

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	5
PREMIERE PARTIE : DEFINITION D'UNE ESPECE SOCIALE	7
A) REFLEXION SUR LE TERME « SOCIAL ».....	9
1) Signification du terme « social »	9
a) La conception éthologique	9
b) La conception sociobiologique	12
2) L'ontogenèse.....	14
a) Le développement comportemental.....	14
b) La socialisation	15
B) DES SOCIETES ANIMALES.....	19
1) Définition d'une société animale	19
2) Une société est caractérisée par une structure et une organisation	21
a) Structure sociale.....	21
b) Organisation sociale.....	22
C) FACTEURS D'EMERGENCE DE LA SOCIALITE	27
1) Socialité et phylogenèse.....	27
a) Les causes évolutives de la socialité.....	28
b) Avantages adaptatifs procurés par la vie en société.....	32
c) Traits d'histoire de vie.....	34
2) Influence des facteurs écologiques sur l'expression de la socialité.....	36
a) La pression de prédation	36
b) Les ressources alimentaires.....	37
c) Caractéristiques physiques de l'habitat.....	38
Conclusion de la première partie	39
SECONDE PARTIE : LA PROBLEMATIQUE DES ESPECES SOLITAIRES ET SOCIALES CHEZ LES FELIDES.....	41
A) PHYLOGENESE DES FELIDES	43
1) La socialité dans la phylogenèse des carnivores.....	43
2) Les félidés sont-ils tous solitaires ?	47

3) Les félidés : des carnivores prédateurs	50
a) Des chasseurs nocturnes.....	50
b) Régime alimentaire carnivore.....	51
B) LE LION : UN FELIDE SOCIAL	53
1) Structure sociale.....	53
a) Les femelles	53
b) Les mâles	54
2) La chasse cooperative	55
3) L'élevage communautaire des jeunes ou <i>nursery</i>	56
4) Conclusion	57
C) LE MODE DE GROUPEMENT DU CHAT , <i>FELIS CATUS</i>	59
1) L'ontogenèse du chat aboutit-elle au développement d'un mode de vie solitaire ?	59
a) Changement dans la nature du jeu au cours de l'ontogenèse.....	59
b) Influence du sevrage sur la diminution des interactions	61
c) Dispersion des jeunes au moment du sevrage	64
2) Comment le chat utilise-t-il son espace de vie ?.....	67
a) Les chats : des animaux ubiquistes.....	67
b) Des densités de population très variables	68
c) Organisation spatiale.....	70
d) Exclusion ou tolérance entre individus ?	74
Conclusion de la seconde partie	77

TROISIEME PARTIE : LA DOMESTICATION A-T-ELLE INFLUENCE LE MODE DE GROUPEMENT DU CHAT ?..... 79

A) LA DOMESTICATION DU CHAT	81
1) Définition	81
2) Approche historique.....	82
a) Du chat sauvage au chat domestique	82
b) Le chat en Egypte	84
c) Evolution des mentalités	86
3) Le chat et l'homme aujourd'hui.....	88

B) CONSEQUENCES DE LA DOMESTICATION SUR LE MODE DE GROUPEMENT DU CHAT	91
1) Des groupes urbains structurés	91
a) Cohésion spatiale des individus	92
b) Les femelles apparentées constituent le noyau du groupe	92
2) Ces groupes sont-ils des sociétés ?	94
a) Existe-t-il des relations entre les membres du groupe?.....	94
b) Une coopération seulement partielle.....	96
C) DISCUSSION : UNE SOCIALITE EMERGENTE SELON LE CONTEXTE ?... 99	99
1) Le chat domestique : entre espèce solitaire et espèce sociale	99
2) Y'a-t-il interattraction entre les individus ?	100
3) Le nouveau contexte anthropique peut-il influencer le devenir des jeunes au sevrage ? .	103
4) Importance des connaissances quantitatives et qualitatives des interactions.....	104
 CONCLUSION GENERALE	 105
 BIBLIOGRAPHIE	 107
 ANNEXES	 121

INTRODUCTION

En 2003, la France comptait 9,7 millions de chats contre 8,6 millions de chiens. Le chat domestique, *Felis catus*, est devenu le premier animal de compagnie.

Il dispose d'une capacité d'adaptation certaine, le faisant évoluer auprès de l'homme, avec des degrés de dépendance variable. Certains vivent toute leur existence dans un foyer humain et dépendent de leur propriétaire pour se nourrir ; d'autres, vivent de manière autonome et adoptent un mode de vie errant. Quoi qu'il en soit, cet animal est aujourd'hui majoritairement respecté, ce qui n'a pas toujours été le cas dans le passé. Il génère une certaine fascination en raison du caractère ambivalent qu'on lui attribue : certains le qualifient de sauvage, opportuniste, égoïste, tandis que d'autres affirment qu'il est devenu social, affectueux, très attachant, etc. Le chat domestique est même souvent adulé, et son rapprochement extrême avec l'homme, du fait de la domestication, le fait évoluer dans une nouvelle niche écologique, par rapport à celles de ses ancêtres sauvages, ce qui n'est pas sans conséquences sur son comportement.

En outre, l'éthologie -science dont l'objet est l'analyse du comportement des animaux- et la médecine vétérinaire attestent de l'existence d'une évolution comportementale réelle. Les troubles comportementaux sont par exemple de plus en plus fréquents, ce qui suggère que la domestication place l'animal dans un cadre ne correspondant pas forcément à son mode de vie, et qu'il demeure une incompréhension quant à la connaissance des besoins de l'animal. En effet, quelle est sa véritable nature ? Pouvons-nous nous permettre de lui attribuer des qualificatifs utilisés pour le langage humain ?

Certes, il existe une nette distinction entre le comportement des chats sauvages, solitaires, et celui des chats domestiques, beaucoup plus proches de nous. Mais, pour autant, n'est-il pas abusif de qualifier le chat domestique d'animal « social »?

Il conviendra ainsi, dans un premier temps, de définir le concept de socialité, à travers deux approches : éthologique et sociobiologique. Ceci nous amènera à évoquer les sociétés animales et les facteurs d'émergence de la socialité.

Dans un deuxième temps, nous nous focaliserons spécifiquement sur les félidés, notamment le lion, *Panthera leo*, réputé être le seul félidé social, et le chat domestique *Felis catus*.

En dernier lieu, nous nous interrogerons sur l'impact éthologique de la domestication. Nous verrons notamment que les chats domestiques vivant en milieu anthropique peuvent former des groupes, et nous analyserons la nature de ces derniers.

PREMIERE PARTIE :

DEFINITION D'UNE ESPECE SOCIALE

A) REFLEXION SUR LE TERME « SOCIAL »:

Le terme « social » s'emploie dans de nombreuses expressions, se rapportant à l'homme, mais aussi à l'animal : « vie sociale », « groupe social », « comportement social », « structure sociale », « interactions sociales », « relations sociales », « communication sociale », « environnement social », « hiérarchie sociale », « jeu social », etc.

Ces différents emplois sont-ils justifiés ? A quelles espèces animales peuvent-ils s'appliquer ?

1) Signification du terme « social »:

Ethymologiquement, le mot *social* vient du latin *socius* qui signifie « compagnon ». Ce terme a donné *societas*, pour « société ».

Plusieurs approches permettent de définir le concept de socialité, parmi lesquelles : sociologique, éthologique et sociobiologique. Les deux dernières sont spécifiques au monde animal, contrairement à la première, qui traduit plus une vision anthropologique. C'est pourquoi nous utiliserons les conceptions éthologique et sociobiologique pour dégager les critères permettant de définir la socialité de façon pertinente.

a) La conception éthologique :

« L' éthologiste [...] envisage le comportement comme une partie de la nature qu'il souhaite comprendre. Sa recherche est orientée en priorité sur les origines et la nature des modes de comportement qui caractérisent la vie normale de l'animal en relation avec son environnement naturel, y compris les membres de son espèce et ceux des espèces sympathiques. » (Lehrman, 1962).

Un éthologue s'intéresse donc principalement aux mécanismes comportementaux, en tenant compte du milieu de vie de l'animal et des relations qu'il entretient avec ses congénères.

Le terme « social » s'emploie lorsque plus d'un individu est concerné, c'est-à-dire dans un contexte de groupe (Tinbergen, 1967).

Dans l'antiquité, Aristote opposait déjà le concept d'espèces solitaires à celui d'espèces sociales. En effet, dans son traité *Histoire des Animaux* (éd.1964, livre 1.1, p5), nous lisons : « Certains animaux vivent en troupes, d'autres solitaires, qu'il s'agisse d'animaux qui marchent, volent ou nagent [...]. Ont l'instinct social les animaux qui agissent tous vers un but commun, ce qui n'est pas toujours le cas de ceux qui vivent en troupes. [...] Sont ainsi les hommes, les abeilles, les guêpes, les fourmis, les grues. »

Il distinguait donc différents types de groupements :

- Des espèces solitaires
- Des espèces grégaires, vivant en groupe, et parmi elles, des espèces sociales.

Les termes « grégaire » et « social » n'ont donc pas la même signification. En effet, Tinbergen précisait en 1951 :

« Un animal [une espèce] est appelé social quand il s'efforce d'être au voisinage de membres connus de son espèce, quand il effectue quelques unes ou l'ensemble de ses activités instinctives [spécifiques]. »

Puis en 1967 :

« Tous les groupements d'animaux ne sont pas d'ordre social [...]. L'influence exercée par les animaux sociaux les uns sur les autres n'est pas une simple attraction. En général, le groupement n'est que le prélude à une coopération plus étroite ; l'essentiel est de faire quelque chose ensemble. »

Ainsi, contrairement à ce qu'écrit Goldberg (1998) on ne peut pas considérer comme sociaux, tous les comportements manifestés par les animaux dès qu'ils entrent en rapport, qu'il s'agisse de comportements agonistes (agressifs), sexuels ou parentaux.

Il est par ailleurs important de souligner la distinction entre comportement reproducteur et comportement social. La formation d'un couple est très souvent temporaire, alors que l'appétition sociale est durable et permanente. L'attraction sexuelle est, certes, une composante importante de la vie sociale, mais reste insuffisante pour caractériser la socialité.

Un extrait du livre de Tinbergen (1967), *La vie sociale des Animaux*, peut nous aider à mieux cerner cette distinction entre *grégaire* et *social* :

« Quand un soir d'été, des centaines d'insectes se rassemblent autour d'une lampe, leur comportement n'est pas nécessairement social. Il se peut fort bien qu'ils soient venus un par un, et que leur rencontre soit purement accidentelle ; s'ils se réunissent, c'est parce que chacun d'entre eux est attiré par la lampe. Mais quand, les soirs d'hiver, les étourneaux exécutent leurs fascinantes manœuvres aériennes avant de s'installer pour la nuit, ils réagissent réellement les uns aux autres ; ils se suivent les uns les autres en un ordre si parfait que nous pourrions même être tentés de croire qu'ils ont un pouvoir de communication surhumain. [...] Ainsi cette habitude de rester ensemble parce que l'on réagit les uns aux autres est un autre signe de comportement social. » (Tinbergen, 1967, p. 11).

Rabaud avait déjà défini, en 1937, la notion d'*interattraction* ou d'*attraction mutuelle*, pour souligner l'existence d'une stimulation réciproque et spécifique entre individus d'un même groupe social.

L'interattraction est indispensable à la formation d'un groupe, mais ce dernier n'est qualifié de social que si cette interattraction perdure et permet la création de relations entre les individus (Espinass, 1935).

Plus précisément, une relation sociale est inférée à partir de la répétition d'interactions entre deux partenaires au cours desquelles certains types de comportements sont échangés (Hinde, 1971). Elle repose donc sur un système de communication dans lequel les individus émettent et reçoivent des signaux. L'origine de ce phénomène est une pulsion interne, un besoin de communiquer avec ses semblables, même en l'absence de stimuli externes : c'est l'*appétition sociale*, définie selon Grassé (1952).

Les critères dégagés pour définir la socialité, sont pour Bernstein et Williams (1986) :

1. L'interattraction,
2. Entre individus de la même espèce,
3. L'existence de groupements permanents fondés sur des relations interindividuelles,
4. L'existence d'un noyau permanent d'individus adultes (coopération, rôles...).

Une espèce sera qualifiée de sociale si, et seulement si, elle réunit ces quatre critères.

b) La conception sociobiologique :

La sociobiologie est l'étude du fondement biologique de tout comportement social. A partir de ses études sur les insectes, Wilson (1975) définit un groupe social comme un ensemble d'organismes appartenant à la même espèce, qui s'assemblent pendant une certaine période et entretiennent des relations privilégiées par rapport à d'autres organismes présentant des spécificités communes.

Concernant le caractère social, Wilson ne met pas en avant la notion de permanence ; par contre, il définit dix critères fondamentaux pour caractériser les différents degrés de socialité des groupes :

1. La taille du groupe : elle dépend essentiellement des naissances et de l'immigration pour les facteurs tendant à l'accroître, de la mortalité et de l'émigration pour ceux qui tendent à la diminuer.
2. La distribution démographique : elle comprend les effectifs et les proportions des différentes classes d'individus que le groupe est susceptible de contenir (castes pour les insectes sociaux, reproducteurs, classes d'âges etc.)
3. La cohésion : elle est étroitement liée à la socialité de l'espèce ; elle facilite la défense et l'exploitation des ressources du milieu, le maintien d'une distance réduite entre les membres du groupe, ce qui permet l'utilisation optimale des moyens de communication.
4. L'organisation des relations : Ce concept désigne la sélectivité directionnelle de signaux échangés entre les membres d'un groupe. Ces signaux peuvent en effet être envoyés au hasard, et ne toucheront que les individus qui seront capables de les percevoir (généralement à une distance suffisamment faible de l'émetteur) ; dans d'autres cas, les signaux seront émis vers des individus particuliers. Les réseaux de communication peuvent en outre être organisés (plusieurs niveaux hiérarchisés), ou non organisés. Dans le cas des réseaux ordonnés, le degré de coordination et d'efficacité du groupe dans son ensemble, peut être augmenté de façon considérable, ceci par

rapport à un réseau non organisé contenant un nombre comparable de membres. Toutes les formes supérieures de sociétés (celles qui possèdent les neuf autres qualités sociales à un niveau important), se caractérisent par un degré avancé d'organisation des relations. Elles ne se caractérisent pas nécessairement par une quantité importante de relations.

5. La perméabilité : ce critère permet de distinguer les sociétés dites « fermées », des sociétés dites « ouvertes ». Dans le premier cas, les rencontres entre groupes se limitent généralement à des agressions, et il n'y a pas d'échange entre individus. Dans le second cas, au contraire, les groupes peuvent fusionner temporairement et échanger leurs membres. Cette caractéristique a comme effet de diminuer les degrés de parenté entre les membres du groupe.
6. La compartimentalisation : elle se caractérise par la présence dans le groupe d'unités discrètes, que l'on peut percevoir dans certains cas : par exemple, en présence d'un prédateur, les zèbres se regroupent par familles, l'étalon venant se placer entre la source de danger et son harem.
7. La différenciation des rôles : elle est considérée comme un avantage sélectif dans l'évolution sociale. Dans un groupe occupant un territoire donné, il y aurait un nombre optimum de spécialistes pour chacune des tâches à effectuer. Ceci devrait mener à une efficacité supérieure à celle des groupes formés uniquement de généralistes.
8. L'intégration du comportement : elle vient compléter la différenciation comportementale précédemment envisagée : sans coordination de leur activités, un ensemble de spécialistes ne serait pas efficace.
9. Les flux d'information : le processus de communication joue un rôle crucial, aussi bien dans la différenciation des individus que dans l'intégration de leurs comportements.

10. La fraction de temps consacrée au comportement social : elle est liée directement au degré de socialité présenté par un groupe.

C'est en fonction de la présence de ces différentes qualités et de leur degré de développement que nous pourrions distinguer une simple agrégation d'un groupe social. Ainsi, un ensemble d'individus réunis en un même lieu pour une raison *quelconque* (ressource alimentaire, abri etc.), mais sans organisation particulière ne peut pas être qualifié de social.

De plus, que ce soit du point de vue éthologique ou sociobiologique, la communication est présentée comme un critère indispensable au phénomène social. En effet, il n'existe pas de société sans communication (Altmann, 1962). La communication est donc d'autant plus renforcée, que les interactions sont répétées (Fedigan, 1982).

Chez les espèces solitaires, les interactions entre individus ne sont qu'occasionnelles. La communication est donc moins fine ; elle sert à trouver un partenaire sexuel, ou à repousser un agresseur, par exemple.

Pour Marler (1968), la communication est un système de régulation des distances interindividuelles, et constitue donc une problématique d'animaux sociaux. Elle est donc restreinte chez les animaux non sociaux, où la distance interindividuelle est grande.

La communication est une condition nécessaire à la socialité, mais elle n'est pas suffisante.

2) L'ontogenèse :

a) Le développement comportemental :

L'ontogenèse est le processus de croissance d'un être vivant qui, partant d'un œuf et d'un milieu de développement dont les passés phylogénétiques sont ceux de l'espèce, conduit à un individu adulte caractérisé à la fois par sa forme et par ses modes de relation avec l'environnement où il vit (Gautier, 1982). Elle implique des phénomènes imbriqués de maturation, d'expérience et d'apprentissage.

L'ontogenèse comprend notamment trois composantes : cognitive, morphologique, et comportementale (Deputte, 2000).

L'ontogenèse comportementale est le processus par lequel un individu acquiert ses caractéristiques comportementales spécifiques. L'aboutissement est la construction d'un seul phénotype, parmi ceux qui étaient potentiels grâce à l'information génétique (Deputte, 2000). Mais comment s'acquiert-il ?

b) La socialisation :

Poirier (1972) définit la socialisation comme le processus reliant une société en développement à un nouvel individu, un type de transmission d'un mode de vie et de traditions sociales, d'une génération à l'autre.

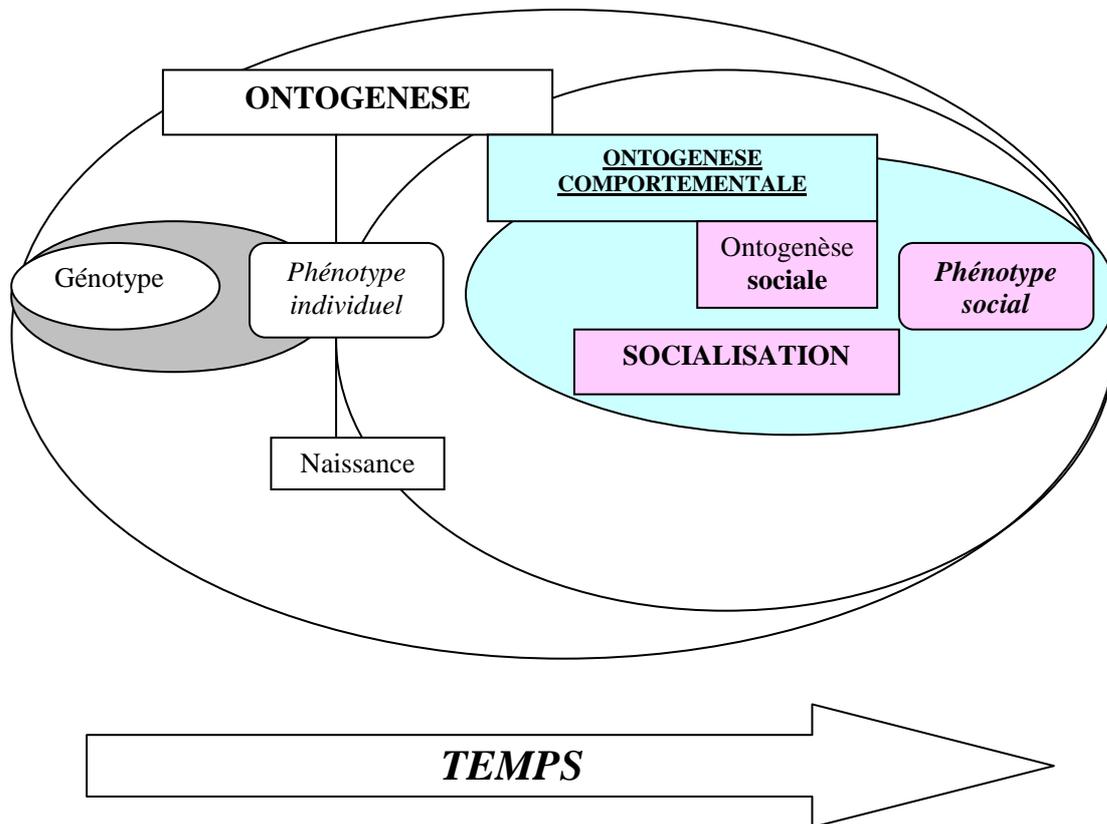
Par ailleurs, Gautier (1982) reprenant Mason (1978), affirme qu'elle nécessite la prise en compte totale de la vie juvénile depuis les interactions mère-jeune suivant la naissance, jusqu'aux interactions de l'individu devenu adulte. Elle recouvre donc la période allant de la naissance à l'âge adulte, durant laquelle l'individu acquiert une certaine expérience.

En effet, Poirier (1972) considère que la socialisation est la somme totale des expériences sociales passées d'un individu. Ces dernières sont très largement liées aux interactions qu'entretient l'individu avec les membres du groupe dans lequel il évolue.

Cette idée est reprise par Wilson (1975) pour qui la socialisation correspond à la modification totale d'un comportement chez un individu à la suite de son interaction avec d'autres membres de la société, y compris ses parents.

Finalement la socialisation est la condition nécessaire et suffisante à l'acquisition d'un phénotype social, pour l'intégration d'un individu dans un groupe social (Deputte, 2000 ; figure 1).

Figure 1: **Acquisition d'un phénotype social par le processus de socialisation**
(d'après Deputte, 2000).



La socialisation commence dès la naissance, et est très étroitement liée aux relations entretenues entre le jeune et sa mère, et à l'ensemble du groupe social. Certains même, comme Fedigan (1982), considéraient que le lien mère-jeune est le premier signal social.

La période de développement comportemental d'un individu est finalement très importante : la présence ou l'absence de socialisation sont déterminantes pour le futur comportement social adulte.

Chez une espèce sociale, la socialisation est très étroitement liée à l'ontogenèse comportementale : le jeune construit progressivement un réseau de relations sociales grâce à la répétition d'interactions avec sa mère et les autres membres du groupe, qui lui apprennent

les modes de communication propres à son espèce. L'environnement social de l'animal et l'existence préalable d'un groupe social sont capitaux.

Chez les espèces solitaires, au contraire, il n'y a pas de socialisation; la nature du processus interactif est différente. En effet, la construction des comportements spécifiques se fait en partie par les interactions intraspécifiques avec la mère et la fratrie, et par l'exposition à des stimuli adéquats (recherche de proies par exemple).

B) DES SOCIÉTÉS ANIMALES :

Chez les vertébrés, les connaissances relatives au caractère social d'un bon nombre d'espèces sont encore fragmentaires. Cependant, les données actuelles permettent d'affirmer qu'il existe peu d'espèces sociales (Goldberg, 1998).

Les Poissons, Reptiles et Amphibiens représentent des classes où existent des phénomènes de grégarisme, avec la formation de *bandes* et un certain développement des systèmes de communication ; mais ces bandes ne constituent pas des sociétés.

La socialité se manifeste surtout chez les oiseaux et les mammifères, essentiellement chez les primates humains et non humains. L'ordre des Carnivores, comme nous le verrons ultérieurement, comprend aussi des espèces sociales, comme le loup, la mangouste pygmée, le lycaon, et le lion (Desor, 1999).

1) Définition d'une société animale :

Selon Wilson (1987), une société se définit comme un groupe d'individus appartenant à la même espèce et organisé de manière coopérative.

Pour Berstein et Williams (1986), quatre critères servent à définir une société :

1. la stabilité temporelle du groupe.
2. la cohésion spatiale des membres du groupe.
3. la communication et la coordination des activités.
4. la reconnaissance des membres du groupe et la discrimination des non-membres.

Les sociétés animales sont donc des groupements permanents, où les notions d'interattraction et de coopération sont fondamentales, au moins entre adultes. En effet, une société perdure à condition que les individus adultes se tolèrent et se reproduisent. Ceci n'est possible qu'au sein d'une même espèce, c'est pourquoi la notion de socialité n'est envisageable qu'entre individus de la même espèce.

Ainsi, chez une espèce sociale, le groupe est structuré et les rapports entre individus ne sont pas distribués au hasard, ce qui aboutit à l'émergence de relations. Ces éléments n'existent pas chez une espèce grégaire, où le groupe n'est ni structuré, ni organisé (tableau1):

Tableau 1 : Les degrés de socialité chez les mammifères :
(Deputte, communication personnelle)

	Prédateur-proie	Espèce solitaire	Espèce grégaire	Espèce sociale
Interactions interspécifiques	+			
Groupement spécifique cohésif sur une certaine période de temps (certaines classes d'individus) et/ou sur un certain emplacement			+	+
Comportement reproducteur « cour – copulation »		+	+	+
Comportement maternel		+	+	+
Comportement parental			+	+
Interactions intraspécifiques		+	+	+
Relations intraspécifiques (individus adultes)				+
Groupe permanent et cohésif				+
Coopération				+

2) Une société est caractérisée par une structure et une organisation :

a) Structure sociale:

D'après Rowell (1972), la structure sociale d'une société repose sur :

- la composition du groupe (nombre d'individus, âge, sexe, liens de parenté) et donc les systèmes d'accouplement,
- la répartition spatiale des individus ou structure démographique.

L'étude de la socialité est donc indissociable de celle des systèmes d'accouplement (ou régimes d'appariement, « *mating systems* ») car tout groupe social est un groupe reproducteur. Cézilly (2005), distingue quatre types de régimes d'appariement :

- **la polygamie ou système « multi-mâle / multi-femelle » (Fedigan, 1982) :**

Elle couvre toute forme d'accouplements multiples entre mâles et femelles. Ce système sexuel est le plus répandu chez les mammifères. La polygamie peut être simultanée (accouplements synchrones) ou séquentielle.

