

L'altruisme chez les loups explique la coévolution des chiens et des humains



IDEAS IN ECOLOGY AND EVOLUTION 9: 4–11, 2016

doi:10.4033/iee.2016.9.2.n

© 2016 The Author. © Ideas in Ecology and Evolution 2016

Received 2 Feb 2016; Accepted 25 May 2016

New Idea

Altruism in wolves explains the coevolution of dogs and humans

Pierre Jouventin, Yves Christen, and F. Stephen Dobson*Pierre Jouventin, CEFE-UMR 5175 CNRS, Montellier, France**Yves Christen, Fondation Ipsen, Paris, France**F. Stephen Dobson (fsdobson@msn.com), Department of Biological Sciences, Auburn University, AL, USA*

Résumé

La date de la domestication historique des chiens a été repoussée à une période comprise entre 15 000 et 30 000 ans (les estimations varient), à une époque où les sociétés de chasseurs-cueilleurs prédominaient en Europe du Nord et en Asie centrale. Nous présentons ici des éléments issus de l'**écologie comportementale évolutive** suggérant que les loups auraient pu être « amenés par ruse », par le biais de leur évolution sociale, à contribuer au succès des familles ou tribus humaines préhistoriques. Quatre loups différents (dont l'un a fait l'objet d'une observation très détaillée, comme le rapporte un ouvrage récent), élevés par des familles humaines, ont manifesté des comportements coopératifs visant à protéger les « membres de leur meute » humains. Ces **comportements altruistes** héréditaires ont pu être transmis par descendance aux premiers chiens, ce qui a aidé nos ancêtres à chasser de gros animaux et à lutter contre d'autres tribus humaines ainsi que contre des carnivores sauvages. Nous émettons l'hypothèse que le premier besoin lié à la domestication était d'obtenir un comportement moins agressif chez le loup, dans le cadre de la coévolution entre le loup et l'homme au sein de la famille ou de la tribu coopérative qui utilisait les loups pour accroître ses avantages en termes d'aptitude compétitive.

Mots-clés : loup, chien, altruisme, domestication

INTRODUCTION

Le mystère de la domestication et de l'origine évolutive des chiens est un sujet fascinant mais complexe, qui a donné lieu à de nombreuses spéculations (Koler-Matznick, 2002). Néanmoins, la biologie du loup, la paléontologie moléculaire (Grim, 2015) et l'approche moléculaire de l'évolution sociale (Nagasawa et al., 2015) ont récemment progressé et apportent un éclairage nouveau sur cette question de longue date. En raison de l'étonnante variabilité entre les races de chiens, Charles Darwin (1868) et Konrad Lorenz (1954) avaient supposé que les chiens provenaient d'une hybridation entre canidés, en particulier entre

chacals et loups ; mais ces géants de la science biologique avaient tort. Des études d'ADN ont montré que le loup est le seul ancêtre du chien et qu'il lui est toujours étroitement apparenté (Vila et al. 1997). De plus, l'âge de cette domestication a été multiplié par plus de trois grâce à des découvertes récentes des premiers ossements de chiens et d'ADN ancien de loups, désormais estimé à 36 000 ans (Ovodov et al. 2001, Druzhkova et al. 2013, Thalmann et al. 2013, Skoglund et al. 2015). Cette datation très ancienne fait encore l'objet de débats. En effet, ce domaine de recherche est très controversé (Grim 2015), mais la conclusion principale selon laquelle le chien est apparu bien avant les établissements néolithiques est généralement acceptée.

Ainsi, les chiens ont été sélectionnés à partir des loups par les humains préhistoriques. Ce point de vue va à l'encontre de l'idée communément admise selon laquelle les chiens auraient été domestiqués de la même manière que d'autres animaux, dans des villages néolithiques d'agriculteurs et d'éleveurs. Mais les chiens descendent des loups depuis bien plus longtemps encore, au sein des tribus de chasseurs-cueilleurs. Ainsi, les premières étapes de la domestication du chien semblent s'être produites à une époque où les humains préhistoriques s'installaient progressivement dans différentes régions de l'hémisphère nord, ce qui suggère qu'ils furent les premiers à domestiquer les chiens. Pourquoi le loup jouait-il un rôle si crucial dans le mode de vie nomade de l'homme préhistorique ? Ce n'était pas pour garder d'autres animaux domestiques, puisque l'élevage d'autres animaux n'est apparu que des milliers d'années plus tard. Les loups étaient donc probablement gardés dans le cadre d'une relation mutualiste pour faciliter la chasse et assurer la sécurité du campement. Les loups, puis les chiens, possèdent une caractéristique particulière qui les a préadaptés à la domestication : les loups coopèrent avec les humains comme s'ils appartenaient à leur propre espèce.

