

**Les chiens sont-ils toujours proches des loups ? Les conséquences de la domestication sur l'évolution du comportement et de la cognition.**

*Are dogs always closes to wolves? The consequences of domestication on the evolution of behaviour and cognition.*

**Cindji GENNARI**

**Travail de fin d'étude**

Présenté en vue de l'obtention du grade  
de Médecin Vétérinaire

**Année académique 2018/2019**

**Le contenu de ce travail n'engage que son auteur**

**Les chiens sont-ils toujours proches des loups ? Les conséquences de la domestication sur l'évolution du comportement et de la cognition.**

*Are dogs always closes to wolves? The consequences of domestication on the evolution of behaviour and cognition.*

**Cindji GENNARI**

Tuteur : Pr. Marc Vandenneede, DMV, PhD, Dip ECAWBM (WSEL)

**Travail de fin d'étude**  
Présenté en vue de l'obtention du grade  
de Médecin Vétérinaire

**Année académique 2018/2019**

**Le contenu de ce travail n'engage que son auteur**

# **Les chiens sont-ils toujours proches des loups ? Les conséquences de la domestication sur l'évolution du comportement et de la cognition.**

## **OBJECTIF DU TRAVAIL**

Depuis toujours le loup fascine de par sa nature insaisissable et sauvage. Aujourd'hui encore, nombreuses sont les personnes qui ont peur du loup alors qu'il revient tout doucement dans nos contrées. Du loup agressif et sans pitié au chien enjoué et sociable, qu'en est-il réellement ? L'objectif de mon travail vise à mieux comprendre les différences cognitives et comportementales entre les loups et les chiens. Qu'est-ce que les chiens ont encore en commun avec les loups suite à ces plusieurs dizaines de milliers d'années d'évolution. À l'heure où les propriétaires considèrent parfois leur compagnon domestique comme étant une version plus docile du loup, il est important de comprendre ce qui différencie ces deux espèces afin d'éviter des amalgames et des erreurs tant au niveau du dressage que de l'alimentation notamment.

## **RESUME**

Le premier chapitre expliquera quelles sont les théories à propos des origines du chien. Mais aucune conclusions certaines concernant la naissance du chien ne peut être posées que ce soit une date ou même un lieu. Même si les études tendent vers 30k ans pour la naissance du chien, rien n'est certain. Quant à la géographie, c'est encore plus compliqué car différentes lignées de chiens sont peut-être apparues à plusieurs endroits. Concernant la domestication en elle-même, 2 théories coexistent. La première explique que les humains auraient été chercher de louveteaux dans les tanières et les auraient élevés. La seconde dit que les loups se seraient rapprochés des humains petit à petit car ceux-ci laissaient des carcasses derrière eux. Les plus dociles seraient entrés en contact direct avec les humains qui auraient commencé une sélection.

Le second chapitre établit les différences existantes entre le chien et le loup au niveau de la morphologie et de la physiologie, puis au niveau du développement comportemental et de la cognition. En gros, il explique les conséquences de la domestication. La morphologie des chiens est

extrêmement variée, que ce soit au niveau de la taille, de la fourrure, de la queue, des oreilles, etc., Physiologiquement, les changements ont surtout eu lieu au niveau de l'axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien, du cerveau et de la digestion. On verra qu'au niveau du développement, la période sensible et la néophobie diffèrent entre chien et loup. La première est plus longue chez les chiots et la néophobie plus élevée chez les louveteaux. Ces 2 composantes ont des conséquences sur le développement comportemental des animaux. Quant aux différences cognitives, on verra que les loups sont peut-être capables de construire un plan dans leur tête et que les chiens et les loups appréhendent l'injuste d'une façon similaire.

Le chapitre 3 aborde les interactions co-spécifiques des loups et des chiens. Il explique l'organisation sociale des meutes, une meute principalement familiale pour les premiers et des animaux soit solitaires, soit formant des petits groupes et exceptionnellement des plus grands pour les seconds. Comment sont gérés les conflits ? Les loups, et dans une moins grande mesure, les chiens ont mis au point de nombreuses stratégies et postures afin d'éviter ou de sortir d'une situation conflictuelle. Les chiens sont plus indépendants et donc ils dépendent moins du groupe, ce qui conduit au fait qu'ils n'utilisent pas autant d'énergie que les loups pour se réconcilier. Ces comportements peuvent en partie être expliqués par les différentes écologies sociales des loups et des chiens. Les premiers chassent de grandes proies et donc ont besoin de coopérer entre eux, les seconds sont des charognards se débrouillant bien tout seul dans la majorité des cas. Et on terminera ce chapitre en décrivant un comportement typique des canidés lié au jeu, le « canid play bow » dont le schéma d'action est quasi identique chez les loups et les chiens.

Le dernier chapitre servira à comparer les interactions que les chiens et les loups ont avec les humains. La comparaison des interactions avec les humains peut servir à mieux comprendre certains points de l'évolution des chiens. On verra que le test du « pointé du doigt » donnera des résultats différents selon les études, l'un montrant une différence entre les chiots et les louveteaux, l'autre n'en montrant pas. Un autre point beaucoup étudié est le regard des chiens et des loups envers l'humain. Le chien regarde plus rapidement et plus longuement l'humain que le loup lorsqu'il est face à une situation insoluble. On verra aussi que si l'animal a grandi avec des humains, s'il est socialisé en d'autres mots, l'humain proche est vu différemment par le chien et le loup. Celui-ci représentera une figure d'attachement pour le premier et un partenaire social pour le second. Et on terminera par les faiblesses que présentent les principales études sur lesquelles se base ce TFE.

# **Are dogs always closes to wolves? The consequences of domestication on the evolution of behaviour and cognition.**

## AIM OF THE WORK

The wolf has always been fascinating because of its elusive and wild nature. Even today, there are many people who are afraid of the wolf when he returns slowly to our country. From the aggressive and ruthless wolf to the playful and sociable dog, what is it really? The goal of my work is to better understand the cognitive and behavioral differences between wolves and dogs. What dogs still have in common with wolves following these tens of thousands of years of evolution. At a time when homeowners sometimes consider their domestic companion to be a more docile version of the wolf, it is important to understand what differentiates these two species in order to avoid amalgams and errors both in terms of training and training. food especially.

## SUMMARY

The first chapter will explore theories about the origins of the dog. However, no definite conclusions about the emergence of the dog as a distinct subspecies (not even a distinct date or place of origin) exist to this date. Even if the studies tend towards 30k for the birth of the dog, nothing is certain. Geography is even more complicated as different lineages of dogs may have appeared in several places. Regarding domestication itself, 2 theories coexist. The first states that humans would have been taking cubs out of their dens and would have raised them. The second states that wolves would have come closer to humans little by little, feeding on the carcasses they left behind them. The most docile ones would have come into direct contact with humans who would have then started a selection.

The second chapter will establish the differences between the dog and the wolf at the level of morphology and physiology, then at the level of behavioral development and cognition. In short, it explains the consequences of domestication. The morphology of dogs is extremely diverse, be it in size, fur, tail, ears, etc. Physiologically, the main changes have occurred in the hypothalamic-pituitary-adrenal axis, brain and digestion. The differences between the wolf and the dog regarding the sensitive period and neophobia will be explored. The first is longer in puppies and the latter is more marked in wolf cubs. Moreover, these two components have consequences on the behavioral development of animals. As for the cognitive differences, it will be seen that the wolves may be

able to build a plan in their head and that dogs and wolves will apprehend unfairness in a similar way.

The third chapter will discuss the co-specific interactions of wolves and dogs. It explores the social organization of packs, which can be seen more as a family for wolves, and more as animals either solitary or forming small groups (exceptionally larger ones) for dogs. How are conflicts handled? Wolves, and to a lesser extent dogs, have developed various strategies and postures to avoid or to get out of a conflict situation. Dogs are more independent and so they depend less on the group, which leads to the fact that they do not use as much energy as wolves to come to terms. These behaviors partially be explained by the different social ecologies of wolves and dogs. The first hunt large preys and therefore need to cooperate with each other, the latter are scavengers fending for themselves well in most cases. Finally, this chapter will end by the description of a typical game-linked canine behavior called the "canid play bow", whose action patterns are almost identical among wolves and dogs.

To conclude, the last chapter will compare how dogs and wolves interact with humans. Comparing interactions with humans can be used to better understand some aspects of the evolution of the dog. It will be seen that the "finger-pointing" test gives different results according to two studies, the first one showing a difference between puppies and pups, in opposition to the second one that doesn't show a difference. Another subject studied in depth is the look of dogs and wolves towards humans. The dog looks faster and longer at the human than the wolf when facing an insoluble situation. We will also see that if the animal has grown up with humans, if it is has been socialized in other words, the then close human being is seen differently by the dog and the wolf; they will represent a figure of attachment for the first and a social partner for the second. Finally, the apparent weaknesses of the main studies on which this thesis is based will be criticized.

## **Remerciements**

Je tiens tout d'abord à remercier mon promoteur, Mr. Vandenheede, ses précieux conseils et son aide durant toute la période du travail.

Je remercie également Mme Thibodaux pour sa disponibilité et ses bons conseils.

Mes remerciements vont également aux membres du jury pour l'intérêt qu'ils ont porté à mon travail en acceptant de le lire.

Enfin, je tiens à remercier toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin à la réalisation de ce travail. À mon copain pour son support pendant cette période difficile et à ma maman pour avoir enduré milles souffrances afin de me mettre au monde.

## **Table des matières**

1	Origine du chien.....	9
2	Conséquences de la domestication.....	10
	2.1 Conséquences de la domestication sur la morphologie et la physiologie.....	10
	2.2 Différences chien-loup au niveau du développement comportementale et de la cognition....	11
3	Interactions au sein du groupe.....	16
	3.1 Interactions au sein d'une meute de loups.....	16
	3.2 Interactions au sein d'un groupe de chiens.....	21
	3.3 Comparaison et conclusions.....	24
4	Interactions avec les humains.....	28
	Annexe : bibliographie.....	32



## 1. Origine du chien

Aucune date précise n'est connue concernant la « naissance » du chien, on peut tout au plus définir une période. Pour ce, Freedman et Wayne (2017) ont passé de nombreuses études dont la majorité séquençaient l'ADN mitochondrial de chiens et de loups ainsi que de fossiles de chiens afin de déterminer la période pendant laquelle les chiens et leur ancêtre commun avec les loups se sont séparés génétiquement parlant. Les résultats qui en sortent sont que la domestication de l'ancêtre commun aurait eu lieu entre 135k et 40k ans, bien au-delà des découvertes archéologiques dont la date la plus ancienne remonterait à 33k ans (Ovodov et al., 2011). Cependant, ils précisent que certaines études comportent des faiblesses, notamment au niveau du cryptage de l'ADN mitochondrial. Une fois cet ADN décrypté, de nombreuses voies de recherche s'offrent pour remonter aux origines de l'espèce et la sélection d'une de ces voies dépend d'un grand nombre de facteurs, dont certains restent relativement incertains. Une autre comparaison d'ADN (Thalmann et al., 2013) montre que l'ancêtre commun chien-loup serait apparu il y a 32 100 ans et que les premiers contacts avec les humains se seraient passés il y a 18 800 ans. Le loup aurait été domestiqué durant cette fenêtre, donc avant la révolution agricole du néolithique. Ce qui signifie que les humains étaient encore des chasseurs-cueilleurs au moment de la domestication.

Quant à l'origine géographique du chien, elle reste indéterminée. Certains penchent plutôt pour une origine européenne, d'autres pour le Moyen-Orient et enfin d'autres pour l'est de l'Asie. Savolainen et collaborateurs (2002) ont pu déterminer une phylogénie. Quatre clades majeurs ont été confirmés, A, B, C, D. Le « A » correspondant à des haplotypes de loups de Chine et de Mongolie. Les 3 premiers clades se retrouvent dans toutes les populations de chiens de l'Ancien monde et ils ont la même fréquence. Ils auraient donc la même origine. Mais une population se démarque de par plusieurs aspects de son ADN mitochondrial, elle se trouve au sud du fleuve Yangtsé. Ces particularités génétiques semblent montrer que l'origine géographique du chien serait en Asie du Sud-Est il y a environ 15k ans (Pang et al., 2009). Cependant, les plus anciens fossiles ont été retrouvés en Eurasie (33k ans) alors qu'en Asie de l'Est, le plus ancien date de 12-13k ans. Cette différence entre les analyses ADN et les découvertes archéologiques peuvent s'expliquer de multiples façons et en particulier le type de climat ou de sol qui conserverait moins bien les os, mais aussi par une culture différente chez les humains qui traitaient peut-être différemment les cadavres. Il est également possible que plusieurs lignées de chiens aient évolué parallèlement, se soient reproduites entre elles, puis certaines ont disparues.