On distingue en fait :

- **la polygynie :**

Un mâle unique s'associe à plusieurs femelles (système uni-mâle / multi-femelle : UM/MF ; Fedigan, 1982). C'est le système d'accouplement le plus fréquent. On le rencontre chez des espèces solitaires ou sociales.

Chez le tigre, le mâle s'associe avec une femelle pendant une durée très brève, souvent limitée à la copulation. En général, il possède un territoire qui recouvre lui-même plusieurs « sous-territoires », défendus chacun par une femelle, avec laquelle il peut s'accoupler. Dans ce système, le mâle ne reste pas avec la femelle, et les nouveau-nés ne bénéficient pas de soins paternels.

La polygynie peut s'exprimer différemment, comme chez les lions, par exemple, où le mâle ne défend pas un territoire mais une troupe de femelles non territoriales (ce système est appelé *harem*).

- La polyandrie :

C'est l'accouplement d'une femelle avec plusieurs mâles (système uni-femelle / multi-mâles : UF/MM). Ce mode d'accouplement est rare et se rencontre majoritairement chez les oiseaux. Il implique que les mâles participent à l'élevage de la progéniture.

Dans les deux cas, la polygamie implique la formation d'un couple, au moins temporaire. Si cette condition n'est pas remplie, les accouplements multiples sont qualifiés de **promiscuité**. Elle se rencontre chez les espèces solitaires, mais aussi sociales ; c'est le cas notamment des macaques japonais et des chimpanzés pygmées (Fedigan, 1982)..

▪ **la monogamie (système uni-mâle / uni-femelle):**

Selon Wilson (1987), c'est la situation où un mâle et une femelle se joignent pour élever au moins une progéniture. Elle dure pendant une saison, et parfois, dans une petite minorité d'espèces, se prolonge toute la vie. Elle est rare mais ubiquiste. C'est principalement chez les oiseaux et les primates qu'elle est observée (Aron et Passera, 2000).

La monogamie est en général liée à l'importance des soins bi-parentaux. En effet, le couple défend le nid et le territoire contre l'intrusion d'étrangers, et les deux parents s'occupent des jeunes ; elle permet parfois de former des groupes sociaux complexes, incluant une famille étendue et des petits d'âges variés.

Ces systèmes d'appariement ont un réel impact sur la composition (sex-ratio) et la taille du groupe. La structure sociale en dépend. De plus, ils conditionnent le contexte de développement comportemental du jeune (présence ou absence de soins parentaux), et influencent son devenir après le sevrage.

b) Organisation sociale :

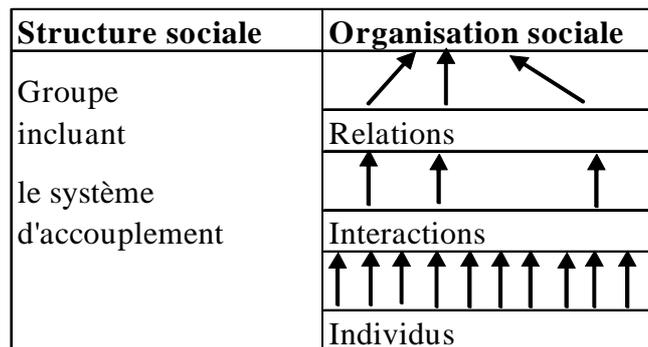
L'organisation sociale se définit par l'ensemble des processus d'interactions sociales et de leur distribution entre les membres du groupe (Rowell, 1972).

Les interactions sociales résultent des réponses comportementales échangées entre individus de la même espèce et permettent l'établissement de *relations sociales*.

Une relation peut exister entre individus d'espèces différentes ; nous ne parlerons alors pas de relation *sociale*, mais simplement de relation interspécifique. C'est le cas, notamment des relations homme-animal.

Structure sociale et organisation sociale sont deux notions distinctes et complémentaires:

Figure 2 : Distinction entre structure sociale et organisation sociale
(d'après Hinde, 1971).



Les interactions sociales sont composées de différents types de comportements. Certains comportements, qualifiés de *positifs*, se traduisent par le rapprochement ou le maintien d'une proximité entre deux partenaires (distance interindividuelle faible ou nulle), et contribuent ainsi à établir des contacts corporels. Ce sont, par exemple (Moynihan 1998, de Waal 2003) :

- le toilettage mutuel ou *allogrooming* chez les mammifères (bovins, antilopes, équidés, rats, primates). Sa fonction est à la fois sanitaire et sociale, puisqu'elle renforce la cohésion des liens interindividuels. L'épouillage chez les primates non humains, par exemple, ne s'exerce pas forcément sur des animaux parasités ; son rôle a aussi pour effet d'apaiser les individus lorsqu'il existe certaines tensions entre eux ;
- le lissage des plumes chez les oiseaux,
- le jeu chez les carnivores et les primates,
- le comportement de réconciliation après un conflit : embrassade et/ou allosexualité (circonstance où se manifeste un comportement sexuel dans un contexte non sexuel), « salutation » chez les hyènes (face à face et exploration des régions ano-génitales),
- comportement alloparental (les adultes participent aux soins des jeunes des autres portées) chez certains oiseaux et carnivores (lionnes, louves).

D'autres comportements se traduisent par la mise à distance et/ou l'éloignement des partenaires, par accroissement de la distance interindividuelle : ce sont les comportements *négatifs* ou agonistiques. Ils se caractérisent par :

- de l'agression : postures de menace, morsures, frappes etc., au cours d'affrontements entre individus se disputant des ressources (combats entre deux mâles pour prendre possession des femelles, ou conflits entre individus voulant accéder à la même source de nourriture),
- et/ou de l'évitement : fuites, aplatissements au sol, mises sur le dos, postures de soumission (propres à chaque espèce).

L'ensemble des comportements *positifs* et *négatifs* constitue la base des interactions et donc des relations entre individus. La nature et la fréquence des ces interactions, à différents stades de vie de l'animal, déterminent son caractère social ou non (tableau 2) :

Tableau 2 : Distinction entre espèces solitaire, grégaire et sociale d'après la nature et la fréquence des interactions chez le jeune et l'adulte :
(Deputte, communication personnelle)

	Nature et fréquence des interactions entre adultes			Développement des jeunes	Destinée des jeunes après le sevrage
	Mâle/Femelle	Mâle/Mâle	Femelle/Femelle		
ESPECE SOLITAIRE	Sexuelles Rares	Intolérance, Compétition +/- Rares	Intolérance, Compétition +/- Fréquentes	Interactions mère-jeune/fratrie	Dispersion
ESPECE GREGAIRE	Sexuelles Rares	Tolérance, maintien proximité	Tolérance, maintien proximité	Interactions mère-jeune Interactions jeune-fratrie/non affiliés	Maintien proximité
ESPECE SOCIALE	Sexuelle, Affiliative, Agonistique Fréquentes Relations Préférences	Compétitive Agonistique +/-Fréquentes Relations	Affiliative, Agonistique Fréquentes Relations Préférences	Interactions mère-jeune Interactions jeune-fratrie/aînés / affiliés/ autres jeunes non affiliés	Socialisation Intégration au sein du groupe social

L'existence de composantes négatives dans les relations sociales soulève un certain paradoxe : comment un groupe social peut-il en effet rester cohérent si ses membres entretiennent des relations conflictuelles ? Quels mécanismes justifient l'apparition et le maintien de la socialité ?

Pour certains (Allee, 1952 ; Goldberg, 1998), la réponse se trouve, en partie, dans l'existence d'une hiérarchie ; en effet, les hiérarchies de dominance/subordination sont caractéristiques des sociétés de nombreux mammifères. Elles permettent une meilleure régulation de la compétition entre les individus (résolution simplifiée des conflits sociaux). Cependant, toutes les sociétés ne reposent pas sur des systèmes de hiérarchie. En effet, la socialité s'exprime différemment selon les espèces considérées et le contexte de vie.

De fait, d'autres éléments justifient l'apparition et le maintien de la socialité. Ces facteurs sont d'une part génétiques et d'autre part, relatifs à l'environnement.

C) FACTEURS D'EMERGENCE DE LA SOCIALITE:

1) Socialité et phylogénèse:

La phylogénèse est la reconstruction de l'histoire évolutive des espèces.

Certains auteurs, parmi lesquels Espinas (1935), Allee (1938) et Goldberg (1998), considèrent qu'il existe une phylogénèse sociale au niveau du monde animal dans son entier. Ainsi, le caractère *social* ne serait pas apparu de manière accidentelle, mais en réponse à certaines contraintes.

Par ailleurs, les interactions sociales sont répandues de manière inégale dans les différents embranchements, et leur caractère évolutif est irrégulier (Jarman et Rossiter, 1994). En effet, il n'existe aucun lien de parenté direct entre les sociétés d'insectes et les sociétés de vertébrés ; un groupe zoologique acquiert sa propre socialité sans rapport avec les autres groupes.

La socialité n'est donc pas répandue de façon uniforme dans le règne animal ; elle n'existe ni chez toutes les espèces, ni dans tous les groupes. Elle est un caractère *dérivé* et non pas *hérité*. Fedigan, écrivait d'ailleurs en 1982 :

« Le comportement a rarement fait l'objet d'une étude systématique à ce point de vue. Pourtant, le comportement social, en particulier, nous offre une occasion unique, car, du fait de la nécessité de l'isolement pour la reproduction, l'accent est généralement mis sur la diversité. Cela veut dire que l'organisation sociale d'espèces apparentées a divergé très rapidement, ce qui fait que des espèces très proches [...] présentent un large éventail de phénomènes. » (Fedigan, 1982, p154).

En outre, les causes évolutives de la socialité, et les traits d'histoire de vie de l'espèce permettent d'expliquer en partie l'expression différentielle des comportements sociaux observés.

a) Les causes évolutives de la socialité:

L'apparition de la coopération dans le règne animal est considérée comme une transition majeure de l'évolution, puisqu'elle a contribué elle-même, en fonction de son degré de complexité, à l'émergence du caractère social (Aron, 2005). Elle est présente dans différents groupes zoologiques et se manifeste par de simples effets de groupe jusqu'à la manifestation de comportements altruistes par lesquels certains individus sacrifient leur vie au bénéfice d'autres individus du groupe.

La sociobiologie utilise trois concepts pour justifier l'évolution de la coopération chez les animaux : les bénéfices associés au mutualisme, la sélection de parentèle et la réciprocité.

▪ **le mutualisme :**

Il s'agit d'une coopération à bénéfice immédiat pour les protagonistes. Ensemble, les individus additionnent leurs forces pour se défendre contre des prédateurs et/ou accéder à des ressources qu'ils ne peuvent se procurer seuls. C'est la forme de coopération la plus répandue. La chasse coopérative est un bon exemple. Elle concerne trois familles de carnivores terrestres (Aron et Passera, 2000) : les félidés (notamment les lions), les hyénidés (hyènes tachetées), et les canidés (loups et lycaons). Ce type de chasse leur permet de capturer des proies dix fois plus volumineuses que s'ils chassaient seuls. Cette évolution convergente de la coopération dans des groupes de carnivores différents phylogénétiquement suggère qu'elle est une adaptation permettant la capture de grandes proies.

De plus, plusieurs travaux consacrés à la chasse collective chez les lions et les lycaons ont montré que la quantité de nourriture ingérée par individu et par jour était largement supérieure lors de captures collectives, que lors de chasses solitaires (Packer *et al.*, 1990).

De même, la protection de la proie attrapée est mieux assurée par les groupes d'effectifs élevés. Les lycaons, par exemple, coopèrent à la mise à mort de la proie et dans sa défense à l'égard des compétiteurs comme les hyènes.

▪ **la sélection de parentèle (« kin selection ») et la réciprocité :**

Ces deux concepts reposent sur le principe de l'égoïsme génétique (Dawkins, 1976) et expliquent l'évolution d'actes altruistes: les comportements altruistes procurent en réalité un bénéfice direct ou indirect à leurs auteurs, en dépit des apparences.

La sélection de parentèle, théorie initialement exposée par Hamilton (1964), explique que les interactions altruistes sont envisageables entre individus présentant un minimum de corrélation génétique, c'est-à-dire *apparentés*, pourvu que le coût de l'acte altruiste soit inférieur aux gains reproductifs qu'il procure au bénéficiaire.

L'hypothèse est la suivante : supposons qu'un comportement altruiste soit codé par un seul gène et qu'un individu *a*, exprime ce comportement altruiste envers un autre individu, *b*. Ce dernier profite d'un bénéfice *B*, alors que *a* se voit infliger un coût *C*, qui correspond à une réduction du nombre de copies du gène altruiste dans sa descendance. (En fait, coûts et bénéfices correspondent à la réduction et à l'augmentation du nombre de descendants produits respectivement par l'altruiste et par le bénéficiaire de l'acte). Mais si *a* et *b* présentent un certain degré de parenté, il est alors probable que *b* soit porteur du gène de l'altruisme. La sélection naturelle favorisera donc le comportement altruiste d'autant plus que la corrélation génétique entre les deux individus est grande et que le coût de l'acte altruiste est inférieur au bénéfice corrélé au degré de parenté. En termes plus simples, ceci se traduit par l'équation suivante :

$$C_a < B_b \times R_{(a-b)}$$

Où *C* est le coût subi par le gène altruiste, *B* le bénéfice dont jouit le destinataire et *R*, la corrélation génétique entre les individus, qui correspond à la probabilité que le destinataire de l'acte altruiste porte aussi le gène de l'altruisme.

Les interactions altruistes sont donc envisageables entre individus présentant un minimum de corrélation génétique, et donc *apparentés*, pourvu que le coût de l'acte soit inférieur aux gains reproductifs qu'il procure au bénéficiaire.

La sélection naturelle ne fait pas la distinction entre des gènes transmis par filiation directe et ceux transmis indirectement par les individus apparentés ; le succès reproductif global d'un individu (*inclusive fitness*) correspond alors à la somme de son succès reproductif direct et du bénéfice génétique qu'il peut tirer de la reproduction d'un parent (Aron et Passera, 2000). Ainsi, l'existence de comportements altruistes entre individus apparentés semble logique, puisqu'elle représente un avantage évolutif - certes indirect - pour l'auteur d'actes altruistes (d'autant plus que son degré de parenté avec le bénéficiaire est élevé).

La théorie d'Hamilton tente d'expliquer pourquoi, dans la nature, les animaux manifestent beaucoup plus fréquemment des actes altruistes à l'égard d'individus apparentés que de non apparentés, et ce, dans tout le règne animal.

Ce phénomène s'illustre, par exemple avec le comportement d'assistance. Ce comportement se rencontre chez de nombreux mammifères carnivores (loups, chacals, chiens sauvages, mangoustes, hyènes, lions etc.) et certains oiseaux. Il consiste, de la part des individus issus des portées ou couvées précédentes, à rester au près des plus jeunes, pour participer aux soins parentaux (alimentation, défense du territoire).

Il apporte différents avantages (d'après Aron, 2005) :

- un accroissement des chances de survie de tous les individus du groupe. Les jeunes sont mieux nourris et mieux défendus,
- un accroissement des chances de reproduction ; en général, les assistants restent sur le territoire parental et en bénéficient pour s'y reproduire eux-mêmes ultérieurement,
- un accroissement du succès reproducteur : l'aide fournie par les assistants permet d'accroître le succès reproductif des parents. Les assistants sont le plus souvent apparentés au couple reproducteur et trouvent donc un bénéfice génétique indirect à élever les jeunes frères et sœurs.

Chez les lions et les hyènes, les « assistants » élèvent préférentiellement les individus qui leur sont le plus apparentés.

La sélection de parentèle explique aussi la présence d'individus stériles qualifiés d'*ouvrières* dans les sociétés d'hyménoptères haplodiploïdes. Chez ces insectes, la corrélation génétique entre les femelles « sœurs » est de 75% (au lieu de 50% chez les espèces diploïdes) ; le fait de s'occuper de « ses sœurs » devient donc plus rentable du point de vue évolutif, que de se reproduire (la corrélation génétique entre parents et descendants étant de 50%).

Le concept d'altruisme *réciproque* (Trivers, 1971), vise à expliquer les comportements altruistes entre individus non apparentés, fréquents dans le règne animal : lorsque deux individus non apparentés bénéficient d'une interaction, mais que les bénéfices retirés par l'un des protagonistes sont différés, la coopération peut évoluer par altruisme réciproque (Aron et Passera, 2000). La réciprocité est favorisée si le coût de l'altruisme est relativement faible, et si l'individu altruiste reçoit en échange de son acte une aide réciproque ultérieure, de telle sorte que les deux individus trouvent un bénéfice reproductif.

Le toilettage réciproque chez les impalas en est un exemple (Gadagkar, 1997). Chez ces mammifères, les séquences de léchage ont à la fois un rôle sanitaire et social. Elles s'observent principalement entre individus non apparentés, et ne peuvent donc être expliquées par la sélection de parentèle. La réciprocité observée est remarquable : lorsque le bénéficiaire d'une phase de léchage ne manifeste plus de réciprocité, l'acteur interrompt immédiatement son comportement. Les individus bénéficient presque toujours du même nombre de phases de toilettage qu'ils en délivrent aux congénères (Aron et Passera, 2000).

L'altruisme est remis en question par la présence d'individus égoïstes et tricheurs, et ne peut donc persister que si ces derniers sont écartés (Maynard-Smith, 1982).

Finalement, le comportement altruiste est favorisé par la sélection naturelle dans deux cas : lorsqu'il s'exprime entre des individus apparentés, et lorsque les individus - même non apparentés - sont susceptibles de manifester cette réciprocité ultérieurement (Gadagkar, 1997).

Ce concept de réciprocité est intéressant, dans la mesure où il permet d'avancer une définition plus fine d'un groupe social : du point de vue évolutif, celui-ci peut être réduit à la présence de deux femelles non apparentées (Deputte, communication personnelle). En effet, celles-ci peuvent former le premier noyau du groupe. Pour que celui-ci perdure, il suffit que ces femelles soient en contact de manière épisodique ou durable avec un ou plusieurs mâles, pour se reproduire et donner naissance à des jeunes. Ce seront ensuite les traits d'histoire de vie de l'espèce et les contraintes écologiques qui influenceront l'émergence du caractère social.

Les différents concepts évolutifs exposés ci-dessus sont à considérer non pas séparément, mais de façon interactive. Les comportements observés chez les lions, par exemple, s'expliquent à la fois par le mutualisme et la sélection de parentèle.

Chez les troupes de lions (*Panthera leo*), les femelles assurent la majorité de la capture des proies. Lorsque ces dernières sont abondantes, l'effectif des groupes influence peu le succès de la chasse. Par contre, lorsque les proies sont rares, les études ont montré que l'efficacité de la chasse était supérieure pour des femelles chassant seules et pour des groupes de cinq à six femelles, plutôt que pour des groupes de taille intermédiaire comprenant deux à quatre femelles (Packer *et al.*, 1990).

Paradoxalement, dans la nature, les femelles se divisent le plus souvent en petits groupes de trois ou quatre individus lorsque la troupe comprend plus de cinq lionnes. La taille des groupes de lionnes la plus fréquemment observée dans la nature n'est donc pas déterminée en priorité par l'efficacité de la chasse.

De fait, un des principaux avantages de la coopération pour les femelles est la possibilité de regrouper leurs jeunes dans une crèche commune pour les protéger notamment des mâles étrangers capables d'infanticide (Gadagkar, 1997). Les bénéfices issus du mutualisme dans la capture des proies et dans la protection des jeunes justifient donc l'évolution de la coopération entre les lionnes.

b) Avantages adaptatifs procurés par la vie en société:

En plus des facteurs génétiques, les sociobiologistes justifient le maintien de la socialité par les bénéfices qu'elle procure au groupe (tableau 3).

Tableau 3 : Principaux bénéfices associés à la vie en groupe social
(d'après Aron et Passera, 2000).

BENEFICES	MECANISMES
Réduction de la pression de prédation	Meilleure détection des prédateurs (comportement d'« alarme »), défense collective plus efficace, effet de dilution (diminution du risque individuel d'être attaqué)
Augmentation de l'efficacité de la récolte de nourriture	Recrutement des congénères, chasse coopérative de grandes proies ou de proies difficiles à capturer seul (rapidité, défense, économie d'énergie)
Augmentation de l'efficacité dans la défense de sites particuliers (nids, sources de nourriture)	Défense collective plus efficace contre les compétiteurs inter- et intraspécifiques
Soins collectifs aux jeunes	Partage des ressources alimentaires, protection communautaire

La vie de groupe permet aussi le développement de certains comportements bénéfiques, comme *l'investissement parental*, par exemple. Les études de Caro (1994) ont montré par exemple, que chez les guépards, les jeunes tirent au moins trois avantages de la vie de famille et de l'élevage communautaire :

- les plus petits (âgés de moins de 6 mois) bénéficient du comportement anti-prédateur de la mère, de sa vigilance et de la nourriture qu'elle leur offre (lait et proies qu'elle chasse pour eux) ;
- ceux qui sont un peu plus âgés (âgés de 6 à 12 mois) profitent de sa vigilance et de son habileté pour apprendre à chasser et à se défendre ;
- enfin, les « adolescents » (âgés de 12 à 18 mois) bénéficient de l'approvisionnement commun par le groupe de mères.

Pour Giraldeau (2005), la vie en société permet aux animaux de communiquer par *inadvertance* en observant le comportement des congénères, sans que ceux-ci émettent des signaux précis. Les membres du groupe bénéficient alors d'une « information publique ». Ce phénomène est davantage développé chez les espèces les plus évoluées. Un exemple célèbre est celui de l'utilisation de brindilles par les chimpanzés pour attraper des termites dans les troncs d'arbre, ou bien l'usage d' « éponges de feuilles » pour récupérer l'eau qui s'écoule lorsqu'il pleut.

Ainsi, les individus vivant dans un groupe social peuvent acquérir de nouveaux comportements par l'intermédiaire d'une forme de communication qui n'existe pas chez les espèces solitaires où les rencontres sont sporadiques et temporaires.

Enfin, pour Théraulaz (2005), la vie en société permet, à partir de comportements individuels simples, d'élaborer des *stratégies adaptatives complexes*. Ceci s'illustre bien dans les sociétés d'insectes hyménoptères, avec, par exemple la construction de nids d'architecture complexe, la collecte de nourriture et le marquage de pistes de recrutement d'individus (grâce à des phéromones) pour accéder à certaines sources de nourriture (chez les fourmis notamment). Les mécanismes à la base de ces phénomènes sont de simples interactions entre individus, basées sur la perception de stimuli (très souvent chimiques) et la réponse à ces stimuli.

c) Traits d'histoire de vie :

Les traits d'histoire de vie sont des caractères propres à l'espèce, formant autant de contraintes favorisant ou non l'apparition de la socialité, et ainsi, le type de société. Ils aident à mettre en évidence certaines différences entre une espèce sociale et une espèce solitaire. Nous pouvons les illustrer chez les carnivores (tableau 4) :

Tableau 4: Bilan des traits d'histoire de vie des carnivores : comparaison entre canidés et félidés (Deputte communication personnelle).

Traits d'histoire de vie	CARNIVORES	
	CANIDES	FELIDES
Structure sociale	UM/UF MM/MF Monogamie, promiscuité	Solitaire, territorial Polygynie, promiscuité
Durée de gestation (mois)	2 mois	2 mois
Nouveau-né	Nidicole	Nidicole
Nombre de jeunes	Grande portée : 5 à 6	Petite portée : 3 à 4
Aînés affiliés	oui	non
Pairs	oui	non
Maturité sexuelle (ans)	1	1
Longévité (ans)	15	18

En fonction du caractère nidicole ou nidifuge (qui est un autre trait d'histoire de vie de l'espèce), l'environnement, les capacités sensorielles et motrices du nouveau-né sont différentes, et ont une influence certaine sur le développement comportemental de l'individu (tableau 5).

Tableau 5 : **Comparaison des caractéristiques des animaux nidicoles et des animaux nidifuges** (D'après R.D. Martin, 1975).

<i>NIDICOLE</i>	<i>NIDIFUGE</i>
Les adultes utilisent des nids, au moins quand des jeunes sont présents	Les adultes n'utilisent jamais de nids.
La gestation est courte, relativement à la taille corporelle. La taille de la portée et le nombre de mamelles sont élevés.	La gestation est longue, relativement à la taille corporelle. La taille de la portée et le nombre de mamelles sont réduits (un jeune, deux mamelles).
Les nouveaux-nés sont quasi nus, ont les oreilles et les yeux clos. Leur thermorégulation est réduite par rapport aux capacités adultes.	Les nouveaux-nés sont plus ou moins poilus, ont les oreilles et les yeux quasiment ouverts. Leur thermorégulation est identique à celle des adultes.
Les nouveaux-nés ont une mobilité très réduite à la naissance.	Les nouveaux-nés ont une mobilité certaine à la naissance.
Les nouveaux-nés sont pourvus d'un très petit cerveau à la naissance. La croissance cérébrale est considérable après la naissance.	Les nouveaux-nés sont pourvus d'un gros cerveau à la naissance. La croissance cérébrale est modérée après la naissance.
La lactation est courte, la puberté précoce, la longévité faible, relativement à la taille corporelle.	La lactation est longue, la puberté tardive et la longévité grande, relativement à la taille corporelle.

Tous les canidés et les félidés sont nidicoles. Le jeune est régulièrement au contact de ses congénères, au minimum la mère et la fratrie, ce qui lui donne l'occasion de communiquer régulièrement avec eux, au moins jusqu'au sevrage. Chez les espèces nidifuges (équidés, bovidés), c'est l'inverse ; elles adoptent plutôt un comportement grégaire ou solitaire.

Le caractère nidicole ou nidifuge d'une espèce n'est cependant pas déterminant au même titre que la socialisation. Nous verrons notamment que la plupart des félidés -espèces nidicoles- ne sont pas sociaux. Chez une espèce solitaire, le jeune n'est au contact de ses frères et sœurs que jusqu'au sevrage, qui représente une période de séparation nette : les jeunes de la portée se dispersent. Chez les espèces sociales, au contraire, le jeune reste au contact de ses congénères même après le sevrage. La problématique d'une espèce solitaire est donc fondamentalement différente de celle d'une espèce sociale.

