochroniques du développement, on peut souligner l'importance du phénomène d'hybridation entre différents types de chiens ou de races, à l'origine d'un saut possible dans les diversifications morphologiques et les dysharmonies structurales. Les limites de ces dysharmonies dépendent des habilités de l'organisme à accommoder les changements. Pour rappeler un exemple d'accommodation, on peut citer l'exemple des greffes de cellules oculaires embryonnaires d'une grande espèce de salamandre sur des espèces plus petites. Ces salamandres se sont vues élargir leurs orbites oculaires, s'adaptant à ces nouveaux yeux plus gros, et exprimaient davantage de cellules cérébrales pour s'accommoder à ces yeux plus larges (51). Comme pour la salamandre, certains traits morphologiques du squelette des chiens ont pu résulter de l'accommodation de certains systèmes organiques à d'autres. Ainsi, alors que la position des yeux, la taille de l'orbite ou de la fente palpébrale diffèrent entre les chiens, la taille de l'œil est environ constante, environ 11 millimètres de diamètre. Par exemple, un bouledogue brachycéphale présente les mêmes proportions du squelette qu'un nouveau-né. Cependant, la taille de l'œil est identique à celle d'un loup adulte et la plupart des changements par rapport au nouveau-né, concernent l'arc zygomatique et les sinus frontaux, accommodés à la taille de l'œil. La taille du cerveau est celle d'un louveteau de 12 semaines. Le cortex visuel n'a ni la taille ni la proportion de celui d'un loup adulte ou d'un loup juvénile. Par conséquent, certaines parties du squelette comme les orbites par exemple, ne peuvent être considérées comme néoténiques. Le stop proéminent des chiens possédant de larges sinus frontaux n'est pas une production de la sélection mais un phénomène d'accommodation épigénétique entre la taille de l'œil adulte et la taille du cerveau d'un nouveau-né.

L'hybridation, sur le comportement, peut avoir les mêmes effets que sur la morphologie. Des chiens issus de croisements, se comportent différemment de leurs parents et produisent de nouvelles combinaisons des patterns moteurs. L'hybridation a donc pu

engendrer des changements rapides et radicaux dans les stades de l'ontogenèse. La reproduction entre individus présentant des traits nouveaux et disparates, a pu engendrer d'autres nouveautés via une accommodation épigénétique entre organes et systèmes comportementaux, à la base de la sélection des races. Elle aurait ainsi participé à la diversité des chiens d'aujourd'hui. Par ailleurs, dans la mesure où les membres du genre *Canis* sont interfertiles, il est impossible d'affirmer que des cas d'hybridation avec d'autres espèces que le loup ne se sont pas produits, participant à la diversification des chiens. Si le phénomène d'hybridation a pu jouer un rôle important dans l'avènement de différentes hétérochronies pour les races actuelles, il paraît cependant vraisemblable de rechercher une autre explication pour comprendre l'avènement du phénomène de pédomorphose, déjà saillant dans les premiers temps du processus domesticatoire.

C) Pédomorphose primitive et maturité sexuelle précoce

Cette explication, il faut la rechercher dans l'émergence d'une sexualité précoce chez les chiens, qui sont devenus reproducteurs au cours de la période métamorphique cruciale évoquée ci-dessus.

Très tôt, une telle précocité a pu apparaître, expliquant la pédomorphose des chiens préhistoriques et une forme de sélection qui a pu en découler, à travers l'attrait que pouvait engendrer de telles caractéristiques. Pour essayer de comprendre, faisons un saut dans le temps. Quelques furent les motivations qui ont poussé l'homme à intégrer ou accepter les loups dans leur cadre de vie, il n'en demeure pas moins essentiel, comme le souligne Frank (100), qu'un des points fondamentaux du processus de domesticatoire est l'insertion de l'homme entre l'animal et son environnement. Ce processus a structuré un devenir du chien, qui passe par le développement d'aptitudes à interagir avec l'homme, afin de lui assurer une bonne intégration à ce nouvel environnement. C'est la compréhension du développement de telles aptitudes qui constituerait un pré requis explicatif important du processus domesticatoire. A l'instar de Morey (208), on peut considérer la domestication des Canidés comme la colonisation par une espèce d'une nouvelle niche écologique.

Sans s'attacher à l'élément causal d'une telle colonisation, on peut tout de même supposer que les chiens les mieux adaptés à de nouvelles contraintes de survie au contact de l'homme restaient à leurs côtés, alors que les autres pouvaient retourner à l'état sauvage, être mangés etc. Les plus dociles et les moins réactifs, ont pu par exemple, être plus facilement acceptés par l'homme et plus enclin à se nourrir des débris humains. Pouvant mettre bas à proximité des campements, leurs petits étaient alors plus facilement récupérés par les hommes, les plus dociles restant là encore avec l'homme ... Tout comme les renards domestiqués en vingt générations présentent rapidement deux cycles par an, peut-être que les premiers chiens s'adaptant à de nouvelles pressions environnementales ont pu rapidement présenter des cycles sexuels précoces à l'instar de certains loups. Par exemple, on peut supposer que les contraintes environnementales, notamment sociales, sur l'activité de reproduction inhérente au mode de survie en meute du loup en milieu sauvage, ont pu se relaxer au contact de l'homme. De telles caractéristiques ont pu être préférentiellement maintenues au contact de l'homme, c'est à dire gardées ou admises. On peut pour corroborer cette hypothèse se référer, à l'avantage que pouvait promouvoir une fécondité supérieure et précoce, ne serait-ce que pour manger, ou aux conséquences d'un pédomorphisme subséquent dans la profération des soins. A l'origine, les chiens qui auraient bénéficiés des soins prolongés et d'un lien affectif plus important, auraient augmenté leur chance de survie et leur fitness au lieu d'être abandonnés et mangés ... Une sélection se serait ainsi opérée favorisant les chiens dont les attributs auraient été susceptibles d'engendrer des comportements de soins de la part de l'homme. Gould (cité par 100), soulignait l'importance des effets émotionnels

sur l'homme des traits néoténiques de l'animal. L'animal, ou sa représentation aurait été perçu plus amical, plus adorable, plus attractif ... et par conséquent, aurait eu plus d'attention et de soins à la mesure du développement des traits morphologiques ou comportementaux juvéniles.

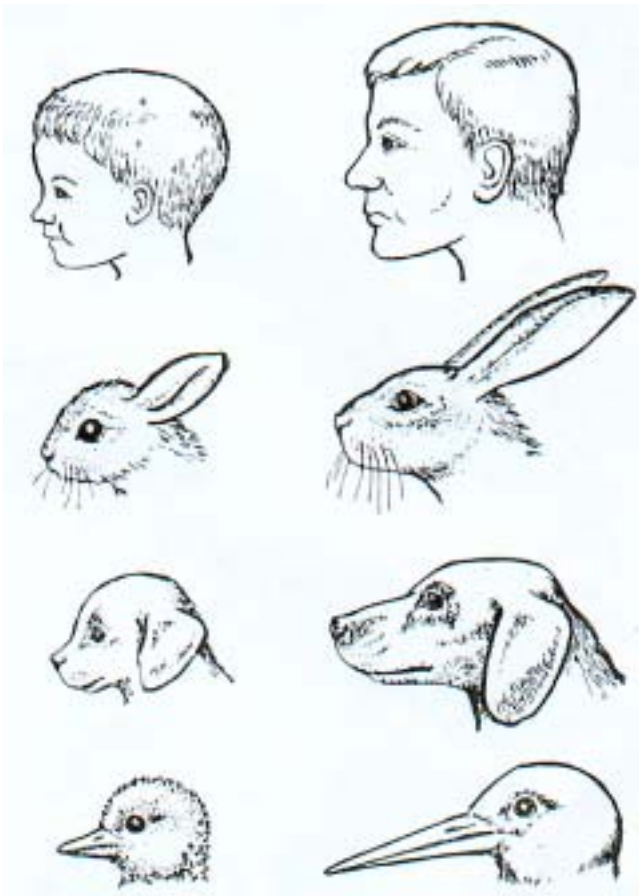


Figure 4 – Schéma infantile de Lorentz illustré par la tête d'un enfant, d'un jeune lapin, d'un chiot et d'un poussin. Il comporte entre autre, une tête relativement grande par rapport au corps, un grand front bombé, de grands yeux et des joues bien arrondies. C'est ensemble de stimuli clés, déclencherait chez l'homme et chez d'autres vertébrés, le désir de prendre soins du porteur et fait mieux comprendre comment de tout temps les hommes se sont laissés amener à prendre en charge de jeunes animaux (109)

Par conséquent, l'avènement d'un phénomène de pédomorphisme aurait pu très tôt être sélectionné et constitué un point essentiel du processus de domestication dès son origine. Pédomorphyse, rappelons le, d'autant plus saillante que les contraintes en nourriture par exemple, ont pu orienter une sélection vers des organismes de plus petites tailles. Fox rappelle également l'importance de la précocité de la maturité dans le maintien des traits infantiles à l'origine d'une plasticité supérieure et d'une plus grande adaptabilité (149). Ainsi, le phénomène de pédomorphisme, loin d'être un petit caprice de l'homme, semble avoir des causes plus profondes, et l'évolution d'un canidé pédomorphique n'a rien de surprenant au regard d'une sélection naturelle. Celle-ci en effet, ne cesse pas complètement d'être naturelle du simple fait de l'établissement d'une relation domestique. L'homme aussi est un être naturel. Pour Haldane (cité par 81), il existe une réponse à un environnement donné, qu'il y ait ou non une sélection artificielle consciente, de telle sorte finalement que sélection et adaptation à un environnement contrôlé sont complémentaires et interdépendantes.

Comprendre la domestication, c'est comprendre comment différents systèmes domesticatoires ont pu s'agencer dans des cadres différents, en fonction des relations contextuelles que l'homme a pu établir avec le chien. Comprendre le pourquoi du chien, c'est passer également par l'ethnologie ou plus généralement par la compréhension du devenir de l'homme dans un milieu donné. Quoiqu'il en soit, la domestication du chien reste un processus complexe qui se réfère à différents types de systèmes domesticatoires, mais il semble que le pédomorphisme s'intègre dans ce processus, à la fois comme un facteur

facilitateur et comme une conséquence positive participant à son maintien. Son avènement paraît intimement lié à une maturité précoce dont le déterminisme sibyllin est à rechercher dans les conditions de vie, notamment primitives, auxquelles le chien s'est adapté. Devons nous pour autant considérer le chien comme un loup demeuré au stade de l'adolescence comme le biologiste Coppinger ou le linguiste Feinstein le proposent.

D) Le chien comme loup juvénile ?

Si certains arguments déjà abordés étayaient cette théorie, on a pu voir, notamment à travers les travaux de Feddersen Petersen que les choses ne sont pas si simple.

Tout d'abord, la persistance de comportements juvéniles à l'âge adulte n'est pas la panacée du chien domestique puisqu'il perdure également chez les loups matures et participe largement à la communication intra spécifique et à la cohésion du groupe. De plus le maintien d'un comportement juvénile découle en partie d'un processus de type ontogénique, où l'homme en assure la pérennité. En effet, de façon générale, c'est souvent par ce type de sollicitation que le chien optimise l'attention que l'homme lui porte et s'intègre au mieux dans nos sociétés occidentales actuelles.

On a bien vu que des chiens vivants en groupe sans interventions importantes de l'homme, étaient loin d'être programmés pour jouer. On a vu également en quoi finalement l'absence de l'homme pouvait être détrimentale à l'organisation d'une vie de chien, suite à une communication intraspécifique qui a perdu la souplesse et la richesse de celle de ses ancêtres.