Concernant la domestication en elle-même, deux théories existent (Larson et Fuller, 2014). La première serait que les humains auraient été chercher des louveteaux dans les tanières et auraient sélectionné les plus dociles, moins peureux et moins agressifs (Clutton-Brock, 1999). Ceux-ci se

seraient reproduit entre eux, ce qui aurait renforcé ces caractéristiques comportementales recherchées. L'autre théorie serait que par facilité, l'ancêtre commun suivait les groupes d'humains laissant de grosses carcasses derrière eux. Ces individus seraient devenus de plus en plus dépendant de la nourriture générée par les humains et donc moins dépendant de la meute (Larson et Fuller, 2014 ; Coppinger et Coppinger, 2016). La sélection a déjà pu agir à ce stade, créant deux populations évoluant vers deux niches écologiques différentes. L'une vers ce qui deviendra les loups, qui chassent pour se nourrir, et l'autre vers les chiens avec un comportement migratoire et s'adaptant à la niche écologique façonnée par les humains (Hare et al., 2012). Cette proximité avec les humains les aurait rendu moins farouches et ils se seraient approchés des campements, saisissant d'autres opportunités d'avoir de la nourriture facile allant possiblement prendre la nourriture « dans la main » de l'humain. Les humains auraient entamé une sélection en éliminant les individus les plus agressifs et en gardant ceux ayant les caractéristiques souhaitées, plus attentifs à l'humain, réactifs et coopératifs. Enfin, les loups et les humains coopéraient peut-être pour la chasse, vu leur écologie proche, ce qui peut constituer une théorie complémentaire intéressante (Marshall-Pescini et al., 2017).

## 2. Conséquences de la domestication

### 2.1 Conséquences sur la morphologie et la physiologie

Morphologiquement, comme au niveau comportemental, certains chiens, surtout dans des races développées récemment, gardent certains traits néoténiques, dont le front bombé, les oreilles tombantes, etc.. On retrouve aussi typiquement la queue en panache ou plus de queue, des poils plus courts ou plus longs et de textures différentes, une dépigmentation marquant une grande diversité des manteaux. Aussi une grande diversité de tailles, passant d'un chihuahua de 15 centimètres au garrot à un lévrier irlandais de presque 1 mètre. Certaines de ces caractéristiques mettent en défaut les capacités de communication des chiens, ce qui peut jouer un rôle dans les interactions sociales (Range et al., 2015).

Niveau comportement, on a une augmentation des vocalisations, encore à l'âge adulte, une dépendance marquée à l'homme en cas de problèmes insolubles, etc. Toutes ces caractéristiques peuvent être regroupées sous l'appellation de « syndrome de la domestication » (Darwin 1868; Hammer 1984). En effet, pas seulement les chiens présentent ces changements vis-à-vis de leur cousin sauvage, mais également les renards domestiques (Hansen Wheat, 2018).

Ce syndrome reprend également les différences physiologiques retrouvées chez les animaux domestiques. Parmi celles-ci, on peut citer une diminution de la taille du cerveau, une plus grande capacité à digérer l'amidon, principal composant du riz et du blé. Ces changements se sont faits en

corrélation avec celui de l'humain, donc lors de la révolution agricole du néolithique (Sherman, 2015). Des changements hormonaux ont également été constatés, dont une altération de l'axe hypothalamo-hypophysio-surrénalien qui entraîne une hyposécrétion des surrénales et donc une diminution de la sécrétion des hormones de « stress ». Cela jouerait probablement un rôle dans la diminution de l'agressivité et de la peur, et dans l'augmentation de la sociabilité et du jeu chez le chien (Hansen Wheat, 2018).

## 2.2 Différences chien-loup au niveau du développement comportementale et de la cognition

Les chiens et les loups ont évolué dans des niches écologiques différentes, ce qui se traduit par des stratégies de survie différentes et donc une divergence dans l'évolution des comportements.

Au niveau du développement comportementale, Fiset et collaborateurs (2014) ont voulu savoir à quel âge se développait la permanence de l'objet et l'intelligence sensorimotrice. La permanence de l'objet est définie comme étant la prise de conscience que les objets qui entourent l'individu existent à l'extérieur de lui et qu'ils continuent d'exister même s'il ne les perçoit plus par l'un de ses 5 sens. Il est composé de 6 stades. Le 3ème stade de la permanence de l'objet, qui correspond à la capacité de suivre visuellement un objet et de le chercher quand celui-ci a disparu, est atteint vers l'âge de 6 semaines chez les louveteaux et les chiots. Ceci a lieu quand commence le développement des capacités visuelles, essentielles à la réussite du test.

L'intelligence sensorimotrice est une forme de comportement adaptatif qui permet à l'individu de résoudre de manière efficace et créative des problèmes d'adaptation à son environnement. Elle est également composée de 6 stades (Doré et Dumas, 1987). La réaction circulaire secondaire de l'intelligence sensorimotrice est la première étape de différenciation des moyens et fins. C'est-à-dire qu'un lien entre une action exercée sur un objet et un résultat inattendu de cette action est immédiatement fait par le sujet. Par exemple, le louveteau va par hasard mordre une brindille, il va trouver la sensation intéressante et va recommencer, associant 2 schémas pour arriver au résultat escompté. Elle se développe plus rapidement chez les louveteaux (fin de la 2ème semaine) que chez les chiots (commence la 3ème semaine et pleinement fonctionnel à la 4ème semaine). Ce développement plus précoce chez les louveteaux est en corrélation avec le développement plus rapide de leurs capacités motrices. À 3 semaines, ils étaient capables de franchir une barrière de 45 cm alors que les chiots du même âge n'étaient pas encore capables d'en franchir une de 15 cm (Frank et Frank, 1982). On constate donc chez les louveteaux une asynchronie entre le développement de l'intelligence sensorimotrice et la permanence de l'objet. Une fois adultes, les loups sont capables d'atteindre le stade 5 et 6 de l'intelligence sensorimotrice. Ça signifie qu'ils ne chipotent plus et trouvent brusquement la solution par combinaison mentale de schémas d'actions.

Ils peuvent également se représenter des trajectoires invisibles (balle lancée) et imitent leurs congénères en leur absence. Le chien arrive au stade 3, éventuellement le 4 qui correspond à la découverte du lien de causalité entre un schéma et le résultat (exécuter un ordre pour recevoir une friandise). Il invente des moyens pour arriver à ses fins (coordination et mobilité des schémas), coordination des moyens et des buts (écarter un objet pour en trouver un autre,) (Frank et Frank, 1985). Le chien choisit des moyens appropriés pour parvenir à l'objectif fixé (Petrazzini et al., 2017). En conclusion, les loups sont capables d'associer plusieurs schémas d'actions afin de trouver une solution, là où les chiens ne sont capables que de faire un lien entre un schéma et le résultat. Les loups devraient donc être plus doués dans les exercices de « puzzle ».

La « période sensible» commence lors de l'apparition de la motilité et se termine quand les réactions d'évitement sont plus nombreuses que l'approche de nouveaux objets. Elle est définie comme étant une période d'apprentissage durant laquelle des événements sont susceptibles d'avoir des effets sur le long terme ou une période qui offre un meilleur apprentissage et une capacité de mémorisation sur le long terme (Freedman et al., 1960 ; Fox et Stelzner, 1966). On pense que la période sensible des louveteaux durerait jusqu'à leurs 8 semaines. Une étude de Marshall-Pescini et collaborateurs (2017) montre que pendant les 2-3 dernières semaines de cette période, donc à partir 5 - 6 semaines d'âge, on observe chez eux une augmentation de la fréquence de comportements liés au stress lors de l'exploration de leur environnement ou de nouveaux objets et inversement chez les chiots. Cependant, malgré cette fréquence de stress grimpante, les louveteaux sont plus persistants dans l'exploration de l'environnement et des objets. Même si après l'âge de 8 semaines, ils mettent plus de temps à aborder l'objet, ils passent aussi plus de temps à le manipuler que les chiots. Les chiots, eux, abordent plus facilement un nouvel objet mais y passent moins de temps, retournant rapidement vers l'humain. Leur période sensible, qui est un des résultats génétiques de la domestication, est donc plus longue que celle des louveteaux, facilitant ainsi leur socialisation avec l'environnement et donc les humains. Peut-être que les chiots sont aussi intéressés que les louveteaux par l'objet, mais que le fait d'être loin de leur figure d'attachement qu'est l'humain les fait revenir plus rapidement chez lui. L'humain sert d'intermédiaire entre le chiot et l'environnement. La domestication aurait favorisé ce comportement de dépendance. Les louveteaux passaient plus de temps avec l'expérimentateur à l'âge de 6 semaines, certainement parce que l'expérimentateur était considéré comme un objet étranger (Gácsi et al., 2005 ; Topál et al., 2005). Ceci peut être un reflet de leur plus grande tendance à l'exploration. Ces caractéristiques peuvent expliquer les difficultés qu'éprouvent les chiens lors de la résolution de problèmes, arrêtant plus rapidement que les loups de s'y atteler et se tournant vers l'humain, peut-être pour en solliciter l'aide ?

Hansen Wheat (2018) montre que le développement de la peur ne se fait pas avant l'âge de 26

semaines chez le chien comme chez le loup. Mais à cet âge, les loups ont une peur accrue des nouveaux objets alors que les chiens deviennent moins peureux avec l'âge avançant, car ils perdent de l'intérêt pour la nouveauté. Donc pas de modification de l'ontogenèse de la peur lors de la domestication dans cette étude. Cependant, cette étude est en contradiction avec de nombreuses autres études (Scott et Fuller, 1965 ; Fox, 1972 ; Zimen, 1987 ; Coppinger et Coppinger, 2001), considérées comme étant des piliers dans l'ontogenèse de la peur, celles-ci montrant qu'elle se développe après 5 semaines. Ces différents résultats peuvent être expliqués par une différence dans la socialisation des animaux. Les louveteaux ne sont généralement pas socialisés de la même façon. Parfois élevés à la main dès l'âge de 10 jours (Hansen Wheat, 2018) parfois élevés par leur mère jusqu'à l'âge de 21 jours (Zimen, 1987). Aussi, dans l'étude d'Hansen Wheat (2018), la peur des animaux est testée face à un objet qui leur est inconnu, alors que dans celle de Zimen (1987), la peur est testée face à l'expérimentateur, un humain donc. La « peur » évaluée est aussi différente, dans le sens où elle était mesurée par la latence d'approche dans la première étude alors que c'était l'approche ou la fuite en elles-mêmes qui étaient mesurées dans la seconde. Toutes ces différences dans la partie « matériels et méthodes » peuvent expliquer la non-concordance des résultats. Elle (Hansen Wheat, 2018) a aussi démontré que l'expression de la sociabilité et du jeu diminue chez les louveteaux à partir de 12 semaines d'âge alors qu'il augmente chez les chiots à partir de leurs 16 semaines. Ce trait serait une conséquence de la domestication et donc du pédomorphisme, qui varie d'une race à l'autre et qui pourrait affecter l'ontogenèse.

Les effectifs des deux études (Marshall-Pescini et al., 2017 et Hansen Wheat, 2018) sont à peu près similaires (une dizaine de loups et de chiens), ainsi que le conditionnement de base pour élever les animaux afin de standardiser un maximum de paramètres. Mais malgré cela des différences entre les 2 études sont présentes. Peut-être que dans la première les animaux sont moins bien sociabilisés, ou en tout cas de façon différente. En effet, c'est impossible de contrôler absolument tous les paramètres des interactions du chiot/louveteau avec son environnement, y compris son humain. Aussi, il y a une différence dans la méthode d'évaluation des comportements. La première étude décrit le comportement des animaux vis-à-vis des diverses situations alors que la seconde utilise le Puppy mental assesement. Ce test consiste en 42 situations de tests standardisés divisé en 4 parties (jeu social avec un étranger, jeu et intérêt pour les objets, confort et craintes sociales, intérêt pour les étrangers). Il est généralement utilisé pour choisir une famille adéquate aux chiots et donc a été conçu pour eux. De plus, la première étude se fait sur des animaux âgés de 5, 6 et 8 semaines alors que la seconde chez des animaux âgés de 8, 12 et 16 semaines. Ces différences, surtout celle concernant l'âge, sont sûrement à l'origine des différences de résultats.