Les différents concepts sociobiologiques, évoqués précédemment aident à mieux comprendre l'existence d'une coopération et de comportements sociaux chez les animaux, mais ce sont des théories scientifiques en constante évolution. D'autres éléments influencent l'émergence de la socialité.

2) Influence des facteurs écologiques sur l'expression de la socialité :

D'après Aron et Passera (2000), la socialité est une réponse à des conditions écologiques particulières. Différentes variables écologiques conditionnent l'expression différentielle de la socialité chez une espèce sociale.

a) La pression de prédation :

L'intensité de la prédation influence l'alternance entre vie solitaire et vie en groupe (Lott, 1991) ; en effet, le rassemblement et le maintien des individus dans un groupe social

stable permettent une défense collective contre les prédateurs. Ainsi, une forte pression prédatrice augmente la cohésion au sein du groupe.

Par ailleurs, une forte pression de prédation favorise l'émergence de comportements d'assistance (pour augmenter les chances de survie des plus jeunes) ; elle aurait donc une influence certaine sur les systèmes de soins parentaux (Moehlman, 1986).

b) Les ressources alimentaires :

La distribution, l'abondance de nourriture, et le régime alimentaire exercent une influence sur la structure et l'organisation sociale des animaux.

Une large distribution de nourriture exerce un effet direct positif sur la taille du territoire occupé et sur la facilité à le défendre (Lott, 1991) ; ceci n'est pas sans conséquences sur les relations intraspécifiques (compétition entre les individus et expression de comportements agonistiques).

De plus, l'inégalité de répartition des ressources alimentaires peut déterminer les systèmes reproducteurs et donc la structure sociale du groupe. Des ressources concentrées permettent à un animal de les défendre et de les conserver pour plusieurs individus, ce qui favorise les régimes de polygynie et polyandrie (Lott, 1991). Par ailleurs, la richesse et la concentration de nourriture favoriseront l'expression de comportements uniparentaux, puisqu'elles permettront aux parents de répartir leurs rôles (défense du nid et des ressources / soins aux jeunes). La distribution des ressources exerce donc une influence sur les régimes d'appariement et les systèmes parentaux.

Le critère d'abondance est tout aussi important que celui de distribution. En effet, la vie en groupe provoque une certaine compétition entre les individus, pour l'accès aux ressources, quelle que soit leur nature (alimentaire, aire de repos, partenaire sexuel). Une forte abondance de nourriture contribue donc à diminuer la compétition pour l'approvisionnement, ce qui facilite l'existence de certains modes d'appariement (polygynie), et de soins communautaires pour les plus jeunes.

Chez les carnivores, et notamment les lions, il semble que la chasse des proies difficiles à capturer (grande taille) ou la défense active des proies tuées contre les compétiteurs (de la même espèce ou d'une autre espèce), constituent des facteurs de

régulation du nombre d'individus dans un groupe de prédateurs (toutefois, l'exemple des lionnes évoqué précédemment montre que ces critères ne sont pas les seuls en cause).

c) Les caractéristiques physiques de l'habitat :

Le climat joue un rôle très important par rapport à la nature et la quantité de ressources disponibles. Pour les carnivores prédateurs, la densité des proies (ongulés herbivores) est déterminée par la capacité d'accueil de l'habitat, elle-même liée à l'importance de la production de végétaux (Gautier, 1982). Une variation climatique (brutale ou progressive, changement de saison) peut induire une variation dans l'importance des ressources alimentaires végétales et la migration des proies herbivores ; la pression de prédation s'exerçant sur les proies restantes (animaux plus vieux et plus affaiblis) augmente.

Par ailleurs, le degré de saturation de l'habitat, pour une espèce donnée, est important pour l'existence d'un système social. Cette variable semble d'abord agir sur la dispersion des jeunes, qui restent au nid parental lorsque le degré de saturation de l'environnement est important ; ceci leur permet de devenir plus résistants et d'être moins exposés aux prédateurs (Lott, 1991).

La saturation de l'habitat dépend du type d'environnement ; ainsi, la densité d'animaux vivant dans la savane, par exemple, sera inférieure à celle d'animaux vivant en milieux plus fermés (zones forestières ou montagneuses).

Conclusion de la première partie

Deux critères sont indispensables pour définir une espèce sociale :

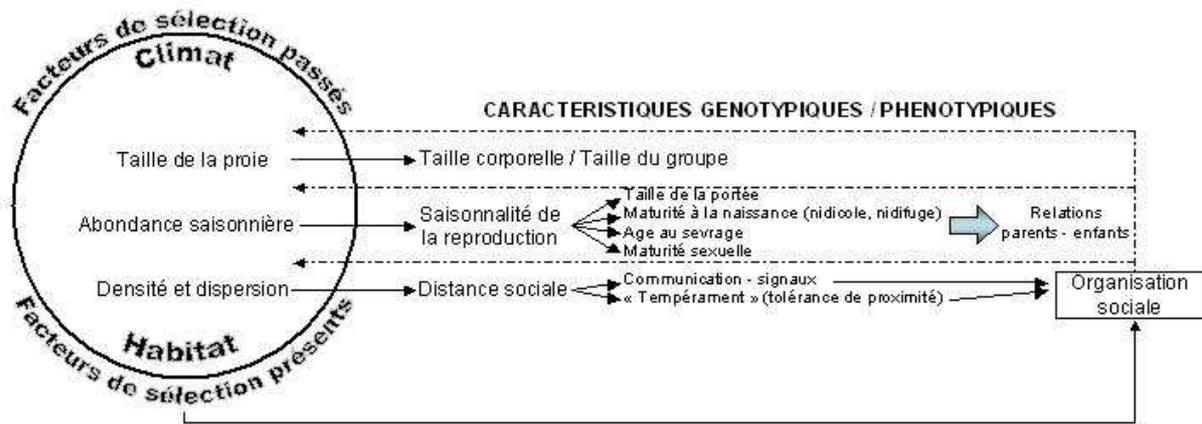
- l'**interattraction** entre individus,
- l'existence d'un **groupe permanent cohésif**, fondé sur des **relations** entre les membres.

L'existence et le maintien du groupe repose sur plusieurs paramètres :

- la **tolérance entre adultes de la même espèce**, indispensable à la survie du groupe, par l'intermédiaire de la reproduction. La **structure sociale** du groupe dépend en grande partie des systèmes d'accouplements. La socialité n'est ainsi envisageable qu'entre individus de la **même espèce** ;
- le processus de **socialisation** pendant l'ontogenèse comportementale du jeune, qui assure son intégration dans le groupe ;
- la répétition d'**interactions** entre les membres, au moyen de différents types de communication, permettant la mise en place de **relations sociales**. Les interactions peuvent être de natures *positive* (rapprochement des individus) ou *négative* (compétitive, agonistique) ;
- la présence d'une **coopération** basée sur les relations sociales, non distribuées au hasard. Celles-ci favorisent l'émergence d'une réelle **organisation sociale**, parfois fondée sur une hiérarchie entre les membres.
Cette coopération s'exprime à travers la recherche et la défense des ressources, quelle que soit leur nature.

Enfin, rappelons que la socialité s'exprime de manière différentielle, en fonction de la phylogenèse de l'espèce et des contraintes environnementales (figure3) :

Figure 3: **Bilan des contraintes phylogénétiques et écologiques influençant l'émergence de la socialité chez les carnivores.**
 (d'après FOX, 1975)



**Contraintes
écologiques**

**Contraintes
phylogénétiques**

SECONDE PARTIE :

LA PROBLEMATIQUE DES ESPECES
SOLITAIRES ET SOCIALES CHEZ LES
FELIDES

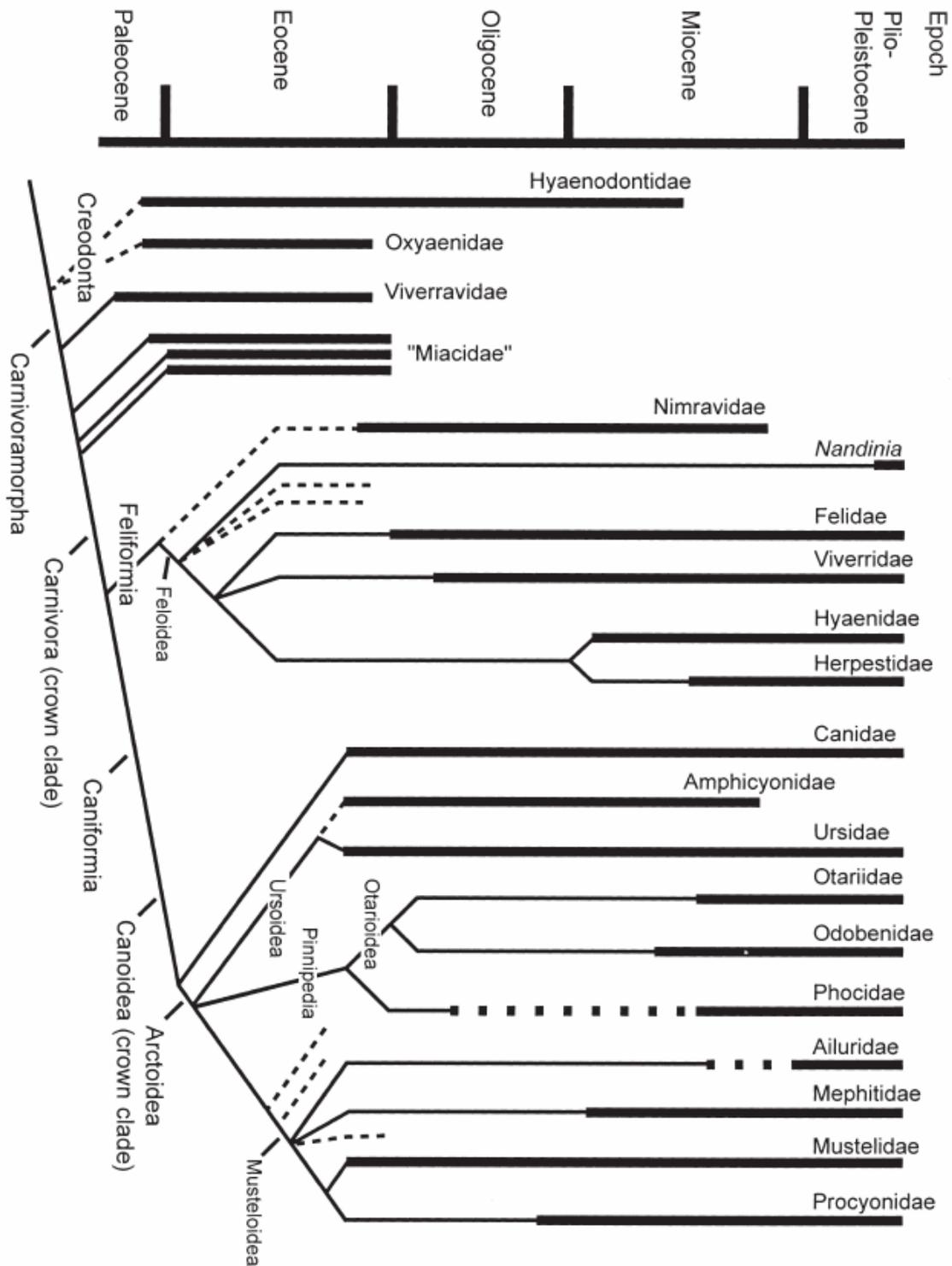
A) PHYLOGENESE DES FELIDES :

1) La socialité dans la phylogénèse des carnivores :

Après la disparition des dinosaures à la fin de l'ère secondaire, apparaissent les premiers mammifères avec notamment l'ordre des Créodontes annonçant les premiers carnivores. Le mot *carnivore* est issu du latin : *caro, carnis*, signifiant « chair », et *vovare*, « dévorer ». Les carnivores, appelés aussi *carnassiers*, sont caractérisés par leurs canines, longues et pointues servant à saisir et tuer les proies, et par leurs carnassières, molaires tranchantes adaptées à un régime carné. Ils regroupent des espèces terrestres (canidés, félidés, ursidés), et d'autres, amphibies (chez les pinnipèdes notamment : phocidés, otaridés).

La comparaison de paramètres morphologiques, l'étude des marqueurs moléculaires et des fossiles ont permis d'établir des hypothèses quant aux relations phylogénétiques existant entre les différentes espèces actuelles (figure 4).

Figure 4: **Arbre phylogénétique indiquant les radiations évolutives des canidés et félidés** (d'après Flynn et Wesley-Hunt, 2005).



Les canidés et félidés sont deux sous-familles distinctes depuis l'Eocène (-53 millions d'années). Les félidés montrent une radiation précoce durant le Miocène (-23 à -6 millions d'années), produisant les félins « à dents de sabre » qui persistent jusqu'au Pliocène (-5 à -2 millions d'années). De nombreuses hypothèses sur l'origine des félidés existent, mais toutes se rejoignent pour dire qu'ils descendent d'un groupe d'ancêtres communs, dont l'espèce la plus connue est *Smilodon fatalis*, qui vivait il y a dix à quinze millions d'années. Ce félidé, à « dents de sabre » mesurant vingt centimètres, aurait disparu il y a un million d'années (Johnson et O'Brien, 1997). La majorité des genres actuels de félidés auraient radié pendant la fin du Miocène ou du Pliocène, c'est-à-dire à la fin de l'ère tertiaire (-15 millions d'années).

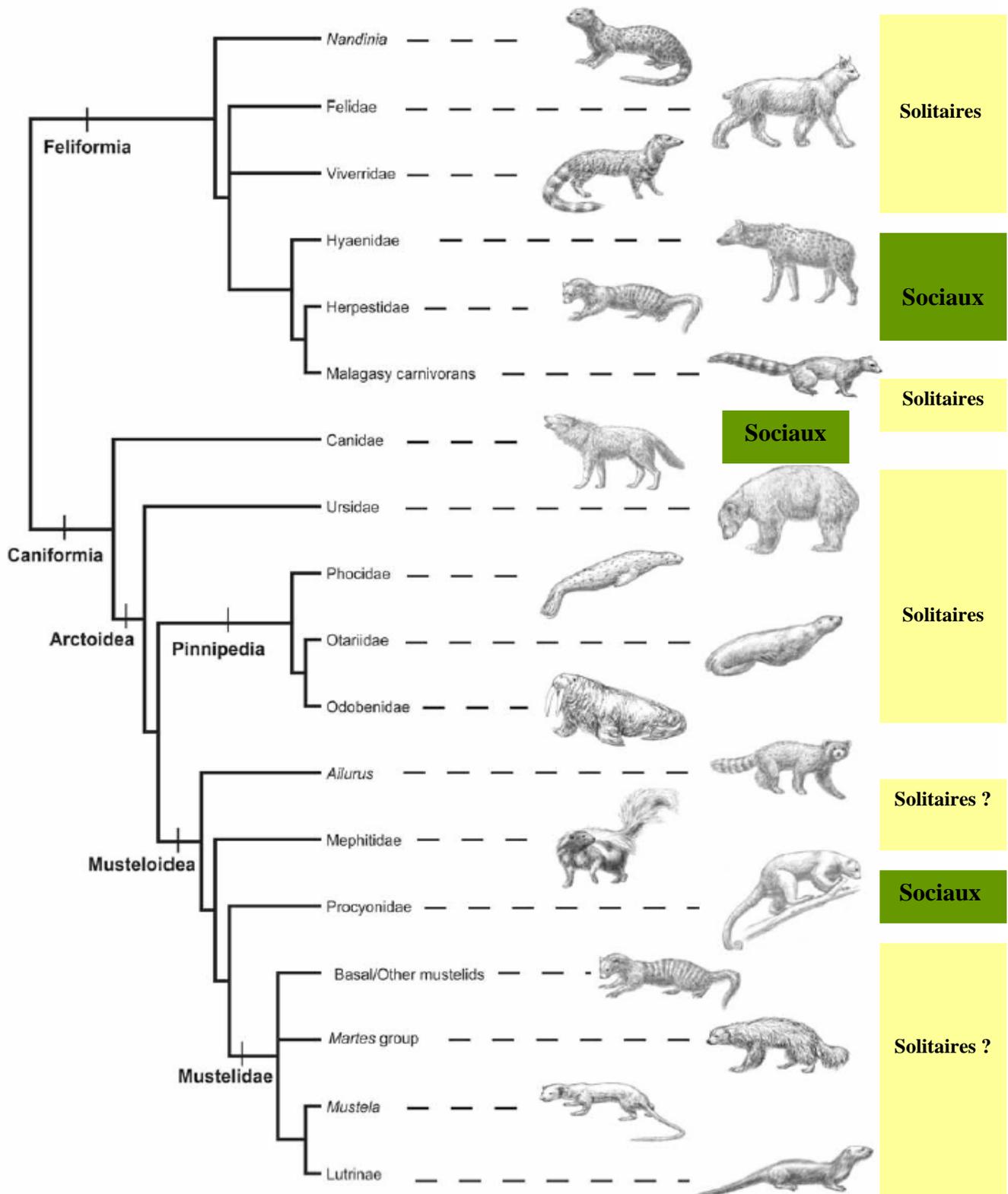
Fedigan (1982), soulignait l'utilité d'utiliser une méthode comparative pour étudier le comportement social des animaux :

« Nous n'avons aucun document sur l'histoire de l'organisation sociale ; les fossiles ne nous parlent guère du comportement des animaux du passé. Nous ne pouvons donc pas étudier directement l'histoire de l'organisation sociale. Il est pourtant possible d'en savoir quelque chose grâce à la comparaison entre les différentes organisations sociales des espèces actuelles. En morphologie, la comparaison est couramment utilisée dans cette intention ». (Fedigan, 1982, p151).

Une telle approche permet d'illustrer le caractère irrégulier de la socialité, en l'occurrence chez les félidés et canidés.

En effet, les félifformes regroupent des espèces solitaires (la plupart des félidés), et des espèces sociales comme les hyénidés par exemple (figure 5). De même pour les caniformes : les canidés sont sociaux, les pinnipèdes sont solitaires (figure 5). Ainsi, des espèces assez proches, du point de vue phylogénétique (les félidés et les hyénidés par exemple), montrent des modes de vie très différents, probablement en réponse à des contraintes écologiques particulières (déjà évoquées en première partie).

Figure 5 : La phylogénèse des carnivores, et la socialité : un caractère dérivé apparu chez différentes espèces de carnivores (d'après Flynn *et al.*, 2005).



2) Les félidés sont-ils tous solitaires ?

Les félidés (mot d'origine latine : *felis*, chat) sont des carnivores digitigrades qui possèdent des griffes rétractiles (excepté le guépard). Leur crâne est assez globuleux et leurs arcades zygomatiques très saillantes (permettant l'insertion et le passage de puissants muscles masticateurs) ; l'articulation mandibulaire ne permet que des mouvements dans un plan vertical ; les pupilles sont verticales (Jackson *et al.*, 1996). Ils se subdivisent en genres et espèces, selon leurs caractères morphologiques : la taille, l'indice crânien, ainsi que la couleur et le dessin du pelage, sont les principaux critères qui ont servi à établir les genres, mais les outils de biologie moléculaire sont de plus en plus utilisés depuis ces dernières années (Jackson *et al.*, 1996).

Au sein même du groupe des félifformes, le suricate, la mangouste, la hyène tachetée, et le lion sont des espèces sociales (figure 6). Il semble admis aujourd'hui que le guépard soit aussi considéré comme social, même s'il manque encore un certain nombre de connaissances pour l'affirmer. Il existe donc quelques espèces sociales parmi les félidés, majoritairement solitaires.

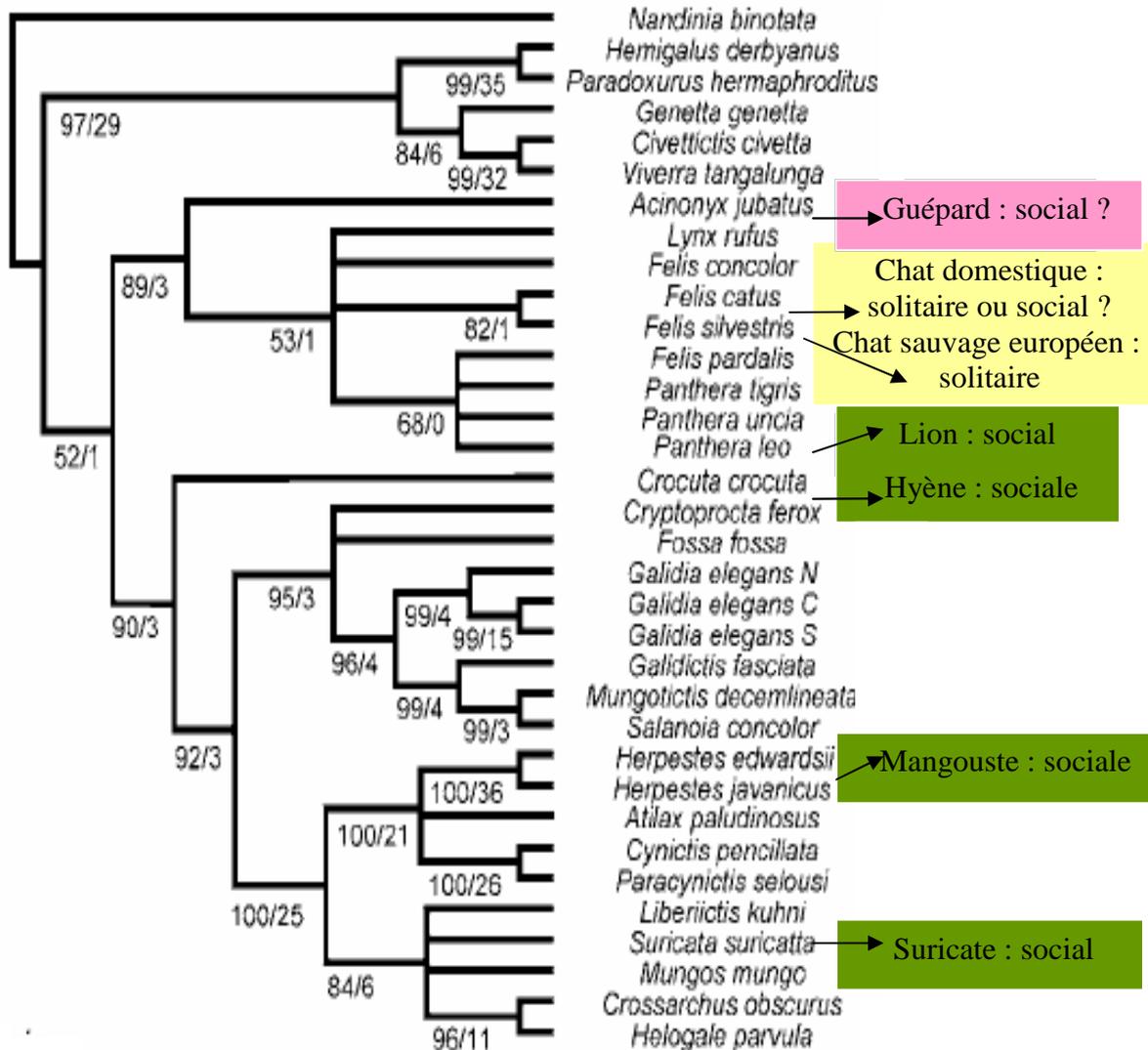
Peu d'espèces de félidés ont été étudiées en détail, en particulier du fait des difficultés d'observation sur le terrain, et du caractère souvent nocturne des espèces. En effet, sur trente-quatre espèces identifiées aujourd'hui, vingt-six sont nocturnes (Mattern et McLennan, 2000). Nous manquons donc d'un certain nombre d'informations, y compris pour le chat domestique.

Figure 6: **Arbre phylogénétique des félidés** (d'après Flynn *et al.*, 2005)

Sur cet arbre, sont mentionnées les espèces dont le mode de vie social est avéré ou suspecté.

(NB : le genre *Prionailurus* n' y figure pas)

Feliformia



Concernant les félidés, le plus vieux fossile découvert date seulement de trois à cinq millions d'années (ère quaternaire), ce qui est relativement récent (Kurten, 1968, CluttonBrock, 1999).

La lignée du chat domestique (genre *Felis*) est polytypique car elle regroupe neuf espèces, toutes d'origine méditerranéenne (Wozencraft, 1993 ; Mattern et McLennan, 2000) :

- *F. bieti* : Chat de Biet
- ***F. catus* : Chat domestique**
- *F. libyca* : Chat africain
- *F. chaus*: Chat des marais
- *F. margarita*: Chat des sables
- *F. nigripes*: Chat à pieds noirs
- *F. silvestris*: Chat ganté (Afrique), chat forestier (Europe), Chat orné (Asie)

Ces espèces font partie des félinés ou « petits félinés » (l'ossification de l'appareil hyoïdien est complète, ce qui rend impossible le rugissement, contrairement aux panthérinés, « grands félinés », dont fait partie le lion).

Mattern et McLennan (2000) englobent ces neuf espèces en un seul groupe, qu'ils nomment « chats domestiques », car ces animaux, bien que vivant actuellement dans des lieux géographiques différents et éloignés, sont originaires de la même région méditerranéenne, présentent de grandes similarités morphologiques, et vivent plus ou moins au contact de l'homme (Johnson et O'Brien, 1997).

En outre, le séquençage de l'ADN mitochondrial de ces espèces montre une très grande ressemblance génétique et morphologique entre trois espèces : *Felis catus*, *Felis libyca*, et *Felis silvestris*.

Cependant, ces chats présentent des comportements différents, et c'est pourquoi, dans notre étude, le terme « chat domestique » ne se rapporte qu'à l'espèce *Felis catus*, les autres étant désignées comme « chats sauvages ». *Felis silvestris* est la forme sauvage eurasiatique et méditerranéenne ; elle est encore appelée en Europe « chat forestier » ou « chat sauvage européen », car inféodée à la forêt. Les formes asiatiques et africaines vivent essentiellement en milieu ouvert.