Les loups font preuve de comportements altruistes au sein de leur meute (Schmidt & Mech 1997). Nous nous sommes demandé si, en raison de leur évolution sociale, les loups avaient pu être « amenés » à accepter les humains comme membres de leur meute au cours de leur processus de domestication. Nous avons également examiné si cela pouvait s'expliquer par la subordination sociale de l'individu au sein des meutes de loups, une situation qui n'aurait pas été possible chez d'autres groupes de prédateurs sauvages (par exemple, les hyènes des cavernes, les lions des cavernes) où les groupes plus égalitaires ne présentent pas cette caractéristique.

METHODES

Pour élaborer notre hypothèse novatrice, nous avons examiné la littérature scientifique concernant l'origine des chiens à partir des loups, via un processus préhistorique précoce de domestication « naturelle ». Nous avons combiné ces sources d'information avec des observations comportementales uniques d'un loup élevé par une famille humaine.

RESULTATS et DISCUSSION

Darwin (1859) a montré que la sélection individuelle permettait de bien comprendre comment l'évolution peut se produire. Peter Kropotkine, dans son ouvrage « L'Entraide » (1902), a complété ce tableau en décrivant l'altruisme chez les hommes et les animaux. Il y a cinquante ans, William D. Hamilton (1964) a fourni les fondements génétiques et mathématiques de la sélection par la parenté, qui peut donner lieu à une coopération

altruiste. Darwin s'était brièvement penché sur ce type de « sélection familiale », qui reste aujourd'hui encore la meilleure explication de l'eusocialité des sociétés complexes d'insectes telles que celles des fourmis, des abeilles et des termites, ainsi que des **comportements d'entraide** observés chez un nombre croissant d'espèces, y compris les vertébrés. **Chez les mammifères, les comportements altruistes les plus sophistiqués se retrouvent chez les espèces vivant en permanence au sein de groupes familiaux.** Tous les membres étant apparentés, tout comportement altruiste au sein de ces groupes profite aux autres membres et, par leur intermédiaire, favorise la base génétique de l'altruisme. **En effet,** l'altruisme n'est pas propre à notre espèce, où il est considéré comme un élément clé de la moralité, mais se retrouve chez de nombreuses espèces (de Waal 1997).

On observe des niveaux plus élevés d'entraide chez les carnivores sociaux, tels que les lions et les orques. Des observations sur le terrain, menées auprès des lycaons, *Lycaon pictus* (probablement l'espèce la plus proche des loups gris en termes de comportement social), montrent que les meutes sont **fortement altruistes**, leurs membres s'entraidant mutuellement (Bussière 2015). Chez les chasseurs en meute tels que les humains préhistoriques, la niche écologique consistait également en une chasse sociale de grosses proies grâce à la coopération des membres du groupe (Lee et deVore 1968). **Ainsi,** les humains, les lycaons et les loups étaient adaptés à la chasse coopérative, bien qu'avec des caractéristiques différentes selon leurs origines évolutives. **Selon Adrian Kortlandt (1965), notre espèce est la seule parmi les primates à avoir convergé écologiquement avec des carnivores sociaux, tels que le loup.**

Il y a trente-cinq ans, Pierre Jouventin en était aux débuts de sa carrière d'éthologue spécialisé dans les oiseaux et les mammifères. Il était également consultant auprès du directeur du zoo de Montpellier (France). Sachant que l'épouse de PJ aimait particulièrement les loups, le directeur l'a appelé pour lui proposer d'adopter un louveteau (une femelle, âgée d'une semaine) que le zoo aurait autrement dû euthanasier. PJ habitait en centre-ville, mais faisait construire une maison en périphérie dotée d'un parc clôturé. Il accepta donc. Malheureusement, la construction de sa maison prit quatre ans de retard ; **il éleva donc la louve au sein de sa famille, dans leur appartement ; une expérience sans doute unique,** car l'élevage des loups est courant, mais s'effectue généralement dans des enclos extérieurs.

Plusieurs comportements du loup étaient difficiles à comprendre : lorsque le loup est devenu adulte (à l'âge de deux ans), il tirait les Jouventin par le pantalon lorsqu'ils se trouvaient sur leur balcon, par la chemise lorsqu'ils se penchaient par la fenêtre (**Figure 1**), ou par un bras depuis la baignoire (**Figure 2**). L'explication est apparue clairement six mois plus tard : lorsqu'il nageait dans une rivière, le loup est venu à dix reprises saisir des membres de la famille pour les ramener sur la berge (**Figure 3** et, de plus, vidéos <http://pierrejouventin.fr/>). **La présence de ces traits comportementaux chez un loup en captivité entretenant une relation aussi étroite avec les humains suggère qu'un loup peut faire preuve d'altruisme envers les membres de ce qu'il perçoit comme sa meute (où s'exerce la sélection par parenté), et explique pourquoi certains chiens ont conservé cette caractéristique.** Nos observations suggèrent que les loups peuvent faire preuve d'altruisme envers les humains, mais des preuves comportementales supplémentaires sont nécessaires pour vérifier la généralité de cette conclusion. La clé du comportement altruiste observé par la famille Jouventin réside dans le fait que les jeunes loups se sont toujours développés en association avec d'autres

loups. Lorsqu'ils sont confrontés à la fois à une récompense alimentaire et à un renforcement social, les jeunes loups acceptent les humains comme membres de la meute en raison de leur histoire évolutive sociale (examinée en détail par Jouventin 2012).



