

ORIGINE, ET CONSEQUENCES MORPHOLOGIQUES ET COMPORTEMENTALES DE LA DOMESTICATION DU CHIEN (CANIS FAMILIARIS)

**Maîtrise de Biologie des populations et des écosystèmes
Mention évolution, biodiversité et systématique**

membre du jury : Mr Lebbe, et Mr Tassy
maître de stage : Mr Goldberg

par CHARUEL fabrice
Septembre 1998
corrigé en Mai 2000.

"J'ai rencontré un chien et deux autres personnes. . . "
Boris Vian

Introduction

Le chien est le premier animal domestiqué par l'homme, il y a environ 12000 ans (datation selon les plus anciens fossiles découverts). L'homme, à cette époque, était encore un chasseur-cueilleur, en transition pour devenir agriculteur-éleveur. Ainsi le devenir du chien est intimement lié à l'évolution de l'homme, et vice-versa. Nous chercherons ici à mettre en évidence l'origine du chien et les conséquences de sa domestication. Tout d'abord, il nous faudra caractériser le chien, car la base du problème pour une reconstruction phylogénétique (de l'histoire des organismes) au niveau de l'espèce, est la définition même de l'espèce étudiée. Or la difficulté réside dans la très grande variabilité morphologique et comportementale du chien, et l'interfécondité des diverses espèces de *Canidés* (l'interfécondité entre les individus d'une même population ou des groupes de population est l'un des paramètres principaux de la définition de l'espèce). Puis nous exposerons les diverses hypothèses concernant les causes du rapprochement entre homme et chien. Nous mettrons en évidence les diverses étapes amenant à la domestication, et les diverses fonctions remplies par le chien. Ensuite, par des comparaisons, nous chercherons parmi l'ensemble des thèses développées, laquelle est la plus retenue sur "l'espèce-souche" du chien. Enfin, nous mettrons en évidence les différentes conséquences morphologiques et comportementales de la domestication sur le chien, ce qui nous amènera sûrement à de nouvelles ouvertures de recherches.

1) Caractéristiques du chien

Le chien, plus communément appelé *Canis familiaris*, est une espèce difficile à définir. Car la notion d'espèce est basée sur l'interfécondité des individus et la ressemblance (qui est à manier avec précaution). Or, le chien se croise aussi bien avec le loup (*Canis lupus*), le chacal (*Canis aureus*) et le coyote (*Canis latrans*). De plus, la notion d'espèce, de par la ressemblance des individus entre eux, peut se définir par un type plus ou moins représentatif de l'ensemble des individus. Or le type-chien sera assez loin de la plupart des races existantes. "L'archétype" du chien n'existe pas. L'espèce *Canis familiaris* est l'une des espèces les plus diversifiées. Le *Canis familiaris* va du Chihuahua au Danois (voir fig 1 et 2), il a migré avec l'homme dans presque tous les écosystèmes du globe. Sa variabilité ne comprend pas que sa taille ou son ornementation, mais aussi le nombre de doigts, le nombre de dents. Ce problème de type se retrouve chez d'autres espèces domestiques telles que le cochon. On peut alors être amené à se demander s'il faut faire une différence entre la classification des animaux sauvages et des animaux domestiques. D'autres problèmes se posent avec le concept d'espèce chez les animaux sauvages.

De plus, dans la définition d'espèce s'ajoute des notions de comportement, de zoogéographie (niches écologiques), des critères physiologiques, biochimiques et génétiques. Chez les *Canidés* sauvages et domestiques, il existe des barrières écologiques minimisant les cas d'hybridation. Ainsi, le chien peut se définir plus justement par le fait qu'il est dans une niche écologique spécifique (établie par l'homme).

Nous nous interrogerons dans un premier temps sur le rapprochement entre l'homme et le chien. Quelles sont les causes de l'installation du chien dans une nouvelle niche écologique ?

II) Hypothèse sur le rapprochement homme/chien

Comme nous l'avons dit précédemment, les premiers signes de rapprochement entre l'homme et le chien sont datés de 12 000 ans avant JC. Cette datation s'est effectuée à partir de fossiles retrouvés sur l'ensemble des continents et présentant des caractéristiques du chien et de la domestication (voir fig. 5 et 6).

Fossiles de chiens primitifs les plus anciens répartis sur tous les continents:

- Proche et Moyen Orient : 7000 ans avant JC
- Europe du nord : 7500 ans avant JC
- France : 7600 ans avant JC
- Amérique du nord : 9000 ans avant JC
- Japon, Irak : 12 000 ans avant JC
- Israël du nord : hommes et chien enterrés 12000 ans avant JC

Il faut faire la différence entre les fossiles avec des caractères morphologiques caractéristiques de la domestication et la période de domestication. En effet, il faut du temps avant qu'un changement environnemental ait une action sur la structure morpho-génétique d'une espèce (même si certains phénomènes peuvent être plus ou moins rapides). Il existe plusieurs hypothèses sur cette période de domestication du chien. Certains chercheurs mettent en évidence la possibilité d'un commensalisme entre homme et chien. Le commensalisme est une association de deux espèces différentes, profitable à l'une, et sans nuire à l'autre. Le chien profite des déchets évacués par l'homme, qui se sédentarise. L'homme quant à lui profite du chien commensal qui monte la garde contre les étrangers à la cité ou au bivouac, et les animaux sauvages. Ce comportement de garde découle de cette aptitude au commensalisme permettant au groupe de chiens, le développement de l'agressivité par protection de son territoire (en commun avec l'homme). Ainsi le commensalisme peut être perçu comme une étape précédant la domestication.

Un des faits qui appuie cette thèse est l'existence des chiens Pariahs qui sont des chiens sauvages vivant en commensaux autour des habitations. Ces chiens montrent un attachement à la cité et à ses habitants (ce rôle de sentinelle existe entre beaucoup d'autres espèces, ce n'est pas un fait exceptionnel !).