Certains paramètres, déjà abordés en première partie, influencent l'émergence de la socialité chez une espèce donnée. Concernant les félidés, quelles sont les caractéristiques expliquant leur mode de vie solitaire ou social ?

3) Les félidés : des carnivores prédateurs

a) Des chasseurs nocturnes :

Les félidés ont développé et conservé, au cours de la phylogenèse, des caractéristiques morphologiques adaptées à la capture des proies (à l'affût, à l'approche, et à l'attaque par surprise).

Les félins peuvent tuer des proies de taille égale à la leur, et les plus grandes espèces d'entre eux (lions, tigres, léopards) peuvent prendre des proies considérablement plus lourdes qu'eux (Kleiman et Eisenberg, 1973).

Ils ont, en effet, un squelette souple : la clavicule, rudimentaire, « flotte » dans les muscles de l'épaule, et est reliée au sternum par un unique ligament, ce qui autorise de grandes foulées au niveau des membres antérieurs, et le mouvement de « coup de patte », caractéristique du comportement de prédation (Leyhausen, 1979). Les félins déplacent chacune de leurs épaules en alternance, ce qui favorise l'ampleur du mouvement (Jackson *et al.* 1996).

Leurs griffes, rétractiles à volonté, leur permettent de courir, puis de saisir une proie avec assurance, et de la tuer rapidement. Excepté les guépards, les félins poursuivent rarement leur proie sur de longues distances ; habituellement, ils se rapprochent suffisamment d'elle pour pouvoir effectuer un sprint final et la saisir avec les membres antérieurs, les postérieurs étant fermement plantés dans le sol (Jackson *et al.* 1996).

Ils saisissent généralement leur proie à la tête ou par le cou, et la tuent en brisant son crâne ou en écartelant les vertèbres cervicales par morsure, grâce à leur puissante mâchoire et leurs longues canines. Souvent cependant, les grands félins tuent la proie par suffocation, en saisissant la gorge en partie ventrale, ce qui provoque un écrasement de la trachée et une hémorragie de la veine jugulaire.

L'essentiel de la chasse se déroule dans les heures précédant l'aurore et au crépuscule. La vision des félins est adaptée à l'obscurité. En effet, en plus d'avoir un champ de vision panoramique, les yeux des félins possèdent un tapis lumineux, *tapetum lucidum*, couvrant la rétine et constituant une couche phosphorescente renvoyant les rayons lumineux. La fovéa, zone centrale de la rétine, est très riche en bâtonnets, les cellules photosensibles. La vision des félins reste très sensible à des faibles niveaux de luminosité.

b) Régime alimentaire carnivore :

Contrairement aux canidés de moyenne et petite taille qui mangent souvent des fruits et de la végétation, les petits et grands félins sont strictement carnivores ; ainsi, ils peuvent être considérés comme des « mangeurs » plus spécialisés que les canidés (Kleiman et Eisenberg, 1973). Les habitudes alimentaires et les techniques de chasse sont deux facteurs capitaux pour expliquer le développement de structures sociales au sein d'une espèce. Ainsi, pour les félidés, des techniques de chasse spécialisées se déroulant la nuit, et le maintien d'un régime alimentaire carnivore, ont favorisé un mode de vie solitaire, avec la défense plus ou moins exclusive d'un territoire.

Pour les petits félidés forestiers, comme le chat, qui se nourrissent de petites proies, c'est manifestement un avantage sélectif que d'être solitaire, nocturne et dispersé.

Pour le lion, en revanche, il semble que la vie en groupe soit plus avantageuse, mais ceci n'est pas seulement lié à son régime alimentaire. Cet animal présente un mode de groupement tout à fait particulier, et c'est pourquoi il fait souvent figure d'exception par rapport à la plupart des autres félidés.

B) LE LION, UN FELIDE SOCIAL :

Le lion, *Panthera leo*, est un félin chez lequel on observe un mode de vie communautaire durable. Dans les groupes de lions, il existe une réelle coopération entre les membres, notamment pour la chasse et l'éducation des jeunes. De plus, les lions sont territoriaux, et la défense du territoire est assurée par l'ensemble des membres du groupe.

1) Structure sociale:

Les groupes de lions sont généralement composés de cinq à dix femelles adultes, de deux ou trois mâles adultes, et des juvéniles : des lionceaux de moins de deux ans, et des subadultes de deux à quatre ans (Bertram, 1986 ; Packer et Pusey, 1983a, b ; Packer *et al.*, 1990). Les animaux, ainsi regroupés, appartiennent tous à une même *bande* ou *troupe*, même si les membres ne sont pas toujours tous réunis au même moment. A partir de ce type de groupements permanents, l'espèce peut donc être qualifiée de sociale.

a) Les femelles:

Le « noyau » d'un groupe est constitué d'un ensemble de femelles adultes apparentées ; celles-ci se sont développées dans cette bande, qui se perpétue sur plusieurs générations (Packer *et al.*, 1990). Il n'a jamais été décrit un seul cas où une femelle étrangère rejoignait la troupe (Bertram, 1986).

Une hiérarchie de dominance a pu être mise en évidence entre les femelles (Bertram, 1986 ; Packer et Pusey, 1983b). En général, les femelles les plus âgées semblent avoir l'ascendant sur les plus jeunes, mais la situation s'inverse lorsque le nombre de jeunes élevés est grand (Schaller, 1972).

Le rôle des femelles au sein du groupe est très important, du fait de leur fonction reproductrice, d'une part, et leur implication dans la vie communautaire, la chasse collective et l'élevage des jeunes, d'autre part.

Les femelles se reproduisent pour la première fois vers l'âge de quatre ans, exercent leur fonction reproductrice pendant environ treize ans, et meurent vers l'âge de dix-huit ans. Elles n'ont pas de cycle oestrien régulier. Les chaleurs apparaissent à intervalles variant entre trois semaines et quelques mois. Toutefois, il y a synchronisation des chaleurs pour toutes les lionnes reproductrices d'une même troupe (Packer et Pusey, 1983a). Les naissances sont donc aussi synchrones, ce qui autorise une coopération dans l'élevage des jeunes.

La rivalité des mâles pour une femelle en oestrus est rare. Une lionne est réceptive pendant quelques jours (5 en moyenne) et s'accouple environ toutes les quinze minutes avec souvent le même partenaire dans la journée (Packer et Pusey, 1983 a).

b) Les mâles :

Contrairement aux femelles, les mâles quittent le groupe vers l'âge de trois ans, volontairement ou parce qu'ils en sont chassés. Ils partent en groupes de quelques individus apparentés (deux à dix en moyenne) et forment une population nomade, pendant environ deux ans, avant de s'intégrer à un nouveau groupe. Si ce dernier comprend déjà des mâles, les nouveaux peuvent prendre leur place en les chassant, ce qui peut donner lieu à des combats violents (Bertram, 1986). En revanche, la compétition entre les mâles issus d'un même groupe est rare même en période d'accouplement avec les femelles. Les femelles sont polyandres pendant l'oestrus, de plus il n'y a pas de priorité d'accès aux femelles ou d'ordre préétabli (Schaller, 1972 ; Packer et Pusey, 1982).

Les mâles participent activement à la défense du groupe contre l'intrusion d'autres mâles nomades (Mc Comb *et al.*, 1994 ; Heinsohn et Packer, 1995). Les domaines vitaux (de quelques kilomètres carrés) ne sont pas délimités précisément; certaines zones peuvent être habitées par plusieurs groupes entre lesquels circulent des lions nomades. Ainsi, les domaines vitaux font l'objet d'une possession collective pour les mâles et les femelles, ce qui n'est pas le cas chez d'autres félins solitaires tels que le tigre (*P. tigris*), le léopard (*P. pardus*), le lynx (*L. lynx*, *L. rufus*), où les territoires des mâles et des femelles sont séparés (Schaller, 1967 ; Jarman et Rossiter, 1994).

Le territoire des lions se résume à une zone qui comprend généralement les femelles reproductrices gestantes ou allaitantes, un point d'eau, et un point de nourriture. Elle constitue donc une ressource de nourriture et de reproduction (Bertram, 1986 ; Packer et Pusey, 1982 ; 1990).

Enfin, dans un groupe de lions, il est très peu probable que les mâles soient apparentés aux femelles. Le groupe se compose en fait de deux sous-groupes distincts : les femelles avec leurs jeunes d'une part, et les mâles adultes d'autre part (Bertram, 1986). Il n'y a donc pas d'endogamie.

L'organisation de la société est de type matrilineaire ; l'unité sociale de base repose sur une tolérance croissante parmi les femelles, basée sur l'association continue d'une lionne et de ses filles matures.

La structure sociale de base conserve toujours le même modèle, mais elle est souple (Bertram, 1986) ; le nombre d'individus peut varier en fonction des conditions écologiques (notamment en fonction de la nature et de la distribution des proies, de la pression exercée par les compétiteurs). Par exemple, lorsque les conditions de vie sont rudes, en milieu désertique où les proies sont plus rares et les points d'eau dispersés, la taille des groupes est réduite avec notamment très peu de juvéniles, ce qui n'est pas le cas dans la savane pendant la saison des pluies lorsque les proies sont regroupées (Leyhausen, 1988).

2) La chasse coopérative :

Presque toutes les proies chassées par les lions courent plus vite qu'eux et sont capables de conserver la même allure sur de longues distances (Bertram, 1986). De plus, ce sont en général des mammifères de grande taille (zèbres, gnous, buffles, gazelles).

Les lions chassent en général la nuit et en groupe, ce qui augmente leurs chances de capturer les proies (Bertram, 1986). Cette activité est dévolue aux femelles, qui participent toutes à la chasse, sauf les plus âgées.

La technique de chasse des lionnes consiste à avancer de façon indépendante, tout en s'observant mutuellement, et à se disperser autour du troupeau. Elles se dissimulent dans les

hautes herbes, et dans les replis de terrain (ruisseau, arbustes etc.). Certaines lionnes barrent la route aux proies, les autres restant invisibles en « embuscade » (Bertram, 1986). Les premières, « rabatteuses », se déploient et provoquent le mouvement des proies vers les secondes, les « tueuses ». Cette coopération permet non seulement de s'attaquer à de grandes proies, mais aussi des captures multiples au cours d'une seule chasse (Packer *et al.*, 1990). Les mâles participent très souvent à la mise à mort des victimes, notamment lorsqu'elles sont de grande taille (comme les buffles par exemple).

Il y a donc une division des tâches au sein des femelles d'une part, et entre femelles et mâles d'autre part (Bertram, 1986).

De plus, la coopération s'exprime dans la défense du butin contre des compétiteurs interspécifiques comme les charognards. Il arrive que les hyènes prennent possession du repas lorsque seulement une ou deux lionnes montent la garde. Par contre, le succès de la garde augmente lorsque les lionnes sont plus nombreuses et lorsque des mâles sont présents ; leur comportement très agressif est dissuasif (Bertram, 1986). Ainsi, l'exploitation et la défense collective d'une carcasse renforcent les liens à l'intérieur du groupe.

Selon Scheel et Packer (1991), il existe un lien entre la chasse collective et la vie communautaire chez les lions. En effet, les bénéfices mutuels issus de la chasse collective constitueraient un facteur majeur ayant favorisé la vie communautaire.

3) L'élevage communautaire des jeunes ou *nursery* :

La mortalité infantile chez les lions est très élevée (Packer et Pusey, 1983 a). Elle est due à plusieurs facteurs potentiels : une forte pression de prédation, un comportement infanticide de la part des mâles adultes, et une restriction des proies préférentielles (Schaller, 1992).

Les jeunes peuvent bénéficier d'une certaine protection, du fait d'un élevage en commun (Bertram, 1986). Lorsque les lionceaux, mobiles et plus autonomes, rejoignent le groupe vers un mois et demi, ils profitent de la présence des autres femelles en lactation, pour se nourrir. Les lionnes, en effet, allaitent les petits d'autres portées (c'est pourquoi le terme *nursery* est souvent employé), même si elles acceptent plus facilement leurs propres lionceaux. L'apport

nutritif est donc régulier. De plus, il n'est pas rare qu'une femelle adopte et allaite un lionceau dont la mère a disparu (Bertram, 1986).

Par ailleurs, lorsque le groupe part chasser, un ou plusieurs adultes restent avec les jeunes, ce qui renforce leur protection en cas d'attaque.

Les lionnes sont très protectrices vis-à-vis des jeunes ; elles manifestent des comportements agressifs envers les mâles adultes et ont tendance à repousser les « adolescents » lorsqu'ils s'approchent trop près des lionceaux (Bertram, 1986).

Lorsque les mises bas sont décalées, les lionceaux ne bénéficient plus alors du lait des autres femelles et sont en concurrence avec les lionceaux plus âgés au moment des repas, ce qui augmente leur taux de mortalité.

Les femelles, en s'associant, contribuent au développement du comportement de prédation chez les jeunes, par l'intermédiaire du jeu qu'elles initient. Le jeu se pratique entre lionceaux d'une même portée, mais aussi avec les membres des autres portées, mâles ou femelles, sans aucune discrimination (Bertram, 1986).

4) Conclusion:

Finally, l'organisation sociale dans une troupe de lions est fondée, en grande partie, sur la coopération entre les femelles, pour la chasse et l'élevage des jeunes.

Une bande est toujours constituée d'un noyau permanent cohésif représenté par les femelles apparentées et les jeunes.

Les mâles, même s'ils semblent moins intégrés au groupe, participent tout de même fortement à son maintien lorsqu'ils défendent ensemble les ressources et le territoire.

Pour certains, le lion est le seul félinidé social (Leyhausen, 1979). Il semblerait pourtant que cette notion soit remise en question.

Les travaux de Caro (1994) menés chez le guépard, ont montré l'existence de différents types d'associations durables comparables à celles des lions. Les guépards forment des coalitions de mâles apparentés ou non. Ils coopèrent notamment pour la chasse, expriment des comportements cohésifs comme le toilettage mutuel. De même, d'autres groupes, constitués

de femelles uniquement, et/ou de juvéniles, ont été mis en évidence. Cependant, les systèmes d'accouplement et la structure des groupes n'ont pas encore été étudiés en détail. Le guépard semble donc exprimer une certaine forme de socialité, différente de celle du lion.

C) LE MODE DE GROUPEMENT DU CHAT, *FELIS CATUS* :

C'est l'espèce *Felis catus* qui est la plus sujette à controverse quant à son mode de vie. Le chat est très souvent considéré comme un animal solitaire (Rosenblatt et Schneirla, 1962 ; Fox, 1975, Fitzgerald et Turner, 2000). Pourtant, certains auteurs (Kleiman et Eisenberg, 1973 ; McDonald *et al.*, 2000 ; Liberg *et al.*, 2000) le qualifient de *social*, et emploient les termes suivants à son sujet : « structure sociale », « organisation sociale », « sociabilité », etc. Sa nature prédatrice semble liée à son mode de vie solitaire. Il est donc intéressant d'étudier à quel moment émerge le comportement de prédation, et de voir s'il est vraiment lié à la nature solitaire du chat.

1) L'ontogenèse du chat aboutit-elle au développement d'un mode de vie solitaire ?

a) Changement dans la nature du jeu au cours de l'ontogenèse :

Bateson et Young, en 1981, ont mis en évidence un changement dans la nature du jeu au cours de l'ontogenèse du chat.

Avant le sevrage, le jeu s'établit majoritairement avec les partenaires conspécifiques disponibles, c'est-à-dire la mère et la fratrie (le chat est un animal nidicole, la taille moyenne des portées est de trois chatons). Après le sevrage, ce sont les proies vivantes apportées par la mère, puis les proies ou autres êtres animés présents dans l'environnement qui constituent les principales cibles du jeu (figure 7) :

La disparition du jeu interactif ne semble pas liée à l'absence de partenaires, comme l'a montré Caro (1981).

Son étude s'est focalisée sur une période suivant le sevrage (de la douzième à la seizième semaine) et a consisté à analyser les comportements des chatons, en présence ou en l'absence de la mère et de la fratrie.

Les observations ont permis de mettre en évidence :

- qu'il y avait peu de modifications comportementales des chatons lorsque la mère était retirée,
- qu'au cours de toute la période d'étude, la fréquence de jeu avec les partenaires diminuait, malgré leur présence,
- qu'il y avait très peu d'interactions de jeu entre les chatons à la seizième semaine (112 jours après la naissance).

Ainsi, la présence ou l'absence de congénères n'intervient pas dans la disparition du jeu interactif. Le détournement vis-à-vis des partenaires, au profit d'objets est donc lié à un autre facteur.

De fait, d'autres expériences ont montré le rôle prépondérant du sevrage, en tant que tel, dans l'émergence d'une nouvelle forme de jeu avec objets (Bateson et Young, 1981), lié à l'apparition du comportement de prédation (Tan et Counsilman, 1985).

b) Influence du sevrage sur la diminution des interactions :

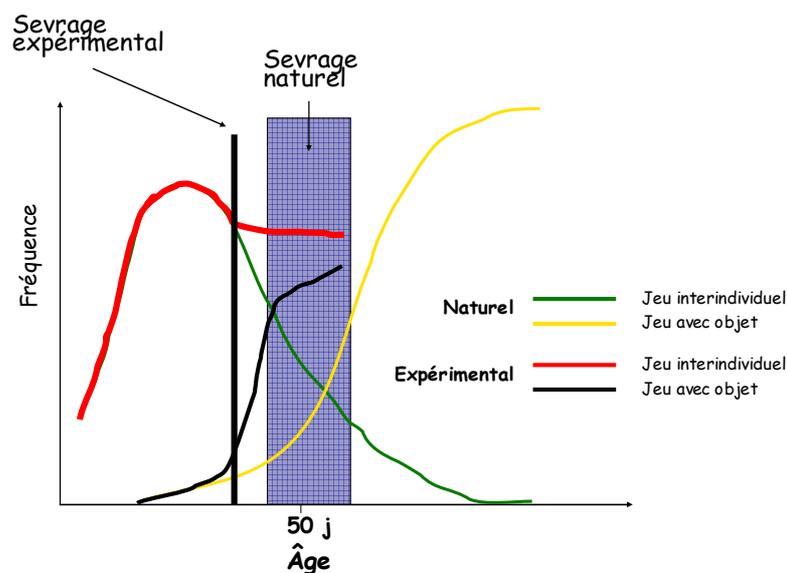
Les expériences mentionnées ci-dessus ont tout d'abord consisté à comparer les variables comportementales relatives au jeu, de chatons sevrés précocement (à quatre semaines) par rapport à d'autres chatons sevrés dans la période « normale » (séparation avec la mère et la fratrie plus progressive), afin de voir si le moment du sevrage influençait l'apparition des jeux avec objets.

Les résultats expérimentaux ont mis en évidence l'influence du sevrage sur l'organisation du jeu. En effet :

- les chatons séparés précocement de leur mère tendent à jouer plus que les chatons sevrés « normalement », avec des partenaires du 38 au 49^{ème} jour et avec des objets dans la période 50-61 jours (figure 8),

- les chatons restant avec leur mère sont inactifs plus longtemps (ceci en partie lié à la tétée et donc au régime alimentaire),
 - les jeux avec objets commencent plus tôt pour des chatons sevrés précocement (figure 8).
- Enfin, les chatons sevrés précocement jouent de manière plus importante, et plus tôt avec des objets. Parallèlement, il y a une décroissance des jeux interactifs vers le cinquantième jour :

Figure 8 : **Influence d'un sevrage expérimental précoce sur le développement du jeu avec objets** (d'après Tan et Counsilman, 1985).



Le moment du sevrage est donc un évènement clé : c'est une transition entre une forme de jeu interactif et une autre forme de jeu où sont incorporés les *patterns* moteurs de la prédation.

Ces expériences ont montré par ailleurs que des chatons sevrés précocement et mis en présence de proies vivantes (souris) tuaient plus vite leurs proies (Tan et Counsilman, 1985). En outre, les variables comportementales caractéristiques de la prédation (« se tapir », « approcher en rempant », « jaillir ») apparaissent plus vite chez les chatons sevrés plus tôt.

Toutefois, la plupart des chats deviennent de bons prédateurs à l'âge adulte, quelles que soient les expériences précoces qu'ils ont vécues :

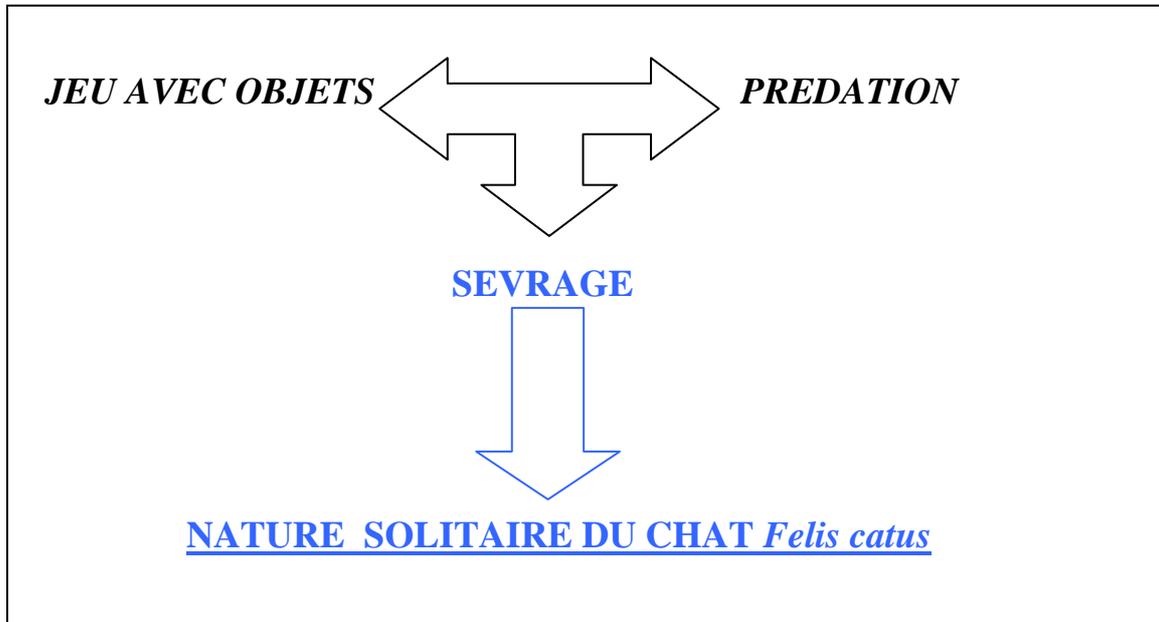
“ Most cats eventually become reasonably competent predators, for example, almost irrespective of the type of experiences they have as young kittens [...] One useful principle is the system theory concept of equifinality.” (Turner et Bateson, 2000, p13)

La compétition entre les différents membres de la portée pour attraper une proie, par exemple, tend à développer différentes techniques de capture des proies (Caro, 1980a, b, c). Ainsi, en fonction du degré d'attention de la mère, du nombre de congénères et des interactions échangées, l'expérience prédatrice précoce est très variable.

Pour autant, des chatons élevés dans l'isolement, privés de jeux (absence de partenaires, d'objets) et de proies, sont capables de tuer des proies vivantes, lorsqu'ils sont mis en présence d'autres chats qui savent chasser (Caro, 1980b). Ces chatons, une fois devenus adultes, peuvent donc exprimer un comportement prédateur.

En conclusion, il a été démontré une influence du sevrage sur le comportement de prédation et la diminution des interactions entre pairs, ce qui est directement lié à l'émergence de la nature solitaire du chat (figure 9) :

Figure 9 : Relations entre le sevrage et l'émergence d'une nature prédatrice et solitaire :



On peut penser que la disparition du jeu interactif, concomitante au développement de la prédation, est une indication du mode de vie solitaire du chat. De fait, peu après le sevrage, les membres de la portée dispersent.

c) Dispersion des jeunes au moment du sevrage :

En première partie, nous avons défini la socialisation comme le processus d'acquisition d'un phénotype social, reposant sur des interactions répétées avec les congénères (transmission d'un mode de vie) et donc la construction d'un réseau de relations permettant d'intégrer l'individu dans un groupe. Cette définition sous-entend que l'animal ne

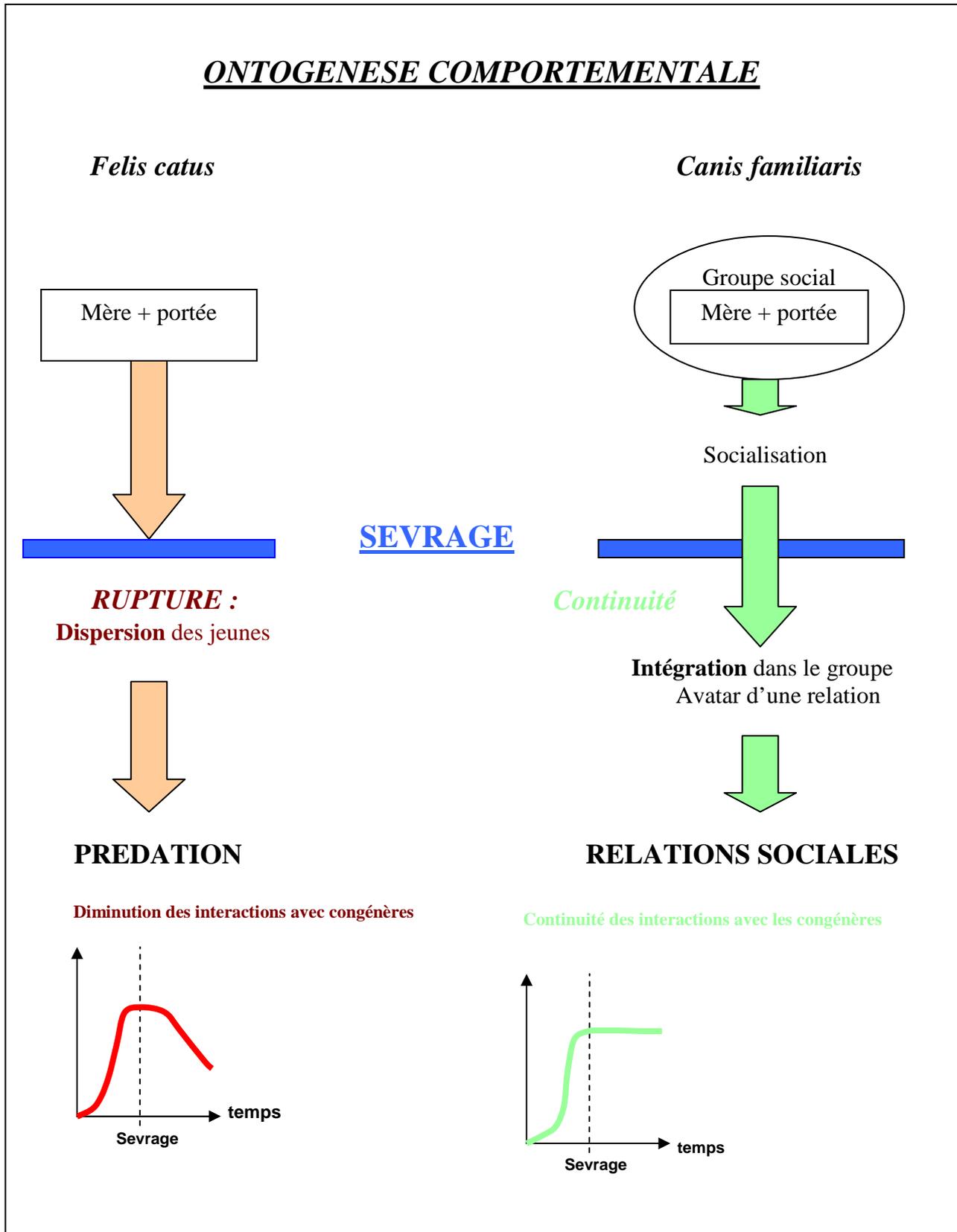
peut être socialisé que s'il naît dans un groupe social préexistant, et y reste pour s'y reproduire ou non.