Figure 1. Un loup retient un membre de sa meute qui tente de se faufiler par une fenêtre



Figure 2. Un loup « sauve » un membre de sa meute de la baignoire

Pourquoi les spécialistes des loups n'ont-ils pas documenté auparavant le comportement altruiste interspécifique de cette espèce que nous avons constaté dans des conditions artificielles ? Il est difficile d'observer de tels phénomènes à l'état sauvage. **De plus**, le fait de vivre plusieurs années dans un appartement a permis d'établir une relation plus étroite que l'élevage de loups dans des enclos en plein air. Une autre difficulté pour observer l'altruisme

chez les loups réside dans le fait qu'il n'apparaît qu'une fois que le loup atteint l'âge adulte, soit vers deux ou trois ans, et qu'il est modulé en fonction des relations avec chaque membre de la meute. Le même loup se montrait totalement altruiste envers l'épouse de PJ, pas toujours envers son fils, et parfois agressif envers PJ, en particulier lorsque celui-ci revenait après une longue absence.



Figure 3. Un loup entre dans la rivière et « sauve » un membre de sa meute de l'eau

Ces tendances altruistes ne se limitaient pas à ce seul loup. En 2015, afin de s'assurer que les comportements altruistes observés ne se limitaient pas au loup des Jouventin, trois autres loups domestiqués (élevés dès leur plus jeune âge par une famille humaine) ont été soumis à un test consistant en une « attaque simulée » contre leur propriétaire (le chef de la meute familiale) (P. Jouventin, G. Richard, J. Pierronne et F. Estrad, résultats non publiés). Ces essais ont montré que les loups protégeaient agressivement leur propriétaire contre un « étranger ». Nous émettons l'hypothèse que ce comportement coopératif est probablement une adaptation sociale commune aux loups ayant grandi au sein de familles humaines ; la famille humaine faisant office de substitut à leur meute naturelle. De nombreuses races de chiens ont conservé ce comportement agressif de protection envers leur propriétaire ou leurs enfants face à des étrangers ; les mêmes comportements que l'on observe chez les loups sauvages, qui constituaient à l'origine une adaptation visant à défendre les petits au sein des meutes de loups.

L'observation d'un tel altruisme chez les loups modernes peut nous aider à comprendre pourquoi les premiers loups étaient si utiles aux humains, pour lutter contre d'autres hommes

ou des animaux et pour chasser le gibier. Deux grandes théories potentielles expliquent la domestication du loup (voir Miklosi 2015 : 125, pour les théories sur la domestication du chien). La première est celle du commensalisme, selon laquelle les animaux sauvages suivent les chasseurs humains en tant que charognards, suivie par celle de l'adoption, où les louveteaux sont capturés dans leurs tanières pour être élevés parmi les humains. **Le commensalisme semble plus plausible aux yeux des spécialistes, car il est observé dans les pays arabes pauvres où les chiens parias, vivant avec les humains mais sans être domestiqués, constituent une première étape supposée vers la domestication.**

D'après nos observations inhabituelles et originales, nous proposons une **deuxième hypothèse** qui repose sur la **coopération sociale** entre les loups et l'homme. Dans ce scénario, les canidés sociaux ont apporté une aide considérable aux humains préhistoriques. Les loups ont un odorat plus développé, courent deux fois plus vite et peuvent parcourir de plus longues distances que les humains. Ces qualités étaient probablement utiles aux humains. L'homme préhistorique n'avait ni crocs ni griffes, mais utilisait plutôt des armes pour la chasse en groupe.

Les loups ont peut-être constitué une arme supplémentaire dans leurs tactiques de chasse. **Avec l'aide des loups, il était plus facile d'abattre de grands herbivores, ainsi que de défendre le campement ou les membres du clan contre de grands carnivores, voire de lutter contre des tribus humaines hostiles.** **Notre hypothèse** pourrait contribuer à expliquer l'une des questions cruciales concernant les débuts de la domestication canine : comment empêcher les « populations de type loup (...) de se mélanger ? » (Miklosi 2015 : 126). Si ces premiers ancêtres des chiens étaient élevés au sein de familles ou de clans humains, ce comportement aurait pu constituer une barrière efficace contre le métissage génétique (pour des preuves de métissage inverse, voir Fan et al. 2016). Une habitude de charognage à proximité immédiate des groupes humains n'aurait pas permis ce type de séparation entre les populations domestiques et sauvages. Une telle domestication aurait également pu contribuer à l'établissement ultérieur de peuplements humains permanents (Coppinger et Coppinger 2001). **De plus**, les premières races de chiens proches des loups ont toutes été découvertes à des latitudes très élevées (Germonpré et al. 2009, Ovodov et al. 2011, Skoglund et al. 2015). À ces latitudes, l'aide des canidés a pu s'avérer essentielle dans les grands espaces pour rabattre les grands herbivores vers le lieu d'abattage. Les premiers établissements humains étaient probablement isolés, ce qui a facilité la différenciation génétique des chiens.

