

PLAN

INTRODUCTION	5
I) GENERALITES.....	7
A) DIFFERENTES APPROCHES DE LA SOCIALITE	7
1) Les contributions extérieures à l’Ethologie Classique	7
2) L’approche éthologique classique	10
B) DEFINITIONS	12
1) socialité et société.....	12
2) Polygamie / Monogamie	27
3) Nidicole (altricial) / Nidifuge(precocial).....	30
4) Nocturne / Diurne :.....	31
5) Communication :	31
C) CLASSIFICATION DES SOCIETES ANIMALES :	34
1) L’état solitaire :	38
2) Les foules :	38
3) Le grégarisme :	38
4) Le stade subsocial :.....	39
5) Le stade colonial :.....	39
6) Le stade communal :.....	40
7) L’eusocialité :	40
D) L’EXPRESSION DU COMPORTEMENT SOCIAL CHEZ LES CARNIVORES.....	42
1) La chasse coopérative :.....	42
2) Les femelles :.....	43
3) Les mâles :.....	44
4) La reproduction :	45
5) Les lionceaux :.....	46
6) La pression sélective :	47

II) CONTRAINTES PHYLOGENETIQUES A L' EMERGENCE DE LA SOCIALITE 51

A) PHYLOGENESE DES CARNIVORES	51
1) Phylogènèse des canidés	52
2) Phylogènèse des félidés.....	53
3) Classification des pinnipèdes	55
B) SOCIALITE ET PHYLOGENESE	56
1) Traits d'histoire de vie :.....	56
2) Systèmes d'accouplement des sociétés de carnivores :.....	60
3) L'investissement parental :.....	63
4) Comportement d'assistance.....	64
C) APPROCHE COMPARATIVE DU COMPORTEMENT CHEZ LES CARNIVORES EN FONCTION DE LEUR SOCIALITE.....	66
1) Les causes évolutives de la coopération et de la socialité.....	66
2) La méthode comparative	72
D) LES SOCIETES DE CANIDES ET DE FELIDES	87
1) Les Félidés :.....	87
2) Les Canidés :	91
3) Structure sociale et comportement : Comparaison.....	95
4) Bilan	103

III) CONTRAINTES ECOLOGIQUES A L'EMERGENCE DE LA SOCIALITE	105
A) CONTRAINTES :	106
1) Le régime alimentaire.....	106
2) La prédation.....	107
3) Le climat.....	107
4) La saturation de l'habitat.....	107
5) La disponibilité de la nourriture, et la répartition des ressources.....	108
6) Bilan de l'influence de l'environnement chez les canidés et les félidés	112
B) L'EXEMPLE DES PINNIPEDES.....	116
1) Milieu de vie et biologie.....	116
2) Cycle de reproduction et système d'accouplement	118
 CONCLUSION	 129
 BIBLIOGRAPHIE	 131

INTRODUCTION

Depuis toujours, l'observation des animaux sauvages fascine l'homme à divers titres. Leurs incroyables facultés d'adaptation à des milieux arides ou hostiles, et leur instinct de survie sont légendaires. Durant des millénaires d'évolution, la vie animale a pris divers chemins. Certains se sont révélés être des impasses, d'autres se sont développés pour donner naissance aux espèces que nous connaissons aujourd'hui. L'évolution des espèces n'est pas seulement morphologique ou physiologique, elle se fait en parallèle d'une évolution des capacités cognitives et de l'apparition d'une « appétition sociale », attirant les animaux d'une même espèce les uns vers les autres et pouvant les amener à vivre en groupe.

Aristote (1964) écrivait dans « Histoire des animaux » :
« 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 grues. »

On peut se demander quels sont les mécanismes de base de la socialité. En ce qui concerne l'apparition et le maintien des comportements sociaux, trois types de facteurs susceptibles d'agir indépendamment sont généralement invoqués :

Les hypothèses « génétiques » (que nous n'aborderons pas ici) admettent qu'une grande proximité génétique entre les membres du groupe est nécessaire et suffisante pour expliquer la socialité.

Les hypothèses « phylogénétiques » admettent que divers facteurs ont pu dans le passé modéliser certains systèmes sociaux, dépendant des caractéristiques de l'espèce.

Les hypothèses « écologiques » mettent l'accent sur les facteurs environnementaux pour expliquer les systèmes sociaux. Les ressources du milieu, leur accessibilité, leur mode de répartition sont vus comme autant de variables susceptibles de modeler les organisations sociales.

Les carnivores ont le même régime alimentaire : ce sont des prédateurs. On peut se demander comment a émergé la socialité au sein de ce groupe.

Cette thèse s'évertuera essentiellement à présenter une définition de la socialité et de tous les termes qui sont rattachés au critère « social ». Puis, nous nous intéresserons aux contraintes phylogénétiques qui ont pu mener à l'apparition de la socialité, plus particulièrement chez les carnivores terrestres (fissipèdes). Enfin, nous envisagerons, en nous appuyant en particulier sur l'exemple des carnivores marins (pinnipèdes), les différentes contraintes écologiques pouvant avoir une influence sur l'émergence de comportements sociaux.

« Puisque nous qualifions d'animaux sociaux les Etourneaux, qui vivent en bandes, alors qu'un Faucon Pèlerin, [qui chasse en hiver au-dessus des estuaires], est manifestement un animal solitaire, il s'ensuit que le mot « social » s'emploie quand nous avons affaire à plus d'un individu[...]. Pourtant, tous les groupements d'animaux ne sont pas d'ordre social .» (Tinbergen, 1967, p11).

I) GENERALITES

A) DIFFERENTES APPROCHES DE LA SOCIALITE

1) Les contributions extérieures à l’Ethologie Classique

En 1878, A. Espinas publia « Des sociétés animales », un classique ignoré, fournissant une histoire de la théorie sociale et des connaissances de l’époque sur la vie sociale des animaux de façon très documentée. Espinas observa que les sociétés animales n’étaient pas des collections aléatoires d’individus mais des structures qui persistaient dans le temps, survenant à travers la « réciprocité habituelle » des activités des individus qui la composent. Il nota aussi que les sociétés animales étaient formées nécessairement d’individus de la même espèce. Ces travaux laissèrent une question ouverte : « A quel point l’écologie, plutôt que des propriétés innées spécifiques, détermine les structures sociales dans lesquelles vivent les animaux ? » (Crook, 1970a).

Espinas mit en avant le fait que les sociétés ne prennent pas leur essence dans la somme des individus qu’elles comprennent, mais dans les relations qui règnent entre ses membres. Ainsi, les sociétés pourraient être vues comme des organismes individuels.

Espinas nous assure donc une compréhension de nombreux problèmes d’écologie comportementale, de dynamique des populations et d’organisation sociale.

En 1905 et 1906, Raphaël Petrucci, sociologue, publia deux travaux majeurs sur l’organisation sociale qui paraissent également méconnus. Son premier travail est une étude majeure sur les « propriétés » animales (dont le territoire). Il trouva trois niveaux de propriété:

- « propriété » individuelle (déterminée par les besoins individuels de protection et d’alimentation) ;
- « propriété » familiale (déterminée par les besoins de la famille en tant qu’unité sociale reproductrice, pour les activités sociales et reproductives) ;

- et « propriété » collective (déterminée par les besoins de protection et alimentaires des groupes).

Selon lui, ces trois types ne sont pas réductibles et les phénomènes collectifs ne sont pas nécessairement dérivés d'une base familiale. Il existe une balance entre la tendance sociale en tant que telle et la formation d'une association familiale. L'existence d'une famille n'est donc pas, pour Petrucci, un pré requis à la formation de la structure sociale. La famille est une unité sociale en elle même et pas nécessairement un composant d'une structure de niveau supérieur.

Il nota qu'il ne semble pas y avoir de corrélation entre l'intelligence d'une espèce animale et la complexité de son organisation sociale. Les animaux vivants en communautés complexes ne peuvent pas être considérés comme moins intelligents que leurs proches parents qui sont relativement solitaires. Pour lui, ce sont les adaptations de l'espèce à son environnement qui sont plus significatives dans la formation d'une structure sociale donnée que ses qualités psychologiques : « La courbe de perfectionnement sociologique est loin de suivre la courbe du développement animal : elle lui reste étrangère. La sociologie comporte un domaine d'investigation qui lui est propre ; elle a ses lois particulières et ses caractères précis. »

C'est le point de départ de la seconde publication de Petrucci (1906). Son souci fut de découvrir s'il est possible de déterminer un ordre croissant de complexité sociale à travers le règne animal. On pourrait alors se baser sur ce modèle pour des déductions sur les structures sociales humaines. Comme Espinas avant lui, il se rendit vite compte que les classifications des structures sociales ne coïncident pas avec la taxinomie phylogénétique. En effet, à chaque niveau phylétique, il vit une tendance marquée pour des structures sociales similaires à émerger comme adaptation parallèle ou convergente à des conditions environnementales similaires (Crook, 1970a). Les structures sociales pourraient être décrites comme des homotypes mais elles sont apparues de façon poly-phylétique et ne montrent pas de relation biologique ou de transmission commune. Petrucci conclut que le seul élément social commun est la simple tendance à s'associer en groupes. La forme des groupes, la dispersion spatiale des individus et la structure des relations est cependant déterminée par l'environnement : la structure sociale est fonction de l'environnement. Les facteurs extrinsèques qui agissent dans la constitution des groupes sont variés et comprennent : les réserves de nourriture, leur type et leur dispersion, les effets de la prédation et les besoins sexuels dans des habitats particuliers. Il existe une limitation dans l'éventail des structures sociales possibles car il y a seulement un nombre limité de permutation des facteurs écologiques. Donc, comme les sociétés sont déterminées directement par des facteurs extrinsèques, elles ne peuvent pas être comparées à la manière dont les biologistes comparent les caractéristiques morphologiques des espèces (Crook, 1970a).

Espinas et Petrucci présentèrent donc un parti nouveau sur la nature et l'évolution historique des sociétés animales et humaines.

Waxweiler (1906), quant à lui, rejeta explicitement la recherche, souvent critiquée, d'analogies entre « organisme » biologique et « organisme » social. Il s'intéressa au comportement et aux niveaux contrastés de complexité sociale qui existent chez les animaux et les hommes. Il se concentra sur les réactions adaptatives des individus les uns par rapport aux autres, et sur la nature de leurs relations mutuelles.