Le chat domestique et le chien domestique, *Canis familiaris*, sont des animaux nidicoles, donc très immatures du point de vue sensori-moteur à la naissance, et qui restent au contact de leur mère et de leurs conspécifiques jusqu'au sevrage. C'est à ce moment-là que l'ontogenèse comportementale de ces deux espèces connaît une divergence fondamentale.

Le chat naît dans un contexte de vie différent de celui du chien. Le chiot évolue au sein d'une portée de taille supérieure à celle des chatons : en moyenne cinq chiots (deux à treize) contre un à cinq chatons, et dans un contexte de groupe (Scott et Fuller, 1965 ; McDonald *et al.*, 2000). Les chiots peuvent donc interagir avec leur mère, la fratrie, mais aussi d'autres jeunes ou adultes. Ces interactions sont à l'origine de l'apprentissage d'une vie en groupe, qui permettra d'ajuster son comportement à celui des congénères pour continuer à vivre au sein de ce groupe (figure 10). Chez le chat, la situation est tout autre : le jeune interagit avec ses congénères jusqu'au sevrage, période de *rupture* caractérisée par la dispersion des individus (figure 10).

Etant donné que le chat ne forme pas de société comme le lion, la problématique de sa vie à l'âge adulte s'envisage donc essentiellement du point de vue écologique et non pas relationnel. En effet, ce sont les variables écologiques, telles que l'abondance et la disponibilité des ressources notamment, qui influencent la distribution spatiale des individus. Le mode de vie des chats se rapproche-t-il de celui de la plupart des autres félidés solitaires, ou bien de celui du lion qui est social ?

Figure 10 : Comparaison entre l'ontogénèse comportementale du chat et celle du chien domestiques :



2) Comment le chat utilise-t-il son espace de vie ?

a) Les chats : des animaux ubiquistes

Les chats, domestiques ou sauvages, vivent dans des conditions écologiques très variées, sous différentes latitudes ; leur répartition géographique est très large, si bien que nous les trouvons sur tous les continents, dans des milieux où la distribution temporelle et spatiale des ressources est très contrastée : îles sub-antarctiques où ils ont été introduits (Pontier *et al.*, 1999), zones fortement urbaines (Natoli, 1985 b), ou encore agricoles (Liberg *et al.*, 2000 ; McDonald *et al.*, 2000). Ce caractère ubiquiste est le signe d'une grande capacité d'adaptation (Mattern et McLennan, 2000). Il est donc difficile de dégager un modèle commun illustrant « le mode de vie des chats ».

En effet, les chats peuvent vivre loin des hommes, dans de vastes zones où la densité de population est faible et les ressources dispersées; ils peuvent aussi occuper des milieux urbains, où l'espace colonisé est restreint, mais la densité de population plus forte, les ressources prévisibles, permanentes et concentrées.

En réponse aux variations des conditions du milieu, les stratégies adaptatives sont différentes. La répartition spatiale des individus, les systèmes d'appariement diffèrent et évoluent au cours du temps, (Natoli et De Vito, 1991 ; Pontier et Natoli, 1996) ; la formation éventuelle de groupes en dépend directement.

Il existe une relation entre la disponibilité des ressources, les stratégies reproductrices et les modes de groupement (Clutton-Brock, 1989 ; Sandell, 1989 ; Davis, 1991 ; Reynolds, 1996). En outre, chez les espèces où les mâles ne participent pas aux soins parentaux (et donc chez le chat), la dispersion des femelles serait dépendante de celle des ressources nécessaires aux besoins de gestation, lactation et à l'élevage des jeunes (McDonald, 1983 ; Calhoun et Haspel, 1989 ; Ribble et Stanley 1998 ; Liberg *et al.*, 2000) ; la répartition des mâles est dépendante de celle des femelles (Liberg *et al.*, 2000).

Différents travaux ont été réalisés pour tenter de tester ces hypothèses. Les populations de chats permettant ce genre d'études sont les chats domestiques, *Felis catus*,

dont on distingue plusieurs catégories, en fonction de leur dépendance à l'homme (Liberg *et al.*, 2000):

- Les chats harets (« feral cats »): ce sont des chats qui vivent dehors librement sans être rattachés à un foyer humain particulier. Ils vivent de façon autonome, se nourrissent seuls en chassant comme des félins sauvages ; ils ne dépendent pas de l'homme, mais peuvent le solliciter pour obtenir de la nourriture, en milieu urbain notamment.
- Les chats domestiques sensu stricto (« house cats » ou « pets »): ces chats sont maintenus en totale dépendance des hommes, et vivent dans leurs foyers. Ce sont les humains qui les nourrissent. Certains d'entre eux vivent en milieu clos toute leur vie, d'autres peuvent sortir et se mêler aux populations de chats harets, en milieu rural par exemple, pour chasser et compléter l'apport de nourriture d'origine humaine.
- Les chats errants (« semi-feral cats »): c'est le stade intermédiaire. Ils mènent une vie libre, commensale de l'homme. Ils cohabitent facilement avec les humains et peuvent être rattachés à un ou plusieurs foyers.

Bien entendu, les conditions de vie pouvant évoluer, les frontières entre ces différentes catégories ne sont pas strictement délimitées.

b) Des densités de population très variables :

La densité de population est un paramètre important à considérer puisqu'elle est liée à la répartition spatiale des individus. Ce paramètre est difficile à estimer, du fait des difficultés méthodologiques à mettre en œuvre sur le terrain : observations directes d'animaux nocturnes, identification et suivi par radiopistage. Toutefois, les résultats émanant des différentes études menées en zones rurales (Turner et Martens, 1986 ; McDonald *et al.*, 1987 ; McDonald *et al.*, 2000 ; Liberg *et al.*, 2000) s'accordent à montrer qu'elle varie en fonction des ressources alimentaires (tableau 6).

Tableau 6 : Variations de densité en fonction de la richesse des ressources du milieu
(d'après Liberg *et al.*, 2000)

CATEGORIES DE DENSITES (d = nombre de chats/km ²)	TYPES DE RESSOURCES ALIMENTAIRES
d > 100	Ressources richement concentrées (poubelles, refus de pêcheries, sites de nourrissage - « <i>cat-lovers</i> »)
5 < d < 50	Concentrations réduites (zones urbaines, fermes agricoles, colonies d'oiseaux sur les îles, proies nombreuses mais dispersées)
d < 5	Proies rares et dispersées, zones avec faible concentration de nourriture (milieu rural, désertique etc.)

Ainsi, la densité de population augmente d'autant plus que les ressources sont nombreuses, concentrées et disponibles (Grant *et al.*, 1992).

Les plus petites valeurs mesurées jusqu'alors concernent les milieux peu colonisés par l'homme (milieux désertiques, plaines, zones forestières). C'est dans les villes et milieux industrialisés que la densité est la plus forte ; à Rome et Jérusalem, par exemple, la valeur peut atteindre 2000 chats/ km² (Natoli, 1985b ; Mirmovitch, 1995 respectivement).

Ces observations ont amené certains scientifiques (McDonald et Carr, 1989 ; McDonald, 1983, 1994) à avancer l'hypothèse suivante : la concentration des ressources serait la variable écologique à la base de la formation des groupes (« *the Resource Dispersion Hypothesis* »).

Les chats pourraient donc changer leur mode de vie en fonction de la richesse du milieu : ils auraient tendance à vivre solitairement si les proies sont rares et dispersées, ou en groupe, dans le cas où les ressources sont nombreuses et concentrées (Corbett, 1979).

Or, les statistiques portant sur les modes de groupements dans les différentes populations étudiées, confirment cette hypothèse. Les chats vivent davantage en groupe lorsque les ressources sont concentrées. A partir des données de Liberg *et al.* (2000 ; p.122-123), il est possible d'établir une table de contingence entre le mode de groupement et la dispersion des ressources (tableau 7) :

Tableau 7 : Influence de la répartition géographique des ressources alimentaires sur le mode de groupement des chats en milieu rural (d'après Liberg *et al.*, 2000).

Modes de groupements Distribution des ressources	GROUPE	SOLITAIRE	TOTAL
Ressources concentrées	13	2	15
Ressources dispersées	2	8	10
Total	15	10	25

L'analyse de ce tableau montre qu'il existerait une relation entre la concentration des ressources et la formation de groupes.

c) Organisation spatiale :

L'étude du comportement des chats et de leurs modes de groupement nous amène à considérer leur mode d'organisation spatiale.

Le domaine vital se définit par l'ensemble de la surface dans laquelle l'animal vit et se reproduit. C'est un lieu familier aux frontières connues par l'animal. Il sait y trouver de la

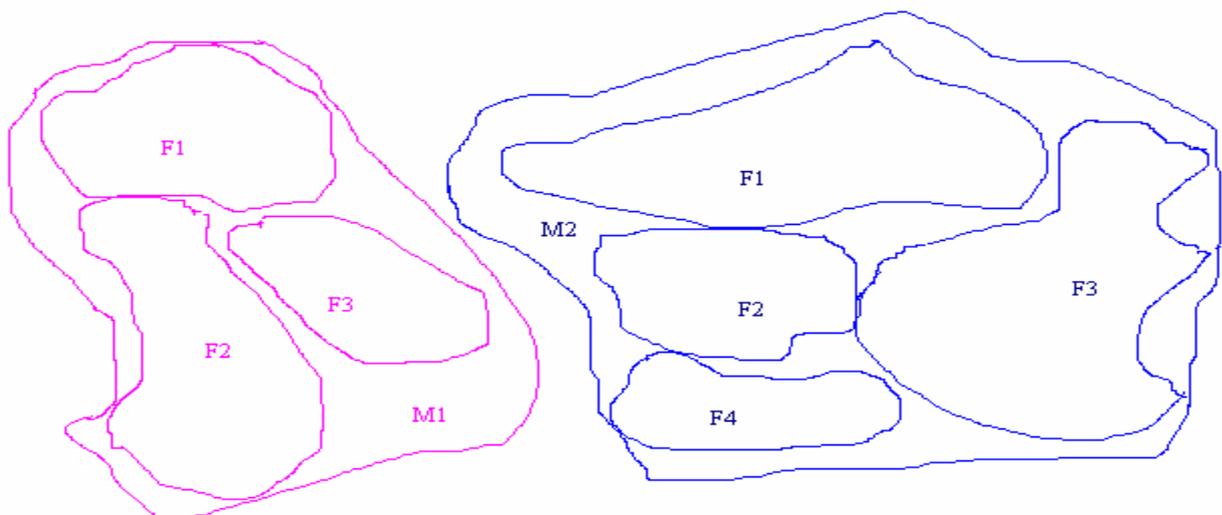
nourriture, de l'eau, des abris, des sites de repos, des sites de reproduction et d'élevage (Turner et Martens, 1986 ; Say, 2000).

Les félinés solitaires, comme le tigre, le léopard ou le puma, par exemple, ont des domaines vitaux exclusifs qui ne se chevauchent pas ou très peu ; ces zones étant défendues activement par leur occupant ; elles sont donc des *territoires* (Leyhausen, 1965 ; Muckunrhin et Eisenberg, 1973 ; Panwar, 1987).

En général, ces animaux vivent dans des milieux où les proies sont dispersées et non prévisibles. Les femelles sauvages sont solitaires, et occupent des territoires plus ou moins contigus (figure 11). Les territoires des mâles, également non recouvrants, englobent ceux de plusieurs femelles, notamment en période de reproduction (figure 11) :

Figure 11 : Organisation territoriale schématique des félinés solitaires

Les mâles M1 et M2 possèdent des territoires distincts non chevauchants, chacun englobant les territoires séparés de plusieurs femelles (F1, F2 etc.)
(d'après Leyhausen, 1988).



Les espèces solitaires de félidés sont donc souvent qualifiées de « territoriales ». Chez le chat domestique, la taille et le recouvrement des domaines vitaux sont très variables. Ces domaines ne sont pas défendus ; on ne peut donc pas les considérer comme territoires. Les études des modalités d'utilisation de l'espace, en milieu rural, ont montré qu'ils dépendent de différents paramètres (Liberg *et al.*, 2000 ; McDonald *et al.*, 2000) :

- le type d'habitat, la densité de population (et donc la distribution des ressources),
- le rythme d'activités nocturnes ou diurnes : les chats parcourent des zones plus étendues la nuit (Langham et Porter, 1991 ; Barrat, 1997),
- la saison de reproduction (Corbett, 1979 ; Fitzgerald et Karl, 1986),
- le sexe des individus.

A ce jour, il n'y a pas encore d'études concernant, notamment, l'influence des caractéristiques individuelles telles que la taille ou la masse corporelle, sur la surface et le chevauchement des domaines vitaux (Say, 2000).

La taille du domaine vital des femelles est très variable. La plus grande mesurée à ce jour est de 170 hectares, pour des chattes vivant en Australie (Jones et Corman, 1982) ; la plus petite étant de 0.28 hectares, dans la ville de Jérusalem (Mirmovitch, 1995).

Par ailleurs, il existe, pour les chattes, une corrélation négative entre la taille du domaine vital et la densité de population : plus la densité est élevée, plus les domaines vitaux sont de petite taille (Liberg *et al.*, 2000 ; McDonald *et al.*, 2000 ; Turner et Martens, 1986).

La variable reliant ces éléments est la distribution des ressources alimentaires. En effet, les études montrent que la taille des domaines vitaux est relativement faible dans les endroits à forte densité où les ressources alimentaires sont concentrées et riches.

Les femelles sont très flexibles quant à leur mode de vie solitaire ou en groupes, et cette flexibilité dépend donc de la distribution des ressources alimentaires.

Lorsque les proies sont rares ou dispersées, les femelles vivent de façon solitaire, comme les félins sauvages solitaires. Dans le cas inverse, elles peuvent se grouper. En général, elles se concentrent à l'endroit même de la source de nourriture, si celle-ci est permanente ou prévisible.

La variation de taille du domaine vital des mâles est de même ampleur que celle des femelles, et elle est aussi négativement corrélée à la densité. Mais, contrairement aux femelles qui se groupent en fonction de la disponibilité des ressources alimentaires, la nourriture n'est pas le facteur déterminant pour les mâles (Liberg *et al.*, 2000).

En effet, la taille moyenne des domaines vitaux des mâles est en moyenne trois fois plus importante que celle des femelles :

$$\text{TailleDV (m\^ale)} > 3 \text{ Taille DV (femelle)}$$

Une telle différence correspondrait à des individus quatre fois plus lourds, ce qui n'est pas le cas (Liberg, 1981) ; en général, les mâles n'excèdent pas le double poids des femelles :

$$\text{Poids (m\^ale)} = 1.5 \text{ Poids (femelle)}$$

Le dimorphisme sexuel de taille et de poids ne rend compte que d'une faible part des différences intersexuelles de taille du domaine vital, comme chez le chat sauvage européen *Felis silvestris* (Stahl, 1986).

De fait, Liberg (1981,1984) a montré que trois facteurs exerçaient une nette influence sur la taille des zones parcourues par les mâles :

1. Le statut reproducteur des mâles :

Dans les populations de chats harets étudiées, le domaine vital des mâles reproducteurs est significativement plus grand que celui des mâles non reproducteurs (Turner et Martens, 1986 ; Langham et Porter, 1991 ; Barrat, 1997). La raison avancée pour expliquer ce résultat est la suivante : les mâles non reproducteurs, les juvéniles et ceux âgés de moins de trois ans, ne cherchent pas les femelles activement comme le font les mâles adultes matures sexuellement, en parcourant de larges zones pour accéder aux femelles.

2. La saison de reproduction :

La taille des domaines vitaux ne varie pas hors saison de reproduction, en automne lorsque les femelles sont en anoestrus. Par contre, elle augmente en période de reproduction (Corbett, 1979 ; Izawa *et al.*, 1982). L'occupation spatiale est donc saison-dépendante, et dépend du cycle reproducteur.

3. La taille du groupe des femelles (lorsqu'il existe) :

En général la taille du domaine vital des mâles augmente d'autant plus que la taille du groupe des femelles est grande. Le domaine vital d'un mâle qui évolue auprès de deux groupes de 11 et 9 femelles, sera supérieur à celui d'un mâle vivant avec des groupes de 3 et 6 femelles. La taille du domaine vital du mâle sera d'autant plus grande que la taille du groupe de femelles est grande ; la distance entre les groupes de femelles est un facteur moins influent (Liberg *et al.*, 2000).

En conclusion, l'existence de groupes de chats semble primitivement liée à la présence d'une source de nourriture permanente et abondante, autour de laquelle se concentrent les femelles ; la répartition spatiale des mâles se calque ensuite sur celle des femelles.

d) Exclusion ou tolérance entre individus ?

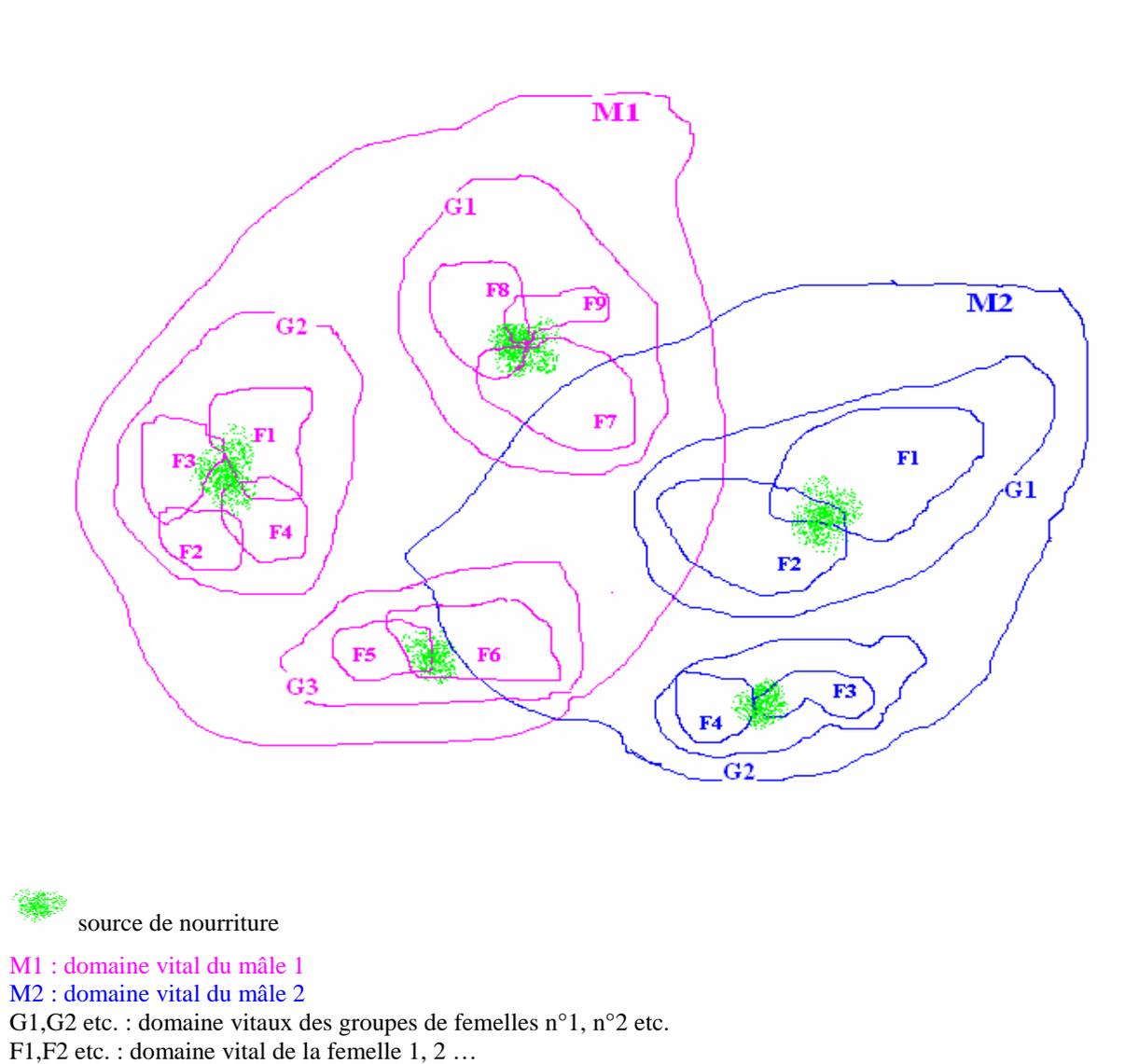
Contrairement aux félidés sauvages solitaires, les domaines vitaux des chats étudiés se chevauchent et aucun scientifique n'a encore prouvé aujourd'hui leur caractère exclusif et leur défense (Liberg *et al.*, 2000).

Lorsque les femelles sont groupées, les domaines vitaux des mâles sont très chevauchants et non défendus activement, même en période de reproduction. Les mâles, bien que ne formant pas de groupes, ne sont donc pas territoriaux (Liberg *et al.*, 2000).

Au sein d'un même groupe de femelles, les chevauchements entre domaines vitaux sont très nombreux et importants. Par contre, ceux constatés entre groupes différents sont rares, et les transferts d'individus entre groupes sont peu nombreux (figure 12), comme s'il existait un territoire de groupe ou territoire commun de femelles.

Figure 12 : Organisation spatiale schématique des groupes de chats

Les mâles M1 et M2 ont des domaines vitaux qui se chevauchent, et organisés autour des groupes de femelles G1, G2 etc. Ces derniers ne se chevauchent pas. Chaque groupe de femelles comporte différents individus F1, F2 etc., centrées autour des ressources alimentaires, et dont les domaines vitaux se recouvrent en partie.



Tout ceci suggère une certaine tolérance entre les femelles d'un même groupe, et une certaine répulsion entre femelles de groupes différents.

Ce phénomène avait déjà été mis en évidence par Leyhausen (1965), qui avait alors qualifié ces groupements de colonies ou communautés (« *communal systems* »). Pour Leyhausen, ces chats étaient capables de vivre dans un « système de voisinage » comprenant des zones de tolérance, lorsque le milieu était riche en ressources alimentaires.

Plusieurs études récentes portant sur les groupes de femelles ont apporté deux éléments importants (Izawa et Doi, 1994 ; Liberg *et al.*, 2000 ; McDonald *et al.*, 2000):

- les femelles d'un même groupe sont en général affiliées,
- la dispersion des jeunes ne concerne pratiquement que les mâles.

Les groupes de femelles étudiés sont donc organisés de façon matrilineaire; les descendantes femelles ne se dispersent pas.

Conclusion de la seconde partie:

Nous pouvons affirmer que le chat domestique, *Felis catus*, est une espèce solitaire. Mais, à l'âge adulte, cet animal fait preuve d'une grande plasticité comportementale : selon les conditions du milieu, il adapte son mode de vie. Celui-ci varie entre deux systèmes :

1. Un **système solitaire**, lorsque les ressources alimentaires sont rares et dispersées. Dans ces cas-là, le schéma ressemble de près à celui des félidés sauvages solitaires.
2. Un **système de groupe** lorsque les ressources alimentaires sont abondantes, permanentes, et partageables.

Mais ces groupes sont-ils de simples agrégations ou ressemblent-ils à des sociétés, telles que définies en première partie ? Autrement dit, sont-ils permanents et structurés ? Les animaux expriment-ils des comportements, tels que la coopération pour les soins aux jeunes, par exemple ?

La présence de sources de nourriture, concentrées et abondantes, est artificielle ; elle est due aux activités humaines qui, depuis plusieurs siècles, transforment la niche écologique dans laquelle évoluent les animaux.

Dans la nature, les ressources sont rarement permanentes et prévisibles. Les chats sauvages comme *Felis silvestris*, *Felis libyca* etc., qui vivent en milieu forestier et semi-désertique, sont confrontés à ce type de ressources, et vivent de façon solitaire et non pas groupée.

Nous pouvons donc nous demander si la domestication du chat n'a pas accentué sa flexibilité comportementale, et influencé l'émergence d'une certaine forme de socialité, en modifiant ses habitudes de vie.