Hansen Wheat (2018) a également essayé d'établir la corrélation entre les 4 premiers grands traits

comportementaux à se développer, la peur, l'agressivité, la sociabilité et le jeu. Ce dernier ne fait normalement pas parti du processus de domestication volontaire de l'humain. On pense qu'ils n'ont pas sélectionné les chiens dans le but de jouer avec eux dans un premier temps. Le jeu apparaît donc en corrélation avec le développement des autres traits. Elle souhaite voir si la pression de sélection a joué un rôle dans l'ontogenèse de ces traits, quand a lieu leur ontogenèse et s'ils sont reliés les uns aux autres. Elle a aussi testé 13 autres traits comportementaux. Pour comprendre comment se développent ces 4 traits, Hansen Wheat a choisi de mener son expérience sur 2 groupes différents, des chiens de race anciennes et modernes. L'échantillon est d'environ 90k individus et l'étude s'est faite sur une durée de 16 ans. Il en ressort que chez les races modernes, seuls 2 corrélations sont significatives, la peur-agression et le jeu-sociabilité. Dans les races anciennes, 7 corrélations significatives ont été trouvées. Ces corrélations suggèrent que la sélection exercée sur ces races agit sur des suites de comportements, ce qui est en faveur du « syndrome de domestication ». En d'autres termes, l'humain a sélectionné des chiens sociables avec lui et donc par la même occasion des animaux qui ont plus tendance à jouer. On peut prendre le même exemple pour la peur. Sélection d'animaux moins peureux et donc moins agressifs, car cette dernière est une des réponses de la peur. Cependant, le faible nombre de corrélations de traits trouvés dans les races modernes montre que certaines suites de comportements peuvent être découplées, ce qui remet en question la stabilité du syndrome de domestication. Ces dernières montrent que des pressions de sélection ont eu lieu à diverses périodes dans les races modernes. Ce qui laisse supposer que la variation de comportements aux seins des différentes races n'est pas due à des changements physiologiques, mais a un ensemble de facteurs indépendants. Seules les 2 corrélations retrouvées dans toutes les races peuvent sembler stable dans le temps.

Cette même chercheuse a lancé une autre étude afin d'essayer de préciser le développement de ces 2 corrélations (peur-agression et jeu-sociabilité) au cours de l'histoire de la domestication. Pour ça elle a pris 4 groupes, des loups, des hybrides, des chiens de race anciennes et modernes. Les résultats montrent que les hybrides sont plus craintifs et moins joueurs que les chiens. Mais aucune différence n'a été prouvée en ce qui concerne la sociabilité et l'agression. On pensait que les individus les moins agressifs, les moins craintifs et les plus sociables avaient été sélectionnés et que le jeu serait une conséquence de cette sélection. Mais finalement, les résultats suggèrent que le jeu serait l'un des principaux traits recherché et sélectionné. En y réfléchissant, le jeu crée du conditionnement positif que ce soit pour le chien ou pour l'humain, ce qui aurait contribué à construire des liens sociaux puissants entre les 2 espèces. En effet, ces interactions créent des réactions physiologiques positives (Kubinyl et al., 2017).

Une autre grande différence qui serait due à la niche écologique différente chez les chiens et les

lous, est la capacité d'orientation spatiale. Pour prouver cette différence Hiestand (2011) a mis au point une expérience où les animaux doivent tirer 3 cordons qui pendent du plafond dans 3 pièces distinctes. Pour le premier test, la bonne combinaison de cordes ouvrait la porte, permettant à l'animal de rejoindre son groupe. Globalement, les loups réussissent mieux que les chiens. Le loup a tendance à généraliser une action, ce qui l'amène à tirer sur plusieurs cordes alors que le chien reste focalisé sur la même corde. La chercheuse en déduit qu'il est possible que les loups possèdent la capacité de se construire une carte en 3D. Contrairement aux chiens, les louveteaux commencent à développer un intérêt pour les objets verticaux vers l'âge de 6-7 mois, hors, c'est à peu près la période durant laquelle les jeunes commencent à accompagner leurs parents lors des chasses. Pour réussir à se diriger sur leur territoire, les loups doivent mémoriser dans quel zone se trouvent les proies, la tanière, les carcasses des précédentes chasses, etc. Et pour ça, ils ont besoin de cartes cognitives, ce qui leur donne la capacité de se créer des raccourcis entre ces différents points, ce que les louveteaux sont incapables de faire (Peters 1975, 1978). Pour se créer un raccourci, ils doivent être capables de faire l'association entre leur objectif et les moyens mis en place pour l'atteindre, ce qui ne donne que rarement un résultat immédiat. Une autre caractéristique des loups, plus concrète, qui aurait pu les aider est le fait qu'ils sont également plus persévérants et donc vont continuer le comportement même si un résultat immédiat ne se présente pas. Alors que des échecs chez le chien entraîneront un arrêt du comportement (Enloe, 1988). Cette différence peut s'expliquer de par les différentes niches écologiques des animaux. Les loups, pour enfin réussir une chasse, doivent essayer de nombreuses fois même s'il n'y a pas de résultat immédiat (Mech, 1966, 1970). Persévérer leur permet d'apprendre et de réussir. Là où les chiens sont conditionnés par une récompense immédiate suivant l'action escomptée. Cela est un des principaux conditionnements en éducation canine.

Pour terminer, une étude se demandait si les loups et les chiens sont capables de discrimination quantitative (Petrazzini et al., 2017). Attention, on n'évalue pas la capacité de compter des animaux mais bien la capacité de faire la différence entre 2 quantités (numération). Quels sont les intérêts d'être capable de quantifier différentes quantités ? Concernant le loup, ils sont nombreux et vitaux pour la plupart. Il y a l'optimisation de la nourriture, le choix de la meute (une meute plus grande protège mieux), le choix de s'opposer à une autre meute en fonction du nombre d'opposant (Geary et al., 2014). Les résultats sont que même avec un ratio élevé, c'est à dire, par exemple, une petite différence dans les proportions de nourriture dans 2 gamelles, les loups ont la capacité de faire la différence entre deux quantités alors que les chiens éprouvaient plus de difficultés à réussir l'exercice. On leur a présenté deux gamelles de nourriture, soit simultanément, soit séquentiellement et aucune de ces 2 façons de procéder n'influencent le choix de l'animal. Le loup posséderait donc

un système permettant une représentation exacte d'un petit nombre ( $\leq 4$ ) (Trick et Pylyshyn, 1994), ce qui ne semblait pas être le cas chez le chien. La chasse, où cette capacité pourrait être utile, n'explique pas cette différence car les coyotes, qui chassent, ont des résultats similaires aux chiens, charognards. Cependant la chasse en meute pourrait expliquer cette différence, utile pour la coordination des individus. L'écologie alimentaire du chien est différente de celle du loup et a une influence directe sur l'organisation sociale des animaux, ce qui est censé expliquer les différences de comportements et de capacités cognitives des 2 espèces (Marshall-Pescini et al., 2017). Le loup vit en meute et en est dépendant contrairement au chien qui est plus indépendant. De plus, les ressources alimentaires du chien sont constantes et prévisibles (décharges) (Cafazzo et al., 2010 ; Bonanni et al., 2011). Cette discrimination de la quantité est donc moins importante chez eux alors que les loups doivent optimiser au maximum leur consommation et donc choisir les plus gros morceaux de viande disponibles avant qu'un potentiel concurrent ne vienne menacer leur repas. Cette différence chien-loup pourrait-elle est due à la domestication ? La plupart des besoins sont satisfaits par l'homme, mais non car les coyotes montrent une capacité similaire aux chiens concernant la discrimination quantitative (Baker et al., 2012). Une différence de perception ? Il est vrai que les loups ont une meilleure acuité visuelle que les chiens, mais cela reste peu probable, car plusieurs expériences ont été faites sur des animaux différents et on obtient toujours le même résultat (Miletto et Wynne, 2016 ; Ward et Smuts, 2007). Des différences dues au sexe ou à l'âge sont-elles possibles? Difficile de conclure à un effet sexe ou âge... Les animaux se sont appuyés sur des éléments numériques ou non-numériques ? Une autre étude serait nécessaire pour répondre à cette question car celle-ci ne s'intéresse pas aux mécanismes sous-jacents. Deux autres études (Range et al., 2014 ; Utrata et al., 2012) ont donné les mêmes résultats que celle-ci (Petrazzini et al., 2016).

### 3. Interactions au sein du groupe

#### 3.1 Interactions au sein d'une meute de loups

La niche écologique intervient de façon majeure dans le comportement social des loups. Les loups vivent en meute, composée d'un couple alpha et de leurs progénitures des 1 à 3 dernières années (van Kerkhove, 2004). Les jeunes quittent la meute au bout de 1 à 3 ans et deviennent des loups solitaires le temps de rencontrer un partenaire du sexe opposé et de former leur propre meute. Les loups ont besoin de la meute que ce soit pour chasser, élever les petits ou pour se défendre. Cette structure sociale est donc capitale chez eux. La hiérarchie est basée sur l'âge et rappelée régulièrement via des postures spécifiques lors des interactions sociales. Malgré cette organisation précise et durable, les individus sociaux ne sont jamais à l'abri des conflits. Les loups ont mis au



point tout un tas de comportement pour éviter un maximum de disputes, dont l'évitement mutuel (Kutsukake et Clutton-Brock, 2008), le maintien des relations de domination stable (Preuschoft et van Schaik, 2000), le comportement d'accueil afin de s'investir dans les relations sociales (Colmenares et al., 2000) afficher sa soumission et l'aide préventive, ce qui signifie que les dominés aident les dominants quand c'est nécessaire afin d'éviter une altercation. Cela vient de l'hypothèse appelée « Pay-to-stay » (Bergmüller et Taborsky, 2005 ). Ils font en sorte que celles-ci dégénérant en agression n'engendre pas de graves blessures. Les principaux buts sont donc d'éviter le risque de blessure, mais aussi la dégradation des liens sociaux et garder un niveau de stress aussi bas que possible au sein de la meute (Aureli et al., 2002). Pour ce faire, les stratégies mises en places pour résoudre les conflits sont l'atténuation pendant le conflit , l'évitement et surtout la prévention de l'escalade du conflit, qui s'observe par une posture de soumission et/ou un comportement amical de l'agressé vers l'agresseur. Malgré toutes ces précautions, des conflits éclatent de temps en temps et suite à ce genre de situations les loups essaient de rétablir des interactions pacifiques via une réconciliation (de Waal et Roosmalen, 1979) qui se traduit par un comportement amical, dans la grande majorité des cas, du dominé vers le dominant. Il arrive aussi que d'autres loups que ceux impliqués dans la bagarre initient une interaction amicale avec la victime, c'est la consolation. Ou que la victime elle-même aille solliciter les autres loups, appelée la consolation sollicitée (Watts et al., 2000).

On peut voir qu'il y a une très grande dépense d'énergie investie dans la résolution de conflits, mais pourquoi se donner autant de mal ? Tout simplement, car les loups dépendent de leurs partenaires comme dit plus haut. Des relations sociales débouchant sur un bien-être général du groupe sont donc importantes pour une bonne coopération. Il existe cependant des espèces, les macaques rhésus par exemple, qui sont des animaux sociaux mais dont les relations entre individus sont considérées comme étant une « dominance despotique » (Thierry, 2000). Ces animaux ont beau vivre en groupe, la coopération est bien moins importante car pas indispensable. Les individus composant ce type de groupe sont donc plus indépendant les uns des autres et dans le même temps sont moins susceptible d'investir de l'énergie dans la résolution de conflits. Pour quelles raisons les macaques rhésus et les loups ont des stratégies de résolution des conflits différentes ? Il y a 2 grandes différences qui font que des groupes se tournent plus vers la « dominance despotique » ou vers la « dominance tolérante ». Il s'agit de la concurrence au sein du groupe et de la concurrence entre les groupes (Sterck et al., 1997). Si la première est faible et la seconde élevée, il y a tout intérêt à coopérer et on aura donc un groupe favorisant la « dominance tolérante », ce qui est le cas chez les loups. En effet, si des autres meutes menacent, il est plus prudent de rester en groupe (Radfort, 2011 ; Sterck et al., 1997) et inversement si peu de danger en dehors du groupe, les individus peuvent se permettre une

plus grande indépendance. De plus, il est moins risqué d'entreprendre un comportement débouchant sur une résolution de conflit si l'individu se trouve dans un groupe de « dominance tolérante », car il y a moins de risque que cette amorce de résolution de conflit aboutisse à une agression. Par contre si l'animal qui initie la réconciliation se fait agresser, il y a moins de chance qu'il répète ce schéma d'action (Kutsukake et Catsles, 2004 ; Norscia et Palagi, 2011). Il s'agit de conditionnement, notamment de punition positive.