Une autre approche fut celle abordée par P. Kropotkin (1902) et revue en détail par Allee (1938). Kropotkin (1902) insista sur le fait que l'assistance mutuelle entre membres d'une espèce paraissait souvent aussi prononcée que la compétition incessante entre eux, sur laquelle repose une partie de la théorie de la sélection naturelle. Allee (1938) développa le concept de coopération, en relation avec le conditionnement environnemental et la mutualité comportementale chez les invertébrés. De son côté, Kropotkin (1902) s'est intéressé en particulier au comportement coopératif complexe des mammifères et à sa signification chez l'homme. Pour Wheeler (1939), le problème du comportement coopératif mammifère est intimement lié à ce qu'il appela le « problème du mâle », dont le caractère est agressif et asocial, par rapport à la conduite sociale plus placide de la plupart des femelles. Selon lui, l'incorporation du mâle dans la famille mère-portée semble toujours avoir posé des problèmes de contrôle social, sans lequel un désordre nuisible à la procréation et à l'éducation des jeunes prédominerait.

De nombreux comportements complexes paraissent résoudre les tensions sociales, si bien qu'ils empêchent la dissolution du groupe.

De plus, la coopération a souvent l'air d'être un subterfuge qui permet à un individu de gagner ou de maintenir son degré de contrôle social sur les autres, envers lesquels il se comporte d'une façon relativement libre (Crook, 1970a).

2) L'approche éthologique classique

Les principaux sujets de l'éthologie traditionnelle ont été la cause physiologique ou motivationnelle du comportement, l'ontogenèse du comportement dans le développement individuel et l'évolution du comportement (Tinbergen 1951,1953 ; Hinde 1966). L'approche comparatiste s'est tout d'abord basée sur les travaux de Lorenz (1950) et de Tinbergen (1951), qui consistaient principalement à étudier les caractéristiques constantes de la communication chez les vertébrés inférieurs (par exemple, la parade nuptiale chez les oiseaux). Ils ont décrit les réponses réciproques entre individus de la même espèce d'une façon très précise. La spécificité d'espèce de tels caractères suppose qu'ils étaient innés et hérités génétiquement ; une vision qui a permis l'utilisation de ces critères comme un supplément comportemental à la taxinomie animale.

Les études classiques de Lorenz sur l'ontogenèse comportementale ont donné lieu à des découvertes importantes dont celle de l'« empreinte ». Elle consiste en un attachement parental et spécifique précoce, et correspond au premier « signal social ».

Cette approche éthologique précoce est bien résumée dans le livre de Tinbergen (1953). L'organisation sociale est décrite principalement en termes d'interactions entre deux individus. Il peut s'agir d'interactions entre deux individus (accouplement, combat), au sein d'une famille (comportements coopératifs, interaction réciproque) ou dans des unités sociales d'ordre supérieur. Le comportement social d'un organisme consiste donc en la réponse particulière au cours d'une rencontre, incluant la communication entre membres de la même espèce. A cette époque, les questions concernant la division des populations en unités sociales de différents types, et les causes de changement saisonnier et progressif de leur structure n'étaient pas mises en avant. Et il n'y avait pas non plus d'explication à cette interrogation : « Pourquoi certaines espèces sont-elles plus sociables que d'autres ? ».

Cullen (1957) a travaillé avec Tinbergen (1957), et a démontré que de nombreuses caractéristiques comportementales , dont les systèmes sociaux, (de la mouette ou des pingouins) étaient liées à des adaptations aux demandes complexes de l'environnement dans lequel vit l'espèce.

Carpenter suggéra dès 1964, l'existence de processus complémentaires : La plupart des comportements sociaux semblent être maintenus de génération en génération à travers des processus d'apprentissage individuel et social.

Harlow (1961) confirma ce point de vue. L'environnement social paraît être d'une importance cruciale dans la détermination du comportement social des jeunes animaux qui y grandissent. De plus, le fait que la structure démographique découle en principe directement de l'environnement, suggéra qu'une grande partie de l'organisation sociale pouvait être attribuée directement à une détermination environnementale (Crook, 1970a).

L'étude des sociétés animales prend en compte l'interaction complexe entre trois niveaux de détermination : génétique, sociale et environnementale (McBride 1964). Les changements historiques de l'organisation sociale ne peuvent plus être attribués purement à la sélection naturelle de déterminants génétiques.

Ainsi, les éthologistes doivent porter plus d'attention à l'environnement social dans lequel les animaux évoluent.

B) DEFINITIONS

1) socialité et société

a) Social :

Tout d'abord, revenons à l'étymologie

Le mot « société » vient du latin « Socius » qui signifie « compagnon ». Ce mot a donné le terme « Social » qui a dérivé en « Société ». Le terme « social » est utilisé quand plus d'un individu est impliqué (Espinass, 1878 ; Crook, 1970a, Tinbergen, 1967). Ainsi, si « être socialisé » signifie « être capable de vivre en groupe », alors étudier la socialisation infantile devient essentiel à la compréhension des causes primaires de la vie en groupe (Fragaszy et Mitchell, 1974).

Le terme « social » est lié à celui de « société », qui se réfère à un type particulier de groupement d'individus de la même espèce. Par conséquent, une « interaction sociale » devrait uniquement signifier une « interaction entre individus de la même espèce, dans le contexte d'un groupe qu'ils ont formé » (Deputte, 2000).

La définition de tous les termes en rapport avec cette notion de socialité est très variable selon les auteurs et il apparaît difficile d'arriver à un consensus et à une définition univoque.

Tinbergen écrit 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]. »,

Et en 1967 : « 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. »

Pour définir un phénomène social, il est nécessaire de passer par la classification des différents types d'association entre animaux.

Aristote (1964) distingue parmi les groupements d'animaux :

- Des espèces solitaires
- Des espèces grégaires

Et parmi les espèces grégaires, existent des espèces sociales.

La définition « logique » est la suivante : « Un groupe social est un système dont les éléments sont les membres du groupe (conspécifiques) et dont les relations sont les liaisons entre les membres » (Deputte, 2003).

Une fois ces relations mises en place, il faut qu'elles perdurent. Ainsi, Mason écrit en 1976 : « Un système social complexe arrive à se maintenir en dépit de luttes internes et d'un renouvellement constant de sa composition ».

Mais alors, comment un groupe arrive-t-il à préserver un semblant d'ordre social et maintenir un degré de cohésion et de continuité ? Il existe 3 niveaux de causalité croissante : l'individu, puis le groupe social et enfin l'environnement. Selon Mason (1976), « les individus sont à la fois les produits et les producteurs des sociétés. » Alors, un problème se pose :

- Le fait social peut exister sous diverses formes.
- Mais ces diverses formes peuvent exister chez des espèces qui ne sont pas sociales.

Deux écoles se sont principalement opposées dans la définition du phénomène social.

- L'approche américaine (1930-1950) :

Représentée par W.C. Allee (1938), elle n'a pas recherché l'origine du phénomène social en lui-même mais ne s'est intéressé qu'à sa *finalité* :

- Coopération (effets bénéfiques de l'interaction)
- ou Dis-opération (effets maléfiques de l'interaction).

Les partisans de cette hypothèse considèrent ainsi que les phénomènes sociaux sont avant tout sous le contrôle d'une sélection naturelle universelle (Goldberg, 1998).

- L'approche française (1928 à nos jours) :

Grassé (1946, 1951), reprenant Rabaud (1929, 1937), fut son chef de file. Il a vu dans l'*interattraction* entre troupes la base du phénomène social. Les chercheurs français se sont attachés à l'observation et à l'expérimentation objective. Pour eux, un système social est avant tout un système de communication : les individus émettent et reçoivent des signaux. Les membres du groupe produisent des réponses fiables, les rôles d'émetteur et de récepteur étant interchangeable. On peut alors considérer comme sociaux tous les comportements manifestés par les animaux lorsqu'ils entrent en rapport, qu'il s'agisse de comportements agonistes (agressifs), sexuels ou parentaux (Goldberg, 1998).

« Tout groupe social est ainsi caractérisé dans son essence par le fait que l'individu agit sur le groupe et que le groupe, à son tour, opère une action très spécifique (propre à l'espèce considérée) sur chaque individu. Les activités du groupe seront donc presque toujours coordonnées et complémentaires entre les individus : construction et entretien de l'habitat, chasse et défense, soins donnés aux petits. Toutes ces actions ont pour résultat de relier étroitement les individus entre eux, de les socialiser ». (Goldberg, 1998).

Pour conclure, quatre critères indispensables sont à retenir :

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

Une espèce est sociale si elle regroupe ces quatre critères (Deputte, communication personnelle).

Apportons quelques précisions :

- La « relation mère-jeune » n'est sociale que si l'espèce est sociale.
- Une copulation n'est une - interactions sociale que si l'espèce est sociale.
- Une interaction n'est sociale que si l'espèce est sociale.
- Attention, le terme social n'est pas synonyme d'intraspécifique.

b) Socialité :

Comment définir la socialité ? Le plus simple consisterait à considérer comme sociale toute espèce vivant en groupe. Mais le groupement n'est pas synonyme de vie sociale. De nombreux animaux vivent en effet en rassemblement ou foules (Rabaud, 1929) dont la réalisation est sous la dépendance de facteurs environnementaux (Aron & Passera, 2000).

La socialité, l'essence d'être social, est le plus souvent définie par ses conséquences que par ses caractéristiques propres qui différencient les groupes sociaux des agrégations d'animaux (Wilson, 1975). L'unique caractéristique de la socialité est une interaction entre membres de la même espèce (Wheeler, 1923 ; Rabaud, 1937 ; Maier et Schneirla, 1964).

Les caractéristiques sociales transcendent l'individualité des membres du groupe. Ainsi, la socialité doit être premièrement définie par deux caractéristiques de base : une *interaction* entre deux membres de la *même espèce*. (Deputte, 2000). Bernstein et Williams (1986) soutiennent que les animaux sociaux diffèrent de ceux qui sont solitaires « uniquement dans un sens quantitatif ». Un nouveau groupe de gibbons sans petits est identique à n'importe quel autre couple de mammifères, excepté qu'il dure pendant une période plus étendue, quantitativement plus longue que celle des couples d'animaux solitaires. Le couple de gibbons se maintient car l'espèce a acquis durant son évolution ce que Mason (1978) appela une « disposition sociale », qui permet aux individus d'une même espèce de rester ensemble en ajustant leur comportement à celui des autres.

Qu'est-ce qui différencie un comportement social de tout autre type de comportement ? Les définitions insistent sur le caractère contingent et/ou interactif du comportement au sein d'un groupe d'animaux. Etkin (1964), au lieu de définir un comportement social, définit une *réponse sociale*, qui est sociale parce qu'elle est réservée aux membres du groupe. Crook (1970a) ainsi que Bernstein et Williams (1986) présentent, soit explicitement, soit implicitement, le concept de *communication* dans leur définition d'une réponse sociale, tandis qu'Altmann (1962) considère que tout comportement social est communicatif. On doit considérer que les comportements communicatifs constituent un sous-ensemble des comportements sociaux comme, dans les groupes sociaux, le concept d'actes communicatifs va au delà de la notion traditionnelle de signaux (Wilson, 1975).

1. La sociobiologie :

La sociobiologie est l'étude systématique du fondement biologique de tout comportement social. Son principal défenseur est Wilson.