Mais comment ces deux espèces, le loup et l'humain, ont-elles pu coopérer ? **Premièrement**, le comportement altruiste était particulièrement adaptatif chez un chasseur coopératif tel que le loup, la meute constituant une famille élargie dont la plupart des membres sont apparentés. **Deuxièmement**, un louveteau apprend les comportements adultes par voie sociale, en interagissant généralement uniquement avec ses congénères. Il s'agit du fameux « **empreinte sociale** » popularisé par Lorenz dans son étude sur les oies (Lorenz 1935). Mais le petit ne reconnaît pas de manière innée les membres de sa propre espèce comme des partenaires d'interaction sociale, car au cours de l'évolution, les interactions sociales se sont toujours déroulées au sein de sa propre espèce. **Ainsi, lorsqu'un petit est élevé dans une famille humaine plutôt que dans une meute de loups, il continue à défendre ses « proches », à accepter l'autorité humaine et à coopérer avec les membres de la famille comme s'il s'agissait de parents, même si cette coopération est « déplacée » vers une autre espèce.**

Il est bien connu qu'un chasseur primitif (les Bushmen du désert du Kalahari ou les Pygmées d'Afrique centrale) rapporte beaucoup plus de viande lorsqu'un chien l'aide (Lee et DeVore 1968). Avant le chien, le loup – capable, comme nous l'avons vu, de vivre au sein d'une famille humaine avant même sa domestication – a considérablement accru la puissance des humains préhistoriques, en aidant les chasseurs, en protégeant le campement et le clan, en apportant de la rapidité et, surtout, en enrichissant les compétences du groupe grâce à son odorat (Schleidt et Shalter 2003). **Mais les aspects positifs du loup étaient contrebalancés par des traits comportementaux négatifs. À l'âge adulte, les loups ne sont pas particulièrement dociles, obéissants ou coopératifs, et sont souvent même dangereux en raison de la rivalité pour la dominance au sein de la meute.**

La socialisation des louveteaux est toutefois très variable : certains développent une peur accrue des humains par manque de familiarité, tandis que d'autres se socialisent en vivant en contact étroit avec les humains, développant ainsi une familiarité, voire une amitié (Woolfy et Ginsburg 1967). Certains louveteaux manifestent une forte attirance pour les humains, tout en éprouvant une grande peur ; d'autres, au contraire, sont très craintifs et ne sont pas attirés par les humains. Comme la peur se développe après l'attirance, certains individus peuvent se montrer assez amicaux envers les humains au début, mais devenir progressivement plus craintifs. D'autres deviennent relativement agressifs envers les humains (MacDonald 1987, Fox 1987). **Au Paléolithique supérieur, on peut supposer que les loups agressifs et trop craintifs étaient tués ou relâchés dans la nature, tandis que les loups plus apprivoisés restaient à proximité des humains, se nourrissant de charognes ou étant même nourris par eux.**

L'élevage du loup est si facile (comme l'ont constaté PJ et sa famille) et si utile pour la chasse et la protection, que nous supposons que le loup a coévolué sur le plan comportemental avec l'homme, un processus facilité par le développement précoce de l'altruisme au sein des meutes de loups (Lescureux 2009, Zink 2015). Une telle sélection en faveur de la domestication comportementale s'est probablement produite en plusieurs endroits et sur une longue période, avant qu'une sélection plus poussée n'intervienne. **Contrairement** aux explications antérieures sur l'évolution du chien, nous suggérons que les loups ont été les premières espèces domestiquées, les comportements amicaux ayant été sélectionnés bien avant la morphologie. S'appuyant sur une compréhension intuitive élémentaire de l'hérédité, nos ancêtres ont évité les rétrocroisements avec les loups. Comme l'a démontré le généticien Russe Dimitri Belyaev dans les années 1960, il est possible d'obtenir, à partir de renards sauvages de Sibérie, des canidés amicaux envers les humains en seulement huit générations (Trut 1999).

Les traits anatomiques des chiens, tels que les oreilles tombantes, la queue relevée et le pelage tacheté, ont été obtenus grâce au programme d'élevage des renards, mais pas pour autant une relation étroite avec les humains. Nous suggérons que cela s'explique par le fait que les renards vivent en couple et ne sont pas aussi sociables que les meutes de loups dans des conditions naturelles. **Tout comme les éleveurs modernes choisissent parmi les chiots les descendants les plus robustes ou les plus agressifs, nos ancêtres n'ont probablement sélectionné que les louveteaux calmes qui conservaient une néoténie** (c'est-à-dire une agressivité sociale juvénile à l'âge adulte). Ces loups ont donc pu se révéler moins compétitifs,

plus obéissants et plus pacifiques à l'âge adulte. Si de tels individus ont été isolés sur le plan reproductif de la population sauvage, ils **auraient pu** donner naissance aux premiers chiens.