Pour confirmer ces découvertes, Baan et collaborateurs (2014) sont partis dans le Parc national du Yellowstone pendant 5 mois observer 2 meutes de loups. Les animaux ont été filmés et les vidéos analysées. Il en ressort que lors des conflits, les loups spectateurs vont dans la minute qui suit l'agression consoler l'agressé. Et l'agressé va solliciter un membre spectateur dans les 4 minutes suivant l'agression. Les principaux comportements de rattachement sont le toucher du nez, le léchage, le jeu, la salutation, l'inspection, contact corporel et le reniflement. Ce comportement de consolation pourrait être dû à de l'empathie, qui existe bien chez le chien mais rien n'est prouvé pour le loup (Custance et Mayer, 2012). Le dominant engage rarement la réconciliation, certainement parce qu'il a moins de chance de se faire agresser. Ils pensent qu'une réconciliation après un conflit diminuerait le risque de nouvelles agressions, mais rien n'est prouvé. Par contre, dans les grandes meutes où les loups peuvent se permettre d'être plus indépendants, car certains profitent parfois du butin de la chasse sans y avoir participé, un subordonné ne cherchera pas automatiquement à rétablir des liens stables avec l'agresseur dominant. Il faut que l'agressé trouve une utilité à investir de l'énergie dans une réconciliation. Parmi ces utilités, on connaît déjà la sécurité qu'offre la meute, l'entraide pour s'occuper des petits, l'accès à de grosses proies. Mais cet investissement dépend aussi de la valeur de l'agresseur aux yeux de l'agressé. C'est-à-dire, ce que celui-ci peut lui apporter mais aussi l'ambiance générale de leur relation. Si ce sont des animaux qui ne s'entendent déjà pas très bien, l'agressé sera moins enclin à faire les démarches de réconciliation (Cords et Aureli, 2000). Une autre étude portant sur l'agressivité intra-spécifique, en captivité cette fois-ci, a été menée (Range et al., 2015). Ils ont testé les comportements agressifs des loups lors de tests de compétition pendant le nourrissage. On voit d'une façon générale que les deux individus se tolèrent lors du repas et les dominés présentent autant de comportements agressifs que les dominants, ils osent les défier. Une grande tolérance est présente au sein de la meute ! Par contre les agressions entre meutes sont destructrices, c'est la seconde cause de mortalité chez les loups (Mech, 1994).

Une étude de Marshall-Pescini et collaborateurs (2017) a prouvé les grandes capacités de coopération et de coordination du loup. Un grillage séparait les animaux à travers lequel deux cordes pendaient. Pour obtenir la récompense, il fallait que les 2 loups tirent en même temps et donc coordonnent bien leurs mouvements (vidéo dans la bibliographie). Avant de participer au test, les

animaux ont un entraînement de tirage de cordes afin que tous les individus aient le même bagage pour réussir le test. Les animaux ont passé beaucoup de temps à manipuler les cordes, ce qui augmente leurs chances de réussir. Aussi plus les loups étaient d'un rang proche, plus leur taux de réussite était élevé. La niche écologique des loups expliquée au début pourrait jouer un rôle crucial dans le développement de ces capacités. Ils doivent effectivement être capables de réaliser ces choses à l'état sauvage, car le succès de la chasse en dépend.

Une étude faite au Wolf Science Centre en Autriche (Essler et al., 2017) a tenté de démontrer si des conséquences sociales existaient lors d'inégalité de récompense. C'est une étude comparative avec des chiens élevés dans les mêmes conditions que les loups, le cas des chiens sera détaillé plus loin. Les animaux devaient effectuer une même tâche, mais pour laquelle ils recevaient parfois des récompenses différentes en quantité ou en qualité. Ce qu'ils ont observé est que les dominants sont effectivement sensibles à cette différence de récompense, que ce soit niveau quantité ou qualité, et même une récompense équivalente reçue par un subordonné semblait être quelque chose d'inégal pour eux. Les animaux manifestaient ça par un refus plus fréquent de participer, mais ils revenaient rapidement vers l'expérimentateur. Aussi cette différence de traitement entre les animaux joue un rôle sur leur lien social, car ils ont remarqué que les animaux traités injustement passaient moins de temps l'un avec l'autre. Un facteur important est le rang qu'occupent les 2 participants dans la meute car il a été remarqué que plus ils sont éloignés dans la hiérarchie, plus ces comportements se manifestent.

Un autre comportement étudié est le « Canid play bow » ou « appel au jeu » qui correspond à une posture de jeu typique chez les canidés, la partie antérieure du corps se retrouvant au sol pattes écartées avec l'arrière-train redressé. Byosiere et collaborateurs (2016) se sont demandé comment les loups interprétaient correctement ce comportement. Le jeu est d'une importance capitale chez les jeunes car cela les entraîne à de futures situations (chasse, combat, etc.) (Pellis et Pellis, 1996). Déjà pour débiter un comportement de jeu, il faut que l'individu qui souhaite initier le jeu le signale, c'est ce qu'on appelle la méta-communication. Il doit donc prendre une posture particulière et se comporter d'une façon précise (intensité, fréquence du comportement) pour que son destinataire comprenne bien l'intention car de par tous les contextes possibles, une mauvaise compréhension est rapidement arrivée (Bekoff et Allen, 1998 ; Hebets et Papaj, 2005). On trouve en effet les mêmes schémas d'action lors d'une agression ou d'une tentative d'accouplement. Au cours de leur observation de ce comportement, les auteurs ont vu qu'il était plus souvent utilisé quand les partenaires se faisaient face ou étaient attentifs entre eux et après une petite pause. Si ce n'était pas le cas, il était au préalable accompagné d'un aboiement. Lors des observations, malgré les rares morsures de jeu, ils ont remarqué qu'elles étaient plus fréquentes de la part de celui qui lançait

l'appel au jeu. Les louveteaux comme les adultes savent l'utiliser correctement. On pense qu'il « sert » à renforcer les liens entre 2 individus, à reprendre le jeu après une pause et aussi à synchroniser les actions.

Un autre point important à aborder est la néophobie et l'influence que les relations sociales peuvent avoir dessus. Elle est définie comme étant la peur de tout ce qui est nouveau, pas encore expérimenté par l'animal (Stöwe et al., 2006). Cette néophobie est bien plus développée chez les loups que chez les chiens (Moretti et al., 2015). Elle permet de restreindre l'exposition au danger mais elle réduit aussi le comportement d'exploration. Une étude a été menée par Moretti et collaborateurs (2015) concernant le sujet. Ils ont expérimenté 3 situations en présence d'un objet inconnu sur des louveteaux âgés de 3 à 10 semaines. Soit ils étaient seuls, soit avec un membre de la meute, soit avec toute la meute. Les petits mettaient du temps à aborder l'objet lorsqu'ils étaient seuls mais la présence d'un partenaire ou de la meute diminuait cette latence. Une subtilité à apporter est que la différence de rang entre les individus influence ce comportement audacieux. Si le partenaire était un parent ou un loup proche socialement, le loup testé entraînait plus rapidement en contact et aussi manipulait beaucoup plus l'objet. Cela pourrait être expliqué comme un partage des risques ou une diminution du stress de par la présence d'un partenaire rassurant (Bonanni et al., 2010 ; Kiyokawa et al., 2013). Aussi, les louveteaux reculaient plus souvent avant d'aborder le nouvel objet. Ces 2 comportements montrent qu'ils ont une grande néophobie mais aussi un grand intérêt pour la nouveauté. L'exploration de l'environnement est quelque chose de capital pour les loups, c'est grâce à ça qu'ils trouvent leur nourriture, leurs abris, les issues de secours potentielles et aussi grosso modo là où se trouvent les concurrents. Il est important pour un loup d'être assez méfiant pour éviter toute blessure, mais aussi assez téméraire pour oser attaquer de grandes proies ou défendre leur nourriture dans les limites du possible (Peterson et Ciucci, 2003). Il a été observé que les animaux de rang supérieur abordent plus rapidement le nouvel objet mais aucune différence n'existe quant à l'examen de l'objet selon le rang. Tous semblaient aussi intéressés les uns que les autres. Cette co-exploration a duré longtemps chez les loups et moins il y avait de différence entre les rangs, plus l'examen durait longtemps. Les loups ont donc tendance à explorer en groupe, ce qui confère un avantage certain de par le fait de diminuer le risque de blessure, mais aussi car ils apprennent facilement par imitation (Range et Virányi, 2014). Donc cette co-exploration est susceptible de faciliter l'apprentissage des loups naïfs via la diffusion des compétences développées individuellement à ses compagnons.

### 3.2 Interactions au sein d'un groupe de chiens

Les chiens vivent généralement seuls ou en groupe de 2-3 individus sans structure sociale. Ils forment parfois de plus grands groupes au besoin, mais ils se défont rapidement (van Kerkhove, 2004). La structure de la meute n'est pas nécessaire chez les chiens. Pas besoin de chasser des grosses proies, les sources de nourriture sont souvent prévisibles et constantes car ils se nourrissent principalement des déchets produits par les humains. Une chienne est donc capable d'élever seule ses chiots, même si parfois le père contribue à l'élevage de ses petits.

La hiérarchie chez les chiens féraux est relativement compliquée à déterminer. Il faut différencier les individus dominants, souvent des animaux âgés et/ou ayant beaucoup d'expérience et qui n'obtiennent des manifestations de soumission de la part des subordonnés que lors d'interactions agressives et les meneurs qui sont des individus de haut rang qui reçoivent plus souvent des comportements de soumission et d'affiliations gratuites (Bonanni et al., 2010). Les meneurs comme les dominants sont des individus dont la décision l'emporte sur une décision collective. Des sous-groupes se forment à partir du groupe principal et on remarque que des subordonnés vont faire en sorte de rester avec un meneur, ce qui laisse penser que les subordonnés sont prêts à une certaine dépense énergétique afin de rester proche de partenaires sociaux précieux. Les deux types de dominances existent chez les chiens, la « dominance despotique » dans laquelle un seul animal dominant prend les décisions, plus fréquente dans les petits groupes et la « dominance tolérante » dans laquelle plusieurs membres du groupe contribuent à l'aboutissement de la décision, plus fréquent dans les grands groupes (Conradt et Roper, 2005). Cependant, ce type de dominance entraîne souvent des conflits au sein du groupe car composé d'animaux d'âge, de sexes différents et donc avec des objectifs différents (Conradt et Roper, 2000). Toutefois, celui-ci devrait être le plus fréquent dans la nature car les nombreux subordonnés peuvent investir plus d'énergie pour contrer la décision du dominant qu'un dominant ne pourra en investir dans la correction des subordonnés (Conradt et al., 2003). Mais une étude de Bonanni et collaborateurs (2010) révèle que les subordonnés sont perdants sur le long terme car plus d'énergie sera dépensée dans les consensus que dans l'acceptation de la décision d'un dominant qui est en général aussi l'animal le plus expérimenté du groupe. Les relations dominant-dominé se traduisent par des interactions agressives et des cérémonies d'accueil dans lesquelles les subordonnés montrent leur acceptation de statut social inférieur.

Afin d'éviter les conflits, les chiens ont mis en place plusieurs stratégies. Lorsqu'un dominant montre des signes d'agression, les subordonnés vont mettre en place un évitement mutuel notamment au niveau du regard, baisser la tête et la queue, se coucher sur le dos, japper ou fuir. Ils vont également afficher leur soumission et pour ce faire, ils vont lécher la babine du dominant ou

pousser son museau avec leur truffe (Bonanni et al., 2010). Ils présentent également un comportement d'accueil représenté par la queue qui remue tout en l'abaissant entre les membres postérieurs (Schenkel, 1967).

Lors des déplacements, le leadership, qui consiste à initier le mouvement en prenant la tête du groupe, se trouve être souvent initié par le(s) dit(s) « meneur(s) », peut malgré tout l'être par chaque adulte/sous-adulte. La fréquence de leadership par un individu est fortement corrélée au nombre de ses tentatives de départ réussies et a un lien direct avec son rang. Les subordonnés ont effectivement plus tendance à suivre un meneur habituel, peut-être considéré comme partenaire social préféré, qu'un individu aléatoire. Bonanni et collaborateurs (2010) ont observé qu'un des groupes de chiens composé de 27 individus possédait 6 dominants et le système de domination était « tolérante ». Plus tard, il est passé à 11 individus avec un seul dominant et le système de dominance a pris une tendance « despotique ». Il semble que dans les groupes plus importants, il est plus difficile pour le dominant d'influencer le comportement de nombreux membres en leur faveur. Dans cette même étude, lors de phases de conflits et donc d'instabilités au sein du groupe, un jeune mâle de rang inférieur est monté jusqu'au 2ème rang dans la hiérarchie. À la vue de ce cas particulier, il a été suggéré que les comportements de soumission de la part des subordonnés étaient de meilleurs indicateurs du futur rang d'un individu plutôt que les comportements agressifs du futur dominant envers les dominés.