Elle définit un groupe 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 ».

Wilson (1975) étudia d'abord les insectes sociaux et en particulier les fourmis pour baser ses recherches sur la socialité. Il définit dix qualités qui lui semblent fondamentales pour définir le degré de socialité d'un groupe.

Qualités de la socialité

1. Taille du groupe
2. Distribution démographique
3. Cohésion
4. Quantité et organisation des relations
5. Perméabilité
6. Compartimentalisation
7. Différentiation des rôles
8. Intégration du comportement
9. Flux d'information
10. Fraction de temps consacrée au comportement social

Voyons en détail ces dix caractéristiques.

1) Taille du groupe

Elle dépendra 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) 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 eusociaux, reproducteurs, classes d'âges, ...).

3) Cohésion

« Intuitivement, nous supposons que la cohésion des membres d'un groupe est un indice de la socialité de l'espèce. Cette hypothèse s'avère exacte [...] » (Wilson, 1987).

Une grande cohésion facilite la défense et l'exploitation des ressources du milieu ; le maintien d'une distance faible entre les membres du groupe permet d'optimiser les moyens de communication.

4) Quantité et organisation des relations

Ce concept désigne la sélectivité directionnelle des signaux échangés par les membres d'un groupe ; les signaux peuvent en effet être envoyés au hasard, et ne toucheront que les individus qui seront capables de les percevoir (généralement parce qu'ils sont 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 (pour autant que les membres s'acquittent en outre de fonctions distinctes), le degré de coordination et d'efficacité du groupe dans son ensemble peut être augmenté de façon considérable, par rapport à un réseau non organisé contenant un nombre comparable de membres, même si le degré de relation est considérablement inférieur. Toutes les formes supérieures de société (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 pour autant par une quantité importante de relations.

5) Perméabilité

Ce critère distinguera les sociétés fermées des sociétés ouvertes. Dans le cas des sociétés fermées, les rencontres entre groupes se limitent généralement à des agressions, et les immigrants sont rarement acceptés. Au contraire, les sociétés ouvertes peuvent, comme chez le chimpanzé, fusionner temporairement et échanger leurs membres. Cette particularité aura pour effet d'augmenter le flux génétique au sein de populations entières et de diminuer les degrés de parenté entre les membres du groupe.

6) 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 gnous courent en tous sens, tandis que les zèbres se regroupent par familles, l'étalon dominant venant se placer entre la source de danger et son harem.

7) Différenciation des rôles

Elle est considérée comme un progrès dans l'évolution sociale. La théorie ergonomique voudrait que dans tout groupe occupant un territoire donné, il y ait un nombre optimal de spécialistes pour chacune des tâches à effectuer. Ceci devrait mener à une efficacité supérieure à celle des groupes formés uniquement de généralistes. Les bandes de chiens sauvages africains, par

exemple, se divisent en deux « castes » durant la chasse : la harde d'adultes qui poursuit la proie et un second groupe d'adultes qui restent à la tanière avec les jeunes. Sans cette division du travail, la bande serait incapable de se procurer un nombre suffisant de grands ongulés qui constitue sa proie principale.

8) Intégration du comportement

Elle vient compléter la différenciation comportementale précédemment envisagée : sans coordination de leurs activités, un ensemble de spécialistes ne serait pas efficace.

9) Flux d'information

Les processus de communication jouent un rôle crucial aussi bien dans la différenciation des individus que dans l'intégration de leurs comportements. Ainsi Wilson (1975) écrit : « Norbert Wiener a déclaré que la sociologie, y compris la sociobiologie animale, était essentiellement l'étude des moyens de communication. Il est vrai que nombre des qualités sociales que je recense ici pourraient, plus ou moins facilement, être rangées dans la catégorie communication. » Il existe trois moyens pour évaluer l'amplitude d'un système de communication : par le nombre total de signaux émis, par la quantité d'information en bits par signal, et par le taux du flux d'information en bits par seconde par individu et en bits par seconde pour l'ensemble de la société.

10) Fraction de temps consacrée au comportement social

Elle est liée directement au degré de socialité présentée par un groupe. C'est le cas de l'épouillage chez les primates. Ceci est exact, que l'effort social soit mesuré en pourcentage de l'ensemble de la journée qui y est consacré, en fraction de temps qui est consacré par rapport à l'ensemble du temps consacré à n'importe quelle activité, ou encore en fraction d'énergie dépensée. L'effort social reflète la cohésion, la différenciation, la spécialisation et le taux du flux d'information.

2. Définitions fonctionnelles

Avec nos connaissances actuelles, les définitions fonctionnelles de la socialité sont, dans de nombreux cas, difficiles à déterminer. Mais, certains degrés de socialité peuvent être définis d'abord selon la nature des *interactions* entre individus (Slater & Halliday, 1994). Un continuum de niveaux d'interaction peut alors être proposé, allant d'associations temporaires à des agrégations

d'unités stables, jusqu'à des interactions entre plusieurs unités. Les différents modes de socialité sont caractérisés par la stabilité ou la persistance des relations entre individus associés. Si les interactions sont différenciées et structurées en fonction des attributs des participants, comme le sexe, l'âge ou le pouvoir (la taille physique, le poids, l'habileté, la force, et la motivation), que ces interactions sont répétées dans le temps entre les mêmes participants et qu'elles ont elles-mêmes certaines caractéristiques (comportement agressif, d'affiliation, de nutrition ou encore comportement sexuel), alors des relations en résultent et la société existe (Slater & Halliday, 1994).

Une définition sur les *coût et bénéfiques* de la socialité demande aussi de considérer les différences entre la formation des groupes (quand et où les individus forment des groupes), la taille des groupes (quand et où des groupes de taille différente sont établis), la composition du groupe (quels individus s'agrègent), et la stabilité ou persistance de ce groupe à travers le temps. Tous ces éléments spécifient la nature de la socialité observée. En outre, comme Dunbar (1988) l'a noté, ce sont ces coûts et bénéfiques qui maintiennent le groupe et qui sont l'intérêt primordial des discussions sur les espèces sociales permanentes.

Ainsi, ce qui unit les espèces sociales est qu'un certain degré d'interaction entre les individus associés puisse être spécifié, et que les interactions puissent être définies en terme de leur nature et de leur fréquence à travers le temps. Ces interactions peuvent alors servir à établir des distinctions entre les systèmes sociaux observés, et peuvent aussi être analysées en relation avec les avantages et les coûts, pour les individus, de leur participation aux aspects spécifiques de la vie sociale.

Définir un groupe social par les conséquences de l'« attraction mutuelle » implique un certain degré de circularité (Deputte, 2000) : les groupes sociaux diffèrent des simples agrégations quand la cohésion résulte de « réponses sociales à un autre individu, plutôt que de réponses à leur environnement » (Etkin, 1964). Un niveau élevé d'interaction est une conséquence probable de la proximité (Altmann, 1965 ; Kummer, 1978 ; Sailer et Gaulin, 1984), et cette proximité est vraisemblablement acquise après un certain degré de processus interactifs facilitant un certain niveau d'organisation.

Mason (1976) parle de structure modale. Cette notion indique que la socialité varie sur un thème de base. Cette variation pouvant être sous dépendance écologique.

Une relation sociale est « inférée à partir de la répétition d'interactions entre deux partenaires au cours desquelles certains types de comportements sont échangés ».

Il convient de distinguer une interaction d'une relation.

- L'interaction est constituée de comportements,
- La relation est une abstraction. (Deputte, communication personnelle).

La socialité va se définir avant tout par certains paramètres que l'on pourra reconnaître chez presque tous les groupes sociaux, mais sous une immense diversité de formes (Goldberg, 1998).

- L'*inter-attraction* ou *attraction mutuelle* (appétition sociale) : pulsion qui amène les individus les uns auprès des autres. Lorsque les individus sont réunis, le groupement modifie toutes leurs propriétés morphologiques, physiologiques ou comportementales : c'est l'effet de groupe. Rémy Chauvin écrit (1999) : « Quand deux êtres de la même espèce se trouvent côte à côte il se produit toujours des modifications de leur physiologie : c'est l'effet de groupe ».
- L'*ordre hiérarchique* (dédit des relations dominance/subordination) : organisation sociale et nature des relations.
- Le *phénomène de territoire*.
- Le *facteur communication* : « Il n'existe pas de société sans communication. » (Goldberg, 1998).

L'*attraction mutuelle* est provoquée par l'échange de stimuli attractifs émanant de congénères.

L'*appétition sociale* est un phénomène différent mais qui a les mêmes conséquences. C'est une pulsion interne, vague, qui pousse l'animal vers ses semblables. Elle intervient en absence de tout stimuli externe et peut ainsi se manifester en l'absence des congénères. En effet, si on isole un animal grégaire, celui-ci présente des troubles physiologiques et psychologiques. Le comportement de l'animal ne redevient normal que lorsqu'il est remis en présence de ses congénères. P.-P Grassé (1951) a écrit à ce sujet : « Ne pourrait-on pas définir l'animal social par une lapalissade ? C'est celui qui ne peut pas vivre seul ! »

c) Socialisation :

La « socialisation » est généralement définie différemment par chaque auteur qui traite ce sujet (Fedigan, 1982). Les définitions attribuent le plus souvent un caractère normatif à ce processus : Poirier (1972) définit la socialisation comme le processus reliant une société existante à un nouvel individu et permettant alors au mode de vie et aux traditions sociales du groupe d'être transmis aux générations suivantes :

« Socialization can be viewed as the process which links an on-going society to the new individual. Through socialization a group passes its social traditions and ways of life to succeeding generations [...] The term socialization will be used here to refer to the sum total of an individual's past social experience, which, in turn, may be expected to shape its social behavior.» (POIRIER (1972) p8)

Crook (1970b), Fragaszy et Mitchell (1974), Rosenblum et Coe (1977) et Fedigan (1982) sont tous d'accord sur ce caractère de conformité et/ou sur la transmission du mode de vie du groupe, une sorte d' « assimilation de l'individu par le groupe » (Schneirla, 1952). La socialisation est alors définie plus explicitement par ces processus, en gardant à l'esprit que ce n'est pas un processus unique mais plutôt une interaction de processus (McKenna, 1979). Les processus qui s'y réfèrent sont d'une part les interactions entre un nouvel individu et le groupe établi qu'il rejoint (Chance et Jolly, 1970 ; Hinde, 1971 ; Lewis et Cherry, 1977) ; Berman, 1982a, b ; Deputte, 1986), et d'autre part l'apprentissage.