Pour de nombreux auteurs, les premiers chiens incontestables ont été découverts en Eurasie il y a environ 18 000 ans, pendant la période nomade de chasseurs-cueilleurs de la culture magdalénienne (Pionnier-Capitan 2011). Récemment **cependant**, des fossiles ressemblant à des chiens, nettement plus grands que les chiens plus récents, ont été découverts à des latitudes relativement élevées (aux alentours de 50° N en Europe (Belgique ; Germonpre et al. 2009) et en Eurasie (Sibérie ; Ovodov et al. 2011), et datés d'au moins 30 000 ans (Thalmann et al. 2013 ; Skoglund et al. 2015).

Aux latitudes septentrionales, les paysages étaient dépourvus d'arbres, même pendant les périodes chaudes (d'Enricco et Goni 2003) ; il était donc difficile, dans ces espaces ouverts, de s'approcher suffisamment près des proies pour utiliser des lances, de rassembler ou de faire fuir en masse de grands herbivores, et peut-être de se défendre contre de grands carnivores ou d'autres tribus humaines, sans l'aide des canidés. Ces résultats, associés à l'altruisme des loups, suggèrent une **nouvelle hypothèse** : les conditions difficiles de la période glaciaire ont conduit les humains préhistoriques à développer de nouvelles stratégies de subsistance. Pour tuer des herbivores de grande taille, en particulier pendant les périodes froides où la biomasse des ongulés fluctuait fortement, l'utilisation d'un loup ou d'un chien de grande taille constituait un moyen idéal pour rabattre les proies vers des terrains dégagés et les faire s'emballer vers les chasseurs armés de lances.

Une hypothèse émergente suggère que l'extrême variabilité climatique a façonné la nature humaine, nous permettant de survivre dans toutes sortes d'environnements (Gibbons 2013). Le loup/chien, puis le chien proprement dit, ont peut-être contribué à la prospérité des humains, en augmentant la fécondité humaine grâce à une alimentation plus abondante et de meilleure qualité, et en faisant ainsi passer la démographie de l'*Homo sapiens* d'une stratégie K (faible fécondité) à une stratégie r (forte fécondité) (Pianka 1971). **Ainsi**, en l'espace de quelques milliers d'années, les tribus accompagnées de chiens auraient pu supplanter non seulement les Néandertaliens, mais aussi d'autres populations humaines qui ne disposaient pas de la technique d'approvisionnement du loup (Shipman 2012, 2015*b*, Jouvantin 2013). Selon Shipman (2015*b*), les chiens étaient des « armes vivantes » utilisées par les humains modernes pour pousser les Néandertaliens vers l'extinction.

CONCLUSIONS

Si la domestication du loup est réellement liée à l'altruisme de ce dernier, transmis par hérédité aux premiers chiens comme nous l'avons suggéré, cette coévolution est devenue essentielle au mode de vie difficile des humains modernes dans les environnements hostiles d'il y a 15 000 à 30 000 ans. **Autrement dit**, la chasse coopérative d'herbivores de grande taille et la protection contre les grands carnivores sociaux ou d'autres tribus pourraient constituer un seuil déclencheur pour la sélection du chien. Outre le fait de prédire un comportement altruiste chez le loup en captivité, comme nous l'avons déjà observé, nous prédisons également que cet altruisme sera observable à l'état sauvage, dans les conditions naturelles de vie en meute. Nous prévoyons également qu'il sera difficile pour les paléontologues de trouver des chiens primitifs datant de bien avant les premiers

établissements humains modernes aux hautes latitudes. **En revanche**, les restes de loups (c'est-à-dire de « loups/chiens ») devraient être assez courants parmi les vestiges des clans et tribus de chasseurs-cueilleurs nomades.

Referees

Sylvain Fiset – sylvain.fiset@umoncton.ca
Université de Moncton

Mietje Germonpré
– mietje.germonpre@naturalsciences.be
Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

References

- Bussi re, E. 2015. Le lycaon. *La gazette des grands pr dicateurs* 57:18–21.
- Coppinger, R., and L. Coppinger. 2001. *Dogs: a startling new understanding of canine origin, behavior, and evolution*, University of Chicago Press, Chicago.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, London.
- Darwin, C. 1868. *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. Murray, London.
- de Waal, F. 1996. *Good Natured*. Harvard University Press, Cambridge.
- d'Enrico F., and M.F. Goni. 2003. Neandertal extinction and the millennial scale climatic variability of OIS 3. *Quaternary Sciences Review* 22: 769–788. [CrossRef](#)
- Druzhkova, A.S., Thalmann, O., Trifonov, V.A., Leonard, J.A., Vorobieva, N.V., Ovodov, N.D, et al. 2013. Ancient DNA analysis affirms the canid from Altai as a primitive dog. *PloS ONE* 8: e57754. [CrossRef](#)
- Fan, Z., Silva, P., Gronau, I., Wang, S., Serres Armero, A., Schweizer, R.M., et al. 2016. Worldwide patterns of genomic variation and admixture in gray wolves. *Genome Research* 26:163–173. [CrossRef](#)
- Fox, M.W. 1987. Forward. Pages IX–XI in Frank, H., editor. *Man and Wolf: Advances, Issues and Problems in Captive Wolf Research*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, the Netherlands.
- Germonpr , M., Sablin, M.V., Stevens, R.E., Hedges, R.E.M., Hofreiter, M., Stiller, M., and V.R. Despres. 2009. Fossil dogs and wolves from Palaeolithic sites in Belgium, the Ukraine and Russia: osteometry, ancient NDA and stable isotopes. *Journal of*