Lorenz (1987) va plus loin en émettant l'hypothèse qu'une ou plusieurs tribus d'hommes devenues errantes ont, pour bénéficier de cette protection périphérique, attiré les chiens avec de la nourriture. Ce qui pourrait constituer une première étape de la domestication : l'appivoisement (rendre "domestique", moins sauvage un individu issu d'une espèce sauvage. Cela ne concerne en aucun cas une partie ou l'ensemble d'une espèce, l'appivoisement est une notion individuelle, au contraire de la domestication). C'est une hypothèse séduisante, mais sans preuves concrètes. Mais il existe de nombreux animaux sauvages profitant de nos déchets et qui n'ont pas pour autant été domestiqués, tels les corbeaux, les vautours. . . En fait, le rapprochement entre l'homme et le chien a été possible car ce sont deux espèces ayant des systèmes sociaux proches. Selon S. G. Gould (1993), les espèces domestiques sont des espèces sociales avec des hiérarchies de dominance, et

l'appivoisement, une première étape de domestication consistant à reconnaître et reprendre pour soi les signaux de dominance d'une espèce donnée.

Ch. Lyell (1832) : "on n'aurait jamais essayé de domestiquer certains animaux s'ils n'avaient manifesté, à l'état sauvage, une certaine aptitude à seconder les efforts de l'homme. . . ils se conforment à la volonté de l'homme parce qu'à l'état sauvage ils avaient un chef auquel ils obéissaient . . . Ils ne renoncent nullement à leurs inclinations naturelles. . . Aucune espèce vivante à l'état solitaire n'a encore fourni de vraie race domestique. Nous ne faisons que développer à notre avantage certaines tendances qui poussent les individus de certaines espèces à se rapprocher de leurs congénères." Il faut remarquer que si une espèce sauvage a un système sociale à hiérarchie de dominance, elle n'est pas nécessairement domesticable par l'homme. Les Égyptiens ont tentés de domestiquer des hyènes, sans obtenir aucun résultat. Elles étaient au mieux apprivoisées.

Il y a donc un déplacement, une déviation des liens sociaux unissant les individus d'une même espèce, au profit d'une autre espèce. L'homme prend le rôle de "chef de meute" et/ou de "parents éducateurs". De par ce principe, assez peu d'animaux sont domesticables par l'homme : ce sont évidemment en grande majorité des mammifères.

L'homme a domestiqué le chien mais pour quelles fonctions ? Reste à savoir s'il y avait au départ une intentionnalité dans la domestication du chien. Comme nous l'avons vu précédemment, avant l'appivoisement et la domestication, le chien était commensal par rapport à l'homme. Ce commensalisme autour des cités laisse à penser que la première fonction était la garde (qui n'est pas une fonction inculqué au chien par l'homme). L'homme à l'âge de pierre devient, en se déplaçant vers le Nord, plus sédentaire. Il construit des cités lacustres (sur des lacs). Ainsi, le chien a pu évoluer vers des notions de propriétés et de "maître" par rattachement à un endroit fixe. On a retrouvé des fossiles de chiens des tourbières enterrés avec des hommes dans les cités lacustres. Ainsi, la domestication s'est faite avant et/ou pendant la vie en cité.

D'autres hypothèses sont faites sur les premières fonctions du chien. Lautard (1909), imminent spécialiste des animaux domestiques, écrit : "Quand Dieu eut créé la femme, il se dit, la femme sera changeante, coquette, perfide et rendra l'homme malheureux. Alors il créa le chien pour consoler l'homme. "

Plus sérieusement, Lorenz (1987), partant du principe que les premiers chiens étaient commensaux pense que si le chien suit l'homme, il le suit à la chasse. Il associe alors cette activité à l'homme et par voie de conséquences à son propre nourrissage (l'inverse est envisageable, c'est à dire que l'homme a très bien pu profiter de l'activité de chasse des chiens pour son propre nourrissage). La récompense lors de la chasse est un bon moyen de créer des liens.

En Scandinavie, il existe des gravures rupestres (de Multane) datées de l'âge de bronze, représentant l'utilisation d'un chien pour la chasse au cerf ("la grande chasse au cerf" de Massleberg).

Clutton-Brock J. (1976) pense que le développement d'instrument de chasse à distance tel que arc et flèches est directement lié à l'utilisation du chien comme auxiliaire de chasse.

Des fossiles montrent que les *Canidés* et les hommes au Pléistocène sont régulièrement en contact, car ce sont deux espèces sociales ayant un grand nombre d'espèces-proies en commun.

Dechambres (1952), après études des différentes caractéristiques de traîneaux, montre que le mode d'attelage est d'abord adapté aux chiens et que celui des rennes est repris sur le précédent.

En fait, tous ces exemples montrent que le chien a rapidement été utilisé pour de très diverses fonctions : chasse, garde, trait, nourriture et religion. Le chien est apte à beaucoup d'usages de par sa morphologie et son comportement. Et c'est peut-être cette grande capacité qui a fait du chien un animal domestique répandu partout dans le monde.

Les fonctions premières du chien, les plus pertinentes, restent la chasse et la garde. Le chien est utilisé comme une extension, comme l'expression de notre bestialité suite à l'abandon de notre état de prédateurs (Poplin,1986).

Quel prédateur, quel canidé sauvage, est l'ancêtre du chien ? Nous allons ainsi chercher avec quelle espèce actuelle le chien a son ancêtre commun le plus proche.

III) Origine(s) du chien

Comme nous l'avons vu, l'espèce *Canis familiaris* et plus généralement l'ensemble des espèces de la famille des *Canidés* sont des notions difficiles à définir. "Il n'y a aucune preuve qu'un croisement entre des *Canidés* d'espèces différentes soit resté infécond" (Huxley).

Malgré cela, selon les philologues, toutes les peuplades font la distinction entre chien, loup, renard et chacal. L'intérêt de chercher des caractères pertinents pour faire les différences (en cherchant à définir spécifiquement le chien) entre ces divers *Canidés*, est de trouver en fin de compte, à l'aide de ces données, de qui descend le chien.

L'origine du chien est l'objet de nombreuses interrogations depuis longtemps. Jusqu'au 18ème siècle, les créationnistes acceptent l'unité de l'origine des races de chien (le chien a été créé pour l'homme).

Puis viens l'époque des grandes explorations et de la découverte du chacal. Cette nouvelle pièce dans le puzzle est source de nombreuses contestations. En ressort alors plusieurs hypothèses sur "l'espèce-souche" du chien :

- la forme sauvage souche a disparu.
- la forme souche est soit le loup, soit le chacal, soit les deux.
- chaque race de chien descend d'un prototype sauvage.