Quels peuvent être les intérêts des dominés à rester avec des dominants ? Ces dominants, comme dit plus haut, sont souvent des individus plus âgés et plus expérimentés mais les ressources alimentaires sont prévisibles et disponibles en quantité. Il est possible que ces chiens féraux soient une population directement évoluée du loup et qu'ils aient maintenu un comportement social similaire où les bénéfices des liens sociaux sont supérieurs aux coûts des consensus (King et al., 2008).

Range et collaborateurs (2015) ont testé l'agressivité des chiens lors d'un test de compétition pendant le repas. Visiblement, se nourrir chez les chiens est un privilège des hauts rangs qui ont plus souvent des comportements d'agression et en font fréquemment la démonstration. Hiérarchie que les dominés contestent rarement. Lorsque celle-ci est contestée ou qu'un dominé a eu un comportement qui ne plaît pas au dominant, des agressions plus intenses ont lieu. En gros, on observe alors des combats plus graves et plus fréquents, même s'ils restent occasionnels chez les chiens (Frank et Frank, 1982 ; Feddersen-Petersen, 2007). En effet, l'accès aux ressources alimentaires est relativement bien prédit par le statut des individus (Cafazzo et al., 2010). Par contre les combats entre différents groupes de chiens semblent avoir des conséquences moins graves que chez les loups. Les hauts rangs monopolisaient la nourriture et menaçaient les partenaires qui

restaient silencieux et s'éloignaient facilement lors des réprimandes. Encore une preuve de la hiérarchie basée sur la « dominance despotique » chez les chiens. Aussi, le chien semble sensible aux comportements agressifs et donc retiendra rapidement les comportements à éviter pour ne pas déclencher de conflit. Si cette hypothèse est prouvée, la nature moins tolérante des chiens refléterait plutôt une plus grande sensibilité. Ils ne chercheraient pas un consensus et ne s'exposeraient pas à un risque d'agression et donc adapteraient rapidement un comportement d'évitement. Ces agressions pourraient être expliquées par un déficit dans la communication chez les chiens (Feddersen-Petersen, 2007). C'est dépendant de la race mais les poils recouvrant les yeux, les oreilles tombantes, une queue courte, la perte du « masque de loup », la coloration et longueur du poil sont tous des facteurs qui altèrent la communication entre les individus. Si la communication est difficile, une mauvaise interprétation des comportements se fait rapidement. Un autre facteur à prendre en compte est que dans cette étude les animaux testés sont jeunes, entre 6 et 18 mois et on pense que la domestication accélère la maturité sexuelle (Trut et al., 2009). De ce fait, peut-être que la tolérance plus élevée des loups reflète leur manque de maturité. Une étude similaire mais avec des animaux plus âgés répondrait à cette question. Pour conclure, ces facteurs en plus d'un tempérament peu tolérant ou plus sensible et de la hiérarchie de dominance stricte favorisent les comportements agonistes.

Marshall-Pescini et collaborateur (2017) ont inventé un exercice où les animaux doivent coopérer pour obtenir la nourriture (voir le tirage de corde chez les loups pour la description). Contrairement aux loups, les chiens n'arrivaient pas à se synchroniser pour tirer la corde en même temps. Ils n'ont pas développé cette capacité d'agir ensemble tout simplement parce que dans la nature de telles actions sont rares. Les chiens ne chassent que rarement, ils sont en effet principalement charognards. La gestion des conflits n'a également pas aidé pour la réussite de ce test. Les animaux évitent toute concurrence potentielle et donc limitent grandement les chances d'avoir un comportement de coordination. Ils manipulaient moins les cordes et recherchaient rapidement de l'aide auprès d'un humain. Une mauvaise compréhension de l'exercice est-elle possible ? C'est peu probable car les loups le réussissaient et en général les chiens avaient des résultats aussi bon que les loups dans les tests de compréhension moyens et notamment le tirage de corde individualisé (Range et al., 2012). Avant de lancer cette étude, les chercheurs se sont aussi assurés que les animaux avaient le même intérêt pour la récompense et ils ont été élevés de la même manière, c'est-à-dire en groupe con-spécifique et non chez des humains, donc plus semblable à l'organisation des chiens féraux. Une étude similaire a été faite sur des chiens de compagnie qui vivaient dans le même foyer et tous les animaux ont réussi. Cela s'explique certainement grâce à l'éducation reçue qui leur apprend à ne pas se livrer à des conflits de ressource. En effet, la tolérance est un facteur clé du

succès de la coopération (Massen et al., 2015).

Le chien est donc un animal peu tolérant envers ses congénères lors des conflits de ressources s'il n'a pas reçu d'éducation particulière en la matière par des humains. Essler et collaborateurs (2017) ont testé si le chien est sensible à l'inégalité de récompense, tant niveau quantitatif que qualitatif (description de l'étude dans le chapitre précédent). Les animaux de haut rang semblent plus sensibles à la différence de qualité que les subordonnés et travailler avec un dominant les stresse beaucoup. Lors d'inégalité (la même récompense est déjà une inégalité aux yeux du dominant), le dominant s'en allait et mettait quelques minutes avant de revenir et ce malgré de nombreuses « injustices ». Ils pensent que la relation avec l'humain pourrait augmenter la tolérance du dominant lorsqu'il subit un traitement inégal. Au final il restait longtemps auprès de l'examineur. On pourrait croire qu'un « désir de plaire » à l'humain était présent. Les chiens subordonnés retournaient plus rapidement chez l'examineur, peut-être car ils étaient stressés et donc en recherche d'un soutien social. Lors d'inégalité entre les 2 individus, ceux-ci passent moins de temps ensemble et paraissent s'éviter.

Moretti et collaborateurs (2015) ont voulu tester les effets des relations sociales sur la néophobie chez les chiots. La majorité des chiots (tous ne sont pas allés vers l'objet) allaient rapidement vers le nouvel objet mais ne le manipulaient pas beaucoup. La présence d'un compagnon ou mieux d'un parent semble influencer favorablement l'exploration et la manipulation de nouveaux objets. La présence d'un animal de rang supérieur à l'effet inverse et celui-ci passera plus de temps à examiner l'objet. Les chiens plus âgés, eux, l'approchaient généralement plus rapidement. Les chiots semblent donc ne pas être fortement affectés par la néophobie, mais ils montrent un intérêt moindre pour leur environnement. Ces caractéristiques peuvent être une conséquence de la domestication. Les chiens ont évolué dans un environnement contrôlé par les humains, où l'exploration pour la recherche de nourriture n'était plus nécessaire et la modification de l'environnement fréquente, ce qui les aurait amené à prêter une moindre attention aux nouveaux objets de leur environnement (Kaulfuß et Mills, 2008). Même chez les chiens féroces, la nourriture est fournie involontairement par les humains. Une plus grande indépendance vis-à-vis des congénères et une tolérance vis-à-vis des changements dans l'environnement ont dû leur être bénéfiques.

### 3.3 Comparaison et conclusions

Les 2 espèces possèdent des niches écologiques très différentes, celles-ci influencent un grand nombre de comportements, notamment du point de vue social. Une meute est généralement formée du couple reproducteur avec leurs petits des 1 à 3 dernières années et d'individus adultes non



apparentés qui les ont rejoint. Tout le monde participe à l'élevage des louveteaux et leur régurgitent de la nourriture ainsi qu'à la femelle allaitante, qui n'est pas forcément la mère. Les petits deviennent actifs pour la chasse vers 7-8 mois. Les loups sont fortement dépendants de la cohérence et de la fonctionnalité de la structure de leur meute. Par contre les chiens en liberté sont facultativement sociaux. Cela dépend de l'abondance de nourriture, du statut reproducteur et de la saison. L'organisation la plus fréquente consiste en une meute composée de 2 à 8 individus. Ce chiffre peut toutefois grimper jusqu'à 27. Elle est composée de plusieurs mâles et de plusieurs femelles souvent non apparentés. Les femelles choisissent de se reproduire avec un seul mâle. Les chiots sont nourris par leur mère. Il existe cependant quelques rares cas de père et grand-mère prenant aussi soin des chiots. La mère ne s'occupe plus de ses petits dès 10-11 semaines, ils peuvent dès lors rester avec la meute de base ou partir. Les chiots deviennent donc bien plus rapidement autonomes que les louveteaux, qui ne quitteront la meute qu'à l'âge adulte. En matière de développement cognitif, il a été découvert que le loup possède une meilleure capacité de quantification que le chien. Le développement de cet atout serait dû au fait que le loup chasse en meute. Lors de la chasse de grandes proies, il est intéressant de savoir où se trouvent les compagnons et combien ils sont afin d'évaluer leurs chances de réussite mais aussi la prise de risque.

En terme d'organisation sociale, lorsqu'une source de nourriture unique est présente, les chiens évitent les interactions afin d'éviter les bagarres plutôt que d'essayer d'utiliser la communication pour en négocier l'accès, comme le font les loups. Les chiens possèdent un système de « dominance despotique », plus fréquent dans les petits groupes que dans les grands, où s'observe celui se rapprochant plus du système des loups qui se trouve être la « dominance tolérante ». Lors de bagarres, chez les loups, le contact physique est rare et souvent suivis par une réconciliation. Chez les chiens, le contact physique est fréquent et sans réconciliation. Afin d'éviter les conflits, les loups vont essayer de les prévenir ou de les atténuer avec toute une série de comportements amicaux ou montrant leur soumission. Les chiens privilégient l'évitement pour éviter les conflits.

Marshall-Pescini et collaborateurs (2017) expliquent que les loups chassent en groupe dans un environnement où l'emplacement et l'abondance de nourriture change d'une saison à l'autre. Le taux de réussite d'une chasse tourne aux alentours de 10 à 50 % (Mech et al., 2015), il faut donc que les loups fassent preuve d'une grande persévérance pour réussir. La taille de la meute semble jouer un rôle dans le succès de la chasse et la défense du territoire. Les chiens quant à eux vivent à proximité des humains et leur taux de survie est dans certaines régions directement dépendant des interventions humaines. Leur régime alimentaire est principalement composé de déchets humains (50 à 88 %), de céréales et de fèces (20 %) (Vanak et Gompper, 2009). La chasse reste rare et est

nécessaire seulement si les ressources provenant des humains sont insuffisantes ou si les chiens vivent dans des zones plus éloignées des habitations humaines. La recherche de nourriture est principalement une activité solitaire ou se faisant à deux. Dans les zones où la nourriture est plus rare et dispersée, seuls des petits groupes subsistent. En effet, si de plus gros groupes se construisent et tombent sur de la nourriture, il y a plus de probabilités qu'un conflit éclate que si les chiens ne sont que 2. Les loups éthiopiens vivent dans une structure semblable à celle des loups gris, mais leur nourriture consistant en de petits rongeurs dispersés, ils ont une activité de nourrissage semblable aux chiens féraux. Une exception s'observe dans le cas de chasse de petits ongulés où ils travaillent en meute (Sillero-Zubiri et Gottelli, 1995).

En terme de développement émotionnel, le changement de niche écologique au court de l'évolution expliquerait aussi les disparités existantes au niveau de la néophobie. En gros, le louveteau possède une plus grande néophobie que le chiot mais il montre un plus grand intérêt au nouvel objet une fois qu'il a réussi à l'aborder. Il passe aussi beaucoup plus de temps à explorer son environnement. Bien que la sélection humaine ait joué un rôle dans l'évolution du comportement des chiens, l'écologie sociale joue aussi un rôle majeur dans les comportements et les capacités cognitives. Cette écologie sociale doit donc être prise en compte lors de la définition du comportement du chien.

En ce qui concerne le jeu et la communication pendant le jeu, les deux espèces sont très semblables. La seule différence relevée dans les comportements suivant « l'appel au jeu » était que les chiots initiant le jeu se faisaient plus souvent mordre (pour jouer) par le partenaire de jeu suite à une petite course poursuite, alors que chez les louveteaux c'était l'inverse.

Pour terminer, voici une étude comparative réalisée sur 4 groupes différents. Des loups socialisés, des chiens féraux, des chiens de compagnie testés avec une personne connue dans une salle en intérieur et des chiens de compagnie testés avec un inconnu en plein air (Brubaker et al., 2017). Les auteurs ont essayé de montrer si la persistance dans la résolution d'un problème était plus due à la domestication ou à l'expérience de vie des animaux. La théorie est que si l'expérience de vie est plus importante que les changements génétiques, les chiens errants devraient être plus proches des loups que des chiens de compagnie lors de tâches difficiles. La tâche en question consiste en l'ouverture d'une boîte, que des chiots sont physiquement capables d'ouvrir. Les résultats sont que les loups ont bien mieux réussi la tâche que les chiens. Les deux groupes de chiens domestiques passaient le même temps à regarder et toucher la boîte. Les chiens errants touchaient beaucoup moins la boîte mais la regardaient autant que les chiens domestiques. En conclusion, la génétique expliquerait la grande différence dans la persévérance, qui est certainement à la base du taux de réussite dans les tâches difficiles entre les loups et les chiens (Benson-Amram et Holekamp, 2012 ; Thornton et

Samson 2012 ; Chow et al., 2017).