Wilson en 1975, soutint que la socialisation est la somme totale des expériences sociales qui altèrent le développement d'un individu :

« Socialization is the sum of all social experiences that alter the development of an individual ».(Wilson (1975) p 159)

“Socialization is the total modification of behavior in an individual due to its interaction with other members of society, including its parents.”(Wilson (1975) p 595)

L'autre processus est l'apprentissage (Fragaszy et Mitchell, 1974 ; Fedigan, 1982 ; Poirier, 1982). Poirier (1972) fait de la socialisation la « somme totale de l'expérience sociale passée d'un individu ». Le caractère normatif de la socialisation pourrait être vu comme une conséquence de

l'apprentissage interactif. Les conséquences probables de ces caractères normatifs et interactifs sont aussi exprimés par de nombreux auteurs qui supposent que des caractéristiques sociales différentes produisent des trajectoires de socialisation différentes (Maier et Schneirla, 1964 ; Mason, 1965 ; Baldwin et Baldwin, 1979 ; Poirier, 1982 ; Deputte, 1986; Deputte et Quris, 1996).

La socialisation correspond donc 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 (Wilson, 1975).

Les effets multiplicateurs accélèrent encore plus l'évolution sociale quand le comportement d'un individu est fortement influencé par les particularités de son expérience sociale.

Ce processus de socialisation devient de plus en plus important au fur et à mesure qu'on s'élève phylogénétiquement vers des espèces plus intelligentes et il atteint son expression maximum chez les primates supérieurs.

En psychologie, la socialisation signifie l'acquisition de traits sociaux fondamentaux ; en anthropologie, elle correspond à la transmission de la culture ; et en sociologie, à la formation des nouveaux-nés et des enfants en vue d'une performance sociale future. Selon les recherches expérimentales, la forme de socialisation est plus ou moins liée au sein des espèces à la taille et à la complexité du cerveau, et au degré d'importance de l'apprentissage (Wilson, 1975).

Le jeu joue une place importante dans la socialisation des mammifères. Plus l'espèce est intelligente et sociale, plus le jeu est élaboré. Le jeu semble limité strictement aux vertébrés supérieurs. Le jeu, dirigé vers des compagnons sociaux et des objets inanimés, est présent chez presque tous les mammifères, des chauves-souris aux chimpanzés. Ainsi que cette distribution phylogénétique le suggère, le jeu est associé à un grand complexe cérébral, à un comportement généralisé et surtout à un rôle important accordé à l'apprentissage dans le cadre du développement du comportement (Wilson, 1987).

Ainsi, la socialisation est le passage obligatoire d'un individu pour s'intégrer à un groupe social. C'est la condition de développement nécessaire et suffisante pour le maintien d'un individu dans un groupe social.

d) Société :

La société peut être définie de la façon suivante :

« Un groupe d'individus appartenant à la même espèce et organisé de manière coopérative » (Wilson, 1987). Le critère diagnostique est la communication réciproque de nature coopérative, allant au-delà de l'activité sexuelle.

Pour Maier et Schneirla (1964), le terme société, au sens strict, souligne « la complexité des relations de l'individu dans le groupe [social] ».

Il est difficile d'envisager le développement d'un jeune mammifère [...] sans la présence de sa mère. Chez les mammifères, le lien initial obligatoire mère-jeune, émanant d'une dépendance nutritionnelle et de la faiblesse en général du jeune, doit être un candidat excellent à l'émergence de la socialité.

Il n'est pas satisfaisant de considérer les groupements grégaires les plus simples, tels que les rassemblements de mâles faisant leur cour, comme constituant des sociétés vraies.

On distingue différents types de société (Wilson, 1987):

- Société démographique : une société qui est assez stable dans le temps (en général parce qu'elle est relativement fermée aux nouveaux venus) pour que les processus démographiques de natalité et de mortalité jouent un rôle significatif dans sa composition (par opposition au groupe fortuit).
- Société fortuite : un groupement momentané formé par des individus au sein d'une société. La société fortuite est instable, ouverte à de nouveaux membres, perdant des anciens membres fréquemment.

Une autre manière de définir les sociétés consiste à délimiter des groupes particuliers, le lien de la société étant simplement et uniquement la *communication*. Altman (1965) a exprimé cet aspect en ces termes : « Une société [...] est un groupement grégaire d'individus entretenant des communications sociales et présentant des spécificités communes, limité par des frontières de communications beaucoup moins fréquentes. »

I.S Bernstein & L.E Williams (1986) notent quatre critères pour définir une société :

- 1- stabilité temporelle.
- 2- cohésion spatiale.
- 3- Communication et coordination des activités.
- 4- Reconnaissance des membres du groupe et discrimination des non-membres

Selon Deputte (2003), les Sociétés animales diffèrent de simples groupements. Ce sont des structures permanentes, des groupements intraspécifiques et il existe une influence de l'écologie sur les *structures sociales*. Les notions d'interattraction et de coopération sont fondamentales.

Ainsi, une société animale est un « groupement permanent constitué des mêmes individus, de la même espèce avec au moins l'existence d'un noyau permanent ».

Un groupe social est une société. Il correspond à un système dont les éléments sont les membres du groupe (conspecifics), et dont les relations sont les liaisons entre les membres.

A partir du concept de groupes sociaux, deux nouveaux concepts émergent : il convient de distinguer « *structure sociale* » et « *organisation sociale* ». Hinde (1975) définit une structure sociale comme un niveau supérieur du cadre conceptuel, qui relie : interactions, relations, et structure sociale ; cette dernière est vue comme le contenu, la qualité et le modèle des relations. D'autres auteurs appellent ce niveau organisation sociale. Rowell (1972) et van Schaik et van Hooff (1983) définissent l'organisation sociale (au sens strict) comme « les processus d'interaction sociale et leurs caractéristiques de distribution parmi les membres du groupe » et la structure sociale comme « la composition du groupe et les caractéristiques spatiales des individus ». La structure sociale est essentiellement la composition démographique du groupe. L'organisation sociale est ce que Hinde (1975) appela la « structure sociale » et ressemble à l'organisation sociale définie par Crook (1970a) se « décrivant principalement en termes d'interactions entre deux individus ». La distinction faite ici entre structure sociale et organisation nous permet de décrire des groupements sociaux différents ayant la même organisation et de façon symétrique, une organisation sociale différente dans des groupes de la même structure. La distinction aide aussi à démêler les influences de l'environnement, plus vraisemblablement sur la structure sociale, et celles des dispositions sociales et/ou des attachements différentiels des membres du groupe, plus probablement sur l'organisation sociale (Deputte, 2000).

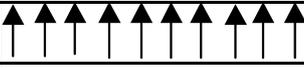
Structure sociale	Organisation sociale
Groupe incluant le système d'accouplement	
	Relations
	
	Interactions
	
	Individus

Tableau n°1 : Distinction entre structure sociale et organisation sociale (Deputte, communication personnelle, d'après Hinde, 1975).

Donc, dans l'expression « Sociétés animales », il faut prendre en compte la notion de *structure sociale* qui correspond à la composition du groupe et à la répartition spatiale des individus. C'est une structure démographique et une structure d'accouplement. Ainsi :

- Les groupes sociaux présentent une certaine variété, une flexibilité, une plasticité.
- Et il existe des facteurs responsables de la variété de la taille et/ou de la structure des groupes au sein d'une même espèce. (Deputte, communication personnelle).

Fedigan, en 1982 définit les systèmes d'accouplement et leur donne une notation. On a dès lors, selon le nombre d'adultes de chaque sexe qu'ils comportent, des systèmes :

- UM / UF : Uni-Mâle / Uni-Femelle
- UM / MF : Uni-Mâle / Multi-Femelles
- MM / MF : Multi-Mâles / Multi-Femelles.

Fedigan (1982) énonce également neuf facteurs qui caractérisent une organisation sociale :

“Social organizations may vary, and thus be categorized, with respect to at least the following factors :

1. the group size ;
- 2 the group composition ;
- 3 the mating system ;
- 4 the social roles, especially for adults females and adult males, in relation to socialization, resource and predator defense, group movement leadership, etc. ;
- 5 the major internal structuring principles, be they various of dominance hierarchies, kinship network, age/sex class associations, or alliance systems, etc.;

- 6 the permanence versus instability of group membership ;
 - 7 the tendency or ability of one level of social group to aggregate into larger social groupings ;
 - 8 the presence of only heterosexual reproductive units ; or additional presence of all-male groups ; all-female groups ; single individuals ;
 - 9 the pattern of interactions – who does what to whom, how often and under what circumstances ?”
- (Fedigan, 1982, p44)

De plus, pour Fedigan (1982) le lien mère-jeune est la base de la socialité des mammifères :

“ [...] the mother-offspring bond (and not the sexual bond) is likely the foundation of mammalian social life.”

Ainsi,

- L’individu est indissociable de son milieu, social en particulier.
- La caractéristique du comportement social est l’ajustement mutuel que chaque individu réalise en fonction de son partenaire. Cet ajustement est le garant de la cohésion du groupe et de sa pérennité.
- Chaque groupe social est une entité unique.

Donc, l’organisation sociale se définit sur trois plan : l’individu, le groupe et l’espèce.

L’évolution des sociétés humaines est encore plus complexe. Elles ont débuté comme des groupes sociaux de primates puis l’homme s’est adapté de façon particulière, avec l’apparition de la société agraire puis de la société industrielle. De nos jours, le mot social est employé dans de nombreuses expressions, si bien qu’il perd son sens primitif.

Tous les groupes sociaux sont des groupes reproducteurs, ils englobent les systèmes d’accouplement, que nous étudierons dans une prochaine partie.

2) Polygamie / Monogamie

a) Polygamie :

Dans le sens large, la polygamie couvre toute forme d'accouplements multiples. Le cas particulier dans lequel un mâle unique s'unit à plusieurs femelles se nomme *polygynie*, tandis que l'accouplement d'une femelle avec plusieurs mâles se nomme *polyandrie* (Wilson, 1975).

La *polyandrie* consiste en l'acquisition par une femelle de plusieurs mâles en vue d'accouplement. Dans le sens le plus étroit, en vigueur en zoologie, la polyandrie implique en général que les mâles participent en outre à l'éducation de la progéniture.

En ce qui concerne la polygynie au sens strict, le mâle coopère dans une certaine mesure à l'éducation des jeunes.

La *polygamie* peut être soit simultanée, auquel cas les accouplements se produisent plus ou moins à la même époque, soit elle peut être « en série ». La polygynie spontanée est parfois qualifiée de polygynie en harem. Au sens plus étroit, qui a la préférence des zoologistes, la polygamie implique aussi la formation d'un *couple*, au moins temporaire. Si cette condition n'est pas remplie, les accouplements multiples sont communément qualifiés de « *promiscuité* ».

L'anisogamie favorise en soi la polygamie au sens large.

Il existe en outre diverses conditions générales qui contribuent d'autant plus à la polygamie. Parmi celles-ci, citons :

- 1°) une surabondance locale ou saisonnière de nourriture qui permet à la femelle d'élever le jeune sans l'aide du mâle, et à ce dernier de partir en quête de femelles supplémentaires ;
- 2°) le risque de forte prédation, qui rend la division de la famille avantageuse ;
- 3°) et l'existence de jeunes précoces, qui nécessitent moins de soins parentaux.