Longtemps en faveur de la pluralité des origines, fût fait le constat que les chiens domestiques et les *Canidés* sauvages se ressemblaient dans les mêmes régions. On sait maintenant que des espèces différentes soumises aux mêmes contraintes environnementales, et ayant les mêmes

niches écologiques, peuvent tendre à avoir des ressemblances morphologiques. Mais ce ne sont en aucun cas des signes de liens de parenté.

A cette époque, il existe de nombreuses difficultés dans la nomenclature des *Canidés*. Par exemple, le *Caberu simensis* est classé par Brehms parmi les chiens, par Trouessart parmi les loups, et par Hilzheimer parmi les chacals. Ceci met en évidence le manque de caractères distinctifs des *Canidés*. En règle plus générale, la classification des Carnivores n'est pas très bien discriminée, car les divers ancêtres ont des rapports étroits (c'est à dire que la distinction entre les différents taxons, groupes, n'est pas toujours évidentes).

Regardons d'un peu plus près la phylogénie des Carnivores (voir dendrogramme, ce n'est pas une phylogénie mais cela appuie les hypothèses phylogénétiques fig. 9) jusqu'au genre *Canis*.

Parmi les *Canidés* on trouve, dans les temps les plus anciens, une grande abondance de la sous-famille des *Cuoninés*. Elle sera ensuite supplantée et reléguée à la périphérie par la sous-famille des *Caninés*, dont le genre *Canis*. Les premières traces du genre *Canis* date du Pliocène.

Puis à -12000 ans avant JC se retrouve les plus anciennes traces du chien.

Très rapidement, on trouve des ossements de chien très diversifiés (voir précédemment). Fin Néolithique à Vence dans les grottes de Calmette, Bourguignat (1829-1892) a trouvé des squelettes de Basset, de chien courant (tels que des lévriers), de chien d'arrêt, de chien de berger, de chien-loup et de Dogues (voir fig. 1 et 2). Il faut remarquer qu'à l'époque, le mot d'ordre était de montrer par les fossiles l'existence de diverses espèces de chien; et d'homme!? Ces découvertes fossiles ne sont donc pas à prendre pour argent comptant, mais plutôt comme déjà le signe d'une petite diversité.

On retrouve aussi des traces du chien parmi les hommes principalement en zone méditerranéenne, côté Afrique et Moyen-Orient :

- Égypte (-7500 ans avant J-C) : sculpture mettant en scène des chiens pariahs à la suite d'un troupeau. (Les Pariahs sont des chiens sauvages localisés de nos jours dans de nombreuses zones géographiques de l'Ancien Monde). Les mêmes chiens sont retrouvés momifiés (Lotard et Gaillard par S. J. Gould-1993).

- -6000 ans avant J-C, à l'époque sumérienne chez les Assyriens, il existe un bol orné représentant une chasse au sanglier dans les marais de Babylone. Le chien représenté à la queue relevée et enroulée, et les oreilles tombantes (caractéristiques de la domestication).

- On trouve aussi des fossiles en Allemagne et au Danemark (-9500- -10. 000 ans avant J-C), avec deux races de chien : une grande et une petite. La grande race pourrait être un croisement entre la petite race et le loup. La petite race a quant à elle de nombreuses ressemblances anatomiques avec le Dingo.

L'ensemble de ces données ne nous permettent pas encore de répondre à la question de l'ancêtre du chien. Examinons alors, les différents éléments en faveur du chacal, du chien sauvage et/ou du loup.

- le chacal (*Canis latrans*):

Par la découverte au 18ème siècle du chacal lors des grandes explorations, la question de l'origine du chien prend un nouvel essor. Le chacal, plus particulièrement le chacal doré, a été considéré l'un des ancêtres les plus probables du chien. Différents facteurs jouaient en faveur de cette hypothèse:

- découverte de momies égyptiennes
- Mont Carmel: crânes de chacal néolithiques (Petter-1973)

De plus, le chacal selon de nombreux auteurs, est plus facilement apprivoisable que le loup (première étape de la domestication).

Selon Keller et Hubert (1976), les chiens nordiques ont des caractères crâniens et dentaires du loup, alors que les chiens méditerranéens sont plus proche du chacal. Ce qui sous-entend que l'origine première du chien est le chacal, car le loup a migré vers le Nord, et est devenu le loup nordique. Or les traces de "loup" dans le chien ne sont qu'au Nord.

En fait ces rapprochements par similitude globale du crâne, peuvent être dus à des caractères adaptatifs similaires. De plus les crânes du Mont Carmel ont été récemment re-identifié comme n'étant pas des crânes de chacal, mais de loup d'Arabie (*Canis lupus arabs*). Et la domestication a eu lieu bien avant la Grande Égypte. Rien n'empêche l'apprivoisement du chacal (surtout quand on connaît sa signification religieuse), les égyptiens avaient beaucoup d'autres animaux apprivoisés tels que les guépards, les hyènes . . .

Le crâne du chacal est en moyenne plus petit que celui du chien. Or la domestication a pour conséquence, la réduction de la taille du crâne chez les espèces domestiqués dont on connaît les ancêtres (Petter-1973).

Lorenz (1987), ne croyant pas à l'exclusivité du loup du Nord comme ancêtre du chien, penchait en faveur du chacal doré, thèse appuyée par l'hypothétique localisation des premiers chiens plutôt au Moyen-Orient et en Afrique). Mais dans ses textes, il n'est pas fait mention des loups du Sud! Est-ce par manque d'information ? Nous reviendrons dans un prochain paragraphe sur le loup du Sud, où par comparaison, seront mis en évidence d'autres arguments en défaveur du chacal.

-les chiens sauvages :

Un des autres *Canidés* candidat est le chien sauvage. Par l'existence de ces chiens, la question qui se pose est : ces chiens ont-ils tout d'abord été domestiqué, et sont retourné à l'état sauvage ? Ou, y-a-t-il eu en premier lieu des chiens sauvages, puis la domestication?

Les chiens sauvages sont appelé les chiens marrons (Lorenz-1987), ou les Pariahs. Lorenz (1987) les définissait comme des chiens ayant échappé à la domestication. Ils sont faciles à apprivoiser.