- Archaeological Science 36: 473–490. [CrossRef](#)
- Gibbons, A. 2013. How a fickle climate made us human. *Science* 341: 474–479. [CrossRef](#)
- Grimm, D. 2015. Dawn of the dog. *Science* 348: 274–279. [CrossRef](#)
- Jouventin, P. 2012. Kamala, une Louve dans ma Famille. Flammarion, Paris.
- Jouventin, P. 2013. La domestication du loup. *Pour la Science* 423: 42–49.
- Koler-Matznick, J. 2002. The origin of the dog revisited. *Anthrozoos* 15: 98–118. [CrossRef](#)
- Kortlandt, A. 1965. On the essential morphological basis for human culture. *Current Anthropology* 6: 320–326. [CrossRef](#)
- Kropotkin, P. 1902. *Mutual Aid*. William Heinemann, London.
- Lee, R.B., and I. DeVore. 1968. *Man the hunter*. Aldine Publishing Company, Chicago.
- Lescureux, N. 2009. Maintenir la réciprocité pour mieux coexister? Ethnographie du récit Kirghiz des relations dynamiques entre les hommes et les loups. Thèse pour obtenir le grade de Docteur du Muséum National d'Histoire Naturelle, Discipline: Ethno-écologie, Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris, pp. 242–244.
- Lorenz, K. 1935. Der Kumpen in der Umwelt des Vogels. *Journal of Ornithology* 83: 137–213, 289–413. [CrossRef](#)
- Lorenz, K. 1954. *Man Meets Dog*. Methuen & Co. Ltd.
- MacDonald, K. 1987. Wolf vocalization: an integrated model of structure, motivation and ontogeny. Pages 293–313 in Frand H, editor. *Man and Wolf: Advances, Issues and Problems in Captive Wolf Research*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, the Netherlands.
- Miklosi, A. 2015. *Dog behaviour, evolution and cognition*, 2nd edition. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Nagasawa, N., Mitsui, S., En, S., Ohtani, N., Ohta, M., Sakuma, Y., et al. 2015. Oxytocin-gaze positive loop and the coevolution of human-dog bonds. *Science* 348: 333–336. [CrossRef](#)
- Ovodov, N.D., Crockford, S.J., Kuzmin, Y.V., Higham, T.F.G., Hodgins, G.W.L., and J. van der Plicht. 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: e22821. [CrossRef](#)
- Pianka, E.R. 1971. On *r*- and *K*-selection. *American Naturalist* 104: 592–597. [CrossRef](#)
- Pionnier-Capitan, M., Bemilli, C., Bodu, P., Célérier, G., Ferrié, J.G., Fosse, P., et al. 2011. New evidence for Upper Palaeolithic small domestic dogs in South-Western Europe. *Journal of Archaeological Science* 36: 2123–2140. [CrossRef](#)
- Schmidt, P.A., Mech, L.D. 1997. Wolf pack size and food acquisition. *American Naturalist* 150: 513–517. [CrossRef](#)
- Schleidt, W.M., and M.D. Shalter. 2003. Co-evolution of humans and canids - An alternative view of dog domestication: *Homo Homini Lupus?* *Evolution and Cognition*, 9: 57–72.
- Shipman, P. 2012. Do the eyes have it? *American Science* 100: 198–200. [CrossRef](#)
- Shipman, P. 2015a. How do you kill 86 mammoths? Taphonomic investigations of mammoth megasites. *Quaternary International* 359-360: 38–46. [CrossRef](#)
- Shipman, P. 2015b. *The invaders: how humans and their dogs drove Neanderthals to extinction*. Cambridge, MA, Harvard University Press. [CrossRef](#)
- Skoglund, P.E., Ersmark, E., Palkopoulou, L., and L. Dalen. 2015. Ancient wolf genome reveals an early divergence of domestic dog ancestors and admixture into high-latitude breeds. *Current Biology* 25:1–5. [CrossRef](#)
- Thalmann, O., Shapiro, B., Cui, P., Schuenemann, V.J., Sawyer, S.K., Greenfield, D.L., et al. 2013. Complete mitochondrial genomes of ancient canids suggest a European origin of domestic dogs. *Science* 342: 871–874. [CrossRef](#)
- Théry-Parisot, I. 2002. Fuel management (bone and wood) during the Aurignacian in the Pataud rock Shelter (Lower Palaeolithic, Les Eyzies de Tayac, Dordogne, France). *Contribution of experimentation*. *Journal of Archaeological Science* 29: 1415–1421. [CrossRef](#)
- Trut, L. 1999. Early Canid domestication: the farm-fox experiment. *American Science* 87: 160–169. [CrossRef](#)
- Vila, C., Savolainen, P., Maldonado, J.E., Amorim, I.R., Rice, J.E., Honeycutt, R.L., et al. 1997. Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* 276: 1687–1689. [CrossRef](#)
- Woolpy, J.H., and B.E. Ginsberg. 1967. Wolf Socialization: a study of temperament in a wild social species. *American Zoologist* 7: 357–363. [CrossRef](#)
- Zink, A.G. 2015. Kin selection and the evolution of mutualisms between species. *Ethology* 121: 823–830. [CrossRef](#)