En contre partie, c'est une autre sphère de communication possible qui s'est établie avec l'homme. Sphère qui est loin de se stigmatiser uniquement sur des comportements juvéniles et qui procède également par le maintien et la sélection de comportements visant d'autres fins, utilitaires par exemple. La motivation de réalisation de ces comportements pour le chien, ne semble pas découler uniquement de la satisfaction de l'homme répercutée sur le chien dans un rapport devoir, récompense infantile, mais aussi dans un rapport de facilitation sociale également valable pour une meute de loup et dont la simple exécution constitue déjà un renforcement.

VI) Les conséquences de la domestication

A) Loin des loups

1) Les changements relatifs à l'état domestique

Nous avons abordé les principaux phénomènes essentiels à la compréhension du processus domesticatoire. On retiendra :

➤ l'importance d'une sélection artificielle et des effets, notamment pléiotropiques qui lui sont liés, dont les motivations et les fins tout au long du processus domesticatoire sont extrêmement éclectiques.

➤ l'élément essentiel d'une sélection de type naturel ou artificiel portant sur des caractères de docilité à l'égard de l'homme et des conséquences plus profondes qui lui sont liées.

➤ finalement, l'hétérochronie comme phénomène biologique fondamental par lequel la domestication a œuvré. L'avènement d'une maturité sexuelle précoce et la réalisation d'hybridation ont joué à cet égard un rôle déterminant. Nous pouvons dès lors essayer d'appréhender les principales conséquences de cette domestication pour l'espèce.

Konrad Lorentz classe les changements relatifs à l'état domestique selon cinq catégories (109) :

➤ L'atrophie concerne la réduction d'expression de certains comportements sauvages pouvant aboutir à leur effacement. On peut citer à cet égard les modifications relatives au comportement de prédation, l'absence des soins parentaux, notamment chez le mâle.

➤ L'hypertrophie est caractérisée par un développement excessif de certains traits sauvages. L'aboiement peut rentrer dans ce cadre, par exemple pour les chiens qui donnent de la voix derrière le gibier.

➤ La dissociation concerne l'expression d'une chaîne comportementale hors contexte. Le chien tentant d'enterrer son os sur le carrelage de la salle à manger ou la chienne couvant un jouet lors de pseudo gestation peuvent en être des exemples.

➤ Les changements du seuil de réaction à des stimuli clés. La diminution de la distance de fuite à l'égard de l'homme, l'absence de comportement de prédation des chiens gardiens de troupeaux, en sont des exemples.

➤ La rétention de traits comportementaux juvéniles dont les exemples on l'a vu sont nombreux.

De cette domestication, il résulte donc des êtres vivants qui sont devenus inadaptés à leur milieu de vie sauvage originel.

2) La dégénérescence des animaux domestiques ?

Parfois, la domestication se traduit par l'apparition de formes biologiques inadaptées à leur environnement, voire constituant une impasse à la préservation de l'espèce. Les renards argentés domestiqués, dont la physiologie reproductrice se trouve modifiée, se voient parfois incapable d'élever leurs petits. Des chiens comme les bouledogues doivent subir des césariennes pour donner naissance à leurs petits. Pour satisfaire les fins, par exemple esthétiques de l'homme, certaines races peuvent présenter de graves tares médicales. L'hypertrophie cutanée des sharpeis les prédisposent aux problèmes dermatologiques. La brachycéphalie est à l'origine de problèmes respiratoires ou dentaires. Une reproduction contrôlée pour établir des chiens de pure race peut être à l'origine d'un fort degré de consanguinité, nuisible à la race. Par exemple pour le bouvier des Flandres, un fort niveau d'homozygotie fut corrélé à l'existence de maladie comme l'ostéochondrose, les maladies autoimmunes ou allergiques. Le tableau 1 relate certains de ces problèmes.

D'autres exemples sont intéressants. Les Canidés sauvages naissent avec un pelage foncé qui peut jouer un rôle dans la conservation de la chaleur, puis vers trois quatre semaines, ils commencent à prendre leur couleur adulte. Chez le chien, les petits naissent le plus souvent avec le même pelage que l'adulte. De la même façon, il semble que les loups perdent une partie de leurs poils au niveau du ventre avant la parturition, phénomène dont la valeur téléonomique est la confection du nid. Chez la chienne, cette mue est soit absente, soit elle peut se dérouler des semaines après (92).

Tableau 1 - Défauts héréditaires de quelques races canines (109)

Bloodhound	Problèmes avec les paupières à l'origine d'affections oculaires (entropion, ectropion) ; structures osseuses extrêmement lourdes (acromégalie)
Chow-chow	Problèmes avec les paupières, qui se tournent vers l'extérieur ou vers l'intérieur (entropion, ectropion)
Dachshund	Affections du dos dues à sa longueur excessive ; chondrodystrophie avec calcification des disques intervertébraux ou disques disloqués
Terriers	Nécrose avasculaire de la tête du fémur (mort du tissu osseux par manque de sang) ; dans certaines races, maladies métaboliques (exemple insuffisance hépatique du bellington terrier suite à un déficit enzymatique)
Bouledogue anglais	Problèmes respiratoires dus à la brachycéphalie; affections dentaires causées par les mâchoires raccourcies ; intertrigos dans les plis de la peau ; dystocies
Chihuahua	Affections des yeux saillants ; dystocies; rétention de caractères juvéniles tels que les dents de lait et des fontanelles ouvertes (ouvertures entre les os de la calotte crânienne) ; haute fréquence d'hydrocéphalie
Pékinois	Affections aux yeux excessivement saillants, dessiccation de la cornée ; ulcération de la cornée et conjonctivite par le frottement des plis de peau sur l'œil ; problèmes respiratoires; problèmes dentaires causés par les mâchoires raccourcies
Saint-Bernard	Déformation des paupières à l'origine d'affections oculaires ; durée de vie courte; cardiomégalie dilatée ; structures osseuses excessivement développées (acromégalie) ; dysplasie des hanches
Boxer	Problèmes respiratoires et dentaires ; haute fréquence de cancer ;dysendocrinies
Berger Allemand	Croissance limitée due au sous-développement de la glande pituitaire ; haute fréquence d'épilepsie ; dysplasie des hanches ; insuffisance pancréatique
Grand Danois	Problèmes à l'ossature causant des affections arthritiques et de la courbure des os longs ; durée de vie courte ; cardiomégalie dilatée
Colleys	Atrophie progressive de la rétine et autres anomalies des yeux ; fourrure trop lourde dans certaines races, spécialement chez le Shetland
Basset	Affection des yeux et des paupières ; affections arthritiques causées par la courbure des pattes et les pieds déformés ; affections du dos ; disques intervertébraux disloqués ; affections aux oreilles pendantes et trop longues
Cocker spaniel	Distichiasis (cils surnuméraires à l'intérieur des paupières) causant des affections ophtalmiques ; infections chroniques des oreilles qui sont pendantes et à longs poils ; haute fréquence d'épilepsie
Pug	Affection des yeux saillants ; problèmes respiratoires et dentaires résultant du museau raccourci

Chez d'autres espèces la domestication a pu engendrer de graves problèmes. Des dindes sélectionnées pour optimiser leur masse musculaire, ont présenté une altération profonde du comportement sexuel. Elles réalisaient leurs actes copulatoires sur des piles de nourriture et rarement avec des femelles (Hale cité par 149). D'autres sélectionnées pour une hypersexualité ont présenté un abaissement du seuil d'empreinte à l'égard de l'homme, vers lequel elles manifestaient leurs comportements sexuels. Des hybrides de souris mangeaient les doigts de leurs descendances lors du toilettage. Ainsi, le contrôle de la reproduction s'est vu être, dans certains cas, un véritable jeu d'apprenti sorcier.

Hemmer (109), a quant à lui insisté sur ce qu'il appelle l'appauvrissement du monde perceptible des animaux domestiques, intimement lié à la diminution des réactions de fuite. Le tissu olfactif du renard argenté domestique est réduit de 10 %. Beaucoup d'espèces domestiquées présentent une diminution de la taille du cerveau, notamment du néocortex. L'acuité auditive est diminuée chez le chien, par une diminution relative de la surface du tympan et/ou l'absence d'un réceptacle mobile du pavillon pour les chiens à oreilles pendantes. Pour Hemmer, cet appauvrissement perceptif se manifeste par une baisse générale de l'activité comme si les signaux qui incitaient les animaux sauvages à l'activité, notamment au crépuscule ou à l'aube, avaient perdu une partie de leur pouvoir sur les animaux domestiques, moins éveillés. Une des autres manifestations importantes de cet appauvrissement perceptif serait le relâchement des relations sociales, allant de paire avec une diminution de leur complexité et de leur différenciation. On a pu voir chez le chien en quoi les signaux de communication, notamment visuels, étaient moins complexes et moins différenciés et pouvaient altérer la qualité de la communication entre chiens. L'existence de rituels hautement prédictibles chez le loup, se trouva altérée, voire désintégrée en un assortiment de fragments comportementaux indépendants, chez le chien.

Devons nous pour autant parler d'une dégénérescence des animaux domestiques, en l'occurrence du chien ?

Certes, beaucoup des particularités domestiques, dans la nature, défavorisent dans leur lutte pour la vie, les individus qui les présentent. Darwin (cité par 109), expliquait déjà dans son livre sur les animaux domestiques « ils n'ont pas été changés pour leur propre compte, mais pour celui de l'homme ». Dès lors, on comprend que la plupart des animaux domestiques ne se maintiennent et ne se reproduisent que sous l'influence de l'homme.

B) Près des hommes

Si l'apparition de certaines caractéristiques s'est vue rendre inadaptée les races de chiens à leur milieu sauvage originel, loin de toute survie dépendante de l'homme, il semble que parallèlement il s'agit plus profondément d'une véritable adaptation aux modes de vie humains. Pour corroborer cette idée, on peut se référer aux travaux réalisés par Frank.

Frank (103), a soumis des loups et des chiens malamutes, élevés dans les mêmes conditions, à différents tests comportementaux.

La résolution de la première série de tests permettait d'explorer la capacité d'entraînement des animaux, à travers la résolution de tâches imposées par l'expérimentateur (du type : rester sur une plateforme, marcher en laisse, discerner des caches de nourriture en fonction de leurs couleurs ...) (102-103). Au cours de ces tests, les objectifs étaient sélectionnés arbitrairement par l'expérimentateur, le renforcement administré par lui et les comportements appris, sans connexions fonctionnelles avec le renforcement. Pour les tâches apprises, explorées par ces tests, les chiens ont présenté une réussite significativement supérieure au loup. Pour Frank, ces résultats corroborent sa théorie selon laquelle la domestication a favorisé une sélection pour l'entraînement chez le chien, c'est à dire en premier lieu, une plasticité comportementale plus importante, mais aussi une réceptivité à un

plus grand éventail de stimuli. Les loups quant à eux, posséderaient un système primitif instinctif relatif aux réponses de survie élémentaire, procédant par des réponses davantage stéréotypées, de patterns moteurs fixés, à des stimuli limités. A ce système instinctif se serait ajouté un système cognitif, qui aurait évolué alors que le loup devenait un chasseur en meute (103).