De plus, comme nous l'avons déjà vu, Petter (1973) évoque les fossiles en Allemagne et au Danemark, de deux types de chiens dont une petite race avec d'importantes ressemblances morphologiques avec les Pariahs. Est-ce un signe de lien de parenté ou des contraintes environnementales identiques?

Cette "petite race" est rattaché à différents sites archéologiques :

- -4000 ans avant J-C dans des habitations lacustres (sur des lacs) en Suisse.
- sites néolithiques en Grande-Bretagne et au centre de l'Europe.
- âge de bronze: "chien de berger".

Les Pariahs se retrouvent aujourd'hui en Asie Mineure, dans le Sud de l'Himalaya, Inde, Bornéo, Sumatra, Océanie, Afrique et Europe (sur le pourtour méditerranéen). Le dingo d'Australie dériverait en fait des Pariahs (voir fig. 3 et 4).

On constate que les Pariahs vivent en commensaux autour des cités. Ils n'ont en général, pas d'ergot, les oreilles droites mais moins mobiles que le loup et le chacal.

Les Pariahs ont une grande constance anatomique et morphologique, malgré une grande variété des aires occupés. De ce fait, il ne répond pas à la grande variabilité du chien. Petter pense que les Pariahs et les Dingos actuels descendraient du loup d'Inde (petite taille, dents carnassières courtes, pelage court). Ceci ne permet toujours pas de dire avec certitude si le chien descend ou non des Pariahs.

Assez peu d'études comparatives sur le comportement et la morphologie des Pariahs et des chiens domestiques ont été faites (même la classification des Pariahs reste une *terra incognita*).

Il est assez difficile de dire si le chien a dérivé du Pariah, ou si les Pariahs se sont différenciés parmi les *Canidés* bien avant la domestication (les informations sur les Pariahs sont encore très nouvelles). Ainsi le chien dériverait d'un autre Canidé. Le dernier candidat à ce poste est le loup.

- le loup (*Canis lupus*):

On remarque que le loup s'est diversifié partout dans le monde (voir figure 7), avec une forte variabilité locale (Poplin,1986). Pour simplifier, on peut séparer l'espèce loup en deux sous-catégories : le loup du Nord et le loup du Sud (voir fig 3 et 4). Des fossiles datés à -500. 000 ans avant J-C, sont comparables aux loups modernes du Sud (*Canis lupus pallipes* et *arabs*). On en déduit que le loup du Sud est plus primitif que le loup du Nord.

Cette grande diversité du loup est hypothétiquement à mettre en corrélation avec la grande variabilité du chien. On sera amené à considérer plus tard le loup comme ancêtre du chien. Et

pour reprendre l'image du polyèdre de Galton (Gould,1993): Le loup et le chien auraient des structures polyédriques homologues. En fait, selon Galton, l'organisme, l'espèce est représentée métaphoriquement, par un polyèdre (structure géométrique tridimensionnelle possédant un nombre variable de facettes : le carré est un polyèdre à six faces). Galton considère les facettes comme les réponses possibles (qui sont délimités par les contraintes internes propre à chaque espèce) de l'organisme aux contraintes environnementales, et la facette sur laquelle est posé l'organisme comme l'état actuelle de l'organisme. "Ce polyèdre ne bougera pas, à moins que la sélection ne le pousse très fortement (. . .) la réponse du polyèdre à la sélection, est limitée par les contraintes de sa morphologie"(Gould,1993). Cette métaphore "conduit à la conclusion logique que les directions réellement prises par le changement évolutif, résultent de l'interaction dynamique entre la poussée externe et les contraintes internes"(Gould,1993). Une espèce représentée par un polyèdre à peu de facettes est une espèce avec des contraintes internes morphologiques et comportementales fortes. Les réponses aux changements environnementaux seront plus « difficiles ».

On rapproche aussi l'ancêtre du chien du loup sur des similitudes structurales, telles que la forme des dents carnassières, les protéines du sérum, . . .

La mesure des différences entre les séquences d'ADN mitochondrial (qui évoluent rapidement, et permettent de mettre en évidence les phénomènes de micro-évolution, au niveau de l'espèce) est faite entre le chien, le loup et le coyote:

- chien/loup=0,2%
- chien/coyote=4% (Petter)

Suite à des études immunologiques, on constate que les liens de parenté sont équidistants du chien, pour le loup du Nord et le coyote. Comme le loup du Sud est plus primitif que le loup du Nord, et que le loup et le coyote se sont séparés peu avant le chien et le loup (confirmé par l'existence du loup du Sud comme étape évolutive précoce);on peut conclure que le chien dériverait du loup du Sud. Mais attention, le chien descendrait sûrement d'une ou plusieurs petites populations locales marginales. On constate à ce propos, que le troisième et quatrième orteils du loup du Sud est fusionnés, ce qui n'est pas le cas des chiens primitifs. Cette fusion sur l'ensemble de la population des loups indiens (*Canis lupus pallipes*) est de 100 %, et chez les loups de la péninsule arabe (*Canis lupus pallipes* et *arabs*) est de 80-90%.

Une des différenciations morphologique séparant le chien de la plupart des autres *Canidés* se fait grâce à l'articulation coronoïde de la mâchoire inférieure. Suite à des comparaisons des races primitives de chien avec différentes sous-espèces de loup, on constate que cette articulation se rapproche de celle du loup de la péninsule ibérique, de l'Est, Sud et Centre asiatique (Gould-1993) (voir fig. 8).

Petter montre aussi qu'après élevage de loups apprivoisés en captivité, il y a une régression d'un groupe de caractères morphologiques. Ces nouveaux caractères sont proches des attributs des chiens primitifs, tels que la réduction de la taille, le raccourcissement de la face avec fermeture de l'angle fronto-nasal (nous développerons plus tard ces caractéristiques de la domestication).

Ainsi, nombreux sont les rapprochements morphologiques, physiologiques et génétiques qui existent entre le loup, plus particulièrement le loup du Sud, et le chien. Des études comportementales appuient cette parenté.

Zimen (1981) a comparé le comportement du loup du Nord et du caniche, choisi comme "type" du chien. Le caniche réalise ses tâches avec moins d'agilité et moins d'énergie. On retrouve dans le comportement du chien adulte, les caractères d'un jeune loup (persistance de comportements juvéniles?).