Les loups de cette étude étaient socialisés et donc recevaient leur nourriture des humains, ce qui a développé une certaine confiance entre l'animal et l'humain. Malgré cela, ils étaient tout de même plus indépendants que les chiens féraux ayant une mauvaise expérience vis-à-vis des humains lors de la résolution de ce problème. Même si une composante génétique a été trouvée, la durée que le chien passe à regarder l'humain serait plus dû à son expérience de vie car en connaissant le passé du chien concernant le dressage, son expérience globale avec les humains, qu'elle soit positive ou négative, et son environnement, il est possible de prédire la durée du regard porté à l'humain lors des tâches insolubles. Par exemple des chiens policiers, de sauvetage ou encore ceux pratiquant l'agility passent plus de temps à regarder l'humain contrairement aux chiens d'assistance, qui en général tentent de résoudre les tâches (solubles ou non) de manière plus autonome car ils sont formés pour être autonomes dans leurs choix lorsqu'ils travaillent (Passalacqua et al., 2011 ; D'Aniello et Scandurra, 2016).

D'ailleurs cette propension accrue à regarder les humains pourrait être défavorable pour des chiens féraux car leur capacité à résoudre des problèmes s'en retrouve diminuée (Udell, 2015). On a donc une dépendance conditionnelle envers l'humain, ce qui signifie que les humains ont habitué leur animal à être dépendant d'eux. Le chien sera donc moins enclin à rechercher lui-même la solution, sollicitant rapidement l'aide des humains. Ce qui engendre une inhibition conditionnée d'un comportement indépendant de résolution de problèmes. Il a été prouvé que les chiens augmentent leur interaction avec des jouets lors d'une présence humaine (Horn et al., 2013), ce qui pourrait réduire leur interaction avec des objets inconnus/interdits. Les chiens peuvent donc faire preuve d'une grande prudence lors de nouvelles tâches en inhibant les interactions indépendantes en l'absence de directives sociales. Aussi, le fait que les chiens persévéraient beaucoup plus longtemps lors d'encouragements humains soutient l'hypothèse du conditionnement. Les chiens entraînés à adopter un comportement indépendant de résolution de problèmes (de troupeau, d'assistance) auront sûrement des résultats différents et devraient être étudiés.

Il est intéressant de noter qu'une fois l'humain considéré comme partenaire social, la compréhension des signaux sociaux et la coopération avec celui-ci est presque égale avec les loups qu'avec les chiens. En effet, 2 loups socialisés ont montré une capacité similaire voire supérieure à la compréhension des signaux humains et utilisent l'alternance du regard aussi souvent que les chiens. Des études supplémentaires sont nécessaires afin de déterminer si les chiens féraux ne regardaient pas plus les humains par peur que pour recevoir de l'aide.

#### 4. Interactions avec les humains

De nombreuses études ont été faites afin de voir quel est le réel impact de la domestication sur les interactions chien-humain.

Une d'entre elle relativement connue est le test du « pointé du doigt ». Il consiste tout simplement à pointer un objet avec son doigt et observer comment réagissent les animaux. Il y a 3 niveaux de difficulté à ce test, le pointé-touché où la personne touche l'objet en question, le pointé proximal et distal où respectivement le doigt et l'objet sont séparés par environ 5 - 10 cm et 50 cm. Miklósi et collaborateurs (2003) ont réalisé une étude comprenant 3 exercices, dont 2 se sont basés sur ce test. Le premier consiste en 2 bols placés à 2m50 de l'animal. Dans un premier temps, l'expérimentateur montre en y déposant lentement le bout de viande dans quel bol est la récompense. Par la suite, l'expérimentateur dépose la viande dans un des bols et les inverse plusieurs fois afin que l'animal ne sache pas dans lequel se trouve le morceau de viande. Il va alors pointer le bon bol du doigt dans les 3 situations décrites plus haut (Miklósi et al., 2003). Les animaux testés ont 3 mois. Seuls 4 loups socialisés ont été testés et tous ont aussi bien réussi le test du pointé-touché que les chiens. Les animaux avaient 4 mois au début de l'expérience et 11 mois à la fin. En ce qui concerne le pointé proximal et distal la plupart des loups sont proches du groupe contrôle. Cependant, un des loups s'est démarqué dans l'expérience. Lors du premier test du pointé distal, le loup n'a pas réagi à l'indice donné par l'humain, il est allé chercher son bout de viande au hasard. Mais dans le dernier test qui est aussi un pointé distal, ce loup est passé d'une performance d'environ 50% à 80% de réussite. Le second exercice consiste en la même chose, sauf que la nourriture est cachée dans une poubelle dont l'accès à la viande est bloqué. Ici ils ont observé si les animaux se dirigeaient vers la bonne poubelle, combien de temps ils mettaient avant de regarder l'humain et pendant combien de temps ils le regardaient. Une variante à cet exercice a été faite et consiste en un grillage séparant les 2 extrémités d'une corde au bout de laquelle était placé un bout de viande. Cette corde était attachée et donc le bout de viande inaccessible. Les auteurs ont constaté que ce soit pour le test avec la poubelle ou celui avec la corde, les loups ont mis du temps avant de regarder les humains, voir les ont totalement ignorés. Seuls 2 loups sur 7 ont regardé vers les humains et dans ce cas là, ils ne les ont pas regardé longtemps. Ce ratio est l'inverse chez les chiens. Ces résultats suggèrent qu'une certaine pression de sélection facilitant les interactions sociales avec les humains a eu lieu (Coppinger et Coppingger, 2001). Les chiens passent beaucoup plus de temps à regarder l'humain et aussi se retournent plus rapidement vers lui (persévèrent moins sur la tâche). Hors, pour réussir l'exercice du pointage, regarder le haut du corps de l'humain est indispensable. Certains loups, malgré le petit échantillon, ont montré une prédisposition à établir un contact visuel. On suppose que c'est « ce genre » de loups qui a été sélectionné dans l'évolution car la communication inter-

spécifique est facilitée.

Une autre étude qui consiste en une réplique semblable de l'exercice précédent mais basée que sur le pointé proximal et distal momentané (Gácsi et al., 2009) a montré des résultats différents. Ici les animaux ont 2 mois et tous sont socialisés selon les mêmes méthodes que dans l'étude précédente. Le taux de réussite au pointé distal momentané est égal chez les louveteaux et chiots, par contre les louveteaux mettaient plus de temps à réussir l'exercice car ils regardaient moins l'expérimentateur et se débattaient plus. Pas de différences dans le pointé proximal où tous ont bien et rapidement réussi l'exercice. A 4 mois, les louveteaux montrent une plus grande volonté de coopérer mais malgré tout une différence est toujours présente par rapport aux chiots en ce qui concerne le pointé distal momentané. Cela montre que les loups réagissent moins que les chiens à une socialisation précoce. Donc même un environnement similaire ne suffit pas à atténuer les différences de performance qui ne seraient pas dues à une mauvaise compréhension des signes ostensifs dans un référentiel, mais à une difficulté de focaliser son attention sur l'humain. La domestication a donc développé la capacité des chiens à focaliser leur attention sur les humains (Hare et al., 2002). En effet, la coopération visuelle et l'attention focalisée, qui sont sous influence génétique, pourraient favoriser une meilleure compréhension des signaux de communication humains (Gácsi et al., 2009).

Bentosela et collaborateurs (2016) ont étudié l'origine du comportement de regard des chiens vers les humains lorsqu'ils étaient face à un problème insoluble. Pour indiquer à l'humain l'objet désiré, les chiens sont également capables d'alterner le regard entre l'humain et l'objet en question. Une autre observation suggère que les chiots contrôlent mieux que les louveteaux l'extinction de leurs pulsions afin de recevoir une récompense et montrent une attention accrue dès l'âge de 9 semaines (Gácsi et al., 2005). Par exemple, la nourriture est hors de portée mais à la vue de l'animal. Afin de l'obtenir ils doivent répondre à un ordre. Les chiots seront capables de se concentrer et d'obéir plus rapidement que les louveteaux qui s'agitent plus longtemps. Les chiens ont un niveau élevé de comportements prosociaux et de sensibilité sociale envers les humains. Les durées de contact plus longues peuvent offrir aux humains plus d'opportunités de renforcer ces comportements sociaux (Bentosela et al., 2016). L'apprentissage joue aussi un rôle important dans le développement de ces relations prosociales (Barrera et al., 2010). Dans cette étude (Bentosela et al., 2009), les chiens et loups socialisés ont été présentés à des inconnus en présence d'une personne connue. Ils ont aussi essayé de voir quelle était la durée du regard porté à l'humain lors d'un problème insoluble (nourriture visible mais pas accessible). Le résultat est le même pour le chien et le loup, seule la durée des interactions diffère. Les loups, de par leur tempérament indépendant, passent moins de temps avec les humains que les chiens et ils regardent moins longtemps que ceux-ci un humain qui les ignore lors du problème insoluble. Un des résultats de la domestication étant l'allongement de la

période sensible de la socialisation (Scott et Fuller, 1965 ; Trut, 1999), cela rendrait les proto-chiens plus faciles à apprivoiser et entraînerait de plus nombreuses interactions sociales prolongées et un comportement hyper-social. Comme biais, on pourrait penser au fait que les chiens et loups domestiqués n'ont pas la même expérience de vie. Ils peuvent choisir de moins interagir avec les humains, ce qui offre moins de possibilités de socialiser, aussi les humains inconnus rencontrés en dehors des expériences peuvent offrir une interaction différente en fonction de leur connaissance, peur, etc., de l'espèce. Des comportements comme sauter ou lécher le visage peuvent être moins tolérés qu'avec des chiens et l'encouragement à aller vers les inconnus peut être différent aussi. Mais en dépit de ces possibles différences dans la sociabilisation des louveteaux et des chiots, il a été montré que chez les chiens, malgré un niveau de sociabilité différent en fonction du lieu de vie (maison, refuge), il est possible de prédire la durée du regard qu'ils porteront à l'humain (Jakovcevic et al., 2012). Il est donc peu probable que différentes prédispositions sociales des chiens et des loups, si elles existent, fonctionnent de manière isolée. En conclusion, la sociabilité des loups diffère fortement de celle des chiens, même quand ceux-ci ont eu des performances similaires lors des tests de suivi des gestes humains. Dans ce contexte, l'humain est considéré comme partenaire sociale et donc le loup a appris que l'humain pouvait lui fournir des informations utiles concernant la nourriture. Cependant contrairement au chien pour qui il est une figure d'attachement, ce n'est pas le cas chez les loups, même socialisés (Topál et al., 2005). La figure d'attachement représente l'être vivant vers qui l'animal dirigera ses comportements d'attachements, qui ont pour objectif la recherche et le maintien de la proximité avec cette être vivant (van der Horst, 2011).

L'étude suivante de Miklósi et Topál (2013) présente une bonne suite à celle-ci. Certains comportements des chiens nous paraissent « infantiles » ou « humains » bien plus fréquemment que chez d'autres espèces, excepté les primates. Pour quelles raisons ? Les chiens auraient développé des compétences sociales spécifiques aux humains afin d'interagir avec eux, que l'on appelle « compétences sociales évolutives » ou encore « ressemblances humaines » (Hare et al., 2002). De plus, les relations chien-humain remplissent les critères du comportement d'attachement, c'est à dire approcher l'humain, considéré comme le fournisseur de soin, en période de détresse (physique ou émotionnelle, ce qui traduit une capacité d'empathie envers les humains, chose qui n'a pas été démontrée en intra-spécifique), utiliser l'humain comme une base sûre pour l'exploration, source d'informations, de protection et d'aide (Rajecki et al., 1978). Ces deux caractéristiques ne sont pas présentes entre loup et humain (Topál et al., 2005). Celles-ci offrent aux chiens une grande sensibilité pour capter les signes ostensibles engendrés par les humains. Même si on a vu dans les tests de pointage que certains loups sont aussi bons que les chiens, les auteurs pensent que les chiens présentent un type de fonctionnement socio-cognitif différent des loups. Ils comprennent que

le contact visuel désigne une volonté de communication de l'humain. Ils peuvent alors agir selon l'instruction reçue sans pour autant en comprendre le but et cette action sera d'autant plus efficace si le lien d'attachement est important (Kupán, et al., 2011). Le regard permet de bonnes interactions communicatives et donc une bonne synchronisation lors de tâches de coopération entre les 2 espèces. Ce lien d'attachement n'est pas présent avec le louveteau, même si sociabilisé depuis son plus jeune âge, seuls les chiots montrent une réponse affective positive au contact visuel et captent déjà avec une grande sensibilité les signaux ostensifs. Le développement de ces caractéristiques, attachement et communication, offrent au chien la capacité de participer à des interactions collaboratives complexes avec l'humain. Mais comment ces compétences ont-elles évolué ? On pense que les chiens n'ont pas développé de nouvelles compétences cognitives sociales en s'adaptant à la vie humaine (pas une adaptation évolutive à l'environnement social humain) mais que ces compétences sont présentes de base et l'augmentation du jeu (Hansen Weath, 2018) ainsi que la diminution de l'agressivité et de la peur leur permettent de s'exprimer (Hare et Tomasello, 2005) et favorise l'intégration aux groupes humains. Une autre théorie propose que ce sont des petits changements génétiques et non pas un changement fondamental qui affecteraient différents aspects de la socialité (Topál et al., 2009). En gros, les chiens et les humains ont en commun des éléments de compétence sociale et certains de ces éléments peuvent être considérés comme fonctionnant de la même façon que chez les humains (Miklósi et al., 2013).