La seconde série de tests proposée par Frank, concerne la résolution de problèmes plus complexes, par laquelle il cherche à éclairer ce second point (101-104). La réussite de ces tests fait en effet davantage appel à une restructuration cognitive interne des problèmes (*insight* de la *gestalt theory*). Ces tests sont censés explorer la capacité des animaux d'établir des représentations mentales internes et des relations du type moyen-fin. Frank utilisa par exemple le test de la barrière (courte, en U ...), derrière laquelle une source de nourriture visible ne pouvait être atteinte qu'à travers une route indirecte. Dans le test de manipulation, les animaux pouvaient extraire de la nourriture d'une boîte, seulement après avoir réalisé une série de manipulations de complexité variable, les résultats étant enregistrés sur deux minutes. Dans le test du labyrinthe, utilisant six unités en T, les animaux devaient parvenir à l'objectif selon un chemin particulier prédéfini. Au cours de tous ces tests, les loups ont présenté des scores significativement meilleurs que ceux des malamutes. Lors des tests de manipulations qui requièrent de légères variations d'une même solution, aucun des louveteaux qui réussissa une fois n'échoua subséquemment. A contrario, chacun des malamutes qui réussit une fois, échoua dans les essais suivants. Lorsque la nourriture était éjectée, les chiens sursautaient comme s'ils étaient surpris. Ils ne réussissaient que de manière aléatoire, suite à l'exploration de l'appareillage, contrairement aux louveteaux, comme si ces derniers savaient ce qu'ils cherchaient. Lorsque les solutions nécessitaient la coordination de plusieurs séquences comportementales, aucun des chiens ne réussit contrairement aux louveteaux. Finalement, Frank conclut que les solutions produites par les louveteaux, sont caractéristiques des stades de développement sensorimoteur de Piaget, cinq voire six. Celles manifestées par les chiens correspondent à un stade trois voire quatre (101-104). Ces résultats corroborent ses hypothèses selon lesquelles la sélection naturelle a favorisé l'évolution d'une complexité cognitive chez le loup, qui aurait évolué de manière concomitante à l'avènement d'une chasse en groupe et dont les cartes cognitives proposées par Peters (230), ou l'utilisation d'une coopération et d'une stratégie de prédation, seraient d'autres exemples.

La domestication aurait ainsi relâché cette pression en soustrayant les chiens des demandes adaptatives qui ont favorisé l'évolution d'une complexité cognitive chez le loup. Mais ce relâchement ne signifie pas pour autant une pression contre une telle complexité. La domestication aurait plutôt engendré un biais dans la distribution d'une telle complexité cognitive, au sein de l'ensemble de la population de chiens, accompagné par une variabilité accrue. Ainsi par exemple, certains chiens étudiés par Scott et Fuller présentaient des scores comparables aux loups lors des tests de manipulation par exemple. Frank considère finalement qu'il existe chez le chien, une adaptation aux conditions de vie au contact de l'homme. Cette adaptation se traduit par une habilité des chiens à engendrer une intervention humaine dans leurs transactions environnementales, c'est à dire plus généralement par une capacité à communiquer avec l'homme (104). Pour Frank, la possibilité accrue d'entraînement des malamutes, découle prioritairement de leur aptitude particulière à exprimer des comportements de sollicitation vis à vis de l'homme. Les loups sont plus persévérants et indépendants dans leurs efforts, pour insister jusqu'à ce que le problème soit résolu ou que le temps imparti soit écoulé. A contrario, les chiens après avoir découvert que la nourriture n'était pas facilement accessible, retournent au départ et réalisent une variété de comportements de sollicitation, notamment alimentaire, à l'égard de l'expérimentateur. On pourrait objecter que les loups sont plus motivés par la récompense alimentaire. Lors d'un autre test, Frank a mis en évidence que les interactions sociales avec un chien adulte

constituaient un renforcement plus stimulant qu'une récompense alimentaire pour les loups, à l'inverse des chiens (100-104). Par ailleurs, les loups au cours des périodes de familiarisation aux lieux utilisés pour les tests, manifestaient une plus grande curiosité et davantage de comportements exploratoires, portant peu d'intérêt à la nourriture présente. Les malamutes, quant à eux, dévorent la nourriture puis reste cantonnée à proximité du lieu de dépôt. Ainsi, pour le loup, il existe un système de transactions sensorimotrices avec leur environnement plus complexe (cf également Fox (92)). L'avantage de tels comportements peut aisément être relié à leur condition de vie en milieu sauvage. A contrario, les comportements des malamutes traduisent davantage leur dépendance à l'homme comme intermédiaire entre l'animal et l'environnement. D'ailleurs, Frank observe que les chiens expriment les comportements de salutations les plus intenses vis à vis de l'homme, et une attraction supérieure pour ce dernier, plutôt que pour leurs congénères, contrairement aux loups.

Hare (122') s'est attaché à comparer les capacités cognitives de communication sociale entre chiens et hommes et entre loups et hommes. Les tests consistaient à découvrir de la nourriture à partir d'un signal de communication émis par l'expérimentateur (regarder vers, signaler du doigt et/ou taper sur le lieu de cache de la nourriture). Les trois groupes de chiens (adultes élevés au contact de l'homme, chiots de 9 à 26 semaines élevés dans des familles humaines, chiots de 9 à 26 semaines élevés en chenil avec très peu de contact avec l'homme) ont présenté des scores supérieurs à ceux relevant de la chance, contrairement aux loups (7 adultes élevés par l'homme). Les résultats présentés par les chiens adultes furent significativement supérieurs à ceux exprimés par les loups. Aucune différence liée à l'âge ou au type d'élevage ne fut observée dans le succès des chiots. Par ailleurs aucun effet de l'apprentissage ne fut relevé pour les deux espèces. Ces résultats démontrent que les chiens sont plus habiles que les loups dans l'utilisation des signaux sociaux humains pour découvrir la nourriture cachée. Les chiots sont tout aussi habiles dans cette tâche, quelque soit leur âge ou le type de contact préalable avec l'homme. L'auteur en conclut qu'au cours du processus domesticatoire les chiens furent sélectionnés pour un ensemble de capacités socio-cognitives qui leurs a permis de communiquer avec l'homme, selon des modalités uniques. La capacité des chiens à utiliser des signaux sociaux afin de prédire les comportements humains fut pour Hare un avantage sélectif. Ces aptitudes socio-cognitives présentées par les chiens auraient selon lui convergées, au sein des contraintes phylogénétiques des espèces, avec celles de l'homme au cours du processus d'*enculturation*.

Ainsi, si la sélection naturelle caractérise l'avènement de qualités adaptatives à un milieu, la domestication du chien peut être comprise à travers l'adaptation de ces derniers à leur environnement, c'est à dire l'homme. De cette adaptation, découle l'émergence de qualités inutiles en milieu sauvage mais adaptées à l'homme et à la communication avec lui. Tout se passe comme si l'appauvrissement d'un système comportemental par exemple, devenu inutile à certains égards dans ce nouvel environnement, s'était enrichi en contre partie de nouvelles aptitudes, inhérentes à un nouvel agencement des relations, dans ce milieu de vie différent.

L'étude des comportements de jeu intra et interspécifiques corrobore cette idée. Il apparaît que les interactions entre chiens et entre chiens et hommes dans le jeu, présentent des motivations distinctes. Ainsi, les chiens promenés ensemble, jouent autant avec leur propriétaire que des chiens promenés seuls. Les chiens vivants dans des foyers comprenant d'autres chiens, jouent même légèrement plus avec leurs propriétaires que des chiens sans contact intraspécifique quotidien. Par conséquent, les jeux entre les chiens ne suppriment pas les motivations de jeu avec l'homme, comme ceci aurait pu être le cas si les motivations étaient identiques et donc interchangeable. Plus intéressante encore est la comparaison des jeux entre chiens et des jeux entre chiens et homme. Alors que l'intérêt pour l'objet ne varie pas, certains aspects du comportement changent. Lors de jeu avec l'homme, les activités

interactives, comme montrer le jouet, tirer chacun de son côté, le présenter à son partenaire, le poursuivre, sont plus fréquentes alors que les activités solitaires comme mâchonner, posséder l'objet ne sont pas affectées par la nature du partenaire. Lorsqu'un seul jouet est présent, les chiens présentent d'avantages l'objet à une personne qu'à un chien. Les propensions pour posséder l'objet sont plus importantes dans les jeux intra spécifiques. Lorsque deux jouets sont présents, les chiens jouant entre eux, manifestent moins d'intérêts pour les deux objets et en possèdent un plus longtemps que les chiens jouant avec des hommes. Dans ce cas, ils quittent l'objet qu'ils possèdent, plus vite, et commencent la compétition avec leurs partenaires.

Ainsi, durant les jeux intraspécifiques, les chiens sont plus motivés par la possession de l'objet et donc plus compétitifs, alors que dans les jeux interspécifiques, les interactions avec l'homme sont de plus grande importance. La motivation de jeu avec l'homme n'est donc ni satisfaite ni transposable avec les jeux intraspécifiques. La structure du jeu est également différente. La finalité de compétition et de possession se déplace vers une finalité plus interactive. Les motivations et les objectifs ou conséquences ne semblent donc pas être les mêmes. Ce point est important, car il souligne la nécessité de ne pas trop hâtivement assumer que les interactions interspécifiques ont les mêmes imputations sociales que les interactions intraspécifiques. Si le chien est assurément social, il faut rester prudent quant à la considération selon laquelle le chien intègre l'homme comme un être supérieur de sa propre espèce, un membre de sa meute. Cette étude sur le jeu montre bien une non-homogénéité entre les deux types de jeux. S'il faut comprendre le chien ou les signaux qu'il peut dispenser selon un regard proprement canin, loin de tout anthropomorphisme trompeur, il ne faut pas pour autant tomber dans l'excès inverse, en voyant en lui un loup parmi les hommes car ce serait occulter les millénaires d'une association qui l'a fait passer dans un autre devenir et en a modifié la structure.

CONCLUSION

L'analyse des caractères morphologiques et moléculaires confirme l'hypothèse du loup comme ancêtre du chien. Mais il n'y a pas eu d'Eve canine, plusieurs événements domesticatoires sur des populations de loups distinctes, dont certains pourraient remonter à plus de 100 000 ans, sont à l'origine des populations canines domestiques. L'origine des premières domestications est donc l'œuvre des peuples primitifs de chasseurs cueilleurs. Ils donnaient sens au réel à travers un rapport intime entre l'homme et la nature. Par conséquent ils semblaient entretenir avec les loups sympatriques des rapports de curiosité, de compétition, de fascination, voir de compensation des préjudices qu'ils pouvaient leur infliger, qui ont pu participer à l'intégration de louveteaux au campement humain. Cependant l'origine de ces événements semble toujours voilée et dérobée par ce qu'elle produit. Les loups ont pu alors être gardés dans un rapport utilitariste (garde, chasse, consommation...) et/ou affectif voire sacré. De ces événements aux races actuelles, la trame retraçant l'évolution des chiens est complexe.

La grande diversité des chiens repose sur la diversité des populations de loups à travers le globe, sur l'introggression de cette variabilité via les événements domesticatoires et l'hybridation interspécifique, auxquelles s'ajoute l'incontournable malléabilité secondaire aux croisements intraspécifiques, conséquence d'une sélection artificielle s'exerçant depuis des millénaires. Le processus domesticatoire a initialement opéré par une sélection portant sur l'appivoisement, c'est-à-dire une reproduction qui s'est orientée vers l'avènement d'une structure comportementale adaptée à une vie au contact de l'homme. Comme corrélat à cette sélection, en plus des modifications directement reliées à l'expression des comportements souhaités, c'est l'ensemble de la biologie de l'espèce qui se trouva modifiée. En premier lieu elle fut corrélée à l'apparition d'une maturité sexuelle précoce qui a limité la période de développement. C'est dans ces modifications du processus de développement (hétérochronie) que l'on trouve le déterminisme biologique de nombreuses modifications morphologiques et comportementales relatives à la domestication. Ces modifications se sont soldées principalement, mais pas uniquement, par un pédomorphisme morphologique et comportemental, c'est-à-dire le maintien de phénotypes et de comportements juvéniles à l'âge adulte, qui a permis une adaptation aux fins relationnelles visées par l'homme. Cependant la sélection artificielle fut accompagnée de multiples autres répercussions sur l'espèce, qui ne furent pas directement gouvernés par les désirs de l'homme. Cette sélection fut en partie soumise aux effets pléiotropiques et polygéniques qui ont conféré aux schémas sélectifs une grande part d'incertitude et ont engendré une grande magnitude de traits possibles.