Chez le loup adulte il y a deux pics d'activités : le matin et le soir (l'aube et le crépuscule). Chez le jeune loup comme chez le chien, ces deux pics sont beaucoup moins distincts.

La structure sociale et les modes de communication du chien et du loup sont très proches. Ce sont toutes les deux, des sociétés hiérarchiques, où les individus s'informent réciproquement de leur rang par des manifestations vocales, faciales et posturales. Ces signaux qui expriment l'ascendance ou la soumission, sont en partie identifiables par l'homme (Morey 1996).

En vie sauvage, les louveteaux apprennent à chasser en meute avec les adultes. Si les petits sont privés de cet apprentissage, ils sont alors tributaire des dons de leur "maître".

Ainsi donc le chien aurait de fort lien avec le loup ,et plus particulièrement avec la morphologie et le comportement des jeunes (nous reviendrons là-dessus au paragraphe sur la morphométrie). De plus il existe de nombreux traits comportementaux rapprochant encore une fois le chien du loup du Sud.

Les loups du Sud ont des vocalisations avec des aboiements perçants et courts. Leur structure sociale est plus souple, moins marqué que celle du loup du Nord. Ils tendent à chasser et à mener une vie de couples ou en petites meutes (ce qui les rapproche aussi du coyote et du chacal). En captivité, il tolère plus l'entassement que les loups du Nord.

Les loups d'Israël sont plus des chasseurs opportunistes que exclusivement des prédateurs. Ils récupèrent des carcasses, des décharges. . . et donc ne dépendent pas d'un gibier, d'un nombre de proies comme c'est le cas pour le loup du Nord. On peut alors se demander si la "chasse opportuniste" ne serait une étape précédent le commensalisme (mais dans le règne animal les chasseurs opportunistes ne sont pas et n'aboutissent pas nécessairement à un commensalisme).

L'ensemble de ces données morphologiques et comportementales nous amènent à l'hypothèse forte que les chiens seraient issus d'une ou plusieurs populations de loup du Sud localisés en Afrique du Nord et au Moyen-Orient. Précisons tout de même que les études comportementales ne permettent en aucun cas de construire des phylogénies, mais par contre elles permettent d'avoir une vision plus fine et plus appuyée des liens de parenté préétablis.

Données de dernières minutes : «Carles Vila dans la revue Nature (université de Californie Los Angeles) a réalisé l'étude du matériel génétique de 27 populations de Loups (162 bêtes) et de 67 races de chiens. Quelques coyotes et chacals, membres de la famille des canidés, ont fait également parti de cette étude.

Verdict : Le Canis Lupus serait l'unique ancêtre du chien ».

Revenons donc aux caractères morphologiques et, plus particulièrement une nouvelle méthode d'analyse :

- **morphométrie**:(c'est l'étude de la forme des organismes. La forme est considéré comme composé de deux facteurs : la taille et la conformation).

Les études seront faites sur les fossiles de l'ancêtre du chien.

Parmi les races de chien actuelles on remarque une très grande variabilité (déjà mentionnée précédemment). Ainsi, déterminer des caractères pertinents revient à se demander s'il existe des lois régissant les formes et les dimensions, si la variabilité du chien n'est pas déterminé par un minimum de caractères, si "les déterminismes héréditaires et les legs historiques contraignent la sélection naturelle à s'exercer sur un registre, toujours variables mais plus restreint, de formes préférentielles" (Gould 1993).

Wayne (1986) fit des mesures de variations des dimensions en longueur de la tête (de la face, du crâne et de la mâchoire) (voir fig 13). Il constate qu'il y a peu de variation: les modèles structuraux ontogénétiques (du développement de l'organisme) et inter-spécifiques sont similaires. De plus pour une taille donnée, il y a peu de variations d'une race à l'autre, d'une espèce à l'autre.

Ceci montre que certains caractères sont plus ou moins invariables(mis à part par le facteur taille) chez les *Canidés*, et entre les chiens. La longueur des éléments de la tête n'est pas un caractère pertinent pour distinguer les *Canidés* entre eux. Il y a des limites intrinsèques à la variation.

"En dépit d'une variabilité considérable dans le moment, les lieux et les conditions d'apparition des races de chien, les rapports de longueur des différents éléments crâniens sont à peu près constants. Toutes les petites races sont des nains allométriques exacts en ce qui concerne la longueur respective des éléments crâniens. Il n'est guère vraisemblable qu'une relation morphologique de ce type ait directement résulté de la sélection des éleveurs. L'absence de variations dans le programme de développement semble une meilleure explication. " (Gould 1993). Selon Gould l'allométrie est l'étude des changements de formes associés aux variations de dimensions.

Par contre, on constate une très grande variabilité de la largeur du crâne parmi les différentes races de chien.

Morey (1996) a fait des comparaisons entre chiens préhistoriques (de -7000 à -3000 ans avant J-C, sur 65 spécimens) issus de cités où l'homme était encore chasseur-cueilleur (minimisant ainsi les possibilités d'élevage), et des *Canidés* sauvages (222 spécimens) dont le loup gris, le loup roux, le coyote et le chacal (voir fig 12 et 14). Il fait une comparaison allométrique par un rapport de largeur et longueur du crâne. On voit alors que le chien se rapproche du jeune loup. Ainsi le chien adulte, en tout cas pour beaucoup de races, est comme un louveteau. Il a gardé des caractères morphologiques juvéniles. C'est ce qu'on appelle la pédomorphose, la néoténie qui est de façon plus générale, la tendance à garder des caractères juvéniles aussi bien morphologiques que comportementales à l'état adulte (voir fig 10 et 11).

La néoténie est une caractéristique de la domestication, on la retrouve chez d'autres espèces domestiqués comme le porc.

Les caractères néoténiques "tendent à se maintenir en tant qu'un tout dans le cadre d'une trajectoire ontogénétique standard" (Wayne 1986).