TROISIEME PARTIE :

LA DOMESTICATION A-T-ELLE
INFLUENCE LE MODE DE GROUPEMENT
DU CHAT ?

Rapport-gratuit.com 
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

A) LA DOMESTICATION DU CHAT

La domestication est un processus dynamique et progressif ayant lieu dans de multiples lieux géographiques, et dans des situations culturelles différentes; il n'est donc pas possible, comme pour un événement soudain, de la dater précisément et de localiser son origine exacte (Bökönyi, 1989).

1) Définition

Les mots « *domestiqué* » et « *apprivoisé* » sont souvent confondus dans le langage courant.

D'après le dictionnaire Larousse, le mot « *apprivoisé* » (du latin *privatus*, signifiant *domestique*) veut dire « moins sauvage, moins dangereux ».

La domestication, quant à elle, est définie comme la transformation d'une espèce sauvage en une espèce soumise à une exploitation par l'homme, en vue de lui fournir des produits ou des services.

L'homme réussirait à modifier, intentionnellement, certaines caractéristiques de l'espèce afin d'utiliser l'animal à son profit, ce qui n'est pas le cas pour un animal apprivoisé.

Bökönyi (1969) avait proposé une analyse dichotomique de la domestication. Il définissait deux phases :

- L'« *animal keeping* » : le fait de capturer et de garder les animaux auprès des hommes, mais sans intention de modifier leur comportement et leur reproduction (ce qui correspond à l'apprivoisement dont nous avons parlé ci-dessus) ;
- L'« *animal breeding* » : l'élevage des animaux proprement dit, qui englobe le contrôle de la reproduction et du comportement.

Comparée à la première, la seconde phase est à l'origine d'une évolution physique et comportementale importante de l'animal.

Un peu plus tard, Ducos (1978), reprenant Bökönyi, insistait sur l'aspect socio-économique du phénomène. Pour lui, il y a domestication lorsque les animaux vivants sont intégrés comme objets dans l'organisation socio-économique du groupe humain, en ce sens que, vivants, ces animaux sont les objets de propriétés, héritages, échanges, commerce etc., comme les autres objets (ou personnes) avec qui le groupe humain a à faire.

En tenant compte des différents points énumérés ci-dessus, Helmer (1992), a finalement proposé la définition suivante : la domestication est le contrôle d'une population animale par isolement du troupeau avec perte de panmixie, suppression de la sélection naturelle et application d'une sélection artificielle basée sur des caractères particuliers, soit comportementaux, soit structuraux. Les animaux vivants deviennent en fait la propriété du groupe humain et sont entièrement dépendants des hommes.

A travers cette définition, Helmer souligne deux points importants :

1. ce n'est pas l'espèce, dans son ensemble, qui est domestiquée, mais seulement une partie de l'espèce. Ainsi, les effets de la domestication ne concernent que certains individus,
2. la domestication résulte d'une adaptation génétique progressive, répondant aux contraintes imposées par l'homme, comme si la sélection artificielle remplaçait la sélection naturelle (Price, 1984).

2) Approche historique

a) Du chat sauvage au chat domestique :

L'origine de la domestication du chat reste assez mystérieuse et n'est pas établie avec précision. Il existerait, à l'origine, plusieurs foyers indépendants (Serpell, 2000):

- au Pakistan, en Iran, en Afghanistan, où vit actuellement le chat orné (ou chat sauvage asiatique, *Felis ornata*),
- en Egypte et en Libye, avec le chat sauvage africain, *Felis libyca*,

- en Extrême-Orient méridional, avec l'ancêtre du chat sauvage européen, *Felis silvestris*.

Nous avons évoqué en seconde partie la faible divergence génétique et morphologique entre les espèces *Felis catus*, *Felis lybica*, et *Felis silvestris*.

Mais alors, quel serait l'ancêtre le plus probable de notre chat domestique *Felis catus* ? Aurait-il, lui aussi été proche des hommes comme à l'heure actuelle ?

Les recherches archéologiques admettent une origine nord-africaine ou ouest-asiatique du chat domestique.

Pour Schauenberg (1972), le chat domestique aurait pour ancêtre le chat orné (chat sauvage asiatique, *Felis silvestris ornata*). Cet archéologue s'est basé sur la mesure et la comparaison des indices crâniens (rapport de la longueur du crâne sur le volume endocrânien) chez ces différentes espèces, et a conclu que celui du chat domestique (3.28) était plus proche de celui de *Felis silvestris ornata* (2.99), que de celui de *Felis lybica* (2.54). Selon lui, cet indice est proportionnel aux modifications morphologiques engendrées par la domestication. Il pensait donc que le chat avait d'abord vécu en Iran, avant de coloniser l'Égypte.

D'autres arguments permettent aujourd'hui d'affirmer que *Felis lybica* est l'ancêtre le plus probable du chat domestique (Serpell, 2000).

La plus ancienne découverte d'un squelette de chat apprivoisé date de 9500 ans avant notre ère, à Chypre, dans la tombe d'un humain. La taille des os et des dents suggère que ce squelette appartenait à l'espèce *Felis lybica*. D'autres ossements de chats ont été découverts à Chypre, datant de la même époque. Du fait qu'il n'y ait aucune preuve fossile de la présence de chats sauvages avant cette période, la seule explication plausible est que ce chat ait été amené sur cette île par l'intermédiaire de colons humains. Autrement dit, il est probable que les peuples méditerranéens avaient l'habitude de capturer et apprivoiser les chats sauvages, bien avant qu'ils ne soient réellement domestiqués (Davis, 1987 ; Groves, 1989).

Par ailleurs, sur le plan comportemental, il semble que *Felis silvestris* ne soit pas un « bon candidat » pour représenter l'ancêtre du chat domestique. En effet, ce chat sauvage européen a la réputation d'être extrêmement difficile à apprivoiser. Des expériences d'hybridation entre cette espèce et celle du chat domestique ont d'ailleurs montré que les animaux de la première génération ressemblaient plus à leur parent sauvage sur le plan comportemental (Pitt, 1944).

A l'inverse, le chat sauvage africain, *Felis lybica*, a un tempérament plus docile et vit facilement au contact de l'homme dans les villages africains notamment. Contrairement à l'espèce précédente, les chatons se laissent manipuler et s'appriivoisent facilement à l'âge adulte (Smithers, 1968).

Enfin, les données étymologiques nous amènent aussi à penser que *Felis lybica* est l'ancêtre de notre chat domestique.

En effet, le mot anglais « *cat* », le mot « *chat* » en français (mot attesté en 1175), « *katze* » en allemand, « *gato* » en espagnol, « *cattus* » en latin, et le mot « *quttah* » en arabe moderne, semblent dériver du mot nubien « *kadiz* », signifiant « chat ». De plus, les diminutifs anglais « *puss* » et « *pussy* », et le mot romain « *pisicca* », seraient issus du mot *Pasht*, qui est un autre nom pour désigner Bastet, une déesse égyptienne (Beadle, 1977).

Les anciens égyptiens désignaient le chat par l'onomatopée « *miou* » ou « *myeou* » ; cela correspondait à la transcription phonétique du hiéroglyphe chat. Les coptes employaient le terme *chau*. En français, le mot « *matou* » est l'anagramme d'*Atoum*, dieu solaire assimilé aux chats (Malek, 1993).

L'option traditionnelle veut que le chat ait été domestiqué pour la première fois dans l'ancienne Egypte, où effectivement existent les premières traces d'une réelle domestication vers 4500 ans avant Jésus-Christ (Malek, 1993).

b) Le chat en Egypte :

Lorsqu'on évoque la zoolâtrie, on pense très souvent à des pays comme l'Egypte, qui nous a laissé les plus belles œuvres d'art concernant les chats.

De fait, le peuple égyptien vouait une adoration particulière aux animaux, qui occupaient une place très importante dans la vie religieuse (Smith, 1969). Le chat, notamment, était l'animal le plus vénéré (Malek, 1993). Les chats étaient considérés comme des objets de culte, voire des dieux. En effet, ils furent l'une des figures emblématiques de cette civilisation, divinisée sous les traits de Bastet, la déesse de l'amour, de la fertilité, de la musique, de la danse, mais aussi des chats. Elle était représentée avec un corps de femme et une tête de chat (figure 13), et incarnait la protection des femmes, des enfants, des chats et le plaisir (Malek, 1993). Son temple se situait sur une île (Bubastis) où les prêtres élevaient des chats pour en faire les

gardiens du temple. Certains d'entre eux étaient sacrifiés comme offrandes à la déesse et momifiés.

Figure13 : **Image de la déesse chat, Bastet** (D'après Malek, 1993).



Les chats étaient très souvent représentés dans les peintures et sculptures (statuettes, poteries), et momifiés pour être enterrés au côté des hommes. Des cimetières de chats ont été découverts à Saqqarah, Thèbes, et Beni Hassan ; plus d'une vingtaine de nécropoles avec des momies de chats ont été recensées en Egypte aujourd'hui (Serpell, 2000).

En outre, cet animal occupait une place tout à fait particulière dans les foyers égyptiens.

La plupart des familles possédaient un chat. Pour protéger leurs enfants, les égyptiens avaient coutume de leur raser les cheveux. Une fois pesés, leur équivalent en or était donné à la personne qui veillait sur le chat à qui l'enfant était voué.

Si un incendie provoquait le décès du chat, il y avait deuil familial, et tous les membres de la famille devaient se raser les sourcils.

Ces quelques anecdotes aident à comprendre à quel point le chat était déjà présent dans la vie des égyptiens, en tant que divinité, protecteur des maisons, et animal familier. Cette vénération des chats impliquait de les garder à proximité des temples et habitations humaines ; des chatteries officielles étaient installées dans les temples (Malek, 1993). Ainsi, au fil du temps, des populations « captives » auraient été constituées.

La domestication du chat en Egypte résulterait d'un processus culturel, et non économique, contrairement aux autres espèces domestiques.

Bien entendu, le chat était aussi apprécié pour ses qualités de chasseur, et aurait été utilisé pour lutter contre l'invasion des rongeurs. Lors des périodes de grande sécheresse, les réserves de blé des villages de la vallée du Nil auraient attiré les rongeurs et leurs prédateurs, les chats libyens ; les rencontres occasionnelles entre les hommes et les chats se seraient transformées en contacts plus intimes (Serpell, 2000).

Encouragé par l'homme qui appréciait son utilité, le chat aurait d'abord été commensal, avant de devenir par la suite un « animal de compagnie ».

c) **Evolution des mentalités**

Les grecs ignoraient le chat domestique, et utilisaient d'autres moyens pour se débarrasser des rongeurs. Quand ils le découvrirent sur le sol égyptien en 500 avant Jésus-Christ, ils voulurent s'en approprier le plus grand nombre ; c'est comme cela que commença l'importation du chat égyptien en Europe.

Transportés par bateau, les chats d'Egypte et d'Afrique du nord essaimèrent vers la Grèce et Rome. Les légionnaires romains contribuèrent, via Marseille, le Rhône et la Saône, à l'implantation du chat domestique en Gaule et dans les îles britanniques. Une des causes de

la large dispersion et de la colonisation des chats domestiques pourrait provenir de leur capacité d'adaptation à la vie sur les bateaux (Todd, 1977).

Par la suite, la diminution progressive des dieux et déesses païens, ainsi que la montée du christianisme provoquèrent un changement radical des mentalités vis-à-vis du chat, à travers toute l'Europe. Après avoir été le symbole de la fertilité, de la maternité, il devint « un agent du diable, un démon malveillant et le compagnon des sorcières » (Serpell, 2000).

Au Moyen-Âge, le chat devient un objet de persécution et de massacres (Dale-Grenn, 1963 ; Russell, 1972).

Il faut attendre la Renaissance pour avoir des représentations favorables du chat, parfois de manière très réaliste, comme l'a fait Léonard de Vinci (Paragon et Vaissaire, 1999). A la même époque, au Pays de Galle, toute atteinte à l'intégrité du chat est officiellement déclarée criminelle.

C'est à partir du siècle des Lumières que le chat est vraiment réhabilité, à travers les arts et l'évolution des pensées (Montillet, 1988). Que ce soit en peinture (Watteau, Chardin), ou en littérature, il est désormais présenté comme doux et gracieux.

Aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, les rapports entre hommes et chats se teintent de sentiments. En 1871, la première exposition féline est organisée à Londres, bientôt suivie par toutes les villes d'Europe.

De nombreux artistes, écrivains (Chateaubriand, Hugo, Balzac, Colette, Blot, Vian), poètes (Baudelaire, Verlaine), musiciens (Stravinski, Tchaïkovski) et peintres (Renoir, Manet, Bonnard, Dali, Picasso) célèbrent sa beauté et son élégance, à travers différents thèmes : le chat et la volupté, le chat et la femme, l'éternel mystère du chat, etc.

La protection animale, d'une façon générale, devient de plus en plus importante à partir du XVIII^{ème} siècle, et se préoccupe du statut de l'animal domestique. Au XX^{ème} siècle, le statut de l'animal domestique, et donc du chat, se précise. La *Convention européenne pour la protection des animaux de compagnie* définit ainsi l'animal domestique :

« On entend par animal de compagnie, tout animal détenu ou destiné à être détenu par l'homme, notamment dans son foyer, pour son agrément, et en tant que compagnon. »
(article 1, chapitre I : dispositions générales)

De plus en plus de textes sont écrits pour réglementer sa protection, même pour les chats errants. En effet, un statut de « chat libre » est défini juridiquement ainsi :

« Chat non identifié, sans propriétaire ou sans gardien, vivant en groupe dans les lieux publics de la commune. »
(Loi du 6 janvier 1999, article L. 911-27 du Code Rural)

La loi indique aussi que ces « chats libres » sont placés sous la responsabilité conjointe de la commune et des associations de protection animale (gestion, suivi sanitaire et conditions de garde de ces populations félines).

3) Le chat et l'homme aujourd'hui

L'histoire de la domestication du chat pourrait se résumer ainsi : la colonisation de la niche écologique humaine, par les chats sauvages libyens, serait à l'origine d'un double processus de commensalisme qui se serait traduit d'une part, par l'appriivoisement des individus, et, d'autre part, par une sélection artificielle progressive, débouchant sur des relations affectives entre l'homme et l'animal aujourd'hui (Thorne, 1992 ; Serpell, 2000). Tantôt adulé, tantôt diabolisé, le statut du chat domestique n'a cessé d'évoluer depuis dix mille ans. Les arts et l'évolution des textes juridiques ont beaucoup contribué à son succès actuel, essentiellement dans les pays développés.

La domestication du chat est, par ailleurs, particulière. En effet, grâce à sa flexibilité comportementale et à sa grande adaptation à différents milieux, il semble que le chat jouisse d'une certaine liberté vis-à-vis de l'homme, contrairement au chien.

En effet, le chat s'est en quelque sorte « auto-appriivoisé », en ce sens que c'est lui qui aurait « choisi » l'homme primitivement, et non l'inverse, profitant de la nourriture et des abris fournis par les humains. Contrairement à d'autres espèces domestiques, comme les ongulés par exemple, il n'y avait pas initialement de contrôle de sa reproduction (Izawa et Doi, 1994).

Par ailleurs, concernant son mode de vie à proprement parler, le chat ne semble pas aussi dépendant de l'homme, en comparaison d'autres animaux domestiques, comme les bovins ou les ovins par exemple. Les chats domestiques possèdent encore un certain aspect sauvage ; certains d'entre eux (les chats harets notamment) peuvent totalement se passer de l'homme pour se nourrir, contrairement aux herbivores domestiques. Les chats sont des prédateurs et

malgré des modifications importantes de leur mode d'alimentation, ils ont conservé leur potentiel de chasseurs (sans doute aussi à cause de leur régime alimentaire initialement strictement carnivore).

Aujourd'hui, le chat est devenu l'animal de compagnie le plus apprécié, avant même le chien (Messent et Horsfield, 1985 ; Serpell, 1996, Paragon et Vaissaire, 1999). Sa plasticité comportementale, et la flexibilité de son mode de vie, déjà évoquées, sont sûrement à l'origine de ce succès (Derenne, 1976 ; Tabor, 1983 ; Pontier, 1993 ; Liberg *et al.*, 2000).

Il semble que l'ambivalence de son caractère, à la fois indépendant et attachant, explique aussi l'affection que lui portent certains.

Les activités humaines ont provoqué une fragmentation de l'habitat, faisant varier la distribution des ressources alimentaires, surtout en milieu urbain. Certains scientifiques en sont venus à établir une distinction entre les populations urbaines de chats et les populations rurales évoquées en seconde partie (McDonald *et al.*, 1987 ; 2000).

En effet, même s'il n'existe encore que peu d'études portant sur le comportement des chats dans les populations urbaines, toutes s'accordent à montrer que le fonctionnement de ces populations est différent de celui observé en milieu rural, en raison de la forte concentration en ressources alimentaires d'origine humaine (Izawa *et al.*, 1982 ; Tabor, 1983 ; Natoli et De Vito, 1991 ; Pontier 1993 ; Pontier *et al.*, 1995 ; Natoli *et al.*, 2001).

B) CONSEQUENCES DE LA DOMESTICATION SUR LE MODE DE GROUPEMENT DU CHAT :

La sélection artificielle opérée par la domestication a engendré des mutations génétiques, elles-mêmes à l'origine de modifications morphologiques et comportementales permettant de distinguer les chats domestiques des chats sauvages. Comme nous l'avons évoqué en première partie, le comportement n'est pas seulement déterminé par la génétique, mais s'explique aussi largement en fonction de l'environnement. Ce dernier varie en fonction de la nature du milieu. Nous pouvons donc nous demander en quoi diffère le comportement des chats vivant en milieu urbain anthropique, de celui observé en milieu rural, où l'influence humaine est moindre.

1) Des groupes urbains structurés :

En milieu urbain, les chats dépendent de l'homme pour la nourriture. En effet, les proies naturelles (telles que les rongeurs, oiseaux) sont généralement peu abondantes et constituent une faible partie de l'alimentation, contrairement à ce qui est observé en milieu rural (Liberg, 1984). En ville, ce sont les restes des activités humaines, ainsi que les aliments fournis par les particuliers, qui constituent la principale source alimentaire (Izawa *et al.*, 1982 ; Haspel et Calhoun, 1990 ; Page *et al.*, 1992). La quantité de nourriture est particulièrement abondante, mais sa répartition irrégulière ; elle ne se trouve que dans certains endroits, comme les parcs, les jardins privés, les cimetières, les zones industrielles, les hôpitaux (Neville, 1983 ; Tabor, 1983 ; Chagot, 1993 ; Courchamp, 1996 ; Say, 2000). C'est donc principalement dans ces lieux que les études portant sur le comportement des chats en milieu urbain ont été menées (Natoli et de Vito, 1991 ; Izawa et Doi, 1994 ; Say, 2000 ; Natoli *et al.*, 2001).

a) Cohésion spatiale entre les individus :

La répartition spatiale des chats en milieu urbain dépend des mêmes facteurs écologiques qu'en milieu rural, à savoir principalement les ressources alimentaires. La structure des groupes ressemble donc à celle des groupes ruraux ; cependant, en raison d'une concentration plus importante de ces ressources en ville, certains paramètres diffèrent.

En milieu urbain, la densité de population étant plus importante, la taille des groupes est en général supérieure à celle observée en milieu rural, les domaines vitaux sont réduits et très chevauchants, entre femelles et entre mâles (Izawa *et al.*, 1982 ; Tabor, 1983 ; Haspel et Calhoun, 1989 ; Mirmovitch, 1995 ; Ishida et Shimizu, 1998).

En outre, il semblerait que le partage des ressources (nourriture et abris) soit plus important qu'en milieu rural. En effet, les femelles qui utilisent un même site de nourrissage possèdent des domaines vitaux plus chevauchants que les femelles se nourrissant dans des sites différents (Say, 2000). Certains auteurs parlent même de « *groupes de nourrissage* » dans lesquels les individus partagent un même site et les ressources qu'il comprend, sans qu'il y ait de conflits (Izawa *et al.*, 1982 ; Yamane *et al.*, 1996). Les mâles, autant que les femelles, expriment peu de comportements agonistiques ; les individus se montrent au contraire assez tolérants (les différences intersexuelles observées sont les mêmes que celles déjà évoquées en seconde partie).

b) Les femelles apparentées constituent le noyau du groupe :

La répartition spatiale des individus n'est pas aléatoire. Comme ce qui était observé en milieu rural, des études génétiques ont montré que les groupes étaient majoritairement constitués d'individus apparentés ; de même, l'existence du groupe repose sur un noyau permanent formé par les femelles et leurs jeunes (de générations successives), centrés autour des ressources alimentaires.

En outre, les mâles peuvent aussi faire partie du groupe, de façon quasi-permanente (Natoli *et al.*, 1991 ; Izawa et Doi, 1994). Contrairement à ce qui est observé en milieu rural, le sex-ratio est donc plus équilibré.

Parallèlement, la différenciation génétique entre les groupes n'est pas très importante (Izawa *et al.*, 1982 ; Izawa et Doi, 1994 ; Liberg, 2000 ; Say, 2000). Ceci peut s'expliquer par le rapprochement spatial des individus, une tolérance accrue entre les individus, et aussi par les systèmes d'appariement.

En dehors des travaux menés par Eugenia Natoli (1991 ; 2001), peu d'études existent à ce sujet. Le phénomène de groupement des femelles en milieu urbain est plus important qu'en milieu rural, étant donné la plus forte concentration des ressources (Liberg, 2000). Contrairement à ce qui est observé chez les lions, et parfois chez les chats en milieu rural, il n'y a pas de système de harem polygyne (système uni-mâle/multi-femelles). Même lorsque la taille du groupe des femelles est importante, les mâles ne se cantonnent pas à celui-ci ; le vagabondage entre les groupes semble être l'attitude adoptée par la plupart d'entre eux, particulièrement en période de reproduction (même si certains s'accouplent préférentiellement avec les femelles de leur groupe), ce qui génère des accouplements multiples. Ainsi, il semble que le système d'accouplement dominant soit la promiscuité (système multi-mâles/multi-femelles), telle que définie en première partie. Il n'y a pas de formation de couple permanent.

Finalement, la pression humaine exercée en milieu urbain est à l'origine de groupements de taille plus grande, au sein desquels les individus, rapprochés spatialement, semblent exprimer une certaine tolérance ; en effet, ils partagent les aires de vie et les ressources alimentaires disponibles.

A ce stade, il semble que ces groupes de chats urbains ne soient pas de simples agrégations ; en effet, ils présentent certains caractères d'une société, notamment la cohésion spatiale entre les membres (centrés autour des ressources alimentaires), et l'existence d'un noyau permanent formé par les adultes.

Mais ces critères ne suffisent pas pour qualifier ces groupements de « sociétés » ; en effet, les individus interagissent-ils de façon répétée et existe-t-il des relations entre eux ? Coopèrent-ils de façon durable ?

2) Ces groupes sont-ils des sociétés ?

a) Existe-t-il des relations entre les membres du groupe ?

Il existe des interactions au sein des groupes urbains (Natoli et de Vito, 1991 ; Izawa et Doï, 1994 ; Mirmovitch, 1995 ; Say, 2000 ; Natoli *et al.*, 2001); celles-ci sont d'une part plus nombreuses entre individus apparentés, et d'autre part, asymétriques, dans le sens où elles ne concernent pas tous les individus et ne sont pas toujours réciproques ni complémentaires. Il semblerait donc que le flux d'interactions ne soit pas dirigé au hasard.

Natoli et De Vito (1991), dans leur étude menée sur une colonie urbaine de chats à Rome, ont montré que les mâles vagabondeurs ou « satellites », irrégulièrement présents dans le groupe de femelles, étaient ceux qui exprimaient le moins de comportements de marquage, par rapport aux mâles résidents ou « réguliers ». De plus, les interactions entre les mâles résidents et les femelles d'un même groupe étaient plus nombreuses que celle échangées avec les mâles irréguliers. Ces résultats sont en faveur de l'existence d'une certaine cohésion entre les membres d'un même groupe, et d'une capacité de discrimination envers les « satellites » ou étrangers au groupe. Les individus interagiraient préférentiellement avec les membres de leur groupe.

Les interactions entre femelles de groupes différents sont rares et plutôt de nature agonistique, alors que celles échangées entre femelles apparentées sont plus fréquentes et amicales (Liberg *et al.*, 2000) ; la tolérance est donc accrue entre les membres du groupe.

L'asymétrie des interactions concerne donc des animaux de groupes différents, mais se retrouve aussi à l'échelle intragroupe :

- au niveau intersexuel : l'« *allogrooming* » (toilettage mutuel), est par exemple très souvent initié par les femelles adultes et dirigé vers les chatons ou les mâles, mais plus rarement dans l'autre sens.

- au sein d'un même sexe, entre individus d'âge et de poids distincts ; le marquage urinaire est, par exemple, plus fréquent chez les mâles adultes reproducteurs, comparativement aux juvéniles et jeunes adultes (Natoli, 1985a).

D'autres études (McDonald *et al.*, 1987 ; Say, 2000 ; Natoli *et al.*, 2001) ont même mis en évidence des individus majoritairement initiateurs et d'autres essentiellement récepteurs de

contact, comme s'il existait des catégories d'individus dans les groupes étudiés. Les interactions ne semblent donc pas distribuées au hasard, mais structurées.

Le caractère répétitif et asymétrique de ces interactions a donc amené certains à s'interroger sur l'existence de relations préférentielles (McDonald *et al.*, 1987 ; Kerby et McDonald, 1988 ; Say, 2000).

Nous savons, par exemple, que les chatons d'une même portée interagissent plus intensément et plus durablement entre eux -par l'intermédiaire du jeu notamment- qu'avec d'autres chats de portées et de générations différentes (McDonald *et al.*, 2000). De même, les petits sollicitent bien plus les femelles adultes que les mâles adultes, même en dehors des périodes de tétées (McDonald *et al.*, 1987).