Un des objectifs de ce travail était de mieux comprendre le comportement des loups afin d'élucider les conséquences de la domestications sur le comportement des chiens

Comprendre le chien, c'est comprendre le loup et on a bien vu à quel point cela passait par autre chose qu'une simple conceptualisation (hiérarchie de dominance, territoire ...), parfois à la limite de l'anthropomorphisme mais plutôt par la compréhension de son monde propre (de son *umwelt*), souvent loin des représentations théoriques humaines. Dans ce cadre le principe d'actospatialité, qui marque une dépendance, une unité, entre un comportement et le lieu dans lequel il se déroule, semble une approche intéressante. L'espace est vécu par le loup comme une mosaïque de significations selon un agencement organisé, qui accorderait une signification biologique particulière (prégnance) à certains éléments perceptifs de l'environnement (saillances). Un lieu ou un objet appellerait un comportement approprié (concept d'affordance). Les différentes zones de l'espace seraient distinguées par les loups en fonction de leurs affordances biologiques (elles appelleraient des comportements alimentaires, de soins aux jeunes, de repos...) qui donneraient existences aux réalités du monde. La

dépendance entre prégnance du lieu et comportement réfute une approche géométrique du domaine vital ou du territoire. Il en résulte que la description comportementale ne peut être que contextualisée. Le statut du congénère dépendrait du lieu où il se trouve. Aussi les interactions sociales, par exemples de dominance, pourraient dépendre du processus d'investissement spatial. Finalement l'état psychophysiologique de l'animal en un endroit donné détermine la perception d'affordances et l'exercice des comportements qui en découle.

Comprendre le chien, c'est aussi comprendre tout ce qui le sépare du loup, tout ce devenir formidablement éclectique découlant de la domestication, l'intégrant à l'homme dans l'utilité et l'amour. Entre chiens et loups, il y a l'homme, l'homme qui au fil des millénaires à retirer de son milieu sauvage une espèce, pour l'intégrer à son mode d'existence. Au cours du processus sibyllin de la domestication, le chien s'est progressivement écarté de ses conditions de vie initiale. Une grande partie des composantes comportementales qui trouvaient une finalité de survie dans un milieu sauvage, se sont effacées ou déplacées vers d'autres fins, pour vivre avec l'homme. L'organisation des séquences comportementales complètes et fonctionnelles de l'adulte sauvage, s'est désorganisée chez le chien via des modifications au cours du développement, assurant la connexion de patterns comportementaux adultes et juvéniles selon de nouveau schéma adaptés aux relations humaines. Dans un sempiternel mouvement, la pression de sélection se déplaça des conditions de survie en milieu naturel vers une sélection dite artificielle, agencée par le désir de l'homme de modeler une espèce selon ses propres fins. De ce désir aux multiples facettes, c'est une population canine aux caractéristiques morphologiques et comportementales incroyablement diversifiées qui s'est formée. Lévi Strauss (64) voyait dans ce processus domesticatoire, une forme de domination de l'homme sur la nature. La domestication, Bouguegneau la qualifia de cancer sur l'arbre de l'évolution (31). Certes, elle s'est vue engendrer des êtres, perdant un grand nombre des caractéristiques propres à leurs ancêtres, altérant parfois leurs qualités de vie ou empêchant une survie autonome. Elle a aussi affecté les capacités de communication et d'organisation sociale entre chiens, en modifiant les signaux de communication, moins complexes et différenciés que chez le loup. Mais au cours de cette sélection artificielle, il y eut toujours une adaptation du chien à son environnement, c'est-à-dire l'homme. Le chien n'est plus un loup, il est devenu autre chose. Au delà des visions purement utilitaires ou esthétiques, c'est une toute autre qualité relationnelle qui s'est réalisée à travers l'établissement de liens sociaux entre un homme et son chien. Ce que le chien a perdu dans une communication intraspécifique, il l'a gagné dans un autre système d'échange, dans sa capacité à interagir avec l'homme. Cet échange serait un point essentiel pour lui assurer un développement comportemental harmonieux. De la vie en meute du loup aux composantes faites d'un réseau d'attachements, de liens préférentiels, de dévotion, de cristallisation autour d'un corps de singularités s'imposant dans la capacité de survie du groupe, le chien dans sa relation à l'homme en a maintenu les fondements. De la singularité d'être de chaque loup, le chien en a gardé et prolongé la diversité. Du devenir propre de chaque loup dans sa relation à un milieu particulier et mouvant, la relation de l'homme au chien poursuit un agencement chaque fois différent au sein des différentes civilisations, cultures ou corpus sociaux et plus intimement au sein des différents devenirs individuels.

Cet échange, c'est aussi un lien où l'homme poursuit un devenir animal, où le fil de la communication s'est maintenu en dehors d'un langage proprement humain. L'homme n'a pas attendu les comportementalistes pour comprendre son chien, pour vivre un échange réciproque. Il y a peut être eu aussi des rapports complexes de substitution, d'identification, de représentation qui dépassaient la condition originelle du chien. Finalement on s'autorisera une digression sur la juvénalisation des chiens. Digard (64) considère l'animal familier comme pouvant devenir un substitut d'enfant. Comme si les représentations de l'animal portaient le regard inconscient de l'homme dans un devenir enfant de la relation homme

animal. Dans cette métamorphose de l'animal domestique en animal juvénile, l'homme ne cherche t-il pas à retrouver des instants privilégiés avec l'enfance ? Pour beaucoup de personnes, le chien représente, tout du moins inconsciemment un prolongement de leur propre personnalité, un miroir de leur singularité. On peut dès lors supposer que la juvénilisation de l'animal domestique, est entre autres, l'expression d'un devenir enfant qui peut peupler chacun d'entre nous et dont l'animal devient la matérialisation. L'enfance c'est une phase sensible au besoin d'un pôle d'attachement comme environnement rassurant. Ce devenir enfant, c'est le prolongement d'un sentiment de protection mêlé au besoin d'un pôle d'attachement, c'est une vision d'innocence avec parfois un amour misanthrope de l'animal. Mais ce devenir, c'est aussi heureusement cette simple joie du jeu, du contact, ce simple plaisir inaltérable de la découverte.



BIBLIOGRAPHIE

1. ABRANTES, R.
The expression of emotions in man and Canids.
The evolution of canine social behaviour.
Wakan Tanka publishers 1997, 1030-36.
2. ADAM, E.
Des loups, des coyotes et des hommes.
Terre Sauvage, 1994, **80**, 74-85.
3. ASA, C.S. *et al.*
The use of urine , faeces and anal gland secretion in scent marking by a captive wolf pack.
Animal Behav, 1985, **33**, 1034-36.
4. ASA, C.S. *et al.*
Effect of anosmia on reproduction in male and female wolves, *Canis lupus*.
Behav Neural Biol, 1986, **46**, 272-84.
5. ASA, C.S. *et al.*
The influence of social and endocrine factors on urine marking by captive wolves, *Canis lupus*.
Horm Behav, 1990, **24**, 497-509.
6. ASA, C.S.
Hormonal and experimental factors in the expression of social and parental behavior in Canids.
Cooperative breeding in Mammals N G Solomon-J A French, Cambridge university press, 1996, 129-149.
7. ASA, C.S., VALDESPINO, C.
Canids reproductive biology: an integration of proximate mechanisms and ultimate causes.
Am Zool, 1998, **38**, 251-59.
8. ASHLEY, P.F. *et al.*
Effect of oral melatonin administration on sex hormones, prolactin, and thyroid hormone concentrations in adult dogs.
J A V M A, 1999, **215**, 1111-5.
9. ASKEW, H.R.
Understanding dog behavior
Treatment of behaviour problems in dogs and cats.
Blackwell Science, 1996, 67-76.
10. AVGUSTINOVITCH, D.F.
The effect of domestication of Norway rats and silver foxes on the serotonin 5 HT1A and 5 HTA receptors of the brain.
Zh Evol Biokhim Fiziol, 1992, **28**, 454-8.

11. AWADALLA, P. *et al.*
Science, 1999, **286**, p 2524.

12. BALLARD, W.B.
Gray wolf –brown bear relationships in the Nelchina Basin of South-Central Alaska.
Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation.
Harrington H. and Paquet P.C. Noyes pub New Jersey, 1982, 71-80

13. BARRIEL, V.
Mythes et réalités de l'approche génétique.
La Recherche, 1995, **277**, 628-33.

14. BARTON, N.
Mitochondrial DNA : news clues about evolution.
Nature, 1983, **306**, 317-18.

15. BAZHAN, N.M., LUTSENKO, N.D.
Adrenal function in different phases of the estrous cycle in the domesticated silver fox, *Vulpes fulvus*.
Zh Evol Biokhim Fiziol, 1987, **23**, 652-57.

16. BEACH, F.A.
Coital behaviour in dogs.
Effects of early isolation on mating in males.
Behav, 1968, **30**, 217-38.

17. BEACH, F.A.
Coital behaviour in dogs.
Social affinity dominance and sexual preference in the bitch.
Behav, 1970, **36**, 131-148.

18. BECK, A.
The ecology of feral and free roving dogs in Baltimore.
The wild Canids, their systematics, behavioral ecology and evolution.
Fox M.W. Van Nostrand Reinhold Compagny, 1975, 380-390.

19. BEKOFF, M.
Scent marking by free ranging domestic dogs: olfactory and visual components.
Biology of Behaviour, 1979, **4**, 123-139.

20. BELYAEV, D.K. TRUT, L.N.
Some genetic and endocrine effects of selection for domestication in silver foxes.
The wild Canids, their systematics, behavioral ecology and evolution.
Fox M.W. Van Nostrand Reinhold Compagny, 1975, 416-26.

21. BENCH, C.
Présentation de l'éthologie.
Cours d'éthologie 3 ème cycle professionnel des écoles vétérinaire française, Toulouse mai 2000.

22. BENVENISTE, R.E., TODARO, G.J.
Evolution of typer c viral genes: evidence for an Asian origin of man.
Nature, 1976, **261**, 101-108.
23. BERMAN, M., DUNBAR, I.
The social behaviour of free ranging suburban dogs.
Applied Animal Ethology, 1983, **10**, 5-17.
24. BIBIKOV, D.I.
Territoriality and migration of the wolf in the USSR.
Acta Zool Fennica, 1983, **174**, 267-8.
25. BJARVALL, A., ISAKSON, E.
Winter ecology of a pack of three wolves in Northern Sweden.
Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation.
Harrington H. and Paquet P.C. Noyes pub New Jersey, 1982, 146-157.
26. BOESSNECK, J.
La domestication et ses conséquences.
Rev Med Vet, 1987, **138**, 163-176.
27. BOITANI, L.
Wolf and dog competition in Italy.
Acta Zool Fennica, 1983, **174**, 259-64.
28. BOITANI, L., CIUCCI, P.
Comparative social ecology of feral dogs and wolves.
Ethology Ecology and Evolution, 1995, **7**, 49-72.
29. BOITANI, L. *et al.*
Population, biology and ecology of feral dogs in Central Italy.
The domestic dog
Serpell J., Cambridge Univ Press, 1995, 217-244.
30. BONIFAY, F.
Les Carnivores quaternaires du Sud Est de la France.
Mem Mus Nat His Nat, 1968, **21**, 15-177.
31. BOUGUEGNEAU, J.M.
L'origine du chien domestique.
Annales de med vet, 1977, **121**(2), 91-96.
32. BOYD, D., JIMENEZ, M.
Successful rearing of young by wild wolves without mates.
J of Mamm, 1994, **75**, 14-17.
33. BRADSHAW, J
Social behaviour of the domestic dog.
Tijdschrift voor diergeneeskunde, 1992, **117**, supp 1, 50S-51S.