Ainsi, "si les variations du programme de développement constituent la matière première à laquelle font appel les sélectionneurs, alors les stades juvéniles propres à une espèce sauvage, constituent le réservoir principal des changements qu'elle peut éventuellement subir au cours de l'évolution." (Gould 1993) (à raccrocher à la métaphore du polyèdre de Galton : le chien et le louveteau serait des polyèdres à multiples facettes, c'est à dire qu'ils ont un très large éventail de réponses adaptatives). La sélection visant à retenir un comportement juvénile conduit à retenir certains traits de la morphologie juvénile (et vice-versa).

On en conclut que de nouvelles méthodes d'analyse, telles que la morphométrie, permettant de rendre pertinent ou non les caractères; et de nouveaux concepts tels que la néoténie, amènent sur de nouveaux champs de vision, de nouvelles perspectives sur l'origine du chien. Les analyses d'allométrie confirment la parenté entre loup et chien, mais en plus elles mettent en évidence une des conséquences les plus importantes de la domestication : la néoténie. (Il reste encore beaucoup d'interrogations sur l'origine des chiens sauvages).

Que représente la néoténie en terme de caractères morpho-éthologiques comme conséquence de la domestication du chien.

IV- Conséquences morphologiques et comportementales de la domestication du chien

Une des caractéristiques permettant de distinguer le chien des autres *Canidés*, est l'articulation coronéide de la mâchoire inférieure. Chez le chien, elle est mince, recourbé vers l'arrière avec une saillie visible (chez les autre *Canis*, elle est plus large et plus ou moins arrondie).

Selon Morey (1996), la domestication du chien est caractérisée par une colonisation d'une nouvelle niche écologique d'un petit nombre d'individus dans un grand espace. La population a alors une croissance rapide (peu ou pas de limites d'espace et de ressources alimentaires). Dans ce cas, la sélection peut favoriser l'abaissement de l'âge des premières reproductions (théorie des cycles), qui est un moyen efficace d'augmenter la fécondité. La maturité sexuelle des loups est de deux ans, alors que chez le chien, elle est entre six et douze mois. Par contre le temps de gestation n'est pas affecté. Il est d'environ soixante-trois jours chez la chienne, la renarde, la louve et la chacale.

Cette maturité sexuelle précoce est un signe de néoténie. Il y a d'autres signes morphologiques de la néoténie, des caractères de juvénilité (voir fig 10 et 11): les poils courts, la queue retroussée, les oreilles tombantes, le raccourcissement, ou plutôt un non-allongement de la face (du museau), le crâne bombé, une réduction général de la taille du squelette.

La petite taille est peut-être due à des modifications alimentaires des premiers chiens, où l'avantage serait donné aux petits, car ils ont des besoins nutritionnels moindres.

On peut ajouter à cette liste des caractères découlant de la domestication, des changements (ou des non-acquisitions) du comportement chez le chien adulte.

Selon Dechambres (1952) : "les chiens qu'on a maintenu sur un certain travail génération après génération, possèdent une aptitude pour ce travail, surtout quand pour continuer l'espèce, on a sélectionné les meilleurs sujets". Ceci suppose qu'à long terme, il existe des transmissions héréditaires de modifications comportementales consécutives au dressage. C'est une vision simpliste de l'hérédité, il faut tenir compte des contraintes internes des individus. L'intégration de caractères éthologiques dans le génome n'est pas un fait acquis. Mais il est vrai que tous les labradors aiment l'eau!

Les premières semaines d'un chiot (comme celles du louveteau et de l'enfant) jouent un rôle décisif dans la formation des liens sociaux avec d'autres chiens et/ou l'homme (Petter-1973).

Selon Lorenz, les liens unissant le chien à son "maître", procèdent des liens unissant le chiot à sa mère (conservation de caractères juvéniles). Et la "fidélité" du chien découle de sa "loyauté" du clan, au chef de meute. Un louveteau apprivoisé sera affectueux et dépendant de son "éducateur-nourrisseur". Mais il cherchera les coins sombres, sera inhibé devant la traversée d'un espace libre, et aura peur des étrangers (on parle de Angstbeisser = "celui que la peur fait mordre") (Lorenz-1987).

Lorenz (1987) classait ainsi les divers chiens : le chien-chacal considérerait son "maître" comme un substitut de parent; et le chien-loup considérerait son "maître" comme le chef de meute.

De par les caractères néoténiques, on peut en fait considérer le chien comme étant un loup "bloqué à l'adolescence". Ainsi, plus clairement, le statut du "maître" est un compromis entre le substitut de parent et le chef de meute (en admettant que la balance peut pencher plus d'un côté que de l'autre, d'un individu à l'autre).

Étudions alors une comparaison entre chien de rassemblement de bétail, et chien-gardien de troupeaux.

Les chiens "rassembleurs" ont un rôle assez proche de la prédation. On ne détecte en général chez eux, aucun caractère néoténique. Ils ont des traits morphologiques et comportementaux d'adulte. Alors que les chiens "gardiens" ont un comportement, même vis-à-vis des moutons, semblables à celui des chiots avec d'autres chiens. C'est à dire qu'ils lèchent la face (demande ou ritualisation du nourrissage), poursuivent et mordillent, chevauchent dans le jeu, et simulent l'acte sexuel. Ils ont en général des caractères morphologiques néoténiques (Gould 1993).

Revenons à des comparaisons chien/loup. Suite à une étude d'éthologie comparée entre caniche et loup du Nord, on constate que le chien se comporte comme un louveteau. Il cherche fréquemment l'attention, joue, rampe, gémit, aboie. Le loup adulte se défait de l'ensemble de ces comportements. Le caniche quant à lui a perdu, ou plutôt n'a pas acquis un contrôle strict de ces mouvements, l'intensité dans beaucoup de formes d'expression, la

complexité sociale, de nombreux symboles de communication par mouvements de la face et de la queue. L'aboïement du chien est une vocalisation simplifiée avec un contenu informationnel réduit. Ceci s'explique par les moindres besoins à communiquer avec ses congénères (Zimen-1981).

De plus, le chien a un seuil auditif plus élevé (c'est à dire que le seuil de déclenchement de l'audition nécessite des sons plus forts), des réactions plus faibles à divers stimuli. Tout cela concorde avec une baisse de la capacité d'évaluation de l'environnement.

Il existe des exceptions (comme à toutes règles) : certains chiens domestiques hurlent et grognent; et quelques chiens sauvages aboient.