Réponse à l'évaluateur

Le **premier objectif** de notre étude était d'encourager la poursuite des recherches et d'attirer l'attention sur les **comportements d'entraide** chez les loups sauvages ou en captivité, afin de vérifier s'il s'agissait de comportements altruistes réels ou mal interprétés. Il est évidemment difficile d'observer ces comportements d'entraide, car ils ne se produisent qu'entre les membres d'une meute (pour des raisons génétiques que nous avons exposées dans notre article) ; nous avons toutefois eu l'occasion de les observer au sein de certaines familles humaines grâce à l'empreinte sociale et à l'élevage d'un loup à domicile.

Ces comportements altruistes étaient rares et ne se manifestaient que lorsque le loup était adulte. Mais il fallait également savoir reconnaître ces comportements. La proto-culture chez les singes n'a été observée et confirmée par les scientifiques qu'après la publication, dans les années 1970, d'articles rédigés par des scientifiques Japonais, car on ne considérait pas qu'il fût possible que de tels comportements culturels se manifestent chez les animaux, même si nous les considérons aujourd'hui comme courants. Notre **deuxième objectif** était de mettre en évidence la convergence sociale entre la coopération observée chez les loups et chez les humains. Ce nouveau point de vue met l'accent sur la domestication précoce du chien, un événement qui s'est produit chez l'homme préhistorique et, par conséquent, à un stade précoce du processus d'hominisation (tel que défini par les anthropologues).

Nous n'avons donné que peu de détails dans cet article sur les comportements observés, car PJ a écrit un ouvrage qui fournit de nombreuses précisions, et un seul loup a fait l'objet d'une étude approfondie. Mais ces comportements altruistes, jusqu'alors non décrits chez cette espèce, ont été fréquemment observés et sont difficiles à expliquer par d'autres hypothèses. Il était facile de susciter l'aide du loup pour les membres humains de la « meute » dans la salle de bain, dans une piscine, ou en ouvrant la fenêtre pour simuler une chute par la fenêtre (Figure 1). La séquence de la vidéo où Line Jouventin est « sauvée » par la louve Kamala, que nous diffusons sur Internet (et dans les Figures 2 et 3), pouvait facilement être reproduite dix fois de suite. **Il ne s'agissait manifestement pas d'un conditionnement pavlovien, et l'on sait bien que certains chiens, comme le retriever de Terre-Neuve, effectuent le même type de sauvetage auprès des pêcheurs traditionnels.** Ces chiens ont peut-être hérité de ce comportement altruiste inné du loup, et ce comportement peut être renforcé par le dressage. Comme l'ont supposé Klinghammer et Goodman (1987), élever un loup est un travail à plein temps pour un dresseur moderne. Mais il n'en va pas de même pour un chasseur-cueilleur, car les comportements souhaités pouvaient être facilement acquis dans le cadre familial. Comme l'a constaté la famille Jouventin dans un appartement du centre-ville, un louveteau tente spontanément de s'intégrer à une famille humaine, tout comme il le ferait au sein d'une meute à l'état sauvage. **De plus**, les loups suivent les chasseurs humains et apprennent à participer à la chasse collective. Les hommes préhistoriques occupaient une niche écologique similaire à celle des loups ; par exemple, la chasse coopérative de grands mammifères. Les humains et les loups étaient tous deux des prédateurs au sommet de la chaîne alimentaire au sein du même écosystème.