Tous ces facteurs furent découverts chez les oiseaux, où des espèces polygames et monogames coexistent et donnent aux chercheurs l'occasion de procéder à des comparaisons évolutives ; mais les mêmes facteurs opèrent probablement avec une force égale chez d'autres groupes ayant fait l'objet d'études moins approfondies.

La polygamie implique en général une relation au cours de laquelle les partenaires coopèrent à l'éducation d'une progéniture.

Chez les espèces mammifères grégaires, les mâles ont tendance à être moins sociables que les femelles et ils le deviennent généralement pour avoir l'opportunité de s'accoupler. Par conséquent, la plupart des sociétés de mammifères sont polygynes (Poole, 1985).

b) Monogamie

La monogamie est la condition dans laquelle 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 durant toute la vie (Wilson, 1987).

La monogamie peut donc être considérée comme un état plus spécialisé dont il serait intéressant d'étudier l'origine.

En général, la fidélité est un avantage particulier, qui se manifeste lorsque l'avantage darwinien de la coopération en matière d'élevage des jeunes est plus grand que l'avantage pour chaque partenaire de rechercher des mâles supplémentaires. Nous avons connaissance de trois conditions écologiques qui paraissent expliquer tous les cas connus de monogamie (Wilson, 1987):

1°) le territoire renferme une ressource si rare et si précieuse que deux adultes sont nécessaires pour le défendre contre les autres animaux ;

2°) l'environnement physique est si exigeant que deux adultes sont nécessaires pour l'affronter ;

3°) et l'accouplement précoce est si avantageux que l'avance assurée par un appariement monogame est décisive.

Le critère principal pour définir la monogamie est une association à vie entre un mâle et une femelle (Sue Carter & Getz, 1993). Sous cette large définition reposent plusieurs caractéristiques faciles à observer. Les mâles et les femelles d'espèces monogames ont tendance à être à peu près de la même taille et à avoir la même apparence. Les couples défendent le nid et le territoire des intrus et les deux parents participent aux soins du jeune. Les mammifères monogames peuvent former des groupes sociaux complexes incluant une famille étendue et des petits d'âges variés. L'inceste est évité dans ces familles ; généralement, les jeunes adultes ne se reproduisent pas tant

qu'ils vivent avec des membres apparentés à leur famille. Finalement, la monogamie, courante chez les oiseaux, est rare chez les mammifères. Dans une étude exhaustive, Devra G. Kleiman (1977) du Parc National Zoologique de Washington conclut que seulement 3 pour cent environ des mammifères sont monogames. Cependant, l'exclusivité sexuelle n'est pas la seule caractéristique de la monogamie. Des études effectuées chez le campagnol et chez d'autres mammifères et oiseaux indiquent que la monogamie sexuelle absolue n'est pas nécessairement associée à la monogamie sociale. En effet, des tests ADN ont montré que les petits des femelles de campagnol n'ont pas toujours pour père les mâles cohabitants. Dans certains cas, une portée peut avoir une paternité mixte (Sue Carter & Getz, 1993).

La monogamie chez les canidés :

La famille des canidés offre des exemples d'organisation sociale où la monogamie est pratiquement la règle : un mâle et une femelle entretiennent une relation sexuelle exclusive. Mais les avis des spécialistes divergent sur l'interprétation de cette monogamie : soit elle constituerait une stratégie sexuelle, soit au contraire, elle entrerait dans le cadre d'une véritable organisation sociale (Goldberg, 1998).

La monogamie peut être facultative : les individus se trouvent, en effet, si éloignés les uns des autres dans l'espace que, la plupart du temps l'opportunité d'une rencontre sexuelle avec un congénère de sexe opposé peut s'avérer rarissime...

La monogamie peut être obligatoire, une femelle ne pouvant élever ses petits sans assistance directe de ses congénères.

Chez les canidés, trois types de structures de groupe existent (Goldberg, 1998) :

- Certains canidés sont temporairement monogames : le couple se sépare quand le ou les jeunes deviennent indépendants. C'est le cas du renard (*Vulpes vulpes*).
- D'autres le sont de façon permanente : la troupe peut comprendre une ou deux générations de jeunes qui chassent en coopération avec leurs parents, comme chez le coyote ou le chacal.
- Les groupes comprennent plusieurs adultes des deux sexes, avec une dominance séparée des mâles et des femelles. La reproduction est normalement dévolue au mâle et à la femelle alpha. C'est le cas chez le chien chasseur d'Afrique, le dhole ou chien sauvage d'Asie (*Cuon alpinus*) et le loup.

3) Nidicole (altricial) / Nidifuge(precocial)

Chez les mammifères, comme chez les oiseaux, la saturation de l'habitat et le manque de femelles disponibles sont en grande partie responsables de l'absence de dispersion des jeunes. (Aron & Passera, 2000). Le tableau n°2 nous offre une comparaison des différentes caractéristiques d'une espèce nidicole et d'une espèce nidifuge.

NIDICOLE	NIDIFUGE
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 est réduit (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.

Tableau n° 2 : **Comparaison des caractéristiques des animaux nidicoles et des animaux nidifuges** (D'après R.D. Martin, 1975).

Cette distinction entre animaux nidicoles et nidifuges est une base pour comprendre que les caractéristiques physiologiques vont pouvoir influencer l'émergence de la socialité. En effet, une espèce nidicole aura plus tendance à être sociale car côtoiera plus longtemps ses congénères, développant plus facilement des relations, apprenant à se reconnaître et à communiquer ensemble.

4) Nocturne / Diurne :

Les carnivores sauvages peuvent avoir différentes habitudes de vie. On distingue des animaux nocturnes tels le loup ou le renard, le chacal, qui chassent la nuit, des carnivores diurnes tel le phoque.

Il faut aussi noter l'existence d'animaux crépusculaires vivant plutôt à l'aube ou au crépuscule, comme c'est le cas du lycaon.

Chez les hyènes, l'activité journalière varie en fonction de l'espèce. En effet, les hyènes rayées, les hyènes brunes et les protèles ont une activité nocturne, alors que les hyènes tachetées sont essentiellement actives au crépuscule et à l'aube (Yost, 1980).

Cette différence d'activité selon le moment de la journée a des conséquences sur le système de communication. Par exemple, la communication chez les espèces nocturnes passe plus par l'olfaction.

5) Communication :

« Il est [donc] évident que la vie de groupe présente des avantages de toutes sortes pour les individus, et partant, pour l'espèce. Là encore, nous devons nous demander : comment le comportement contribue-t-il à ces résultats ?

Il faut d'abord que les individus se rassemblent et restent réunis. Cela peut s'opérer au moyen de signaux agissant sur plusieurs organes des sens chez ceux auxquels ils sont destinés. » (Fedigan, 1982, p75)

Il est raisonnable de penser que l'interattraction a favorisé l'apparition, dans un groupe cohérent, d'activités communes, d'interactions à plusieurs moments de la journée ou de la vie. Dès lors, tout devient interactif et il en découle une communication. Le groupement a des conséquences sur la fréquence et la nature des interactions. Au delà de la communication, de nombreuses

informations sont transmises. A force d'interagir avec les mêmes individus, les signaux ne deviennent pas nécessairement plus complexes mais la compréhension qu'en aura le récepteur peut devenir très fine et très subtile dans les espèces sociales.

La communication est une condition nécessaire mais pas suffisante de la vie sociale.

« A sociality consists of conspecific intercommunicating individuals that are bounded by frontiers of less frequent communication. » (Altmann, 1967).

La problématique est différente chez les espèces solitaires qui, elles, communiquent pour trouver un partenaire sexuel ou pour repousser un agresseur.

En effet, pour Peter Marler (1968), la communication est un système de régulation des distances interindividuelles, c'est donc une problématique d'animaux sociaux. Chez les animaux non sociaux, la distance interindividuelle est grande. La communication est donc moins fine.

« The requirements of spatial distribution in turn restrict the type of society that can exist and thus influence the pattern of reproduction and many aspects of social behavior. » (Marler, 1968, p420).

Kleiman (1967) et Fox (1971) ont montré que parmi les canidés, quelques espèces en groupes sociaux permanents, essentiellement les chasseurs en pack, montrent un plus grand éventail et une plus grande complexité de signaux de contact rapproché (en particulier les signaux visuels) que les espèces plus solitaires. Pour preuve, les deux auteurs présentaient le loup comme le principal exemple d'animal grégaire, ayant des expressions avec les oreilles, la queue et des postures corporelles complexes qui, associées à des expressions faciales, peut communiquer à un congénère certaines informations telles que l'humeur et le statut social (Schenkel, 1948). Le renard (*Vulpes et Alopex*) étant plus solitaire, possède des postures plus ritualisées et moins variées pour exprimer des relations de dominance-subordination (Eisfeld, 1966).

Des données quantitatives ne sont pas disponibles dans toutes les familles ; ainsi, quand un loup se tient debout la queue relevée, la fourrure hérissée, et les oreilles redressées avec le regard dirigé vers l'avant tandis que sa face est ridée par un grognement, on ne sait pas si tous ces mouvements ou seulement deux ou trois composants sont perçus. Le loup est donc capable de véhiculer des informations sur ses motivations de façon claire et plus ou moins fine, mais toutes les postures ne sont pas clairement visibles par le loup. En fait le loup informe de ses motivations.

Nous ne savons pas quelle sorte d'information est obtenue d'une marque odorante ou d'un cri. On présume que tous sont des signaux, mais nous ne pouvons pas encore évaluer l'importance de chacun pour l'individu qui semble y répondre ou les recevoir. Nous tentons de corrélérer le rendement présumé de l'information et la valeur du signal avec un contexte interactionnel donné et supposons que ce que nous percevons (au moins) est perceptible par un autre animal (Kleiman et Eisenberg, 1973).

Chez les espèces sociales, il existe donc de nombreux signaux qui vont pouvoir être traités grâce à la récurrence des interactions. La communication devient plus complexe, certains signaux étant primordiaux et d'autres correspondant à des manifestations physiologiques de la motivation (figure n°1).

Cependant, un manque certain de données est à noter.