Remarque : Le renard élevé en captivité, au bout de vingt générations présentent des caractères néoténiques tels que la recherche du contact de l'homme, le remuage de la queue, une augmentation de la fécondité par année, un allongement des périodes de mue, l'affaissement des oreilles, un port dressé de la queue, coloration bigarrée de la fourrure.

On constate dans l'ensemble que la domestication, même si elle a commencé il y a au moins 12. 000 ans, a des conséquences morphologiques et comportementales rapides. La domestication est donc à envisager comme un phénomène de micro-évolution, mais aussi comme une relation d'ordre écologique. Il y a un envahissement par une petite part d'une population, d'une nouvelle niche écologique. Ceci fait penser aux phénomènes de spéciation allopatrique, c'est à dire qu'il y a séparation et différenciation des individus d'une même espèce par des barrières écologiques. La résultante finale de la spéciation allopatrique, si elle dure suffisamment longtemps, est la formation d'une, deux ou plusieurs espèces distinctes (les hybrides ne sont alors plus possibles), ou l'extinction.

Morey (1996) conclut que le chien est un animal en voie de spéciation. Mais nous devrions plutôt considérer l'évolution du chien comme se déroulant avec des mécanismes analogues à ceux de la spéciation. C'est à dire qu'il n'aboutira pas à une ou plusieurs espèces stables, mais qu'il est changements plus ou moins rapides constants (il est déjà une seule et même espèce). Ces changements peuvent s'expliquer par l'interaction de divers phénomènes tels que la sélection artificielle continue, les enrichissements sporadiques avec d'autres *Canidés*, croisements entre races (corniaud et bâtard), "homogénéisation naturelle" de population locale de chiens.

V-Conclusion

L'origine du chien est un vaste débat où se retrouvent de nombreuses études portant sur divers domaines. On a ainsi défini le chien en tant qu'espèce distincte des autres *Canidés* par sa localisation géographique, c'est à dire par sa niche écologique, pré-établie par l'homme, et des caractères morpho-éthologiques spécifiques.

Des hypothèses sont faites sur les fonctions premières du chien. On remarque que, probablement, la garde et la chasse sont les premiers états pouvant amener à de nouveaux comportements. Et c'est peut-être justement cette formidable polyvalence qui a fait du chien, le premier animal domestique, et qu'il s'est répandu dans la plupart des aires géographiques.

La domestication procéderait en plusieurs étapes évolutives propre au chien, et à des actions plus ou moins volontaire de l'homme. Le comportement de chasseur opportuniste aurait ouvert la voie à un comportement commensalisme, le commensalisme facilitant l'appivoisement par habitude de l'un à l'autre. Puis la domestication. Je parlerais plutôt en terme de symbiose transitoire, c'est à dire une association à bénéfice réciproque, mais où les deux espèces peuvent vivre l'une sans l'autre (au contraire d'une symbiose définitive où l'une ne peut exister sans l'autre). Le bénéfice est bien réciproque, car l'homme plus ou moins sédentaire évacue ses déchets qui sont récupérés par le "chien". Et le chien garde la population locale humaine contre les autres hommes et les animaux sauvages. Plus tard les bénéfices pour l'homme et le chien seront plus divers.

Les espèces candidates au poste d'espèce originelle du chien furent longtemps nombreuses. Les études actuelles montrent aussi bien d'un point de vue morphologique et structural, que d'un point de vue comportemental, que le chien serait issu du loup du Sud (*Canis lupus pallipes* et *arabs*), localisés principalement en Asie, Moyen-Orient et Afrique du Nord.

De plus ces études ont mis en évidence la conséquence principal de la domestication : la néoténie. Et, de par son "statut" écologique, et sa rapidité de changement évolutif avec un nombre minimum de caractères, le chien est alors considéré comme étant en voie de spéciation.

Il reste encore des études à faire pour appuyer ou rejeter ces thèses. On peut critiquer les mesures morphométriques et les comparaisons éthologiques, où il manque la présence des chiens sauvages. Les chiens sauvages continuent à poser d'importantes interrogations dans la phylogénie du chien. Ces études manquent aussi d'éthologie comparée des divers *Canidés* sauvages et domestiques. De plus, on ne peut exclure les enrichissements sporadiques des populations locales de chien par les coyotes, les chacals et les loups.

Ces quelques réponses ouvrent sur des champs bien plus vastes amenant à une réflexion bien plus étendue sur la notion même de domestication. Une des conséquences de la domestication est la néoténie. Or comme le montre Gould dans « Le pouce du panda ». L'homme est aussi un animal néoténique. Peut-on alors porter un nouveau regard, en considérant l'homme comme un animal domestique. Ainsi l'homme de part ses caractères néoténiques, présente un large éventail de réponses adaptatives possibles, une plus grande souplesse adaptative des comportements. Ces caractères néoténiques se seraient-ils développés suite à la vie de l'homme dans un environnement en grande partie construit par lui-même, et où il s'impose ainsi en partie ses contraintes ?

Mise à part ces idées amusantes, il ressort que les concepts d'espèce, de spéciation et de domestication sont pas encore nettement déterminés. Enfin on pourrait se demander s'il existe, dans certains cas, des homologues entre les liens sociaux de diverses espèces, permettant ainsi les échanges, la communication et les associations inter-spécifiques ?