L'ensemble de ses études présentent quelques faiblesses. Globalement, elles possèdent un faible effectif de chiens et/ou de loups lors des tests. Si les différences chien-loup seraient dues à des modifications génétiques induites par les niches écologiques et l'environnement social différent, il convient de tester génétiquement parlant les animaux avant de les inclure dans des expériences. Mais la variabilité génétique est loin d'être uniforme, que ce soit chez les chiens ou chez les loups. Chez le loup, le problème pourrait venir des nombreuses sous-espèces, présentant peut-être chacune des particularités génétiques et donc une grande variation au sein même de l'espèce *Canis lupus*. Chez les chiens, de nombreux facteurs ont causé des dérives génétiques. Certains animaux peuvent faire partie d'une population génétiquement isolée, comme les chiens des peuples nomades. Les croisements, une dépression génétique au sein d'une race, l'influence de la réglementation locale en ce qui concerne l'élevage, etc., (Larson et al., 2012) sont à l'origine de ces différences génétiques. Les grandes différences dans les niches écologiques en elles-mêmes sont aussi à prendre en compte.

## **Bibliographie**

- Aureli, F., Cords, M., Van Schaik, C.P., 2002. Conflict resolution following aggression in gregarious animals : A predictive framework. *Anim. Behav.* 64, 325–343.
- Baan, C., Bergmüller, R., Smith, D.W., Molnar, B., 2014. Conflict management in free-ranging wolves, *Canis lupus*. *Anim. Behav.* 90, 327–334.
- Baker, J.M., Morath, J., Rodzon, K.S., Jordan, K.E., 2012. A shared system of representation governing quantity discrimination in canids. *Front. Psychol.* 3, 1–6.
- Barrera, G., Jakovcevic, A., Elgier, A.M., Mustaca, A., Bentosela, M., 2010. Responses of shelter and pet dogs to an unknown human. *J. Vet. Behav. Clin. Appl. Res.* 5, 339–344.
- Bekoff, M., Allen, C., 1998. Intentional communication and social play : how and why animals negotiate and agree to play Animal play. Marc Bekoff, M., Byers, J.A. (Eds) In: *Animal Play: Evolutionary, Comparative, and Ecological Perspectives*. Cambridge and New York, Cambridge University Press, pp. 97–114.
- Benson-Amram, S., Holekamp, K.E., 2012. Innovative problem solving by wild spotted hyenas. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 4087–4095.
- Bentosela, M., Wynne, C.D.L., D’Orazio, M., Elgier, A., Udell, M.A.R., 2016. Sociability and gazing toward humans in dogs and wolves : Simple behaviors with broad implications. *J. Exp. Anal. Behav.* 105, 68–75.
- Bergmüller, R., Taborsky, M., 2005. Experimental manipulation of helping in a cooperative breeder : helpers ‘pay-to-stay’ by pre-emptive appeasement. *Anim. Behav.* 69, 19-28.
- Bonanni, R., Valsecchi, P., Natoli, E., 2010. Pattern of individual participation and cheating in conflicts between groups of free-ranging dogs. *Anim. Behav.* 79, 957–968.
- Bonanni, R., Natoli, E., Cafazzo, S., Valsecchi, P., 2011. Free-ranging dogs assess the quantity of opponents in intergroup conflicts. *Anim. Cogn.* 14, 103–115.
- Brubaker, L., Dasgupta, S., Bhattacharjee, D., Bhadra, A., Udell, M.A.R., 2017. Differences in problem-solving between canid populations: Do domestication and lifetime experience affect persistence? *Anim. Con.* 20, 717-723.
- Byosiére, S.E., Espinosa, J., Marshall-Pescini, S., Smuts, B., Range, F., 2016. Investigating the function of play bows in dog and Wolf Puppies (*Canis lupus familiaris*, *Canis lupus occidentalis*). *PLoS One* 11, 1–16, doi : 10.1371/journal.pone.0168570



- Byosiere, S.E., Espinosa, J., Smuts, B., 2016. Investigating the function of play bows in adult pet dogs (*Canis lupus familiaris*). *Behav. Processes* 125, 106–113.
- Cafazzo, S., Valsecchi, P., Bonanni, R., Natoli, E., 2010. Dominance in relation to age, sex, and competitive contexts in a group of free-ranging domestic dogs. *Behav. Ecol.* 21, 443–455.
- Chow, P.K.Y., Lea, S.E.G., Hempel de Ibarra, N., Robert, T., 2017. How to stay perfect : the role of memory and behavioural traits in an experienced problem and a similar problem. *Anim. Cogn.* 20, 941–952.
- Clutton-Brock, J. (Ed.), 1999. *A Natural History of Domesticated Animals*. Cambridge University Press, Cambridge, 238 pp.
- Colmenares, F., Hofer, H., East, M.L., 2000. Greeting Ceremonies in Baboons and Hyenas. In : Aureli, F., de Waal, F.B.M. (Eds.), *Natural conflict resolution*. University of California Press / Berkeley, California, pp. 94-96.
- Conradt, L., Roper, T.J., 2000. Activity synchrony and social cohesion : A fission-fusion model. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 267, 2213–2218.
- Conradt, L., Roper, T.J., 2003. Group decision-making in animals. *Nature* 421, 155-158.
- Conradt, L., Roper, T.J., 2005. Consensus decision making in animals. *Trends Ecol. Evol.* 20, 449–456.
- Coppinger, R., Coppinger, L. (Eds), 2001. *Dogs : A New Understanding of Canine Origin, Behaviour and Evolution*. Chicago University Press, USA, 352 pp.
- Coppinger, R., Coppinger, L. (Eds), 2016. *What is a Dog?* The University of Chicago Press, USA, 257 pp.
- Cords, M., Aureli, F., 2000. Reconciliation and relationship qualities. In : Aureli, F., de Waal, F.B.M. (Eds.), *Natural conflict resolution*. University of California Press / Berkeley, California, pp. 177-198.
- Custance, D., Mayer, J., 2012. Empathic-like responding by domestic dogs (*Canis familiaris*) to distress in humans : An exploratory study. *Anim. Cogn.* 15, 851–859.
- D’Aniello, B., Scandurra, A., 2016. Ontogenetic effects on gazing behaviour : a case study of kennel dogs (Labrador Retrievers) in the impossible task paradigm. *Anim. Cogn.* 19, 565–570.
- Darwin, C., 1868. *The Variation of Animals and Plants Under Domestication*. General Books, London, 186 pp.

- de Waal, F.B.M., van Roosmalen, A., 1979. Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5, 55–66.
- Doré, F. Y., Dumas, C., 1987. Psychology of animal cognition : Piagetian studies. *Psychol. Bull.* 102, 219-233.
- Enloe, L.J., 1988. Problem solving and delayed response performance of domestic dogs (*C. familiaris*) and hand-reared coyotes (*C. latrans*). Unpublished manuscript, Idaho State University.
- Essler, J., L., Marshall-Pescini, S., Range, F., 2017. Domestication Does Not Explain the presence of Inequity Aversion in Dogs. *Curr Biol.* 27, 1861–1865.
- Feddersen-Petersen, D.U., 2007. Social behaviour of dogs and related canids. In : Jensen, P. (Ed), *The behavioural biology of dogs*. Cabi Publishing, UK, pp. 105–119.
- Fiset, S., Nadeau-Marchand, P., J. Hall, N.J., 2014. Cognitive development in gray wolves : development of object permanence and sensorimotor intelligence with respect to domestic dogs. In : Horowitz, A. (Ed.), *Domestic Dog Cognition And Behavior. The scientific study of Canis familiaris*. 1<sup>st</sup> edition. Springer, USA, pp. 155-14.
- Fox, M. W., Stelzner, D., 1966. Behavioural effects of differential early experience in the dog. *Anim. Behav.* 14, 273–281.
- Fox, M.W., 1972. Socio-Ecological Implications of Individual Differences in Wolf Litters : a Developmental and Evolutionary Perspective. *Behaviour* 41, 298–313.
- Frank, H., Frank, M.G., 1982. Comparison of problem-solving performance of 6-week-old wolves and dogs. *Anim. Behav.* 30, 95–98.
- Frank, H., Frank, M.G., 1982. On the effects of domestication on canine social development and behavior. *Appl. Anim. Ethol.* 8, 507–525.
- Frank, H., Frank, M.G., 1985. Comparative manipulation test performance in ten-week-old wolves (*Canis lupus*) and Alaskan Malamutes (*Canis familiaris*) : a Piagetian interpretation. *J. Comp. Psychol.* 99, 266-274.
- Freedman, D. G., King, J. A., Elliot, O., 1960. Critical period in the social development of dogs. *Science* 133, 1016–1017.
- Freedman, A.H., Wayne, R.K., 2016. Deciphering the Origin of Dogs : From Fossils to Genomes. *Annu. Rev. Anim. Biosci.* 5, 281–307.
- Gácsi, M., Gyori, B., Miklósi, Á., Virányi, Z., Kubinyi, E., Topál, J., Csányi, V., 2005. Species-specific differences and similarities in the behavior of hand-raised dog and wolf pups in social

situations with humans. *Dev. Psychobiol.* 47, 111–122.

- Gácsi, M., Györi, B., Virányi, Z., Kubinyi, E., Range, F., Belényi, B., Miklósi, Á., 2009. Explaining dog wolf differences in utilizing human pointing gestures : Selection for synergistic shifts in the development of some social skills. *PLoS One* 4, 4–9, doi: 10.1371/journal.pone.0006584.
- Gácsi, M., McGreevy, P., Kara, E., Miklósi, Á., 2009. Effects of selection for cooperation and attention in dogs. *Behav. Brain Funct.* 5, 1–8.
- Geary, D.C., Berch, D.B., Koepke, K.M., 2014. *Evolutionary Origins and Early Development of Basic Number Processing*. 1<sup>st</sup> edition. Elsevier, Amsterdam, 400 pp.
- Hammer, K., 1984. Das Domestikationsyndrom. *Kulturpflanze* 32, 11–34.
- Hansen Wheat, C., 2018. *From wolf to dog : Behaviour evolution during domestication*. (Thèse de doctorat en philosophie de l'éthologie) Stockholms universitet : Stockholm, 31 p.
- Hare, B., Brown, M., Williamson, C., Tomasello, M., 2002. Supplemental Online Material - The domestication of social cognition in dogs. *Science* 298, 1634-1636.
- Hare, B., Tomasello, M., 2005. Human-like social skills in dogs? *Trends Cogn. Sci.* 9, 439–444.
- Hare, B., Wobber, V., Wrangham, R., 2012. The self-domestication hypothesis : Evolution of bonobo psychology is due to selection against aggression. *Anim. Behav.* 83, 573–585.
- Hebets, E.A., Papaj, D.R., 2005. Complex signal function : Developing a framework of testable hypotheses. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 57, 197–214.
- Hiestand, L., 2011. A comparison of problem-solving and spatial orientation in the wolf (*Canis lupus*) and dog (*Canis familiaris*). *Behav. Genet.* 41, 840–857.
- Horn, L., Huber, L., Range, F., 2013. The Importance of the Secure Base Effect for Domestic Dogs - Evidence from a Manipulative Problem-Solving Task. *PLoS One* 8, doi : 10.1371/journal.pone.0065296.
- Jakovcevic, A., Mustaca, A., Bentosela, M., 2012. Do more sociable dogs gaze longer to the human face than less sociable ones? *Behav. Processes* 90, 217–222.
- Kaulfuß, P., Mills, D.S., 2008. Neophilia in domestic dogs (*Canis familiaris*) and its implication for studies of dog cognition. *Anim. Cogn.* 11, 553–556.
- King, A.J., Douglas, C.M.S., Huchard, E., Isaac, N.J.B., Cowlshaw, G., 2008. Dominance and Affiliation Mediate Despotism in a Social Primate. *Curr. Biol.* 18, 1833–1838.
- Kiyokawa, Y., Kodama, Y., Takeuchi, Y., Mori, Y., 2013. Physical interaction is not necessary for

the induction of housing-type social buffering of conditioned hyperthermia in male rats. *Behav. Brain Res.* 256, 414–419.