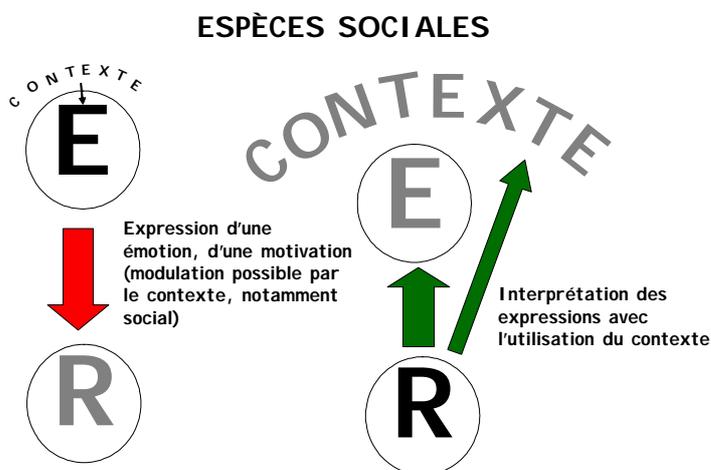


Figure n°1 : Communication entre un individu émetteur (E) et un individu récepteur (R).

L'émetteur (E) exprime une émotion, une motivation, qui tient peu compte du contexte. Le récepteur (R) interprète ces expressions en fonction du contexte. (Deputte, communication personnelle).

C) CLASSIFICATION DES SOCIETES ANIMALES :

Intéressons nous maintenant aux degrés de la socialité.

Nous verrons ici différents tableaux résumant les principaux critères qui permettent de classer et surtout de grader les niveaux de socialité.

Le tableau n°3 présente les degrés de socialité chez les insectes selon Wilson (1975). Il définit ainsi une espèce *quasi-sociale* quand des individus de la même espèce coopèrent dans les soins portés aux jeunes. Puis, une espèce *semi sociale* connaîtra, en plus de ce précédent critère, une division du travail dans la reproduction avec l'existence d'individus stériles et d'individus fertiles. Enfin, pour lui, une espèce *eusociale* est une espèce qui possède un chevauchement d'au moins deux générations.

Le tableau n°4 classe les degrés de socialité chez les mammifères en 4 groupes. La relation prédateur-proie, les espèces solitaires, puis les espèces grégaires et enfin les espèces sociales. Selon Deputte (2003), l'interaction interspécifique est rencontrée dans les relations prédateurs-proie. Chez les espèces solitaires, on note : un comportement reproducteur « cour »-copulation, un comportement maternel et des interactions intraspécifiques. Les espèces grégaires expriment un comportement spécifique cohésif sur une certaine période de temps et/ou sur un certain emplacement, un comportement reproducteur « cour »-copulation, un comportement maternel mais aussi un comportement parental, et enfin des interactions intraspécifiques. En dernier lieu, les espèces sociales possèdent les mêmes caractéristiques que les espèces grégaires auxquelles on ajoute des relations intraspécifiques, notamment entre individus adultes, un groupe permanent et cohésif et où apparaît la coopération.

Enfin, le tableau n°5 constitue un bilan. Sont distingués ici les animaux grégaires où seule une interattraction est observée. Puis, vient le stade subsocial, qui ajoute des comportements parentaux à cette interattraction. Ensuite, le stade colonial voit apparaître un site d'élevage commun des jeunes. Le stade communal est celui de la coopération dans les soins portés aux jeunes. Puis, le stade eusocial est divisé en deux sous-ensembles : le stade eusocial primitif et le stade eusocial évolué. Le premier correspond à l'existence, en plus de tous les autres critères, d'un élevage communautaire des jeunes et/ou d'une spécialisation des tâches. Quant au stade eusocial

évolué, degré le plus développé de socialité, il se caractérise par des castes, ou individus spécialisés dans la reproduction.

	Espèce solitaire	Espèce sub-sociale	Espèce communautaire	Espèce Quasi-sociale	Espèce Semi-sociale	Espèce Eusociale
Individus de la même espèce coopèrent pour les soins aux jeunes				+	+	+
Division du travail pour la reproduction : individus stériles « travaillent » au bénéfice d'individus « fertiles »					+	+
Chevauchement d'au moins deux générations d'individus à des états de développement où ils sont capables de contribuer au développement de la colonie						+

Tableau n°3 : Les degrés de socialité chez les insectes (E.O Wilson, 1975, Insect societies).

	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				+

Tableau n°4 : **Les degrés de socialité chez les Mammifères** (Deputte, communication personnelle).

	Solitaire	Grégaire	Subsocial	Colonial	Communal	Eusocial primitif	Eusocial évolué
Interattraction		+	+	+	+	+	+
Comportements parentaux			+	+	+	+	+
Site d'élevage commun				+	+	+	+
Coopération dans les soins aux jeunes					+	+	+
Elevage communautaire des jeunes / spécialisation des tâches						+	+
Individus spécialisés dans la reproduction (castes)							+

Tableau n°5 : **Les degrés de socialité : bilan** (Aron & Passera, 2000).

Le passage de la vie solitaire à la vie eusociale est marqué par l'apparition de paramètres de complexité croissante.

Ces différents tableaux donnent une classification des degrés de socialité et ainsi des sociétés animales.

Voyons plus en détail ces différents états. Ici, nous ne nous limiterons pas aux carnivores.

1) L'état solitaire :

Il se rencontre rarement dans le monde animal et encore ne représente-t-il, dans la plupart des cas, qu'un point situé à l'extrême du spectre très large de la socialité. Par exemple, le rouge-gorge, solitaire invétéré, ne tolère aucun de ses congénères sur son territoire mais il accepte la présence de tout autre oiseau. Certains solitaires ne le sont qu'en des circonstances particulières et redeviennent sociaux dans d'autres. C'est certainement le cas du tigre, qui, dans la nature, ne recherche ses congénères qu'en période de reproduction mais qui, en captivité par exemple entretient en permanence avec eux des relations tout à fait sociales (Goldberg, 1998). On entrevoit ici l'influence de la captivité sur les comportements sociaux.

2) Les foules :

Elles sont des regroupements d'animaux sous l'influence de « tropisme » ou taxie, résultat de l'attraction des animaux vers une source physique ou chimique (phototaxie, chimiotaxie, hygrotaxie, thermotaxie...). Etienne Rabaud (1929) attire l'attention sur le fait que de tels rassemblements d'animaux n'ont rien de social. On rencontre ces foules par exemple chez les grands carnivores. Des individus souvent d'espèces différentes, sont attirés par un point d'eau en pleine savane et s'y rassemblent. Ainsi, des animaux sociaux peuvent eux aussi connaître des phénomènes de foule.

3) Le grégarisme :

Ces animaux présentent une interattraction qui est la première étape vers la socialisation. Chaque animal exerce une attraction spécifique sur ses congénères et reçoit d'eux en retour une attraction tout aussi spécifique (Grassé, 1946). Elle s'exerce aussi entre animaux de même sexe, ce qui la différencie de l'attraction sexuelle. Cette distinction est importante car si la vie sexuelle est

une composante importante de la vie sociale, elle est insuffisante à elle seule pour définir la socialité. Lorsque les relations entre individus sont limitées à l'attraction, on parle de grégarisme (Aron & Passera, 2000).

Un groupement grégaire est un groupe d'individus de la même espèce, formé de plus d'un couple ou d'une famille, rassemblés en un même lieu mais ne présentant pas une organisation interne et n'étant pas engagés dans un comportement coopératif. Ces individus ne se réunissent que par une attraction mutuelle (Wilson, 1987).

4) Le stade subsocial :

Il est défini par l'apparition de comportements parentaux, qui correspondent à un investissement énergétique de parents dans chaque descendant afin d'accroître ses chances de survie (Trivers, 1978). Ces comportements sont dits « polyphylétiques » car ils sont apparus de façon indépendante dans différents groupes zoologiques. Certains sont apparus sur une extrémité ramifiée d'un phylum, d'autres à la racine de certains phylums et s'observent alors dans toutes leurs ramifications. Ce dernier cas est observé notamment chez les mammifères, où les femelles de toutes les espèces portent leurs petits et les soignent jusqu'au sevrage.

«Tous les comportements sociaux connus à ce jour sont apparus dans des taxons animaux où préexistaient des comportements parentaux. Le comportement parental semble donc un pré requis de l'évolution sociale » (Goldberg, 1998).

5) Le stade colonial :

« Quand les comportements individuels de soins aux jeunes se réalisent dans un site d'élevage commun à plusieurs femelles, on accède au stade colonial » (Goldberg, 1998). Ce site joue le rôle de nid protecteur.

Dans l'usage biologique strict, une colonie correspond à une société d'organismes hautement intégrés, soit par une union physique des corps, soit par division en zooïdes ou castes spécialisées, ou encore par les deux phénomènes.

En sociobiologie, ce terme est réservé aux sociétés d'insectes sociaux, ainsi qu'aux masses hautement intégrées d'éponges, de siphonophores, de bryozoaires et d'autres invertébrés coloniaux (Wilson, 1987).

6) Le stade communal :

Ce stade correspond aux situations où les femelles coopèrent dans les soins aux jeunes, mais sans qu'il y ait une spécialisation quelconque des tâches. On rencontre ce stade chez certains coléoptères.

7) L'eusocialité :

Elle constitue le mode de vie le plus évolué. D'après Michener (1969) et Wilson (1975), l'eusocialité est atteinte lorsque trois critères fondamentaux sont remplis :

- « L'existence d'une coopération dans les soins aux jeunes ;
- Le chevauchement d'au moins deux générations d'individus, si bien que les descendants assistent leurs parents pendant au moins une partie de leur vie ;
- L'existence d'individus spécialisés dans la reproduction aboutissant à une division du travail ou polyéthisme ; on distingue alors des individus féconds à côté d'individus plus ou moins stériles, ce qui induit un biais dans la reproduction. »

« Les espèces de vertébrés [...] affichent une corrélation importante entre la quantité de soins parentaux et la complexité de l'organisation sociale. En outre, le comportement du parent influence fortement le développement social de la progéniture. Ces deux relations sont très marquées chez les mammifères. » (Wilson, 1987).

Mais cette définition courante est considérée par certains comme trop restrictive. Ainsi, Gadagkar (1994) et Sherman *et al.* (1995) considèrent comme critère majeur d'une société vraie, l'existence d'une coopération (Allee, 1931) dans l'élevage des jeunes. L'existence d'une caste spécialisée dans la reproduction n'est donc plus la condition primordiale de l'eusocialité. Cependant la spécialisation de la reproduction n'est pas délaissée. Pour Sherman *et al.* (1995), l'eusocialité est un continuum qui va des espèces primitivement eusociales (où toutes les femelles peuvent se reproduire), aux espèces hautement eusociales (où il existe une division du travail au niveau de la reproduction). C'est donc l'absence ou la présence d'un biais reproducteur qui permet de positionner une espèce animale dans le cadre de l'eusocialité.

L'élevage communautaire et la spécialisation des individus dans la reproduction sont apparus à plusieurs reprises dans divers embranchements au cours de l'évolution. Il s'agit d'un processus polyphylétique. Il serait vain de rechercher un mécanisme évolutif unique. On a cependant remarqué l'existence de facteurs favorisant qui pourraient être des prérequis à l'émergence du comportement social : l'interattraction, le comportement parental ou encore l'existence d'un nid collectif.