34. BRADSHAW, J.
Social and communication behaviour of companion dogs.
The domestic dog.
Serpell J., Cambridge Univ Press, 1995, 115-130.
35. BRAEND, M., ROED, K.H.
Polymorphism of the transferring esterase in Alaskan wolves: evidence of close molecular homology with the dog.
Anim Genet, 1987, **18**, 143-148.
36. BRANDENBURG, J.
La planète des loups.
Terre Sauvage, hors série **16** 1994, 22-65.
37. BRANDENBURG, J.
Avec les loups.
Nathan, 2000, 153p.
38. BRISBIN, L.
Primitive dogs, their ecology and behavior: unique opportunities to study the early development of human-canine bonds.
J A V M A, 1997, **210**, 1122-25.
39. BUCKHOLDER, B.L.
Movements and behavior of a wolf pack in Alaska.
J Wildl Manag, 1959, **23**, 1-11.
40. CARBYN, L.N.
Territory displacement in a wolf population with abundant prey.
J of Mamm, 1981, **62**, 193-95.
41. CARBYN, L. N. *et al.*
Responses of bison on their calving grounds to predation by wolves in Wood Buffalo National park.
Can J Zool, 1987, **65**, 2072-78.
42. CARBYN, L.N., TROTTIER T.
Description of wolf attacks on bison calves in Wood Buffalo National Park.
Can J Zool, 1988, **41**, 297-302.
43. CAUSEY, M.K., CUDE, C.A.
Feral dogs and white-tailed deer interactions in Alabama.
J of Wildl Manag, **44**, 481-84.
44. CHALIGNEAU, P., GALLO, A
La coopération chez les primates.
L'année Psychologique, 1995, **95**, 119-13

45. CIUCCI, P., MECH, D.L.
Selection of wolf dens in relation to winter territories in North-eastern Minnesota.
J of Mamm, 1992, **73**, 899-905.
46. CLUTTON BROCK, J *et al.*
A review of the family Canidae with a classification by numerical methods.
Bull Br Mus Zool, 1976, **29**(3), 1-99.
47. CLUTTON BROCK, J
Man made dogs.
Science, 1977, **197**(4311), 1340-42.
48. CLUTTON BROCK, J., JEWELL, P.
Origin and domestication of the dog.
In Miller's anatomy of the dog 3ème ed
W B Saunders in H. E Ewans, 1993, 21-31.
49. CLUTTON BROCK, J
Origins of the dog : domestication and early history.
The domestic dog.
Serpell J., Cambridge Univ Press, 1995, 7-20.
50. COMBETTES LEMAIRE, C.
Les loups du Gevaudan. Structure, fonctionnement et intérêts du parc à loup de Sainte-Lucie,
Lozère.
Th. : Med.vet.: Alfort : 2000-026, 119 p.
51. COPPINGER, R., SCHNEIDER, R.
Evolution of working dogs.
The domestic dog.
Serpell J., Cambridge Univ Press, 1995, 21-47.
52. COOK, S.J. *et al.*
Spatial dynamics of a migratory wolf population in winter South Central Ontario (1990-95)
Can J Zool, 1999, **77**, 1740-50.
53. CORBETT, L.
Dingo society and its maintenance: a preliminary analysis
The wild Canids, their systematics, behavioral ecology and evolution.
Fox M.W. Van Nostrand Reinhold Compagny, 1975, 367-79.
54. DANIELS, T.
The social organisation of free ranging urban dogs:
I) Non oestrus social behavior.
Applied Animal Ethology, 1983, **10**, 341-63.
55. DANIELS, T.
The social organisation of free ranging urban dogs:
II) Estrous groups and the mating system.
Applied Animal ethology, 1983, 365-73.

56. DANIELS, T., BEKOFF, M.
Population and social biology of free ranging dogs, *Canis familiaris*.
J Mamm 1989, **70**, 754-62.
57. DANIELS, T., BEKOFF, M.
Spatial and temporal resource use by feral and abandoned dogs.
Ethology, 1989, **81**, 300-12.
58. DAVIS, J.M., VALLA, F.R.
Evidence for domestication of the dog 12.000years ago in the Natufian of Israel.
Nature 1978, **276**, 608-10.
59. DE GAULEJAC, F.
Effet du contexte sur la réaction comportementale à la nouveauté chez l'animal : d'un système cognitif à un autre.
Th.D. Toulouse, Paul Sabatier 1997, 198 p.
60. DELORT, R.
Les animaux ont une histoire.
Seuil points histoire, 1993, 253 p
61. DENTON, M.
Evolution: une théorie en crise.
Champs flammarion, 1992, 342 p.
62. DERIX, R. *et al.*
Male and female mating competition in wolves: female suppression vs male intervention.
Behaviour, 1993, **127**, 141-71.
63. DERIX, R. *et al.*
Male and female partner preference in a captive wolf pack: specificity vs spread of sexual attention.
Behaviour, 1995, **132**, 127-49.
64. DIGARD, J.P.
L'homme et les animaux domestiques. Anthropologie d'une passion.
Fayard, Le temps des Sciences, 1989, 324.
65. DIGARD, J.P.
Espace, sociétés et populations canines.
Histoire et évolution du chien.
Séminaire de la société Francophone de cynotechnie, Toulouse, 1994.
66. DIGARD, J.P.
Anthropologie de la domestication animale.
Cours d'éthologie 3^{ème} cycle professionnel des écoles vétérinaire françaises, Toulouse
juin1999.
67. DOLL-SONDEREGGER, S.
Internet.

68. DOTY, R., DUNBAR, I.
Attraction of beagles to conspecific urine, vaginal and anal sac secretion odours.
Physiol. Behav, 1974, **12**, 825-33.
69. DUNBAR, I.
Olfactory preferences in dogs: the response of male and female beagles to conspecific urine.
Biology of Behavior, 1978, **3**, 273-286.
70. DURANTHON, F.
Les canidés fossiles : histoire et évolution du chien.
Séminaire de la société francophone de Cynotechnie, mars 1994.
71. FEDDERSEN-PETERSEN, D.
Observations on social play in some species of Canidae.
Zool Anz, 1986, **217**, 130-44.
72. FEDDERSEN-PETERSEN D.
Ontogeny of social behaviour in Canids
Bonn Zool Beitr, 1991, **42**, 97-114.
73. FEDDERSEN-PETERSEN, D.
Ethologische Untersuchungen zu Fragen des Normalverhaltens, zur Ermittlung sozialer Umweltansprüche und zur Präzisierung des Begriffes der tiergerechten Haltung von Haushunden.
Article traduit.
Kleintierpraxis, 1994, **39**, 669-84.
74. FEDDERSEN-PETERSEN, D.
Ist bellend für Haushunde kommunikativ.
KtBl-Schrift KTBL Kuratorium für Technik und Bauwesen in der Landwirtschaft, Darmstadt, Germany, 1997, **37**, 59-71.
75. FEDEROFF N.E., NOWAK R.M.
Man and his dog.
Science Letters 1997, 276, 1661-62.
76. FENTRESS, J.C., RYON, J.
A long term study of distributed pup feeding in captive wolves.
Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation.
Harrington H. and Paquet P.C. Noyes pub New Jersey, 1982, 238-61.
77. FIELD, R.
A perspective on syntactic of wolf vocalizations.
The Behavior and Ecology of Wolves.
Klinghammer E., Gartland STPM Press New York London, 1975, 182-205.
78. FLEUROT, C.
Les canidés; leurs proies et leurs techniques de prédation. .
Th. : Med.vet.: Lyon :1992-088, 224 p.

79. FONTBONNE, A. *et al.*
Données récentes en physiologie et endocrinologie sexuelles dans l'espèce canine.
Le Point vétérinaire, 2000, **31**, 27-34.
80. FONT, E.
Spacing and social organisation: urban stray dogs revisited.
Applied Animal Behaviour Science, 1987, **17**, 319-328.
81. FOX, M. W.
Influence of domestication upon behaviour of animals.
Vet Rec, 1967, **80**, 696-701.
82. FOX, M.W.
The anatomy of aggression and its ritualization in Canidae: a developmental and comparative study.
Behaviour, 1969, **35**, 242-58.
83. FOX, M.W.
Ontogeny of prey-killing behavior in Canidae.
Behaviour, 1969, **35**, 259-72.
84. FOX, M.W.
A comparative study of the development of facial expressions in Canids: wolves, coyotes and foxes.
Behaviour, 1970, **36**, 49-73.
85. FOX, M.W.
Socioecological implication of individual differences in wolf litters: a developmental and evolutionary perspective.
Behaviour, 1972, **41**, 298-313.
86. FOX, M.W.
Social dynamics of three captive wolf packs.
Behaviour, 1973, **47**, 290-301
87. FOX, M.W.
Evolution of social behavior in Canids.
The wild Canids, their systematics, behavioral ecology and evolution.
Fox M.W. Van Nostrand Reinhold Compagny, 1975, 429-60.
88. FOX, M.W. *et al.*
Behavior and ecology of a small group of urban dogs (*Canis familiaris*).
Appl Anim Ethol, 1975, **1**, 119-137.
89. FOX, W.D.
Vocalizations in wild Canids and possible effects of domestication
The dog: its domestication and behavior.
Krieger Publishing Company Malabar. Florida, 1978, 69-89.

90. FOX, W.D.
Influences of domestication on dog's behavior.
The dog: its domestication and behavior.
Krieger Publishing Company Malabar. Florida, 1978, 100-115.
91. FOX, W.D.
Socialization patterns in hand-reared wild and domesticated Canids.
The dog: its domestication and behavior.
Krieger Publishing Company Malabar. Florida, 1978, 141-52.
92. FOX, W.D.
Domestication and Man-Dog relationships.
The dog: its domestication and behavior.
Krieger Publishing Company Malabar. Florida, 1978, 240-60.
93. FOX, M.W.
The behaviour and functions of submission.
Behavior of wolves dog and related Canids.
Malabar: Krieger publishing company, 1987, 90-101.
94. FOX, M.W.
A pack of wolves.
Behavior of wolves dog and related Canids.
Malabar: Krieger publishing company, 1987, 102-117.
95. FOX, M.W.
Social organisation, sexual, filial bonds.
Behavior of wolves dog and related Canids.
Malabar: Krieger publishing company, 1987, 118-27.
96. FOX, M.W.
Ecology, social economics and predation.
In Behavior of wolves dog and related Canids.
Malabar: Krieger publishing company, 1987, 128-38.
97. FOX, M.W.
Development of social relationships: wolf socialisation.
Behavior of wolves dog and related Canids.
Malabar: Krieger publishing company, 1987, 141-159.
98. FOX, M.W.
Wolves as parents.
Behavior of wolves dog and related Canids.
Malabar: Krieger publishing company, 1987, 160-72.
99. FOX, M.W.
The comparative ethology of the domestic dog.
Behavior of wolves dog and related Canids.
Malabar: Krieger publishing company, 1987, 183-206.

100. FRANK, H.F.
On the effects of domestication on canine social development and behavior.
Applied Animal Ethology, 1982, **8**, 507-25.
101. FRANK, H.F.
Comparison of problem solving performance in six week old wolves and dogs.
Anim Behav, 1982, **30**, 95-98.
102. FRANK, H.F.
Inhibition training in wolves and dog.
Behavioural Process, 1983, **8**, 363-77.
103. FRANK, F.H.
Information processing in wolves and dogs.
Acta Zool Fennica, 1984, **171**, 225-8.
104. FRANK, F.H.
Comparative manipulation test performance in ten week old wolves (*Canis lupus*) and Alaskan Malamutes (*Canis familiaris*). A Piagetian interpretation.
J of Comparative Psychology, 1985, **99**, 266-74.
105. FRITTS, S.
Record dispersal by a wolf pack from Minnesota.
J of Mamm, 1983, **64**, 166-67.
106. FULLER, J.L. *et al.*
Wolf population dynamics and prey relationships in North Eastern Alberta.
J Wildl Manag, 1980, **44**, 583-602.
107. GALLO, A., DEGAULJAC, F.
Qu'est ce que la condition animale.
Si les lions pouvaient parler. Essai sur la condition animale.
Quarto Gallimard, 1998, 312-33.
108. GARCIA-MORENO, J. *et al.*
Relationship and genetic purity of the endangered Mexican Wolf based on analysis of microsatellite loci.
Conserv Biol, 1996, **10**, 376-389.
109. GAUTHIER, A.
La domestication. Et l'homme créa ses animaux.
Errance, Paris 1990.
110. GAZIN, M.
The late cenozoic vertebrate fauna from the San Pedro Valley, Arizona.
Proc Us Nat Mus, 1942, **92**, 475-518.