Kubinyi, E., Bence, M., Koller, D., Wan, M., Pergel, E., Ronai, Z., Sasvari-Szekely, M., Miklósi, Á., 2017. Oxytocin and opioid receptor gene polymorphisms associated with greeting behavior in dogs. *Front. Psychol.* 8, 1520.

Kupán, K., Miklósi, Á., Gergely, G., Topál, J., 2011. Why do dogs (*Canis familiaris*) select the empty container in an observational learning task? *Anim. Cogn.* 14, 259–268.

Kutsukake, N., Castles, D.L., 2004. Reconciliation and post-conflict third-party affiliation among wild chimpanzees in the Mahale Mountains, Tanzania. *Primates* 45, 157–165.

Kutsukake, N., Clutton-Brock, T.H., 2008. Do meerkats engage in conflict management following aggression? Reconciliation, submission and avoidance. *Anim. Behav.* 75, 1441-1453.

Larson, G., Karlsson, E.K., Perri, A., Webster, M.T., Ho, S.Y.W., Peters, J., Stahl, P.W., Piper, P.J., Lingaas, F., Fredholm, M., Comstock, K.E., Modiano, J.F., Schelling, C., Agoulnik, A.I., Leegwater, P.A., Dobney, K., Vigne, J.-D., Vila, C., Andersson, L., Lindblad-Toh, K., 2012. Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 8878–8883.

Larson, G., Fuller, D.Q., 2014. The Evolution of Animal Domestication. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45, 115–136.

Marshall-Pescini, S., Cafazzo, S., Virányi, Z., Range, F., 2017. Integrating social ecology in explanations of wolf–dog behavioral differences. *Curr. Opin. Behav. Sci.* 16, 80–86.

Marshall-Pescini, S., Schwarz, J.F.L., Kostelnik, I., Virányi, Z., Range, F., 2017. Importance of a species' socioecology : Wolves outperform dogs in a conspecific cooperation task. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 11793–11798. <https://www.youtube.com/watch?v=SaijK-0VHc0>

Marshall-Pescini, S., Virányi, Z., Kubinyi, E., Range, F., 2017. Motivational factors underlying problem solving : Comparing wolf and dog puppies' explorative and neophobic behaviors at 5, 6, and 8 weeks of age. *Front. Psychol.* 8, 1–11.

Massen, J.J.M., Ritter, C., Bugnyar, T., 2015. Tolerance and reward equity predict cooperation in ravens (*Corvus corax*). *Sci. Rep.* 5, 1–11.

Mech, L.D. (Ed.), 1966 .Hunting behavior of timber wolves in Minnesota. *J. Mammal* 47, 347–348

Mech, L.D., 1970. The wolf : the ecology and behavior of an endangered species. *J. Mammal.*, 52,

644–647.

- Mech, L.D., 1994. Buffer Zones of Territories of Gray Wolves as Regions of Intraspecific Strife. *J. Mamal.* 75, 199–202.
- Mech, L.D., Smith, D.W., MacNulty, D.R., 2015. *Wolves on the Hunt: The Behavior of Wolves Hunting Wild Prey*. University of Chicago Press, Chicago, 187 pp.
- Miklósi, A.1., Kubinyi, E., Topál, J., Gácsi, M., Virányi, Z., Csányi, V., 2003. A simple reason for a big difference : wolves do not look back at humans, but dogs do. *Curr Biol.* 29, 763-766.
- Miklósi, Á., Topál, J., 2013. What does it take to become “best friends”? Evolutionary changes in canine social competence. *Trends Cogn. Sci.* 17, 287–294.
- Moretti, L., Hentrup, M., Kotrschal, K., Range, F., 2015. The influence of relationships on neophobia and exploration in wolves and dogs. *Anim. Behav.* 107, 159–173.
- Norscia, I., Palagi, E., 2011. Do wild brown lemurs reconcile? Not always. *J. Ethol.* 29, 181–185.
- Ovodov, N.D., Crockford, S.J., Yaroslav V. Kuzmin, Y.V., Thomas F. G. Higham, T.F.G., Gregory W. L.Hodgins, G.W.L., Johannes van der Plicht, J. 2011. A 33,000-Year-Old incipient dog from the altai mountains of Siberia : evidence of the earliest domestication disrupted by the last glacial maximum. *PloS ONE*, 6, 4-10, doi: 10.1371/journal.pone.0022821.
- Pang, J.F., Kluetsch, C., Zou, X.J., Zhang, A.B., Luo, L.Y., Angleby, H., Ardalan, A., Ekström, C., Sköllermo, A., Lundeberg, J., Matsumura, S., Leitner, T., Zhang, Y.P., Savolainen, P., 2009. MtDNA data indicate a single origin for dogs south of yangtze river, less than 16,300 years ago, from numerous wolves. *Mol. Biol. Evol.* 26, 2849–2864.
- Passalacqua, C., Marshall-Pescini, S., Barnard, S., Lakatos, G., Valsecchi, P., Prato Previde, E., 2011. Human-directed gazing behaviour in puppies and adult dogs, *Canis lupus familiaris*. *Anim. Behav.* 82, 1043–1050.
- Pellis, S.M., Pellis, V.C., 1996. On knowing it's only play : the role of play signals in play fighting. *Aggress. Violent Behav.* 1, 249–268.
- Peters, R., Mech, L.D., 1975. Behavioral and intellectual adaptations of selected mammalian predators to the problem of hunting large animals. In : Tuttle, R.H. (Ed.), *Socioecology and the psychology of primates*. Walter de Gruyter, pp. 474.
- Peters, R., 1978. Communication, cognitive mapping, and strategy in wolves and hominids. In : Hall, R.L., Sharp, H.S. (Eds), *Wolf and man : evolution in parallel*. Academic Press, New York, pp. 95–107.
- Peterson R.O., Ciucci P., 2003. The wolf as a carnivore. In: Mech, L.D., Boitani, L. (Eds), *Wolves :*

- Behavior, ecology, and conservation. The University of Chicago Press; Chicago, pp. 104-109.
- Petrazzini, M.E., Wynne, C.D.L., 2016. What counts for dogs (*Canis lupus familiaris*) in a quantity discrimination task? *Behav. Processes* 122, 90–97.
- Petrazzini, M.E., Wynne, C.D.L., 2017. Quantity discrimination in canids : Dogs (*Canis familiaris*) and wolves (*Canis lupus*) compared. *Behav. Processes* 144, 89–92.
- Preuschoft, S., van Schaik, C.P., 2000. Dominance and communication : conflict management in various social settings. *Nat. Confl. Resolut.* 77–105.
- Rajecki, D.W., Lamb, M.E., Obmascher, P., 1978. Toward a general theory of infantile attachment : A comparative review of aspects of the social bond. *Behav. Brain Sci.* 1, 417–436.
- Range, F., Möslinger, H., Virányi, Z., 2012. Domestication has not affected the understanding of means-end connections in dogs. *Anim Cogn.* 15, 597–607.
- Range, F., Jenikejew, J., Schröder, I., Virányi, Z., 2014. Difference in quantity discrimination in dogs and wolves. *Front. Psychol.* 5, 1–10.
- Range, F., Virányi, Z., 2014. Wolves are better imitators of conspecifics than dogs. *PLoS One.* 9, doi: 10.1371/journal.pone.0086559.
- Range, F., Ritter, C., Virányi, Z., 2015. Testing the myth: Tolerant dogs and aggressive wolves. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 0–7.
- Savolainen, P., Zhang, Y. ping, Luo, J., Lundeberg, J., Leitner, T., 2002. Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs. *Science* 298, 1610–1613.
- Schenkel, R., 1967. Submission: its features and function in the wolf and dg. *Am Zool.* 7, 319–329.
- Scott, J.P., Fuller, J.L. (Eds), 1965. *Genetics and the social behavior of the dog - the classic study.* University of Chicago Press, Chocago, 506 pp.
- Sherman, B., 2015. From wolves to dogs : genetics, cognitive, and dietary shifts. In : *Small animal – Behavior* (Ed.), proceeding of the annual North Carolina State College of Veterinary Medicine, Orlando, Florida, January, pp. 18-21.
- Sillero-Zubiri, C., Gottelli, D., 1995. Diet and feeding behavior of Ethiopian wolves (*Canis simensis*). *J. Mamm.* 76, 531-541 .
- Sterck, E.H.M., Watts, D.P., van Schaik, C.P., 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41, 291-309.
- Stöwe, M., Bugnyar, T., Heinrich, B., Kotrschal, K., 2006. Effects of group size on approach to novel objects in ravens (*Corvus corax*). *Ethology* 112, 1079–1088.

- Thalmann, O., Shapiro, B., Cui, P., Schuenemann, V.J., Sawyer, S.K., Greenfield, D.L., Germonpré, M.B., Sablin, M.V., López-Giráldez, F., Domingo-Roura, X., Napierala, H., Uerpmann, H-P., Loponte, D.M., Acosta, A.A., Giemsch, L., Schmitz, R.W., Worthington, B., Buikstra, J.E., Druzhkova, A., Graphodatsky, A.S., Ovodov, N.D., Wahlberg, N., Freedman, A.H., Schweizer, R.M., Koepfli, K.-P., Leonard, J.A., Meyer, M., Krause, J., Pääbo, S., Green, R.E., Wayne, R.K., 2013. Complete Mitochondrial Genomes of Ancient Canids Suggest a European Origin of Domestic Dogs. *Science* 342, 871–874.
- Thierry, B., 2000. Covariation of conflict management patterns across macaque species. In : Aureli, F., de Waal, F.B.M. (Eds.), *Natural conflict resolution*. University of California Press / Berkeley, California, pp. 106-128.
- Thornton, A., Samson, J., 2012. Innovative problem solving in wild meerkats. *Anim. Behav.* 83, 1459–1468.
- Topál, J., Gácsi, M., Miklósi, Á., Virányi, Z., Kubinyi, E., Csányi, V., 2005. The effect of domestication and socialization on attachment to humans : A comparative study on hand-reared wolves and differently socialized dog puppies. *Anim. Behav.* 70, 1367–1375.
- Topál, J., Miklósi, Á., Gácsi, M., Dóka, A., Pongrácz, P., Kubinyi, E., Virányi, Z., Csányi, V., 2009. The dog as a model for understanding human social behavior. *Adv. Study Behav.* 39, 71-116.
- Trick, L.M., Pylyshyn, Z.W., 1994. Why are small and large numbers enumerated differently? A limited-capacity preattentive stage in vision. *Psychol. Rev.* 101, 80–102.
- Trut, L., 1999. Early canid domestication : The Farm-Fox Experiment. *Am. Sci.* 87, 160.
- Trut, L., Oskina, I., Kharlamova, A., 2009. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model Domestication in evolutionary terms – from Darwin to the present day. *Natl. Inst. Heal.* 31, 349–360.
- Udell, M.A.R., 2015. When dogs look back: Inhibition of independent problem-solving behaviour in domestic dogs (*Canis lupus familiaris*) compared with wolves (*Canis lupus*). *Biol. Lett.* 11, 20150489.
- Utrata, E., Virányi, Z., Range, F., 2012. Quantity discrimination in wolves (*canis lupus*). *Front. Psychol.* 3, 1–9.
- van der Horst, F.C.P., (Eds), 2011. *John Bowlby – From psychoanalysis to ethology*. 1st edition. Wiley-Blackwell, West Sussex, 216 pp.

- van Kerkhove, W., 2004. A fresh look at the wolf-pack theory of companion-animal dog social behavior. *J Appl Anim Welf Sci.* 7, 279-85.
- Vanak, A.T., Gompper, M.E., 2009. Dogs *Canis familiaris* as carnivores : their role and function in intraguild competition. *Mamm. Rev.*, 39, 265-283.
- Ward, C., Smuts, B.B., 2007. Quantity-based judgments in the domestic dog (*Canis lupus familiaris*). *Anim. Cogn.* 10, 71–80.
- Watts, D.P., Colmenares, F., Arnold, K., 2000. Redirection, consolation, and male policing : how targets of aggression interact with bystanders. In : Aureli, F., de Waal, F.B.M. (Eds.), *Natural conflict resolution*. University of California Press / Berkeley, California, pp. 424.
- Zimen, E., 1987. Ontogeny of approach and flight behavior towards humans in wolves, poodles and wolf-poodle hybrids. In : Frank, H. (Ed.), *Man and Wolf*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 275-292.