Bibliographie

- Burton** : «Singes et animaux domestiques », Ed. Verviers, Belgique : Gerard, c1965.
- Clutton-Brock J.** : « A natural history of domesticated animals », 208p. , Ed. Cambridge University Press, 1987.
- Clutton-Brock J.** : « A review of the family Canidae »,1976.
- Dechambres** : « les chiens : origine, histoire et évolution », Que sais-je, Presses Universitaires de France, 1952.
- Ducos** : « contribution à l'étude des origines de la domestication »,Thèse Universitaire, Bordeaux, 318p. , N°39, 1965.
- Gautier A.** : « la domestication – Et l'homme créa ses animaux », Revue des questions scientifiques, Ed. Paris - Errance, 277p. , 1965.
- Gould S. G.** : « Comme les huit doigts de la main », Ed. Du Seuil, Paris, 1993.
- Gould S. G.** : « Le pouce du panda », Ed. Paris Grasset, 383p.
- Hemmer H.** : « Domestication : the decline of environmental appreciation », Ed. Cambridge, New-York : Cambridge University Press, 208p. ,1990.
- Lautard H.** : « Zoophilie ou sympathie envers les animaux », Ed. Paris Société Française d'Imprimerie et de Librairie, 311p. ,1909.
- Lorenz K.** : « Tous les chiens, tous les chats »,Ed. Flammarion Paris, 497p. , 1987.
- Lorenz K.** : « Il parlait avec les mammifères, les oiseaux et les poissons », Ed . Paris Flammarion, 497p. , 1973.
- Morey D. F.** : « L'origine du plus vieil ami de l'homme », La Recherche N°288, p. 72-77, juin 1996.
- Petter F.** : « Les animaux domestiques et leurs ancêtres », Ed. Paris Bordas, 127p. ,1973.
- Poplin F.** : « Les origines et l'origine des animaux domestiques »,Ed. Paris Société des amis du MNHN et du jardin des plantes, p. 1-3, 1986.
- Société d'ethnozoologie** : « Le chien : évolution des races »,Ed. Paris Société d'ethnozoologie, 111p. ,1980.
- Union internationale des sciences préhistoriques** : « Origine de l'élevage et de la domestication »,Ed. Université de Nice,247p. , colloque 20/ IXème Congrès se l'union des sciences préhistoriques et protohistoriques, Nice,13-18 sept. 1976.
- Wayne R. K.** : « A comparative study of skeletal growth and morphology in domestic and wild canids », Ed. John Hopkins University, Thesis, 1984.

RÉSUMÉ

Le chien (*Canis familiaris*) est le premier animal à avoir été domestiqué par l'homme. D'après les fossiles, les premières traces de chiens primitifs sont datés en -12. 000 avant J-C (On retrouve des fossiles anciens de chien primitif rapidement sur tous les continents). L'homme à cet époque était encore chasseur-cueilleur.

L'espèce *Canis familiaris* ne peut se définir exclusivement sur des critères d'interfécondité, car l'ensemble des *Canis* peuvent se croiser et donner des hybrides fertiles. Le chien se définit par le fait qu'il soit domestiqué, ce qui correspond à la vie dans une niche écologique précise, établie par l'homme, au contraire des autres *Canidés* (tels que le loup, le chacal, le coyote). De plus, la domestication a des conséquences morphologiques et comportementales sur le chien, ce qui permet d'augmenter la caractérisation de l'espèce. Mais une des autres difficultés résident dans le très vaste polymorphisme du chien (variations de la taille, des ornementsations telles que le pelage, de quelques caractères morphologiques).

Tout d'abord, ressort des hypothèses faites sur le rapprochement homme-chien, une évolution en plusieurs étapes. L'ancêtre du chien aurait eu un comportement de chasseur opportuniste, c'est à dire qu'il a un comportement de prédation, mais aussi de charognard, et détritivores. Ce comportement est peut-être à l'origine du comportement commensaliste des premiers chiens primitifs (vie autour des tribus et/ou cités humaines en profitant des déchets). Cette proximité des deux espèces a pu jouer en faveur de la première étape de la domestication volontaire: l'apprivoisement (qui est un concept ne se situant qu'au niveau des individus, au contraire du concept de domestication qui touche l'ensemble d'une population, d'une espèce). Plutôt que parler de commensalisme, qui est une association où le bénéfice est unidirectionnel, je pense que le terme symbiose transitoire est plus approprié. En effet, le bénéfice est réciproque dans la relation homme préhistorique et chien primitif. Le chien profite des déchets de l'homme; et l'homme profite d'un territoire gardé par une meute de chiens périphériques. (transitoire car le chien et l'homme peuvent vivre l'un sans l'autre, au contraire d'une symbiose définitive).

De là, on peut fortement supposer que les premières fonctions du chien étaient la garde et la chasse, toujours dans une optique de symbiose où l'un profite de l'autre, et vice-versa. Ces fonctions ne sont donc pas au départ inculquées au chien par l'homme. L'intentionnalité de la part de l'homme ne viendra que plus tard. L'apprivoisement, et la domestication sont possibles car l'homme et les animaux qu'il a domestiqués ont un système social commun à hiérarchie de dominance. Après détection des signaux de dominance/soumission, l'homme a pu reprendre à son compte les liens unissant l'espèce sauvage (toutes les espèces sauvages à hiérarchie de dominance ne sont pas nécessairement apprivoisables)

Plusieurs hypothèses quant à "l'espèce souche" du chien sont faites : Soit le chien a un unique ancêtre, soit il y a plusieurs ancêtres correspondant à différents groupes (ou races) de chien. Longtemps le chacal a été retenue. Mais selon les études actuelles, la balance pencherait en faveur du loup du Sud (*Canis lupus pallipes* et *arabs*). Ces études sont basés sur des comparaisons morphologiques, physiologiques, génétiques et comportementales. On peut quand même noter un manque de la présence des chiens sauvages dans ces études. L'origine des chiens sauvages restent encore un grand point d'interrogation. Sont-ils une étape entre le loup et le chien, car actuellement ils vivent en commensaux autour des cités? Ou se sont-ils différenciés indépendamment du chien domestique? Ou encore, sont-ils retournés à l'état sauvage après la domestication?

Des études morphométriques confirment la parenté avec le loup du Sud, mais en plus fait apparaître un phénomène caractéristique de la domestication : la néoténie. La néoténie est le fait de garder à l'état adulte des caractères morphologiques, physiologiques et comportementaux juvéniles. Ainsi le chien est un loup "bloqué à l'adolescence". Le développement de la néoténie au sein d'une espèce peut s'expliquer lorsque celle-ci envahie une nouvelle niche écologique avec un petit nombre d'individus. C'est un moyen efficace pour augmenter la fécondité (un animal néoténique est sexuellement précoce). De plus les caractères juvéniles sont un réservoir des possibles réponses de l'individu à l'environnement. L'adulte aura des caractères plus rigides, qui se seront développés en fonction des contraintes internes de l'organisme, et des contraintes environnementales. On peut ainsi conclure que le chien est un animal évoluant avec des mécanismes ressemblants à ceux de la spéciation, mais qui serait en changement, en évolution rapide constante.