111. GENOVESI, P.
Stratégie nationale de conservation du loup.
Recherche sur la présence et la gestion des chiens errants en Italie.
Rapport de l'Institut national de la faune sauvage.
Trad Eugenio Dupré, mars 2000.
112. GESE, E., MECH, D.L.
Dispersal of wolves in North-eastern Minnesota 1696-1989.
Can J Zool, 1991, **69**, 2946-55.
113. GESE, E.
Response of neighboring coyotes to social disruption in an adjacent pack.
Can J Zool, 1998, **76**, 1960-63.
114. GIBBONS, A.
Mitochondrial Eve: wounded, but not dead yet.
Science, 1992, **257**, 873-75.
115. GIRMAN, and Al
Molecular genetic and morphological analyses of the African wild dog (*Lycaon pictus*).
J Hered, 1993, **84**, 450-59.
116. GOLDMAN, J.A. *et al.*
An acoustic basis for maternal recognition in timber wolves (*Canis lupus*) ?
J Exp Biol, 1997, **200**, 421-31.
117. GOODWIN, D.
Paedomorphs affects agonistic visual signals of domestic dogs.
Animal Behav 1997, **53**, 297-304.
118. GOODWIN, M. *et al.*
Sex pheromone in the dog.
Science 1979, **203** (4380), 559-61.
119. GOTELLI *et al.*
Molecular genetic of the endangered canid: the Ethiopian wolf (*Canis simensis*).
Mol Ecol 1994, **3**, 301-312.
120. GRANDJEAN, D.
Guide pratique du chien de sport et d'utilité.
Royal canin, 1999, 255p.
121. GRENIER, R.
Les larmes d'Ulysse.
L'un et l'autre Gallimard, 1998, 171p.
122. HAMMER, R.P. *et al.*
Domestication alters 5-HT1A receptors binding in rat brain.
Pharmacol Biochem Behavior, 1992, **42**, 25-8.

122. HARE, B. *et al.*
The domestication of social cognition in dogs.
Science, 2002, **298**, 1634-36.
123. HARRINGTON, F.H.
Urine marking and catching behavior in the wolf.
Behaviour, 1981, **76**, 280-88.
124. HARRINGTON, F.H., MECH, D.L.
Wolf howling and its role in territory maintenance.
Behaviour, 1979, **68**, 207-49.
125. HARRINGTON, F.H.
Urine marking at food and catches in captive coyotes.
Can J Zool 1982, **60**, 776-82.
126. HARRINGTON, F.H., MECH D.L.
Patterns of homesite attendance in two Minnesota wolf packs.
Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation.
Harrington H. and Paquet P.C. Noyes pub New Jersey, 1982, 81-105.
127. HARRINGTON, F.H. *et al.*
Monogamy in wolves: a review of the evidence.
Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation.
Harrington H. and Paquet P.C. Noyes pub New Jersey, 1982, 209-222.
128. HARRINGTON, F.H.
Timber wolf howling. Playback studies: discrimination of pup from adult howls.
Animal Behav, 1986, **34**, 1575-77.
129. HARRINGTON, F.H.
Aggressive howling in wolves.
Animal Behav, 1987, **35**, 7-12.
130. HARVEY, M.J.
A study of the aetiology of pseudopregnancy in the bitch and the effect of cabergoline therapy.
Vet Rec, 1999, **44**, 433-36.
131. HAYES, A.S. *et al.*
Demography of a recovering wolf population in the Yukon.
Can J Zool, 2000, **78**, 36-48.
132. HAYES, A.S. *et al.*
Kill rate by wolves on moose in the Yukon.
Can J Zool, 2000, **78**, 49-59
133. HEDRICK, P.W. *et al.*
Genetic evaluation of the three captive Mexican wolf lineages.
Zoo Biol, 1997, **16**, 47-69.

134. HERMANS J.C.
Le chien chez les naturalistes de l'antiquité au XIX siècle.
Vol I : l'antiquité.
La barquette, 2000, 235 p.
135. HINCHCLIFF, K.W.
Unique physiology of sled dogs.
I S D V M A proceedings 5th, 2000, 29-36.
136. HINGHAM, C.F.W. *et al.*
An analysis of prehistoric Canids remains from Thailand.
J. Archaeol Sci, 1980, **7**, 149-165.
137. HOPKINS, P.
Sur la piste des loups.
La Recherche, 1980, **108**, 214-215.
138. JANSSENS, L.A.A. *et al.*
The use of bromocriptine long acting for the treatment of pseudopregnancy in the dog :
clinical observations and prolactin blood profiles.
Vet Rec, 1989, **4**, 150-52.
139. JEUKENNE, P.
Termination, of dioestrus and induction of oestrus in dioestrus nonpregnant bitches by the
prolactin antagonist cabergoline.
J reprod fertile, Suppl 1997, **51**, 59-66.
140. JORDAN, S. *et al.*
Numbers, turnover and social structure of the Isle Royal wolf population.
Am Zool, 1967, **7**, 233-52.
141. JOSLIN, P.
Status, growth and other facets of the Iranian wolf.
Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation.
Harrington H. and Paquet P.C. Noyes pub New Jersey, 1982, 196-204.
142. KABUCHA, M.
Excessive agonistic behavior in a captive wolf pack.
Zool-Garten N.F., 1985, **55**, 268-72.
143. KLINGHAMMER, E., LAIDLAW, L.
Analysis of 23 months of daily records in a captive grey wolf pack (*Canis lupus*).
The Behavior and Ecology of Wolves.
Klinghammer E., Gartland STPM Press New York London, 1975, 153-180.
144. KNICK, S.T., MECH, D.L.
Sleeping distance in wild wolf packs.
Behavioral and Neural Biology, 1980, **28**, 507-11.

145. KOOISTRA, H.
Secretion of prolactin and growth hormone in relation to ovarian activity in the dog.
Reprod Domest Anim, 2001, **36**, 115-9.
146. KREEGER, T.J. *et al.*
Characterization of prolactin secretion in gray wolves, *Canis lupus*.
Can J Zool, 1991, **69**, 1366-73.
147. KREEGER, T.J.
Influence of hypothalamic-pituitary adrenocortical hormones on reproductive hormones in gray wolves, *Canis lupus*.
J Exp Zool, 1992, **264**, 32-41.
148. KREEGER, T.J., SEAL U.S.
Circannual prolactin rhythm in intact dogs housed outdoors.
Chronobiologia, 1992, **19**, 1-8.
149. KRETCHMER, K. R, FOX, M.W.
Effects of domestication on animal behaviour.
Vet Rec, 1975, **96**, 102-08.
150. KRUK H. SNEEL H.
Prey selection by feral dogs from a population of marine iguanas (*Amblyrhynchus crustatus*).
J of Appl Ethol, 1981, **18**, 197-204.
151. KUNKEL, H *et al.*
Habitat factors affecting vulnerability of moose to predation by wolves in South-eastern British Columbia
Can J Zool, 2000, **78**, 150-57
152. LANDRY, J.M.
Le loup.
Delachaux et Niestlé, 2001, 240p
153. LAROM, D. *et al.*
The influence of surface atmospheric conditions on the range and area reached by animal vocalizations.
Rev Sci Tech, 1993, **12**, 39-50.
154. LEBOEUF, B.
Inter individual association in dogs.
Behaviour, 1967, **29**, 268-295
155. LE FRAPPER, E.
Contribution à l'étude de la hiérarchie sociale du loup.
Th. : Med.vet.: Nantes : 1993-072, 98 p.

156. LEHMAN, N. *et al.*
A study of the genetic relationships within and among wolf packs using DNA fingerprinting and mitochondrial DNA.
Behavioral Ecology and Sociobiology, 1992, **30**, 83-94
157. LEHNER, P.N. and Al.
Selected parameters of the Fort Collins, Colorado, dog population.
Applied Animal Ethology, 1983, **10**, 19-25.
158. LIBBINK, G.J.
The relationship between homozygosity and the occurrence of specific diseases in bouvier belge des Flandres in the Netherlands.
Vet Q, 1992, **14**, 137-40.
159. LIGNEREUX, Y.
La domestication du chien.
Histoire et évolution du chien.
Séminaire de la Société Francophone de Cynotechnie, Toulouse, 1994, 20-31.
160. LINDSTROM, E.
Territory inheritance and the evolution of group living in Carnivores.
Annual Behav, 1986, **50**, 1825-35.
161. LOCKWOOD, R.
Useful construct or bad habit?
The Behavior and Ecology of Wolves.
Klinghammer E., Gartland STPM Press New York London, 1975, 225-44.
162. LOCKWOOD, R.
The ethology and epidemiology of canine aggression.
The domestic dog.
Serpell J., Cambridge Univ Press, 1995, 131-38.
163. LORENZ, K.
Introduction.
The wild Canids, their systematics, behavioral ecology and evolution.
Fox M.W. Van Nostrand Reinhold Compagny, 1975, 1-3.
164. LORENZ, K.
L'agression.
Champs Flammarion, 1996, 280 p.
165. LORENZ, K.
Les fondements de l'éthologie.
Champs Flammarion, 1997, 315 p.
166. LUTSENKO, N.D.
Morphofunctional status of the adrenal cortex in female silver foxes and the effect of domestication and photoperiodic conditions.
Zh Evol Biokhim Fiziol, 1987, **23**, 761-4

167. LYONS, C. *et al.*
Reinforcement of cooperative behavior in captives wolves.
Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation.
Harrington H. and Paquet P.C. Noyes pub New Jersey, 1982, 262-71.
168. MAAGAARD, L.
Female arctic wolf, *Canis lupus arctos*, mating with domestic dogs, *Canis familiaris*, in
northeast Greenland.
The Can Field Nat, 1994, **108**, 374-75.
169. MAC DONALD, D.W.
The ecology of Carnivores social behaviour.
Nature, 1983, **301**, 379-84.
170. MAC DONALD, D.W., CARR, G.M.
Variation in dog society: between resource dispersion and social flux.
The domestic dog.
Serpell J., Cambridge Univ Press, 1995, 199-21.
171. MAC LAREN, D.
Wolves, moose and tree rings on Isle Royal.
Science, 1994, **266**, 1555-58.
172. MAC LEOD, P.
Infanticide by females wolves.
Can J Zool, 1990, **68**, 402-04.
173. MAC LEOD, P.
The relation between urinary cortisol levels and social behaviour in captive timber wolves.
Can J Zool, 1996, **74**, 209-216.
174. MAC LEOD, P.
Developmental changes in associations among timber wolf, *Canis lupus*, posture.
Behavioural Process, 1996, **38**, 105-18.
175. MAC LEOD, P., FENTRESS, J.C.
Developmental changes in the sequential behavior of interacting timber wolf pup.
Behavioural Process, 1997, **39**, 127-36.
176. MALM, K.
Regurgitation in the domestic dog.
Uppstotnig av foda hostamhund.
Swedish University of Agricultural Sciences, Skara, Sweden, 1989, 83 p.
177. MAYR, E.
Histoire de la biologie.
Des origines à Darwin.
De Darwin à nos jours.
Le livre de poche, 1995, 1203 p.