Depuis la rédaction de cet article, nous avons testé un nouveau type d'interaction avec des loups élevés par des humains. Nous avons demandé au propriétaire d'un loup élevé en famille de simuler l'attaque d'un inconnu. Lors du premier test, le loup a claqué des dents près des oreilles de l'agresseur (ce qui, chez le loup, est un signe d'avertissement avant de mordre). Lors du **deuxième** test, le loup a saisi le crâne de l'agresseur entre ses mâchoires, mais il s'est arrêté lorsque son propriétaire a donné un ordre à voix haute. **Deux autres loups élevés par des humains ont été testés et ont également protégé leur propriétaire.** Les arbitres ont demandé comment l'on pourrait tester notre hypothèse : comme vous le voyez, c'est facile à tester expérimentalement, mais dangereux ! Nous suggérons, d'après ces nouvelles expériences (menées sur trois loups, différents de ceux mentionnés dans nos rapports précédents ci-dessus), que notre louve (Kamala) n'était ni exceptionnelle ni dressée. Ce **comportement altruiste** se manifeste probablement chez n'importe quel loup, car il s'agit d'un comportement adaptatif, constituant un moyen très efficace de chasser et de vivre en

coopération. Nous pouvons également conclure que certaines races de chiens ont hérité de ce comportement altruiste de leurs ancêtres. Cet altruisme aide leurs proches, même s'il ne s'agit pas d'un canidé de la même famille, c'est-à-dire génétiquement apparenté, mais d'un « membre de la famille » humain, grâce à l'empreinte sociale.

Fiset (2016) se penche sur la datation de la domestication du chien, en s'appuyant sur les conclusions de Miklosi (2015) qui la situe il y a environ 15 000 ans. Notre principal intérêt n'était pas de déterminer si la domestication du chien remontait à environ 15 000 ans ou à 30 000 ans, comme l'ont proposé Germonpre et al. (2009) et Thalmann et al. (2013). **Il s'agissait plutôt de souligner qu'elle s'est produite avant le Néolithique, c'est-à-dire avant 10 000 ans avant J.-C., et donc à une époque différente de celle de tous les autres animaux domestiques, domestiqués dans des villages.**

À l'époque où les hommes étaient encore des chasseurs-cueilleurs, ils avaient absolument besoin de chasser le gros gibier ; l'aide d'un loup ou d'un ancêtre du chien leur était alors utile pour repérer le gibier et le rabattre vers les chasseurs armés de lances. Chaque groupe de chasseurs préhistoriques a sans doute pu observer la coopération de loups socialement conditionnés et a appris à utiliser cette nouvelle « technologie » pour la chasse (odorat et course), la protection contre les conflits entre clans (bruit et menace) et la protection contre les prédateurs (dents et griffes). **Un loup au sein d'un groupe humain était probablement plus utile qu'un chasseur ou un guerrier supplémentaire.** Il est probable que les humains aient coopéré avec des loups, capturés dans une tanière sauvage, plusieurs siècles, voire plusieurs milliers d'années avant que la sélection artificielle ne donne naissance aux chiens, en conservant les louveteaux dociles et en empêchant les retours de croisement avec des loups sauvages.



Figure 4. Peinture préhistorique représentant un loup (ou un chien primitif) dans la grotte de Font-de-Gaume (Dordogne, France)

Les ossements subfossiles découverts par Germonpre et al. (2009) proviennent en effet de chiens primitifs proches des loups. Miklosi (2015) a conclu que les preuves archéologiques ne corroborent pas la domestication des chiens avant 15 000 ans, car les peintures rupestres préhistoriques ne représentent ni chiens ni loups. **Il est vrai que nos ancêtres représentaient rarement des canidés (voir néanmoins la peinture rupestre de la Figure 4), mais presque toujours de grands mammifères.** **De même,** ils représentaient rarement des humains, non pas parce qu'ils étaient absents, mais peut-être parce que les chasseurs s'intéressaient davantage à leurs proies. **En revanche,** Shipman (2012 ; 2015a,b) a conclu que le nombre de

gros gibiers abattus par les humains il y a entre 15 000 et 45 000 ans ne peut s'expliquer qu'avec l'aide des premiers chiens.

- Fiset, S. 2016. Altruism in wolves explains the coevolution of dogs and wolves: A response to Joventin, Christen, and Dobson. *Ideas in Ecology and Evolution* 9: 12–XX.
- Germanpré, M., Sablin, M.V., Stevens, R.E., Hedges, R.E.M., Hofreiter, M., Stiller, M., et al. 2009. Fossil dogs and wolves from Palaeolithic sites in Belgium, the Ukraine and Russia: osteometry, ancient DNA and stable isotopes. *Journal of Archaeological Science* 36: 473–490. [CrossRef](#)
- Miklosi, A. 2015. Dog behaviour, evolution and cognition, 2nd edition. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Shipman, P. 2012. Do the eyes have it? *American Science* 100: 198–200. [CrossRef](#)
- Shipman, P. 2015a. How do you kill 86 mammoths? Taphonomic investigations of mammoth megasites. *Quaternary International* 359-360: 38–46. [CrossRef](#)
- Shipman, P. 2015b. The invaders: how humans and their dogs drove Neanderthals to extinction. Cambridge, MA, Harvard University Press. [CrossRef](#)
- Thalmann, O., Shapiro, B., Cui, P., Schuenemann, V.J., Sawyer, S.K., Greenfield, D.L., et al. 2013. Complete mitochondrial genomes of ancient canids suggest a European origin of domestic dogs. *Science* 342:871–874. [CrossRef](#)