Il est important de noter que tous les invertébrés ne sont pas sociaux. Contrairement à l'idée reçue, peu d'espèces d'insectes sont sociales. On rencontre des espèces sociales et des espèces solitaires dans tous les phylums du règne animal.

D) L'EXPRESSION DU COMPORTEMENT SOCIAL CHEZ LES CARNIVORES

Cette partie est une partie descriptive. Cette vision naturaliste vise à donner, à travers l'exemple des lions, les caractéristiques sociales de cette espèce unique chez les félins, car elle est la seule à être sociale.

Nous nous référons principalement à l'étude de Bertram (1993) qui observa le mode de vie des lions en Tanzanie.

« L'organisation de la cellule des lions, la troupe, et leur comportement dans la cellule traduisent l'adaptation des lions à leur environnement. »

Les lions se distinguent en tant qu' « animaux sociaux ». En effet, aucun autre animal chassant en groupe n'est aussi grand que le lion et aucune autre espèce de félin n'est sociable.

1) La chasse coopérative :

Les proies chassées par les lions comprennent une grande variété de mammifères de grande taille (zèbres, gnous, mais aussi buffles, gazelles ou phacochères).

La chasse coopérative donne en général de meilleurs résultats que la chasse en solitaire ; pourtant cette dernière n'est pas exceptionnelle chez les lions. Ce sont les femelles qui chassent le plus souvent. On peut penser qu'elles y sont plus efficaces que les mâles car plus légères. De toute façon, les mâles, étant plus forts que les femelles, peuvent les évincer de toute proie qu'elles ont mise à mort.

Il existe une corrélation nette entre la chasse en commun et la vie communautaire chez les lions. En effet, la coopération dans la capture de proies est souvent avantageuse et les bénéfices issus de ce mutualisme constituent un facteur majeur ayant favorisé la vie communautaire (Scheel et Packer, 1991). L'unité sociale du lion, la troupe, est une entité durable. Son noyau est constitué par un groupe de 3 à 12 femelles en âge de se reproduire. Celles-ci sont accompagnées par un moindre nombre de mâles adultes. Le plus souvent, une troupe comprend deux de ces mâles, mais

leur nombre peut varier entre 1 et 6. Des lionceaux de tous âges complètent la troupe (Bertram, 1993).

Les membres d'une troupe ne restent pas ensemble tout le temps, ni même la plupart du temps. Des lions s'en vont parfois, seuls ou en compagnie d'un ou de deux autres lions. Tous les membres de la troupe se rencontrent assez souvent et, à ces moments-là, leurs réactions sont pacifiques (Bertram, 1993).

Chaque harde occupe un territoire de quelques kilomètres de diamètre qui est défendu très agressivement contre tout intrus. Les lions « étrangers » qui cherchent à s'y introduire sont expulsés, en général par les mâles (Mc Comb *et al.*, 1994 ; Heinsohn et Packer, 1995). Ces territoires n'ont pas de frontières nettement définies. Les limites du territoire peuvent changer avec les saisons.

A côté des lions vivant sur un territoire donné, on trouve des lions nomades. Ces derniers ont tendance à suivre les troupeaux d'ongulés migrateurs. Environ 15 % des lions vivent de cette manière. Ces nomades représentent le surplus de reproducteurs de la population « sédentaire ». La plupart de ces nomades sont des mâles à un stade bien déterminé de leur cycle de vie ; certains autres sont des femelles qui ont été exclues de la troupe.

2) Les femelles :

Les femelles constituent le noyau de la troupe. Aucune femelle étrangère ne s'est jointe aux troupes étudiées par Bertram. Ainsi, toutes les femelles sont nées et ont grandi dans la troupe. Si une troupe existe depuis quelques dizaines d'années, toutes les femelles de cette troupe sont donc parentes entre elles : sœurs, grand-mère, demi-sœurs, cousines, etc. Il en découle que le noyau permanent d'une troupe de lions est formé de femelles apparentées, de toutes les classes d'âge (Bertram, 1993).

Naître au sein d'une troupe, cependant, ne signifie pas forcément y demeurer toute sa vie. Vers l'âge de trois ans, une femelle subadulte (âgée de 2 à 4 ans) est soit recrutée dans la troupe, soit exclue de celle-ci. Une lionne a plus de chance d'être acceptée lorsque la troupe compte relativement peu de femelles adultes, que lorsqu'elle en compte un grand nombre (Bertram, 1993).

La jeune lionne qui a été exclue de la troupe devient nomade. Elle quitte le territoire de sa troupe d'origine et erre sur de longues distances à la recherche de nourriture. Ces femelles ne se reproduisent pas aussi bien que les femelles sédentaires. Georges Schaller a montré en 1972 que

ces lionnes ne vivent pas aussi longtemps que les autres et que leurs portées sont plus petites ; par ailleurs, les nouveaux-nés sont plus fragiles et ont moins de chance de survivre.

Une fois devenue membre d'une troupe, une femelle a une vie plus facile et peut produire plus de jeunes. Elle met bas pour la première fois à 4 ans environ et continue à le faire jusqu'à quelques années avant sa mort, à l'âge de 18 ans environ. Elle a donc une période de reproduction s'étendant sur 13 ans environ (Bertram, 1993).

3) Les mâles :

Pour les jeunes mâles, la vie est bien différente. Vers l'âge de 3 ans environ, ils quittent la troupe où ils sont nés, soit volontairement soit parce qu'il en sont chassés. Les mâles partent par petits groupes, restent ensemble, en groupe, et rejoignent la tranche nomade de la population (Bertram, 1993).

A cet âge, le jeune mâle a une toute petite crinière. Cependant, il a une activité sexuelle et il s'accouplera s'il rencontre une femelle en chaleur et non accompagnée par un autre mâle. Au cours des deux années suivantes, le mâle atteint la taille adulte et sa crinière se développe. Le dimorphisme sexuel est alors très marqué. Les jeunes mâles chassent pour eux-mêmes, et, à l'occasion, retirent ce qu'ils peuvent de carcasses d'animaux morts de cause naturelle ou tués par d'autres prédateurs.

Après environ deux années de cette vie ; le groupe de mâles trouve généralement une troupe dans laquelle il peut entrer : une troupe dont les mâles sont morts ou partis. Si la troupe comprend déjà des mâles, le nouveau groupe peut prendre leurs places en les chassant (Bertram, 1993).

L'expulsion des mâles « résidents » se fait parfois selon un lent processus. Dans d'autres cas, la prise de possession est soudaine et dramatique. Dans tous les cas, les mâles nouveaux venus prennent possession de la troupe et de son territoire.

Il y a peu de chances pour que la troupe dont ils viennent de prendre possession soit celle dans laquelle ils ont grandi. Ainsi, il est peu probable que les mâles soient génétiquement apparentés aux femelles. En revanche, les mâles sont très proches les uns des autres. « Cette distinction explique la structure sociale des lions, apparemment unique en son genre : un groupe permanent de femelles toutes étroitement liées par des liens familiaux et un groupe plus petit de mâles de même statut, également apparentés entre eux (mais pas aux femelles) ; ces derniers ne vivent avec les femelles que pendant une courte période » (Bertram, 1993). Le temps pendant

lequel les mâles restent en possession de la troupe est très variable, en moyenne de 2 ou 3 ans. Puis, ils sont à leur tour chassés par un nouveau groupe de mâles plus jeunes, plus forts et plus nombreux. Les lions qui ont été exclus ont peu de chances de trouver un autre groupe et ils ont des conditions de vie très rudes. C'est pour ces raisons que la période effective de reproduction est beaucoup plus courte chez les mâles que chez les femelles : elle ne dure que les quelques années pendant lesquelles ils contrôlent une troupe (Bertram, 1993).

4) La reproduction :

La brièveté de la période reproductive des mâles est due à une intense compétition entre leurs différents groupes. Plus les groupes de mâles sont importants, plus longtemps ils tiennent une troupe (Bertram, 1993).

Les lionnes à l'état sauvage ne semblent pas avoir de cycle oestral régulier. Les chaleurs apparaissent à intervalles variant entre trois semaines et quelques mois. Habituellement, la lionne reste réceptive pendant quelques jours, et, au cours de cette période, elle s'accouple en moyenne toutes les 15 minutes. La rivalité entre mâles pour une femelle en oestrus est rare. La femelle change parfois de partenaire pendant sa période des chaleurs, mais rarement plus d'une fois par jour. Parfois, quand plusieurs femelles sont en chaleur en même temps, un mâle peut s'accoupler avec plus de l'une d'elles.

Les femelles d'une même troupe sont souvent en chaleur au même moment (Packer et Pusey, 1983a). Ce synchronisme est indépendant de celui des troupes voisines et doit vraisemblablement être dû à des facteurs internes à la troupe.

Malgré l'ardeur des mâles lors de l'accouplement, la plupart des périodes d'accouplement ne se traduisent pas par la naissance de petits. Les raisons de ce faible taux de naissance ne sont pas connues (rapport avec l'ovulation, la fécondation ou l'avortement ?). En moyenne la fécondation ne se produit que dans un cycle sur cinq (Aron & Passera, 2000).

Lorsque la femelle est fécondée, la période de gestation est de 14 ou 15 semaines environ, ce qui est remarquablement court pour un animal de cette taille. C'est pourquoi les lionceaux sont minuscules à la naissance, pesant moins de un pour cent du poids de l'adulte. Une portée peut compter de un à cinq petits (Bertram, 1993).

Les petits peuvent naître à n'importe quel mois de l'année. La répartition des naissances semble être influencée par des facteurs sociaux et non par le climat ou la nourriture. En général, une lionne met bas quand les petits de la portée précédente sont âgés de 20 à 30 mois, à condition

qu'ils aient survécu. S'ils sont morts, la portée suivante naîtra 6 à 12 mois après la mort du dernier lionceau.

Les femelles d'une même harde mettent bas à peu près en même temps (Bertram, 1993). Le synchronisme des périodes de chaleur est lié à celui des naissances, mais ce n'en est pas la seule cause. Les causes physiologiques, peut-être phéromonales, du synchronisme des naissances restent à déterminer.

On peut déceler l'influence d'autres facteurs sociaux dans la courbe des naissances. Ainsi, si l'on examine celle-ci en fonction de l'arrivée de nouveaux mâles adultes, on voit que, pendant six mois environ après la prise de possession de la troupe par ces nouveaux mâles, peu de portées naissent. Il y a ensuite une augmentation très nette du nombre de portées (Bertram, 1993).

Comment se fait-il que les mâles ne puissent pas engendrer avant d'avoir passé environ trois mois dans la troupe ? Il est possible que le « stress » lié à leur présence incite moins les femelles à concevoir. La présence de ces mâles peut également entraîner des avortements parmi les femelles qui étaient pleines lorsqu'ils sont arrivés.