178. MECH, D.L., PETERS, R.P.
Scent marking in wolves.
Am Scient, 1975, **63**, 628-37.
179. MECH, D.L.
Hunting behavior in two similar species of social Canids.
The wild Canids, their systematics, behavioral ecology and evolution.
Fox M.W. Van Nostrand Reinhold Compagny, 1975, 363-68.
180. MECH, D.L.
Wolf pack buffer zones as prey reservoirs.
Science, 1977, **198**, 320-21.
181. MECH, D.L.
Deer social organisation and wolf predation in North-eastern Minnesota.
Wildlife Monog, 1981, **77**, 1-53.
182. MECH, D.L., HERTEL, H.H.
A eight year demography of a Minnesota wolf pack.
Acta Zool Fennica, 1983, **174**, 249-50.
183. MECH, D.L., SEAL, U.
Premature reproductive activity in wild wolves.
J of Mamm, 1987, **68**, 871-73.
184. MECH, D.L., NELSON, E.
Polygyny in a wild wolf pack.
J of Mamm, 1989, **70**, 675-6.
185. MECH, D.L.
Daytime activity of wolves during winter North-eastern Minnesota.
J of Mamm, 1992, **73**, 570-71.
186. MECH, D.L.
Details of confrontaztion between two wild wolves.
Can J Zool, 1993, **71**, 1900-03.
187. MECH, D.L.
Buffer zones of territories of gray wolves as regions of intraspecific strife.
J of Mamm, 1994, **75**, 199-202.
188. MECH, D.L. *et al.*
Denning behavior of non gravid wolves.
Can Field Nat, 1995, **110**, 343-45.
189. MECH, D.L. *et al.*
Regurgitative food transfert among wild wolves.
Can J Zool, 1999, **77**, 1192-95.

190. MECH, D.L.
Alpha status, dominance, and division of labors in wolves.
Can J Zool, 1999, **77**, 1196-1203.
191. MECH, D.L.
Leadership in wolf, *Canis lupus*, packs.
Can Field Nat, 2000, **114**, 259-63.
192. MECH, D.L.
A record large wolf, *Canis lupus*, pack in Minnesota.
Can Field Nat 2000, **114**, 504-05.
193. MEDJO, D., MECH, D.L.
Reproductive activity in nine and ten month-old wolves.
J of Mamm, 1976, **57**, 406-8.
194. MENATORY, L.
La vie des loups.
Collection Nature J Lacarrière Stock, 1993, 228.
195. MENDELSSOHN, H.
Wolves in Israel.
Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation.
Harrington H. and Paquet P.C. Noyes pub New Jersey, 1982, 173-195.
196. MENDELSSOHN, H.
Conservation of the wolf in Israel.
Acta Zool fennica, 1983, **174**, 281-82.
197. MENDELSSHON, H.
Status of the wolf in the Middle East.
Acta Zool Fennica, 1983, **174**, 279-80.
198. MERILL, S.B., MECH, D.L.
Details of extensive movements by Minnesota Wolves *Canis lupus*.
Am Midl Nat, 2000, **144**, 428-33.
199. MERRITT, R., BARTH, M.
Un millier de chiens.
Taschen, 2000, 599 p.
200. MERTL-MILLHOLLEN, A. *et al.*
Wolf scent marking with raised leg urination.
Zoo Biology, 1986, **5**, 7-20.
201. MESSIER, F.
Social organisation, spatial distribution and population density of wolves in relation to moose density.
Can J Zool, 1985, **63**, 1068-77.

202. MESSIER, F.
Solitary living and extraterritorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance.
Can J Zool, 1985, **63**, 239-45.
203. MOGER, W *et al.*
Elevated urinary cortisol in a timber wolf: a result of social behaviour or adrenal pathology.
Can J Zool, 1998, **76**, 1957-59.
204. MORAN, G., FENTRESS, J.C.
A search for order in wolf social behavior.
The Behavior and Ecology of Wolves.
Klinghammer E. Gartland STPM Press New York London, 1975, 245-83.
205. MORAN, G. *et al.*
A description of relational patterns of movement during ritualised fighting in wolves.
Anim Behav, 1981, **29**, 1146-65.
206. MORELL, V.
The origin of dogs: running with the wolves
Science 1997, **276**, 1647-48.
207. MORAN, G.
Long term patterns of agonistic interaction in a captive group of wolves (*Canis lupus*).
Anim Behav, 1982, **30**, 75-83.
208. MOREY, D.
Les origines du plus vieil ami de l'homme.
La Recherche, 1996, **288**, 72-77.
209. MORRISSON, D.A.
Phylogenetic tree-building.
International Journal of Parasitology, 1996, **26**, 589-617.
210. NELSON, M.E. MECH, D.L.
Deer social organisation and wolf predation in North-eastern Minnesota.
Wildlife monographs, 1981, **77**, 1-53.
211. NELSON, M.E., MECH, D.L.
Observation of a swimming wolf killing a swimming deer.
J Mammal, 1984, **65**, 143-44.
212. NETTO, W.
The establishment of dominance relationships in a dog pack and its relevance for the man dog relationship.
Tijdschrift voor diergeneeskunde, 1992, **117**, Supp 1, 51S-52S.

213. NESBITT, W.H.
Ecology of a feral dog pack on a wildlife refuge.
The wild Canids, their systematics, behavioral ecology and evolution.
Fox M.W. Van Nostrand Reinhold Compagny, 1975, 391-95.
214. OLSEN, S.J., OLSEN, J.W.
The Chinese wolf ancestor of New World dogs.
Science, 1977, **197** (4030), 533-35.
215. OKKARMA, H. *et al.*
Home ranges of wolves in Bialowieza primeral forest, Poland, compared with other Eurasian population.
J of Mammal, 1998, **79**, 842-52.
216. OKKENS, A.C. *et al.*
Dopamine agonist effects as opposed to prolactin concentrations in plasma as the influencing factor on the duration of anoestrus in bitches.
J Reprod Fertil Suppl, 1997, **51**, 55-58.
217. OKKENS, A.C. *et al.*
Plasma concentrations of prolactin in overtly pseudopregnant Afghan Hounds and the effect of metergoline.
J Reprod Fertil Suppl, 1997, **51**, 295-301.
218. OKUMURA, N. *et al.*
Intra and interbred genetic variations of mitochondrial DNA major non coding regions in Japanese native dog breeds (*Canis familiaris*).
Anim genet, 1996, **27**, 397-405.
219. OLIVO, P.D. *et al.*
Nucleotide sequence evidence for rapid genotypic shifts in the bovine mitochondrial DNA D-loop.
Nature, 1983, **306**, 400-402.
220. ONCLIN, K. *et al.*
In vivo investigation of luteal function in dogs: effect of cabergoline, a dopamine agonist, and prolactin, on progesterone secretion during mid pregnancy and dioestrus.
Domest Anim Endocrinol, 1997, **14**, 25-38.
221. ONCLIN, K.
Secretion patterns of plasma prolactin and progesterone in pregnant compared with non pregnant dioestrus beagle bitches.
J Reprod fertile Suppl, 1997, **51**, 203-8.
222. OPPENHEIMER, E.C.
Certain behavioral features in the pariah dog, *Canis familiaris*, in West Bengal.
Appl Anim Ethol, 1975, **2**, 81-92.

223. OSADCHUK, L.V.
Photoperiodic control of gonadal endocrine function in silver gray foxes and its alteration during domestication.
Zh Evol Biokhim Fizio, 1988, **24**, 176-83.
224. OSADCHUK, L.V.
Biosynthesis of testosterone in the gonads in silver fox embryos after long term selection for domesticated behavior.
Genetika, 1998, **34**, 941-6.
225. PAGEAT, P.
La communication chimique dans l'univers des Carnivores domestiques.
Le Point Vétérinaire, 1997, **28**, 27-35.
226. PAL, S.K. *et al.*
Dispersal behaviour of free ranging dogs (*Canis familiaris*) in relation to age, sex, season, and dispersal distance.
Applied Animal Behaviour Science, 1998, **61**, 123-132.
227. PAL, S.K. *et al.*
Inter and intra sexual behaviour of free ranging dogs, *Canis familiaris*.
Applied animal behaviour Science, 1999, **62**, 267-78.
228. PAQUET, P.C. *et al.*
Cooperative rearing of simultaneous litters in captive wolves.
Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation.
Harrington H. and Paquet P.C. Noyes pub New Jersey, 1982, 223-37.
229. PAQUET, P.C.
Scent marking behavior of sympatric wolves and coyotes in Riding Mountain National Park.
Can J Zool, **69**, 1721-27.
230. PETERS, R.
Mental maps in wolf territoriality.
The Behavior and Ecology of Wolves.
Klinghammer E, Gartland STPM Press New York London, 1975, 119-152.
231. PETERSON, R.O.
Social rejection following mating of a subordinate wolf.
J of Mamm, 1979, **60**, 219-21.
232. PETERSON, R.O. *et al.*
Wolves, moose and the allometry of population cycles.
Science, 1984, **224**, 1350-52.
233. PETERSON, R.O., PAGE, R.E.
The rise and fall of Isle Royal wolves 1975-86.
J of Mamm, 1988, **69**, 89-9.

234. PETERSON, R.O.
Population limitation and the wolves of Isle Royal.
J of Mamm, 1998, **79**, 828-41.
- 234'. PETERSON, R.O. *et al.*
Leadership behaviour in relation to dominance and reproductive status in gray wolves, *Canis lupus*.
Can J Zool, 2002, **80**, 1405-12
235. PHILLIPS, D.P. *et al.*
Food catching in timber wolves, and the question of the rules of action syntax.
Behavioural Brain Research, 1990, **38**, 1-6.
236. PHILLIPS, D.P. *et al.*
Stereotypy of action sequence and spatial distribution of caches sites.
Can J of Psychology, 1991, **45**, 83-91.
237. PIMLOTT, D.
The ecology of the wolf in North America.
The wild Canids, their systematics, behavioral ecology and evolution.
Fox M.W., Van Nostrand Reinhold Compagny, 1975, 280-85.
238. POPOVA, N.K. *et al.*
Evidence for the involvement of central serotonin in mechanism of domestication of silver foxes.
Pharmacol Biochem Behav, 1991, **40**, 751-6.
239. POST, *et al.*
Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate.
Nature, 1999, **401**, 905-07.
240. PULLIAINEN, E.
Wolf ecology in Northern Europe.
The wild Canids, their systematics, behavioral ecology and evolution.
Fox M.W. Van Nostrand Reinhold Compagny, 1975, 292-299.
241. RABB, G.
Social relationship in a group of captive wolves.
Am Zool, 1967, **7**, 305-311
242. RAYMER, J *et al.*
Volatile constituents of wolf (*Canis lupus*) urine related to gender and season.
Experientia, 1984, **40**, 707-709
243. REIG, S.
Non aggressive encounter between a wolf pack and a wild boar.
Mammalia, 1993, **3**, 451-53.

244. ROBINSON, W. *et al.*
Foraging of gray wolves at a great blue heron rookery.
Am. Midl. Nat., 1991, **126**, 196-97.
245. ROONEY, N.J. *et al.*
A comparison of dog-dog and dog-human play behaviour.
Applied Animal Behaviour Science, 2000, **66**, 235-48.
246. ROTHMAN, R.J., MECH, D.L.
Scent marking in lone wolves and newly formed pairs.
Animal Behav, 1979, **27**, 750-60.
247. RUBIN, H.D., BECK, A.
Ecological behavior of free ranging urban pet dogs.
Applied Animal Ethology, 1982, **8**, 161-168.
248. RYON, J *et al.*
Scent rubbing in wolves (*Canis lupus*): the effect of novelty.
Can J Zool, 1985, **64**, 573-77.
249. SAHI, S.P.
Status of grey wolf in India.
Acta Zool fennica, 1983, **174**, 283-86.
250. SALVADOR, A., ABAD, P.L
Food habits of a wolf population in Leon province, Spain.
Mammalia, 1987, **51**, 45-52.
- 250'. SAVOLAINEN, P. *et Al.*
Genetic evidence for east asian origin of domestic dogs.
Science, 2002, **298**, 1610-13.
251. SCHENKEL, R.
Expression studies of wolves.
Behaviour 1947, **1**, 81-129
252. SCHENKEL, R.
Submission: its features and function in the wolf and dog.
Am Zool 1967, **7**, 319-29.
253. SCHMIDT, P.A., MECH, L.D.
Wolf pack size and food acquisition.
Am Nat 1997, **150**, 513-1.
254. SCOTT, J.P., FULLER, J.L.
Genetics and social behavior of the dog.
University of Chicago Press, 1965.