Dans certaines études, (McDonald *et al.*, 1987 ; Natoli et DeVito, 1991 ; McDonald *et al.*, 2000 ; Say, 2000), les chercheurs ont identifié des dyades, ce qui les a poussés à envisager l'existence d'un système hiérarchique dans le groupe, comme c'est le cas dans certaines sociétés animales, à la différence près que, dans une société, les interactions concernent toutes les dyades, et pas seulement quelques unes.

Leurs études se sont globalement focalisées sur trois axes :

1. l'issue des combats entre individus,
2. le succès reproductif (en terme de nombre de montes et nombre de jeunes issus des accouplements),
3. la priorité d'accès aux ressources alimentaires (Natoli et DeVito, 1991 ; Yamane *et al.*, 1996, 1998 ; Liberg *et al.*, 2000 ; Natoli *et al.*, 2001).

Les auteurs ont trouvé qu'il existait des préséances variables, dépendantes de certains caractères individuels, du contexte de vie, et du temps. L'âge et les attributs physiques sont, par exemple, les éléments significatifs de la dominance lors d'une rencontre entre deux individus de même sexe (Say, 2000). Ces éléments varient au cours du temps, ce qui ne permet pas de définir un individu constamment dominant par rapport aux autres.

Par ailleurs, les mâles adultes corpulents qui fréquentent régulièrement le groupe ne semblent exprimer aucune dominance par rapport aux mâles plus jeunes ou étrangers. En effet, ils ne monopolisent pas l'accès aux femelles en oestrus et leur succès reproductif n'est pas forcément meilleur que celui des mâles « satellites » (Natoli et De Vito, 1991 ; Liberg *et al.*, 2000).

Concernant l'accès aux ressources alimentaires, il semble que la position spatiale de l'individu lui confère un certain avantage. En effet, McDonald *et al.* (2000) ont trouvé une organisation centripète durable dans le groupe qu'ils ont étudié ; les femelles adultes, évoluant

directement au centre du groupe tout près des ressources, semblaient jouir d'un accès direct à l'alimentation, partageant leur nid avec les autres apparentées, ce qui permettait un meilleur taux de survie chez les plus jeunes, par rapport à ceux évoluant en périphérie du groupe (mâles ou femelles), plus loin des ressources.

Mais contrairement à ce qui est observé dans les groupes de lions (où les mâles adultes se servent toujours en premier avant les lionnes et les juvéniles), l'accès aux ressources alimentaires n'est pas strictement régulé chez les chats domestiques. Certes, les conflits entre animaux sont peu fréquents (en général ils se tolèrent ou s'évitent) mais, pour autant, il n'y a pas de système hiérarchique ; là encore, les préséances sont variables.

La dominance est un concept dont l'emploi par les différents auteurs est peu rigoureux; cependant, nous pouvons considérer globalement, que quel que soit le contexte envisagé, le subordonné est celui qui cède toujours sa place à l'autre. Les études menées sur le terrain montrent qu'il existe des préséances variables entre individus. Ces dernières dépendent en partie des conditions environnementales et ne s'inscrivent pas dans un schéma hiérarchique du groupe. L'existence de ces préséances variables a tout de même amené certains à parler de « hiérarchie relative », ou de « pseudo-hiérarchie », pour souligner le caractère à la fois structuré et changeant des interactions.

Quoi qu'il en soit, l'existence d'une hiérarchie de groupe n'est pas un critère indispensable à la socialité ; c'est en effet l'attraction entre individus qui caractérise la socialité.

Nous savons aujourd'hui que les chats interagissent entre eux au sein de ces groupes urbains, mais ne disposons pas de données suffisantes quant à la fréquence et à la nature de ces interactions ; nous ne pouvons donc pas affirmer, aujourd'hui, que ces chats entretiennent des relations sociales.

b) Une coopération seulement partielle :

La coopération entre les membres d'un groupe est avantageuse pour la survie des jeunes, la récolte de nourriture et la défense de sites particuliers (notamment de repos et d'alimentation) ; l'existence de cette coopération dépendait largement du contexte environnemental. En effet, rappelons que la vie de groupe est particulièrement bénéfique lorsque les ressources alimentaires sont concentrées, et la pression prédatrice forte, puisqu'elle permet de répartir les rôles.

Nous pourrions donc croire qu'en milieu urbain, où la densité de population est importante et les ressources alimentaires disponibles, les adultes coopèrent pour élever et soigner les plus jeunes. Pourtant, les études ne rapportent que de rares cas de comportement alloparental et concernent davantage le milieu rural. McDonald *et al.* (1987, 2000) ont étudié des colonies de chats féraux et ont notamment observé quelques cas d'adoption et de comportement allomaternel.

Nous manquons fondamentalement de données à ce sujet, concernant le milieu urbain. Certes, les individus, notamment apparentés, partagent des mêmes sites de nourrissage ou repos, l'espace disponible en ville étant restreint, mais il n'y a pas de système de *nursery* notable et comparable à celui des lionnes, où les femelles s'aident pour nourrir et protéger l'ensemble des portées (Izawa et Doi, 1994 ; Liberg *et al.*, 2000).

Il semble que le partage des ressources soit le facteur primordial à la genèse et au maintien de groupes, et que la coopération n'intervienne que dans un second temps (Liberg *et al.*, 2000) .

Ceci s'explique en partie par le système d'appariement, à savoir la promiscuité, qui autorise des soins uni-parentaux, et par le caractère prédictible de la nourriture ; en effet, contrairement aux lionnes, pour qui la chasse collective est un atout majeur dans la capture des grandes proies, les chats domestiques n'ont pas besoin de chasser, et *a fortiori* de coopérer pour trouver leur nourriture puisque cette dernière est particulièrement abondante grâce aux activités humaines.

De fait, la coopération s'exprime principalement dans la défense des ressources (Turner et Martens, 1986 ; McDonald *et al.*, 1987 ; Izawa et Doi, 1994 ; Liberg *et al.*, 2000 ; McDonald *et al.*, 2000 ; Say, 2000).

Les individus partagent les sites de repos, d'alimentation et aussi d'élevage des jeunes. Les femelles adultes d'un même groupe restent durablement autour des ressources. Les interactions entre femelles de groupes différents sont généralement de nature agonistique, et les transferts entre groupes sont rares, ce qui conforte l'idée d'une défense en commun du lieu de vie.

C) DISCUSSION : UNE SOCIALITE EMERGENTE SELON LE CONTEXTE ?

1) Le chat domestique : entre espèce solitaire et espèce sociale

La socialité du chat domestique est une réelle problématique, puisque les données dont nous disposons aujourd'hui ne nous permettent pas de répondre précisément à la question soulevée par notre étude.

Pour résumer, nous pouvons affirmer que, dans l'écosystème urbain, les chats domestiques ont tendance à se regrouper en raison du caractère stable et prédictible des ressources alimentaires issues des activités humaines. Au sein du groupe, les individus vivent rapprochés spatialement, au moins tant que les ressources sont abondantes ; ils se tolèrent, en partageant certaines aires de vie et en interagissant.

Même si tous ces éléments sont nécessaires pour qualifier un groupe social, et sont en faveur d'une socialité potentielle, ils ne suffisent pas. En effet, si nous nous référons aux critères de définition de la socialité, exposés antérieurement, nous remarquons bien qu'il manque des composantes majeures pour affirmer que ces groupes de chats sont des sociétés.

En effet, d'après les études de terrain citées antérieurement :

- il n'y a pas de comportement parental; les mâles n'interviennent nullement dans l'élevage des jeunes, seules les mères s'occupent des petits. De même, il n'y a pas d'individus *helpers* dans ces groupes. Par ailleurs, nous ne savons pas si les relations mère-jeunes se poursuivent après le sevrage ;
- les individus partagent des lieux de vie mais ne coordonnent pas, ou peu, leurs activités pour coopérer : il n'y a ni système de « nursery », ni excursions communautaires comparables à la chasse collective des lionnes, ou aux coalitions de lions nomades par exemple (la coopération apparaît toutefois dans la défense des ressources) ;
- nous n'avons pas d'indications sur la permanence des interactions, leur fréquence et leur nature ;
- il n'a pas encore été prouvé aujourd'hui, que ces animaux entretiennent des relations sociales, même s'ils évoluent les uns auprès des autres.

Il est clair que c'est la domestication qui a engendré une évolution dans le comportement et le mode de vie des chats ; en effet, il n'existe pas d'agrégations de chats sauvages, tandis que les chats domestiques tendent de plus en plus à vivre regroupés.

Cependant, il reste un certain nombre de points à soulever et à discuter, afin de préciser le caractère de cette évolution : le chat domestique évolue-t-il vers un simple grégarisme ou vers la socialité ?

Tout d'abord, il est important de recadrer cette évolution. Les chats sont des animaux ubiquistes et il serait illusoire de croire que l'homme a domestiqué *toute l'espèce*. Cette domestication ne s'adresse qu'à quelques individus.

Les connaissances en comportement ne sont pas figées, et il n'est pas possible d'affirmer des certitudes (comme en anatomie par exemple) en raison de l'essence même de l'éthologie. Rappelons que cette science se base sur des observations axées sur une ou plusieurs populations (et non pas l'espèce dans son ensemble), dans un contexte donné, et sur une durée de temps limitée (même si celle-ci peut s'étendre sur plusieurs mois ou années, elle est minime à l'échelle du temps). De plus, du fait des progrès en matière de génétique, les connaissances ne cessent d'évoluer ; les marqueurs moléculaires sont un outil d'analyse supplémentaire, de plus en plus utilisé au service de l'éthologie.

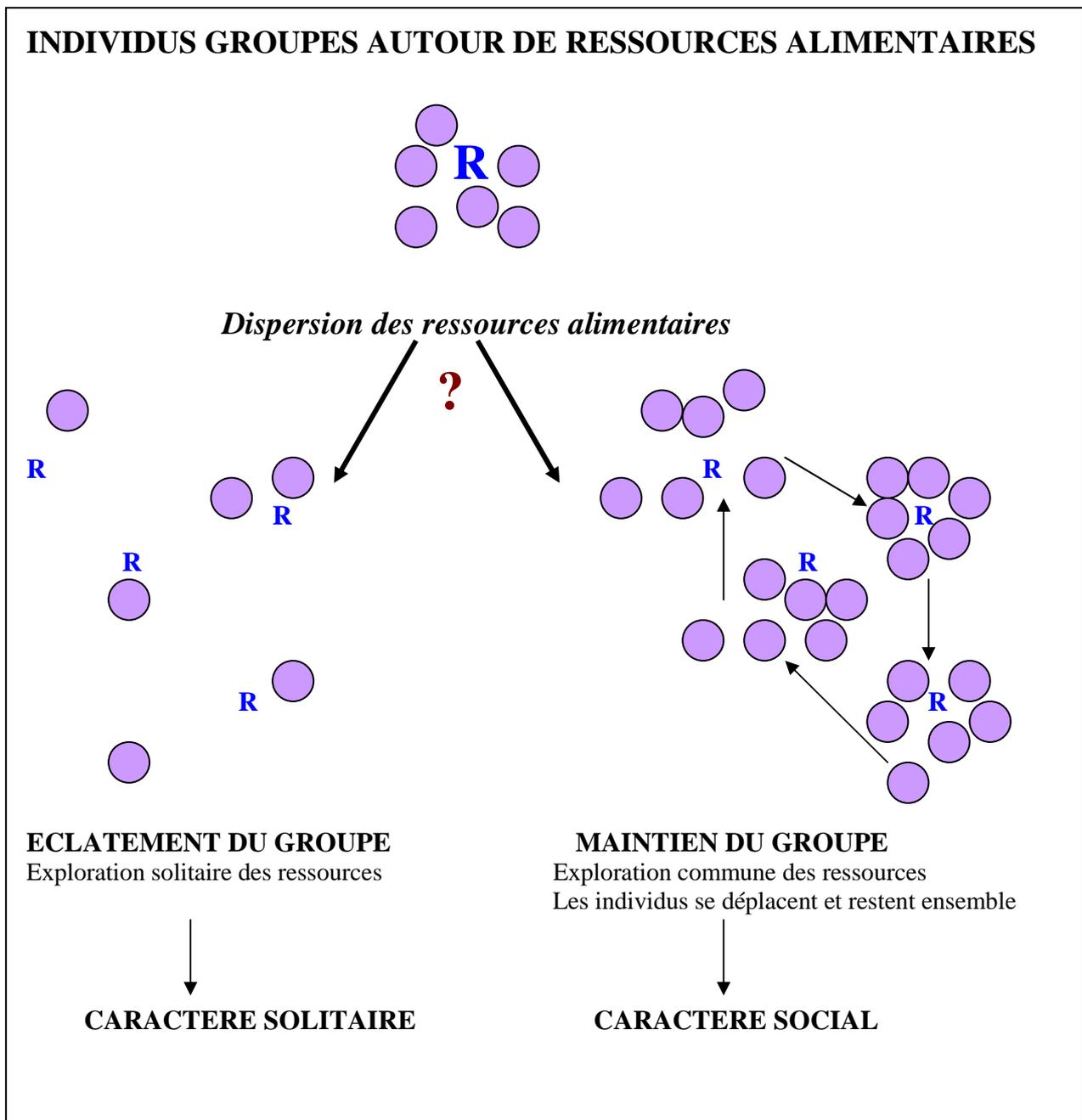
Il est scientifiquement plus rigoureux de considérer que l'évolution comportementale ne concerne que quelques individus et populations. C'est dans ces populations que s'est opéré un réel changement ; contrairement aux petits félins qui vivent solitairement pendant toute leur existence, les chats domestiques ont adapté leur mode de vie à un nouvel environnement occupé par l'homme et ont aujourd'hui tendance à se grouper en unités durables.

2) Y a-t-il interattraction entre les individus ?

La socialité ne s'exerce réellement que lorsque des individus se rassemblent sans raison quelconque autre que l'interattraction et *l'appétition sociale* (Grassé, 1952 ; Tinbergen, 1967). Le point crucial est donc de savoir si les chats domestiques qui se regroupent en milieu anthropique, ne le font qu'en raison d'une disponibilité anormalement accrue en ressources alimentaires, ou pour d'autres raisons.

En effet, que se passerait-il si l'on dispersait les ressources en de multiples lieux ? Les chats se déplaceraient-ils tous ensemble pour trouver une nouvelle source de nourriture, ou bien adopteraient-ils le comportement solitaire de leurs ancêtres ? Autrement dit, y aurait-il dispersion des individus (figure 14) ?

Figure 14: Schéma des conséquences envisageables sur le comportement des chats, en cas de dispersion des ressources alimentaires.



Cette question reste aujourd'hui en suspens et il serait extrêmement intéressant de la tester sur le terrain, afin de savoir s'il existe vraiment une recherche de contact entre les individus, et/ou si celle-ci n'est qu'une conséquence de la richesse environnementale d'origine humaine.

Dans la nature, les jeunes se dispersent au moment du sevrage, car leur principale source de nourriture, représentée par leur mère, s'efface progressivement. Nous pouvons donc penser que les individus, à l'âge adulte, pourraient adopter le même type de comportement si on leur supprimait leur source alimentaire. De plus, leur adaptation à la chasse, particulièrement ancrée dans la phylogenèse, engendrerait à nouveau un mode de vie solitaire.

Nous avons vu, par ailleurs, que le partage des ressources était un point clé dans le maintien des groupes, bien plus que la coopération, contrairement à ce qui se passe chez les lions et autres carnivores sociaux. En outre, l'abondance artificielle en nourriture autorise les jeunes à vivre auprès des plus vieux, d'où une taille de groupe plus grande, avec la constitution de matrilinees, où des liens interindividuels sont possiblement persistants.

Il semblerait donc que la nourriture participe de façon capitale à la genèse des groupes et que si elle disparaissait, ces groupes éclateraient.

Mais l'alimentation est-elle le seul facteur impliqué ? Nous ne connaissons pas encore exactement les mécanismes de formation des groupes et ne pouvons donc affirmer qu'elle est le seul critère.

A ce propos, l'étude d'Izawa et Doi (1994) est intéressante, puisqu'elle compare l'organisation des groupes de chats évoluant sur deux îles japonaises différentes. La première, Ainosima, représentant un site particulièrement riche en ressources concentrées ; la seconde, Shingu, recouvrant aussi des sites d'alimentation mais bien plus dispersés. Dans les deux cas, l'organisation des groupes est comparable. Certes, les chats adoptant un mode de vie solitaire étaient plus nombreux à Shingu, mais il existait des groupes organisés de façon matrilineaire, où les individus évoluaient sur des domaines vitaux chevauchants, partageaient sites de nourrissage et de repos, malgré la dispersion des ressources alimentaires. Cette étude montre donc que la concentration des sources d'alimentation n'est pas le seul facteur déterminant la genèse des groupes.

Les ressources alimentaires ne constituent donc pas la seule hypothèse pouvant expliquer l'absence de dispersion. Le déroulement du développement comportemental dans un nouveau contexte urbain, ainsi que le système d'appariement, peuvent aussi participer à la cohésion des individus.

3) Le nouveau contexte anthropique peut-il influencer le devenir des jeunes au sevrage ?

Concernant les jeunes, il serait judicieux d'étudier la période du développement dans ce contexte anthropique : la période du sevrage serait-elle toujours caractérisée par une dispersion des individus, ou bien une absence de dispersion ?

Nous avons vu en seconde partie qu'au moment du sevrage, le comportement de prédation se développait aux dépens des interactions avec la mère et la fratrie, et que cette période représentait l'émergence de la nature solitaire du chat, dans les conditions naturelles. En milieu urbain où les espaces sont réduits et la densité plus élevée, le contexte est différent par rapport aux conditions d'élevage naturelles ; le jeune évolue cette fois-ci dans un contexte de groupe et son ontogenèse comportementale devient plus comparable à celle du chien, canidé social. En effet, en raison de la disponibilité des ressources, le sevrage ne représente peut-être plus une rupture, caractérisée par la dispersion des individus, et sans doute existe-t-il une sorte de continuité des interactions avec la mère et la fratrie, mais aussi avec les membres moins affiliés et de générations différentes.

Les mâles sont en général ceux qui se dispersent le plus. Cependant, en milieu urbain, la promiscuité induit un fort taux de paternité multiple, et une faible différenciation génétique entre les groupes (Liberg *et al.*, 2000 ; Say, 2000). En effet, les mâles ont tendance à évoluer sur le domaine vital de leur mère, et les accouplements entre individus apparentés sont fréquents.

Par contre, au sein du groupe, le degré de parenté entre les membres est amoindri, par rapport à celui d'un système de harem polygyne, où un seul mâle participe réellement à la descendance (Say, 2000). Or, nous avons vu que les interactions étaient plus fréquentes entre apparentés que non apparentés. Cette donnée n'est donc pas en faveur d'une stabilité des interactions entre les membres du groupe.

Certes, mais les chats d'un même groupe communiquent de manière assez fine et interagissent réellement. La question est de savoir si les interactions peuvent aboutir à l'émergence de relations sociales.

4) Importance des connaissances quantitatives et qualitatives des interactions :

Pour progresser dans ce domaine, il faudrait étoffer nos connaissances quant à la nature et aux fonctions de ces interactions. De fait, il faudrait envisager une expérience où seraient assemblés des individus domestiques non apparentés, et observer s'ils se tolèrent durablement et coopèrent. Le raisonnement poussé à l'extrême voudrait que deux femelles adultes non apparentées soient disposées dans un environnement où les ressources alimentaires existent mais ne sont pas concentrées, pour voir de quelle façon elles vont interagir, et selon quels facteurs. La présence temporaire d'un ou plusieurs mâles non apparentés pourrait entraîner la naissance de descendants et donc engendrer la structure du groupe. Il faudrait parallèlement y étudier les interactions de manière quantitative et qualitative.

Dans les colonies de chats étudiées à ce jour, il a été montré l'existence de dyades entre non apparentés, mais le nombre de ces dyades n'est pas précisé, ni leur stabilité.

Quelle est la dimension temporelle des interactions ? Les animaux y consacrent-ils beaucoup de temps ? Se choisissent-ils ? Quelle est la fréquence de ces interactions ? Change-t-elle au cours du temps ou si l'on modifie l'environnement ?

Répondre à ces questions nécessite d'analyser encore plus en détail la communication et, par exemple les rôles des comportements de marquage et de toilettage mutuel, afin de mieux connaître leur implication dans les relations. De plus, il faudrait tenir compte des caractéristiques individuelles telles que l'âge, le sexe, les relations de parenté, la position spatiale.

CONCLUSION GENERALE

Répondre à notre question initiale nécessitait, avant tout, de connaître la signification de la socialité. Celle-ci n'existe que s'il y a interattraction entre animaux de la même espèce, et si ces derniers interagissent durablement. En outre, la cohésion spatiale des individus, et la coopération entre adultes sont deux autres critères indispensables pour caractériser un groupe social.

La phylogenèse des espèces et les contraintes environnementales peuvent expliquer la répartition irrégulière et l'expression différentielle de la socialité dans le monde animal.

L'étude plus précise des groupes de chats serait profitable à la médecine vétérinaire et à l'écologie. En effet, elle pourrait servir à mieux connaître et comprendre l'épidémiologie de certaines maladies. La transmission des virus du FIV et FeLV par exemple, s'exerce notamment par morsure et rapport sexuel. Ces deux virus sont responsables d'un certain nombre de maladies qui participent au remaniement des populations.

L'intérêt s'applique aussi au traitement des troubles comportementaux chez les animaux domestiques, qui sont de plus en plus fréquents en milieu urbain, et qui font partie des premiers motifs de consultation chez les vétérinaires. Le développement des thérapies comportementales, associé à l'usage de certains médicaments, fait partie du schéma thérapeutique de ces troubles, et se base sur les connaissances relatives au mode de vie des chats.

En outre, la grande adaptabilité du chat, engendrant une variabilité dans ses modes de vie, peut constituer un modèle d'étude pour analyser le système de vie d'autres félidés sauvages, notamment les lions, espèce en voie de disparition. Chez les félidés, seules quelques espèces sont sociales. Les lions, notamment, vivent en groupes organisés, et coopèrent durablement pour l'exécution de certaines tâches, comme l'éducation des jeunes, la chasse ou la défense des ressources. Les chats sauvages, comme *Felis silvestris* et *Felis libyca*, vivent de manières nullement comparables : ils évoluent sur des domaines vitaux séparés, chassent la nuit de manière solitaire, et ne communiquent avec leurs semblables qu'en période de reproduction.

Le chat est cependant un animal ubiquiste, doté d'une grande plasticité comportementale. L'homme a su tirer profit de ces deux caractéristiques par la domestication, qui a engendré une évolution comportementale récente. La part de la domestication et celle de la création de nouveaux milieux urbains, dans cette évolution, restent à déterminer.

En effet, le chat domestique, *Felis catus*, évolue aujourd'hui dans un écosystème artificiellement riche en ressources alimentaires, à l'origine de la constitution de groupes, où les individus vivent sur des zones chevauchantes, centrées autour de ces ressources. Grâce aux observations de terrain, nous savons que les membres d'un même groupe interagissent et se tolèrent.

Il nous manque, cependant, un grand nombre d'informations pour considérer que ces groupes sont des sociétés. Nous ne connaissons pas, notamment, la stabilité temporelle de ces groupes, ni même leurs mécanismes de genèse. En effet, y a-t-il interattraction entre les individus, ou ceux-ci ne s'assemblent-ils qu'en raison de la présence de ressources alimentaires ?

Avant d'affirmer sans preuves que le chat domestique est un animal social, et de lui ajouter des compagnons lorsqu'il est seul (quel que soit son cadre de vie), il serait capital de tester expérimentalement l'importance de certains facteurs : d'une part l'abondance ou la répartition de la nourriture, d'autre part, la dispersion ou non des jeunes au moment du sevrage, et enfin, la nature et la fréquence des interactions entre les membres du groupe.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEE W. C. (1938) *Cooperation among Animals*. New York: H. Schuman, 233p.
- ALLEE W.C (1952) Dominance and hierarchy in societies of vertebrates, *In: Structure et physiologie des sociétés animales*, éditions du CNRS, 157-177.
- ALTMANN S.A (1962) Social behaviour in anthropoid primates: Analysis of recent concepts, *In: Roots of Behaviour* (Bliss E.L. Eds), New-York: Harper, 277-285.
- ARISTOTE (1964) *Histoire des animaux*, Livre I.I, Les belles lettres, Paris, 181p.
- ARON S. (2005) Des fourmis aux primates : l'invention des sociétés *In : Les sociétés animales (cycle de conférences)*, Cité des sciences et de l'industrie, Paris.
- ARON S., PASSERA L. (2000) *Les sociétés animales : évolution de la coopération et organisation sociale*. De Boeck Université, 336p.
- BAERENDS-VAN ROON J., BAERENDS G.P. (1979) *Morphogenesis of the behaviour of the domestic cat*. Amsterdam: North-Holland Publishing Co.
- BARRAT D.G. (1997) Home range size, habitat utilisation and movement patterns of suburban and farm cats, *Felis catus*. *Ecography*, **20**, 271-280.
- BARRETT P. BATESON P. (1978) The development of play in cats. *Behaviour*, **66**, 106-120.
- BATESON P. (1979) How do sensitive periods arise and what are they for? *Animal Behaviour*, **27**, 470-486.
- BATESON P., YOUNG M. (1981) Separation from the mother and the development in cats. *Anim. Behav.*, **29**, 173-180.

BEADLE M. (1977) *The cat: history, biology, and behaviour*. London: Collins & Harvill Press, 251p.

BERNSTEIN I.S., WILLIAMS L.E. (1986) The study of social organization, *In: Comparative Primate Biology*, vol. 2A: "*Behaviour, Conservation & Ecology*". A. R.Liss, Mitchell G., Erwin J. (Eds), New-York, 195-213.

BERTRAM B. (1986) *Lions en liberté*. Paris : Flammarion, 266p.

BOKONYI S.(1969) Archaeological problems and methods of recognizing animal domestication, *In: The domestication and exploitation of plants and animals*, Ucko J.P. & Dimbleby G.W. (Eds), London : Duckworth, 219-229.