255. SCOTT, J.P.
The evolution of social behavior in dogs and wolves.
Am Zool, 1967, **7**, 373-81.
256. SCOTT D. CAUSEY K.
Ecology of feral dogs in Alabama.
J Wildl Manag, 1973, **37**, 253-65.
257. SCOTT, J.P. *et al.*
Man and his dog.
Science letters 1997, **276**, 1661-62.
258. SERPELL, J., JAGOE, J.A.
Early experience and the development of behaviour.
The domestic dog.
Serpell J., Cambridge Univ Press, 1995, 79-102.
259. SERPELL, J.
From paragon to pariah: some reflexions on human attitudes to dogs.
The domestic dog.
Serpell J., Cambridge Univ Press, 1995, 245-256.
260. SHARP, D.
Some problem in wolf sociology.
Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation.
Harrington H. and Paquet P.C. Noyes pub New Jersey, 1982, 265-278.
261. SHELDON, J.W.
Wild Dogs. The natural history of the non domestic Canidae.
San diego Academic Press, Harcourt Brace Jovanovitch Publishers, 1992, 39-50.
262. SILLERO-ZUBIRI, C., MAC DONALD, D.W.
Scent marking and territorial behavior of Ethiopian wolves, *Canis simensis*.
J Zool Lond, 1998, **245**, 351-61.
263. SILLERO-ZUBIRI, C. *et al.*
A hypothesis for breeding synchrony in Ethiopian wolves (*Canis simensis*).
J of Mamm, 1998, **79**, 853-858.
264. SIMPSON, S.B.
Canine communication.
Vet Clinics of North America Small Animal Practice, 1997, **27**, 445-64.
265. SMITH, D. *et al.*
Is incest common in gray wolf packs.
Behavioral Ecology, 1997, **8**, 384-91.
266. SMITH, D., MECH, D.L.
Wolf-bison interactions in Yellowstone national Park.
J of Mamm, 2000, **81**, 1128-35.

267. SOLIGNAC, M *et al.*
Génétique et évolution tome 1.
La variation, les gènes dans la population.
Hermann éditeur des sciences et des arts, 1993.
268. STAINS, H. J.
Distribution and taxonomy of the Canidae.
The wild Canids, their systematics, behavioral ecology and evolution.
Fox M.W. Van Nostrand Reinhold Compagny, 1975, 3-26.
269. STANKOV, B. *et al.*
A Carnivore species, *Canis familiaris*, expresses circadian melatonin rhythm in the peripheral blood and melatonin receptors in the brain.
Eur J Endocrinol, 1994, **131**, 191-200.
270. STEPHENSON, R.O., AHGOOK, R.T.
The Eskimo hunter's view of wolf ecology and behavior.
The wild Canids, their systematics, behavioral ecology and evolution.
Fox M.W. Van Nostrand Reinhold Compagny, 1975, 286-91.
271. STRAUSS, E.
Les temps variables des horloges à ADN.
La recherche, hors série, 2001, **5**, 66-69.
272. SULLIVAN, J.O.
Individual variability in hunting behavior of wolves.
The Behavior and Ecology of Wolves.
Klinghammer E. Gartland STPM Press New York London, 1975, 284-306.
273. TAYLOR, R.J.
Territory boundary avoidance as a stabilizing factor in wolf-deer interaction.
Theoretical Population Biology, 1991, **39**, 115-128.
274. TEMPLETON, J.W.
Canine DNA fingerprinting: can it identify breeds?
J A V M A 1990, **196**, 1357-1365
275. TERONI, E., CATTET, J.
Le chien, un loup civilisé.
E.T. et J.C., 2000, 331 p.
276. THERIN, M.
Les origines du chien : des premiers canidés à la domestication.
Th. : Med.vet.: Alfort : 1987-070, 159 p.
277. THOM, R.
Prédire n'est pas expliquer.
Champs Flammarion, 1997, 256 p.

278. THOM, R.
La barrière du nid.
Si les lions pouvaient parler. Essai sur la condition animale.
Quarto Gallimard, 1998, 356-68.
279. TOOZE, S. *et al.*
Individually distinct vocalization in timber wolves.
Animal Behav, 1990, **40**, 723-30
280. TOWNSEND, S.
Social context and its role in rank related behaviors in captives gray wolves.
Am Zool, 1995, **35**, 20A.
281. TSUDA K. *et al.*
Extensive interbreeding occurred among multiple matriarchal ancestors during the domestication of dogs: evidence from inter and intra species polymorphisms in the d-loop region of mitochondrial DNA between dogs and wolves.
Genes Genet Syst, 1997, **72**, 229-238.
282. VAN BALLEMBERGHE, R
Extraterritorial movements and dispersal of wolves in South Central Alaska.
J of Mamm, 1983, **64**, 168-71.
283. VIDEO.
Le loup.
Collection nature WWF, 1989.
284. VIDEO.
Histoire de la vie sauvage.
Loups du Canada.
Geo video, 1990.
285. VIDEO.
Les loups du parc du Mercantour.
Envoyé spécial France 2, 2001.
286. VIDEO.
Return to the wolf.
National Geographic Television.
Canal +, 2001.
287. VIDEO.
Frère loup.
Mona Lisa production France supervision Far, la Cinquième 2000.
288. VILA, C. *et al.*
Possible not male dominated interaction among Iberian wolves.
Mammalia, 1990, **54**, 312-14.

289. VILA, C. *et al.*
Use of faeces for scent marking in Iberian wolves.
Can J Zool, 1994, **72**, 374-77.
290. VILA, C. *et al.*
Multiple and ancient origins of the domestic dog.
Science, 1997, **276**, 1687-89.
291. VILA, C. *et al.*
Phylogenetic relationships, Evolution, and, Genetic Diversity of the domestic dog.
The J of heredity, 1999, **90**, 71-77.
292. VILA, C., WAYNE, R.K.
Hibridization between wolves and dog.
Conserv Biol, 1999, **13**, 195-98.
293. VILLEMONT, M.
Le grand livre du chien.
Cercle du Bibliophile Edito-Service SA Genève, 1970.
294. VOIGT, G.
Changes in summer foods of wolves in central Ontario.
J Wildl Manag, 1976, **40**, 663-68.
295. VON SCHANTZ, T.
Carnivores social behaviour. Does it need patches.
Nature, 1984, **307**, 389-91.
296. WAYNE, R.K.
Cranial morphology of domestic and wild Canids.
The influence of development on morphological changes.
Evolution, 1986, **40**, 243-61
297. WAYNE, R.K.
Limb morphology of domestic and wild Canids.
The influence of development on morphological changes.
J of Morphology, 1986, **187**, 301-19.
298. WAYNE, R.K., O'BRIEN, S.J.
Allozyme divergence within the Canidae.
Syst Zool, 1987, **36**, 339-355.
299. WAYNE, R.K. *et al.*
Chromosomal evolution of the Canidae: species with high diploid numbers.
Cytogenet Cell Genet, 1987a, **44**, 123-133.
300. WAYNE, R.K. *et al.*
Chromosomal evolution of the Canidae: divergence from the primitive Carnivore karyotype.
Cytogenet Cell Genet, 1987b, **44**, 134-141.

301. WAYNE, R.K. *et al.*
Molecular and biochemical evolution of the Carnivores.
Carnivores behavior, ecology and evolution.
Ithaca, New York: Cornell University Press, 1989, 465-494.
302. WAYNE, R.K., JENKS, G.
Mitochondrial DNA analysis implying extensive hybridisation of the endangered red wolf
Canis rufus.
Nature, 1991, **351**, 565-568.
303. WAYNE, R.K.
Mitochondrial DNA variability of the gray wolf: genetic consequences of population decline
and habitat fragmentation.
Conserv Biol, 1992, **6**, 559-69.
304. WAYNE, R.K.
Phylogenetic relationships of Canids to other Carnivores.
In Miller's anatomy of the dog 3ème ed.
W B Saunders in H. E Ewans, 1993, 15-21.
305. WAYNE, R.K.
Molecular evolution of the dog family.
Trends Genet, 1993, **9**, 218-224.
306. WAYNE, R.K. *et al.*
Molecular systematics of Canidae.
Syst Biol, 1997, **46**, 622-653.
307. WAYNE, R.K., OSTRANDER, E.A.
Origin, genetic diversity and genome structure of the domestic dog.
Bioessays, 1999, **21**, 247-57.
308. WILTON, A.N. *et al.*
Microsatellite variation in the Australian dingo.
J. Hered, 1999, **90**, 108-111.
309. WOLFE, M.L. ALLEN, D.L.
Continued studies of the status, socialization and relationships of Isle Royal wolves 1967 to
1970.
J of Mamm, 1973, **54**, 611-633.
310. WOOD, D.
Loups.
Mango Images, 1998, 108 p.
311. WURSTER, H.
The interrelationships of chromosome binding patterns in Canids, Mustelids, Hyena and
Felids.
Cytogenet Cell Genet, 1982, **34**, 178-192.

312. ZIMEN, E.

Social dynamics of the wolf pack.

The wild Canids, their systematics, behavioral ecology and evolution.

Fox M.W. Van Nostrand Reinhold Compagny, 1975, 336-62.

313. ZIMEN, E.

A wolf pack sociogram.

Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation.

Harrington H. and Paquet P.C. Noyes pub New Jersey, 1982, 282-323.

Toulouse, 2003

NOM : NEAULT

PRENOM : Laurent

TITRE : ENTRE CHIEN ET LOUP : ETUDE BIOLOGIQUE ET COMPORTEMENTALE

RESUME :

L'analyse taxinomique confirme la domestication du chien à partir du loup, il y a peut être plus de 100 000 ans. L'évolution du chien au loup a opéré par des modifications du processus de développement (hétérochronie), notamment par le maintien de caractères juvéniles à l'âge adulte (pédormorphisme). Elle a eu pour conséquence une altération de la richesse du répertoire comportemental du loup. Elle rend le chien inadapté à une survie en milieu naturel, mais adapté à une vie au contact de l'homme. L'éthologie du loup est abordée à travers des déterminations contextuelles. Elle souligne l'importance de considérer la territorialité comme un espace vécu, organisé selon un agencement territorial, qui conditionne l'expression des comportements. Elle interroge le concept de hiérarchie de dominance, vue comme un principe générateur d'ordre, pour toutes les communautés de loups. Elle impose un recul dans ces références pour le chien et introduit les notions de prégnance, d'affordance et d'actospatialité, à étudier chez le chien.

MOTS CLES : chien-loup-domestication-comportement-pédormorphose-origines-taxinomie

LAST NAME : NEAULT

FIRST NAME : Laurent

ENGLISH TITLE: BETWEEN WOLF AND DOG: BIOLOGICAL AND BEHAVIOURAL STUDY

SUMMARY:

The taxonomic analysis confirms the domestication of the dog from the wolf, perhaps more than 100 000 years ago. The evolution from wolf to dog operated by modifications of development process (heterochrony), especially by persistence of juvenile features in adult age (pedomorphism). Consequence of this evolution is a deterioration of wolf behaviour repertoire. The dog was unsuited to survive in a natural environment but suited to live in human environment. Wolf ethology is considered according to contextual determinations. It suggests that territoriality should be understood as a living framework, with its own spatial arrangement which determines wolf behaviours. It questions the use of the dominance hierarchy concept, when seen as an order generating principle, in all wolf communities. It requires precaution in the use of these notions for the dog and introduces other approaches such as pregnancy, affordance or actospatiality to study in the dog.

KEYWORDS: Dog-wolf-domestication-behaviour-pedomorphism-origins-taxinomy