BOKONYI S.(1989) Definitions of animal domestication, *In: The walking larder: patterns of domestication, pastoralism and predation*, Clutton-Brock J. (Ed), London: Uwin, 22-27.

CALHOON R.E., HASPEL C. (1989) Urban cat population compared by season, subhabitat and supplemental feeding. *J. Appl. Ecol.* **58**, 321-328.

CARO T.M. (1980, a) Predatory behaviour and social play in kittens. *Behaviour*, **76**, 1-24.

CARO T.M. (1980, b) Effects of the mother, object play and adult experience on predation in cats. *Behavioural and Neural Biology*, **29**, 29-51.

CARO T.M. (1980, c) Predatory behaviour in domestic cat mothers. *Behaviour*, **74**, 128-148.

CARO T.M. (1981) Sex differences in the termination of social play in cats. *Anim. Behv.*, **29**, 271-279.

CARO T.M. (1994) *Cheetahs of the Serengeti plains: group living in a social species*. Chicago and London: the University of Chicago Press, 478p.

CEZILLY F. (2005) Pourquoi le lion est infanticide et le loup monogame, *In : Les sociétés animales (cycle de conférences)*, Cité des sciences et de l'industrie, Paris.

CHAGOT P. (1993) *Organisation socio-spatiale du chat domestique (Felis catus). Cas de la population féline du cimetière parisien de Montmartre*. DESS d'éthologie appliquée de Chronologie du comportement. Université Paris XIII, 25p.

CLUTTON-BROCK J. (1989) Mammalian mating systems. *Proceeding of the Royal Society, London, B*, **236**, 339-372.

CLUTTON-BROCK J. (1999) *A natural history of domesticated mammals*, 2nd edition: Cambridge: Cambridge University Press, 238p.

CORBETT L.K. (1979) *Feeding ecology and social organization of wildcats (Felis silvestris) and domestic cats (Felis catus) in Scotland*. PhD. Thesis, Univ. of Aberdeen.

COURCHAMP F. (1996) *Etude de l'épidémiologie du virus de l'immunodéficience féline dans les populations de chats domestiques (Felis catus)*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard, Lyon I, 263p.

DALE-GREEN P. (1963) *Cult of the cat*. London: Heinemann, 189p.

DAVIS N.B. (1991) Mating systems, *In: Behavioural Ecology: an evolutionary approach*, Krebs J.R. & Davies N.B., London: Blackwell Scientific Publications, 263-299.

DAVIS S.J.M. (1987) *Archeology of animals*. London: Batsford, 224p.

DAWKINS R. (1976) *The selfish gene*, Oxford University Press, p.

DE WAAL F.B.M., TYACK P.T. (2003) *Animal society complexity: intelligence, culture and individualized societies*. Harvard University Press, 616p.

DEPUTTE B.L (2000) Primate socialization revisited: theoretical and practical issues in social ontogeny, *In: Advance in the study of behaviour*, Academic press, 29, 99-157.

DERENNE P. (1976) Notes sur la biologie du chat haret de Kerguelen. *Mammalia*, **40**, 531-595.

DESOR D. (1999) Des avantages et des inconvénients de la vie en groupe. *In : Le comportement social des animaux : de l' art de vivre ensemble chez les fourmis, les rats, les loups et les autres.* Edition : Presses Universitaires de Grenoble, 135-164.

DUCOS P. (1978) Domestication defined and methodological approaches to its recognition in faunal assemblages, *In: Approaches to faunal analysis in the Middle East*, R. H. Meadow & M. A. Zeder (Eds.). *Peabody Museum Bulletin* 2:53, Cambridge, MA: Peabody Museum of Archaeology and Ethnology.

ESPINAS A.V. (1935) *Des sociétés animales*, (4^{ème} éd.) Paris: Felix Alcan, 454p.

FEDIGAN L.M. (1982) *Primate paradigms: sex roles and social bonds*. Canada, Montréal: Eden Press, 386p.

FITZGERALD B.M., KARL B.J. (1986) Home range of feral cats (*Felis catus*) in forests of the Orongorongo Valley, Wellington, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, **9**, 71-81.

FITZGERALD B.M., TURNER D.C. (2000) Hunting behaviour of domestic cats and their impact on prey populations, *In: The domestic cat, the biology of its behaviour*. Turner D.C. and Bateson P. (Eds), Cambridge University Press, 151-175.

FLYNN J.J., FINARELLI J.A., ZEHR S., SHU J., NEDBAL M.A. (2005) Molecular phylogeny of Carnivora (Mammalia): assessing the impact of increased sampling on resolving enigmatic relationships. *Syst. Biol.*, **54** (2), 317-337.

FLYNN J.J., WESLEY-HUNT G.D. (2005) Carnivora, *In: Origin, timing ,and relationships of the major clades of extant placenta mammals* (D. Archibald and K. Rose, eds.), Baltimore: John Hopkins University Press, 175-198.

FOX M.W. (1975) *The Wild Canids: their systematics, behavioural ecology and evolution.* Behavioural science series, 508p.

GADAGKAR R. (1997) *Survival Strategies: cooperation and conflict in Animal Societies*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 212p.

GAUTIER J.Y. (1982) *Socioécologie, l'animal social et son univers*. Privat, 1982, 186p.

GIRALDEAU L.A. (2005) Coopérer, communiquer, se battre... : vivre ensemble ! *In : Les sociétés animales (cycle de conférences)*, Cité des sciences et de l'industrie, Paris.

GOLDBERG J. (1998) *Les sociétés animales: communication, hiérarchie, territoire, sexualité*. Delachaux et Niestlé, 345p.

GRANT J.W.A., CHAPMAN C.A., RICHARDSON K.S. (1992) Defended vs. undefended home range size of carnivores, ungulates, and primates. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **31**, 149-161.

GRASSE P.P. (1952) Le fait sociétal : ses critères biologiques, ses limites, *In : Structure et physiologie des sociétés animales*, Paris : Editions du CNRS, 7-18.

GROVES C. (1989) Feral mammals of the Mediterranean islands: documents of early domestication, *In: The walking Larder: patterns of domestication, pastoralism and predation*. Clutton-Brock J. (Ed), London: Uwin, 22-27.

HAMILTON W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour I and II. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-16 / 17-52.

HASPEL C., CALHOON R.E. (1989) Home ranges of free-ranging cats (*Felis catus*) in Brooklyn, New-York. *Can. J. Zool.* , **67**, 178-181.

HASPEL C., CALHOON R.E. (1990) The interdependence of humans and free-ranging cats in Brooklyn, New-York. *Anthrozoos*, **3**, 153-161.

HEINSOHN R., PACKER C. (1995) Complex cooperative strategies in group-territorial African lions. *Science*, **269**, 1260-1262.

HELMER D. (1992) *La domestication des animaux par les hommes préhistoriques*, Masson, Collection Préhistoire, 184p.

HINDE R.A (1971) Development of social behaviour, *In: Behaviour of Nonhuman Primates: Modern Research Trends* (Schrier A.M., Harlow H.F., Stollnitz F., Eds), New-York: Academic Press, **3**, 1-60.

ISHIDA Y., SHIMIZY M. (1998) Influence of social rank on defecating behaviours in feral cats. *J. Ethol.*, **16**, 15-21.

IZAWA M., DOI T. (1994) Flexibility of the social system of the feral cat *Felis catus*, *In: Animal societies: individuals, interaction sand organisation*. Jarman P.J. & Rossiter A. (Eds), Kyoto University Press, 293p.

IZAWA M., DOI T., ONO Y. (1982) Grouping patterns of feral cats living on a small island in Japan. *Japan Journal of Ecology*, **32**, 373-382.

JACKSON P., JACKSON A.F, DALLET R. *et al.* (1996) *Les Félines: toutes les espèces du monde*. Delachaux et Niestlé, 272p.

JARMAN PJ., ROSSITER A. (1994) *Animal societies: individuals, interactions and organisation*. Kyoto: Kyoto University Press, 293p.

JONES E., CORMAN B.J. (1982) Ecology of the feral cat in S.E. Australia. III: Home ranges and population ecology in semiarid N.W. Victoria. *Australian Wildlife Research*, **9**, 409-420.

JONHSON W.E, O'BRIEN S.J. (1997) Phylogenetic reconstruction of the Felidae using 16S RNA and NADH-5 mitochondrial genes. *Journal of Molecular Evolution*, **44** (suppl 1.), S98-S116.

KERBY G., McDONALD D.W. (1998) *Cat society and the consequences of colony size*, *In: The domestic cat: the biology of its behaviour*. 21st edition, Cambridge: Cambridge University Press, 222p.

KLEIMAN D.G, EISENBERG J.F (1973) Comparison of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. *Animal Behaviour*, **21**, 637-659.

KRUUK H. (1972) *The spotted hyena: a study of predation and social behaviour*. Chicago: the University of Chicago Press, 335p.

KURTEN B. (1968) *Pleistocene mammals of Europe*, Chicago: Aldine press, 323p.

LANGHAM N.P.E., PORTER R.E.R. (1991) Feral cats (*Felis catus*) on New Zealand farmland. I. Home range. *Wildlife Research*, **18**, 741-760.

LEHRMAN D.S. (1962) Ethology and Psychology. *Recent advances in biological Psychiatry*, New-York: Plenum press, **4**, 86-97.

LEYHAUSEN P. (1965) The communal organization of solitary mammals. *Symposia of the Zoological Society of London*, **14**, 249-363.

LEYHAUSEN P. (1979) *Cat behaviour: the predatory and social behaviour of domestic and wild cats*. Garland: STPM Press, 340p.

LEYHAUSEN P. (1988) The tame and the wild - another Just-So story? *In: The domestic cat, the biology of its behaviour*, Turner D.C, Bateson P. (Eds), Cambridge University Press, 57-66.

LIBERG O. (1981) *Predation and social behaviour in a population of domestic cats: an evolutionary perspective*. Ph.D. Thesis, University of Lund, Sweden.

LIBERG O. (1984) Home range and territoriality in free ranging cats. *Acta Zoologica Fennica*, **171**, 283-285.

LIBERG O., SANDELL M., PONTIER D., NATOLI E. (2000) Density, spatial organisation and reproductive tactics in the domestic cat and other felids, *In: The domestic cat, the biology of its behaviour*. Turner D.C. and Bateson P. (2nd Ed.), Cambridge University Press, 119-148.

LOTT D.F. (1991) *Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates*. Cambridge; New-York: Cambridge University Press, 238p.

MALECK J. (1993) *The cat in ancient Egypt*. London: British Museum Press, 144p.

MARLER P. (1968) Aggregation and dispersal: two functions in primate communication, *In: Primates – Studies in adaptations and variability*. Phyllis C. Jay (Ed), 420-438.

MARTIN P. (1986) An experimental study of weaning in the domestic cat. *Behaviour*, **99**, 221-249.

MARTIN R.D. (1975) The bearing of reproductive behaviour and ontogeny on strepsirrhine phylogeny, *In: Phylogeny of the primates*, Lockett W.P and Szalay F.S (Eds), New York: Plenum Press, 265-297.

MASON W.A. (1978) Ontogeny of social systems. *In: Recent advance in Primatology. Behaviour*, Chivers D.J et Hernert J. (Eds), London: Academic Press, **1**, 5-14.

MATTERN M.Y., McLENNAN D.A. (2000), Phylogeny and speciation of felids. *Cladistics*, **16**, 232-253.

MAYNARD-SMITH J. (1982) *Evolution and the theory of games*, Cambridge University Press, 226p.

McCDONALD D.W., APPS R.J., CARR G.M., KERBUG G. (1987) *Social dynamics, nursing coalitions and infanticide among farm cats, Felis catus*. Berlin: Paul Parey, 68p.

McCOMB K. E., PACKER C., et PUSEY A.E. (1994) Roaring and numerical assessment in contests between groups of female lions, *Panthera leo*, *Animal Behaviour*, **47**, 379-387.

McDONALD D.W. (1983) The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, **301**, 379-384.

McDONALD D.W. (1994) *The velvet claw: a natural history of the carnivores*. London BBC Books.

McDONALD D.W., CARR G.M. (1989) Food security and the rewards of tolerance, *In: Comparative socioecology: the behavioural ecology of human and other mammals*, Standen V. & Folley R.A. (Eds). Oxford: Blackwell Scientific Publications, 75-99.

McDONALD D.W., YAMAGUCHI N., KERBY G. (2000) Group-living in the domestic cat: its socio-biology and epidemiology, *In: The domestic cat, the biology of its behaviour*. Turner D.C. and Bateson P. (Eds), Cambridge University Press, 95-118.

MESSENT P.R., HORSFIELD S. (1985) Pet population and the pet-owner bounds, *In: The human-pet relationship*, Vienna: IEMT-Institute for interdisciplinary research on the human-pet relationship, 7-17.

MIRMOVITCH V. (1995) Spatial organisation of urban feral cats (*Felis catus*) in Jerusalem. *Wildlife Research*, **22**, 299-310.

MOEHLMAN P.D. (1986) The ecology of cooperation in canids, *In: Ecological aspects of social evolution*, Rubinstein & Wrangham, Princeton University Press, 64-86.

MONTILLET E. (1988) *Le chat en Europe, du bas Moyen-âge au XVIIIème siècle*. Th. Med. Vet. Toulouse, 70p.

MOYNIHAN M.H. (1998) *The social regulation of competition and aggression in animals*. Washington: Smithsonian Institution Press, 158p.

MUCKUNHIRN N.A., EISENBERG J.F. (1973) Home ranges and predation in the Ceylon Leopard, *In: The World's cats*, Eaton R.L. (Eds). Winston: Wildlife Safari, vol.1, 142-175.

NATOLI E. (1985 a) Behavioural responses of urban feral cats to different types of urine marks. *Behaviour*, **94**, 234-243.

NATOLI E., (1985 b) Spacing pattern in a colony of urban stray cats (*Felis catus*) in the historic centre of Rome. *App. Anim. Behav. Sc.*, **14**, 289-304.

NATOLI E., BAGGIO A., PONTIER D. (2001) Male and female agonistic and affiliative relationships in a social group of farm cats (*Felis catus* L.) *Behavioural Processes*, **53**, 137-143.

NATOLI E., DE VITO E. (1991) Agonistic behaviour, dominance rank and copulatory success in a large multi-male feral cat, *Felis catus* L., colony in central Rome. *Anim. Behav.*, **42**, 227-241.

NEVILLE P.F. (1983) Human control of an urban cat colony. *Inter. Pest. Control.* , **25**, 144-152.

PACKER C., SHEEL D., et PUSEY A.E, (1990) Why lions form groups: food is not enough. *The American Naturalist*, **136**, 1-19.

PACKER C., PUSEY A.E. (1982) Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory? *Nature*, **296**, 740-742.

PACKER C., PUSEY A.E. (1983,a) Male takeovers and female reproductive parameters: a simulation of oestrus synchrony in lions (*Panthera leo*). *Animal Behaviour*, **31**, 334-340.

PACKER C., PUSEY A.E. (1983, b) Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. *The American Naturalist*, **121**, 716-728.

PACKER C., SHEEL D., et PUSEY A. E. (1990) Why lions form groups : food is not enough. *The American Naturalist*, **136**, 1-19.

PAGE R.J.C., ROSS J., BENNETT D.H. (1992) A study of the home ranges, movements and behaviour of the feral cat population at Avonmouth docks. *Wild. Res.*, **19**, 263-277.

PANWAR H.S. (1987) Project Tiger: the reserves, the tigers and their future, *In: Tigers of the world*, Tilson R.L. & Seal U.S. (Eds). Noyes Publishers, 110-117.

PARAGON B.M, VAISSAIRE J.P. (1999) *Encyclopédie du chat*. Editions Airelles, 447p.

PITT F. (1944) *Wild animals in Britain*, 2nd edition, London: Batsford, 120p.

POIRIER F.E (1972), Introduction. *In: Primate Socialization*, New York: Random House, 80p.

PONTIER D. (1993) Analyse de la variabilité des traits d'histoire de vie chez les mammifères. Mémoire d'habilitation à diriger les recherches. Université Lyon-1, France.

PONTIER D. RIOUX N., HEIZMANN A. (1995) Evidence of selection of orange allele in the domestic cat *Felis catus*: the role of social structure. *Oikos*, **73**,299-308.

PONTIER D., COURCHAMP F., FROMONT E., LANGLAIS M. (1999) L'impact de la présence du chat sur les populations d'oiseaux insulaires est-il uniquement négatif ? rapport d'activité 1998, Institut français pour la recherche et la technologie polaire (Eds), 38-43.

PONTIER D., NATOLI E. (1996) Male reproductive success in the domestic cat (*Felis catus*): a case history. *Behav. Process*, **37**, 85-88.

PRICE E.O. (1984) Behavioural aspects of animal domestication. *Quart. Rev. Biol.*, **59**, 1-32.

RABAUD E. (1937) *Phénomène social et sociétés animales*, Bibliothèque de philosophie contemporaine - Librairie Felix Alcan, 321p.

REYNOLDS J.D. (1996) Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 68-72.

RIBBLE D.O., STANLEY S. (1998) Home ranges and social organization of cats. *J. Mamm.* **79**, 932-941.

ROSENBLATT J.S., SCHNEIRLA T.C. (1962). The behaviour of cats, *In: The Behaviour of Domestic Animals*, Hafez, E.S.E. (Ed.). London: Baillière, Tindall & Cox, 453-488.

ROWELL T. E (1972) *The Social behaviour of Monkeys*. London: Penguin, 302p.

RUSSELL J.B. (1972) *Witchcraft in the Middle Ages*. Ithaca, NY: Cornell University Press, 167p.

SANDELL M. (1989) The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores, *In: Carnivore Behaviour, Ecology, and Evolution*, Gittleman J.L. (Eds), New York: Cornell University Press.

SAY L. (2000) *Système d'appariement et succès de reproduction chez le chat domestique (Felis catus L.); conséquences sur la distribution de la variabilité génétique*. Thèse de doctorat de génétique et biologie des populations, Université Claude Bernard, Lyon, 162p.

SCHALLER G.B. (1967) *The deer and the tiger*. Chicago and London: the University of Chicago Press, 370p.

SCHALLER G.B. (1972) *The Serengeti lions: a study of predator-prey relations*. Chicago: the University of Chicago Press, 480p.

SCHAUENBERG P.(1972) *Encyclopédie universelle des animaux*, Edito-service SA Genève, 209p.

SCHEEL D., PACKER C. (1991) Group hunting behaviour of lions: a search for cooperation, *Animal Behaviour*, **41**, 697-710.

SCOTT J.P., FULLER J.L. (1965) *Genetics and the social behaviour of the dog*. Chicago: ChicagoUniversity Press, 468p.

SERPELL J.A. (1996) *In the company of animals*. 2nd edition: Cambridge University Press, 283p.

SERPELL J.A. (2000) Domestication and history of the cat, *In: The domestic cat: the biology of its behaviour*. Turner D.C. & Bateson P. (Eds) , Cambridge: Cambridge University Press, 180-192.

SMITH H.S. (1969) Animal domestication and animal cult in dynastic Egypt, *In: The domestication and exploitation of plants and animals*, Ucko P.J. & Dimbleby G.W. (Eds), London: Duckworth, 307-314.

SMITHERS R.N.H. (1968) Cats of the Pharaohs. *Animal Kingdom*, **61**, 16-23.

STAHL P. (1986) *La chat forestier d'Europe: exploitation des ressources et organisation spatiale*. Thèse de doctorat. Université Nancy 1, 357p.

TABOR R. (1983) *The wildlife of domestic cat*, London: Arrow books, 217p.

TAN P.L, COUNSILMAN J.J (1985) The influence of weaning on prey-catching behaviour in kittens. *Z. Tierpsychol.*, **70**, 148-164.

TAYLOR J.H. (2001) *Death and the Afterlife in Ancient Egypt*. London: British Museum Press, 272p.

THERAULAZ G. (2005) Emergence de l'intelligence collective *In : Les sociétés animales (cycle de conférences)*, Cité des sciences et de l'industrie, Paris.

THORNE C. (1992) Evolution and domestication, *In: The Waltham book of dog and cat Behaviour*, Oxford: Pergamon Press, 172 p.

TINBERGEN N. (1951) *The Study of Instinct*. Oxford: Clarendon, 228p.

TINBERGEN N. (1967) *La vie sociale des animaux*. Paris : Petite Bibliothèque de Payot, 192p.

TODD N.B. (1977) Cats and commerce. *Scientific American*, **237**, 100-107.

TRIVERS R. L. (1971) The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, **4**, 35-57.

TURNER D.C., BATESON P. (2000) *The domestic cat: the biology of its behaviour*. 2nd edition, Cambridge: Cambridge University Press, 244p.

TURNER D.C., MARTENS C. (1986): Home range size, overlap and exploitation in domestic farm cats (*Felis catus*). *Behaviour: an international journal of comparative ethology*, **99**, 22-44.

WILSON E.O. (1975) *Sociobiology, the New Synthesis*. Cambridge, MA : The Belknap Press of Harvard University Press, 682p.

WILSON E.O. (1987) *La sociobiologie, L'esprit et la matière*. Monaco: Le Rocher, 679p.

WOZENCRAFT W.C. (1993) Order Carnivora, *In: Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*, WILSON E. et REEDER D.M. (Eds), Smithsonian Institution Press, 286-346.

YAMANE A. (1998) Male reproductive tactics and reproductive success of the group living cat (*Felis catus*). *Behav. Proc.*, **43**, 239-249.

YAMANE A., DOI T., ONO Y. (1996) Mating behaviours, courtship rank and mating success of male feral cats (*Felis catus*). *J. Ethol.*, **14**, 35-44.

ANNEXES

GLOSSAIRE :

. **Grégaire** (lat. *grex, gregis*, troupeau) :

- Relatif à une espèce animale qui vit en groupe, sans être sociale.
- Ensemble d'individus ayant la capacité à interagir, à former des groupes au moins temporairement (même en dehors des périodes de reproduction), et/ou sur un certain emplacement.

. **Grégarisme** :

- Le fait de vivre en groupe, sans être social.

. **Interattraction** :

- Attirance réciproque entre individus de la même espèce, sans raison quelconque apparente, leur donnant la capacité à former des groupes sociaux.
- Appétition sociale.

. **Social** (lat., *socius* : compagnon) :

- Se dit d'individus de la même espèce, ayant la capacité à former des groupes permanents cohésifs, dont les membres interagissent durablement, entretiennent des relations, et coopèrent.

. **Socialisation** :

- Processus reliant une société en développement à un nouvel individu, un type de transmission d'un mode de vie d'une génération à l'autre.
- Somme totale des expériences sociales passées d'un individu, depuis la naissance jusqu'à l'âge adulte.

. **Socialité** :

- Le fait d'être social.
- Mode de vie de l'être social.

. **Société** (lat., *societas* de *socius* : compagnon) :

- Groupe d'individus (humains ou animaux) de la même espèce, stable temporellement, où il existe une cohésion spatiale entre les membres qui interagissent et coopèrent durablement.
- Groupe social structuré et organisé.

. Sociobiologie :

- Courant de pensée en éthologie, qui fonde l'étude des sociétés animales et humaines sur les modèles théoriques de la biologie. La sociobiologie considère l'émergence de la socialité sous l'angle des parentés génétiques entre individus.

. Sociologie :

- Etude scientifique des sociétés humaines et des faits sociaux.

. Solitaire :

- Relatif à une espèce dont les individus évoluent tout au long de leur vie adulte loin de leurs semblables. Ils montrent une intolérance vis-à-vis de leurs conspécifiques à l'exception des périodes de reproduction.

NB : les termes qui suivent, employés dans le langage courant, relèvent du domaine de la sociologie et ne sont pas pertinents pour qualifier les animaux :

. Sociable (lat., *sociabilis*, de *sociare* : associer) :

- Qui est facile à vivre, agréable en société.
- Qui recherche la compagnie de ses semblables.

. Sociabilité :

- Qualité de quelqu'un qui est facile à vivre.
- Capacité humaine à former des réseaux par lesquels les groupes font circuler les informations qui expriment leurs intérêts, goûts, passions.
- Civilité.

. Sodalité :

- Capacité humaine à former des groupes.

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Acquisition d'un phénotype social par le processus de socialisation	16
Figure 2 : Distinction entre structure sociale et organisation sociale.....	23
Figure 3 : Bilan des contraintes phylogénétiques et écologiques influençant l'émergence de la socialité chez les carnivores	40
Figure 4 : Arbre phylogénétique indiquant les radiations évolutives des canidés et félidés....	44
Figure 5 : La phylogenèse des carnivores, et la socialité : un caractère dérivé apparue chez différentes espèces de carnivores	46
Figure 6 : Arbre phylogénétique des félidés	48
Figure 7 : Changement dans la nature du jeu au moment du sevrage	60
Figure 8 : Influence d'un sevrage expérimental précoce sur le développement du jeu avec objets	62
Figure 9 : Relations entre le sevrage et l'émergence d'une nature prédatrice et solitaire.....	64
Figure 10 : Comparaison entre l'ontogenèse comportementale du chat et du chien domestiques	66
Figure 11 : Organisation territoriale schématique des félins solitaires	71
Figure 12 : Organisation spatiale schématique des groupes de chats	75
Figure 13 : Image de la déesse chat, Bastet.....	85
Figure 14 : Schéma des conséquences envisageables sur le comportement des chats, en cas de dispersion des ressources alimentaires	101

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Les degrés de socialité chez les mammifères.....	20
Tableau 2 : Distinction entre espèces solitaire, grégaire et sociale d'après la nature et la fréquence de interactions chez le jeune et l' adulte.....	25
Tableau 3 : Principaux bénéfices associés à la vie en groupe social.....	32
Tableau 4 : Bilan des traits d'histoire de vie des carnivores : comparaison entre canidés et félidés	34
Tableau 5 : Comparaison des caractéristiques des animaux nidicoles et des animaux nidifuges	35
Tableau 6 : Variations de densité en fonction de la richesse des ressources du milieu	69
Tableau 7: Influence de la répartition géographique des ressources alimentaires sur le mode de groupement des chats en milieu rural.....	70