5) Les lionceaux :

Les lionceaux têtent aussi longtemps qu'ils le peuvent, c'est-à-dire de six à huit mois, jusqu'à ce que la mère cesse d'avoir du lait. Vers l'âge de deux ou trois mois ils commencent cependant à manger de la viande, de sorte qu'ils sont sevrés graduellement. Les lionceaux sont totalement dépendants des adultes pour leur nourriture jusqu'à l'âge de deux ans au moins (Bertram, 1993).

Une faible proportion seulement de lionceaux atteint cet âge. En effet, la mortalité chez les lionceaux est très forte : 80 % environ. Selon Georges Shaller (1972), un quart des décès sont dus à des morts violentes causées la plupart du temps par d'autres lions, et aussi par des hyènes et des buffles ou à la suite d'accidents. Un autre quart des décès peut être attribuée à la sous-alimentation (difficulté à attraper et à s'approprier de petits morceaux de viande). La moitié des décès est d'origine inconnue (Bertram, 1993).

La survie des lionceaux est influencée par différents facteurs : la mortalité est plus importante lorsque les proies se font rares.

Le moment de l'année où naît le lionceau n'a pas d'influence sur ses chances de survie, mais l'ordre relatif des naissances des divers lionceaux de la troupe a une grande importance. C'est ainsi que des portées compteront moins de survivants si un nombre appréciable de lionceaux plus

âgés sont déjà présents dans la troupe (Bertram, 1993). En effet, au moment du partage de la nourriture, les plus jeunes, donc les plus faibles, seront dépouillés par les plus âgés.

Des portées nées en même temps auront plus de chance de survivre que les portées « non synchrones ». Le synchronisme des naissances permet d'allaiter et d'élever les petits en commun, de sorte que les lionceaux auront une alimentation en lait plus régulière et seront moins souvent laissés sans soins. Il est possible que le fait que les mères chassent toutes en commun se traduise par des chasses plus fructueuses, donc leur assure un plus large approvisionnement en nourriture (Bertram, 1993).

La prise de possession de la troupe par de nouveaux mâles semble avoir un effet sur la survie des lionceaux et sur leurs naissances. Le taux de mortalité des lionceaux s'élève pendant trois mois environ après l'arrivée des nouveaux mâles. Cette mortalité peut s'expliquer indirectement par des effets de « stress » chez les femelles, qui produiraient alors moins de lait ou seraient moins efficaces à la chasse. Une cause directe est le meurtre des lionceaux par les nouveaux mâles adultes : c'est l'infanticide manifesté par les nouveaux venus (Packer et Pusey, 1983a, b). Il est difficile de déterminer la fréquence de ce dernier comportement ; il semble que les mâles, en prenant possession d'une troupe, tuent les lionceaux qui s'y trouvent. Le fait que les femelles accompagnées de lionceaux évitent ouvertement les mâles nouveaux venus renforce cette hypothèse. Elles s'opposent même de façon très agressive aux mâles étrangers et beaucoup de femelles gestantes avortent lorsque de nouveaux mâles accèdent à la dominance d'une troupe (Bertram, 1993).

6) La pression sélective :

On est alors amené à se demander quel mécanisme évolutif pourrait expliquer un tel meurtre. La brièveté de la période de reproduction des mâles peut fournir une explication plausible (Bertram, 1993). En effet, elle exerce une pression sélective très forte en faveur de l'évolution de tout comportement susceptible d'accroître le rendement reproducteur des mâles pendant cette période. Une femelle dont les petits sont morts sera en chaleur plus tôt, et pourra donc donner naissance plus tôt aux petits engendrés par un nouveau mâle. De plus, la progéniture du nouveau mâle, libérée de la présence d'autres lionceaux plus âgés qui pourraient lui disputer la nourriture, aura plus de chances de survie.

Il est également intéressant, d'un point de vue évolutif, de se demander pourquoi l'accouplement des lions est si inefficace, c'est-à-dire pourquoi le nombre des naissances est si faible, comparé à

la fréquence des accouplements. On peut en donner l'explication suivante : la pression sélective qui s'exerce chez les lions, pour une reproduction efficace, est bien moins forte que chez d'autres animaux (Bertram, 1993). En effet, les lions n'ont pas de saison de reproduction (saison qu'il ne faut en aucun cas « manquer ») et d'autre part, ils ne courent pas le risque de prédation, qui nécessiterait évidemment des accouplements efficaces.

« Pourquoi les femelles ont-elles évolué d'une manière telle qu'elles s'accouplent à des moments où elles auront très peu de chances de donner naissance à des petits ? » Il se peut qu'une conséquence du système soit de réduire la compétition entre les mâles en diminuant la valeur génésique de chaque copulation. En admettant que les lions s'accouplent tous les quarts d'heure pendant trois jours, que seul un accouplement sur cinq donne lieu à une naissance, que la portée soit en moyenne de 2,5 petits et que la mortalité chez les petits soit de 80 %, alors un mâle doit s'accoupler environ 3000 fois en moyenne pour chaque rejeton qui atteindra l'âge adulte ! Lorsqu'une copulation a une si faible conséquence potentielle, la pression qui s'exerce sur le mâle (l'incitant à combattre un autre mâle pour prendre sa place auprès d'une femelle) est faible. En outre, la femelle ne tire aucun avantage (du point de vue évolutif) d'une possible rivalité entre les mâles de la troupe, car les blessures reçues par ces mâles entraînent leur remplacement plus rapide par d'autres mâles, ce qui se traduit par une augmentation du taux de mortalité de ses lionceaux (Bertram, 1993).

Cette même pression sélective peut avoir une influence sur le synchronisme de l'œstrus chez les femelles d'un même groupe. En effet, ce phénomène, en permettant à chaque mâle de trouver plus souvent une femelle en chaleur, a tendance, lui aussi, à réduire la compétition entre mâles (Bertram, 1993).

Les lions ont été un modèle dans l'étude de la socialité, car ils représentent un cas unique de félidés sociaux, et cette socialité est particulière.

Leur exemple permet de mettre en exergue le fait que les caractéristiques physiologiques et phylogénétiques d'une espèce sont intimement liées à sa socialité.

Il existe différents facteurs pouvant influencer l'émergence de la socialité :

- Les Traits d'Histoire de Vie ;
- La Structure sociale (groupe incluant système d'accouplement : nombre d'individus, âge et sexe des individus, relation de parenté entre individus) ;
- L'environnement non social (variables écologiques, pression de prédation, dispersion et disponibilité des ressources).

II) CONTRAINTES PHYLOGENETIQUES A

L'EMERGENCE DE LA SOCIALITE

A) PHYLOGENESE DES CARNIVORES

Les Canidés et les Félinés se sont séparés il y a bien longtemps au cours de l'évolution, ces deux groupes divergeant durant l'Eocène. L'évolution des Carnivores semble avoir suivi la diversification et l'adaptation à l'habitat ouvert des espèces de proies. Cependant, un même changement environnemental favorisa l'évolution des canidés aussi bien que des grands félinés, bien que deux stratégies adaptatives différentes, pour la poursuite et la capture des grands herbivores, en résultèrent. Outre les facteurs écologiques (que nous approcherons dans la troisième partie de cet exposé), de nombreux facteurs phylogénétiques, c'est à dire dépendant de l'espèce, sont à indiquer.

La méthode comparative permet une approche de la compréhension de ces facteurs phylogénétiques.

« 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 organisations sociales des espèces actuelles. En morphologie, la comparaison est couramment utilisée dans cette intention ». (Fedigan, 1982, p151).

« 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).

1) Phylogénèse des canidés

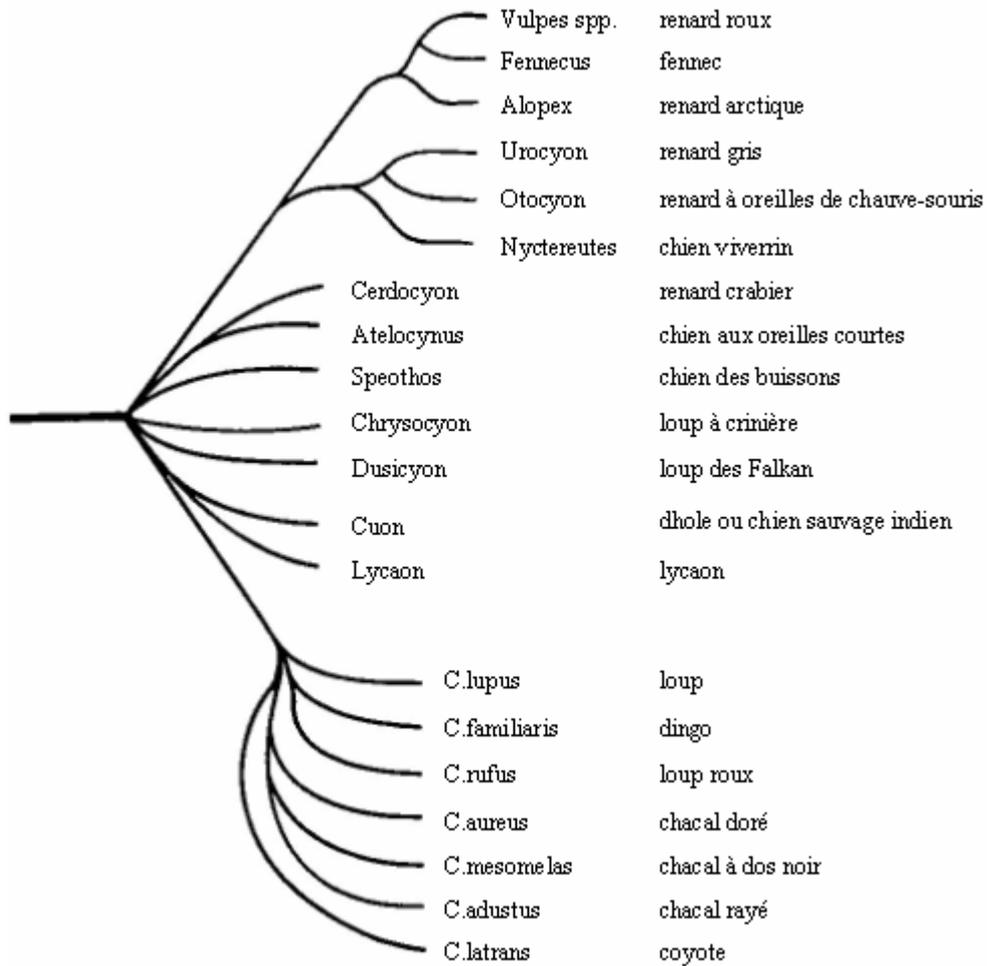


Figure n°2 : Arbre évolutif hypothétique des différentes espèces de canidés (D'après FOX, 1975).

2) Phylogénèse des félidés

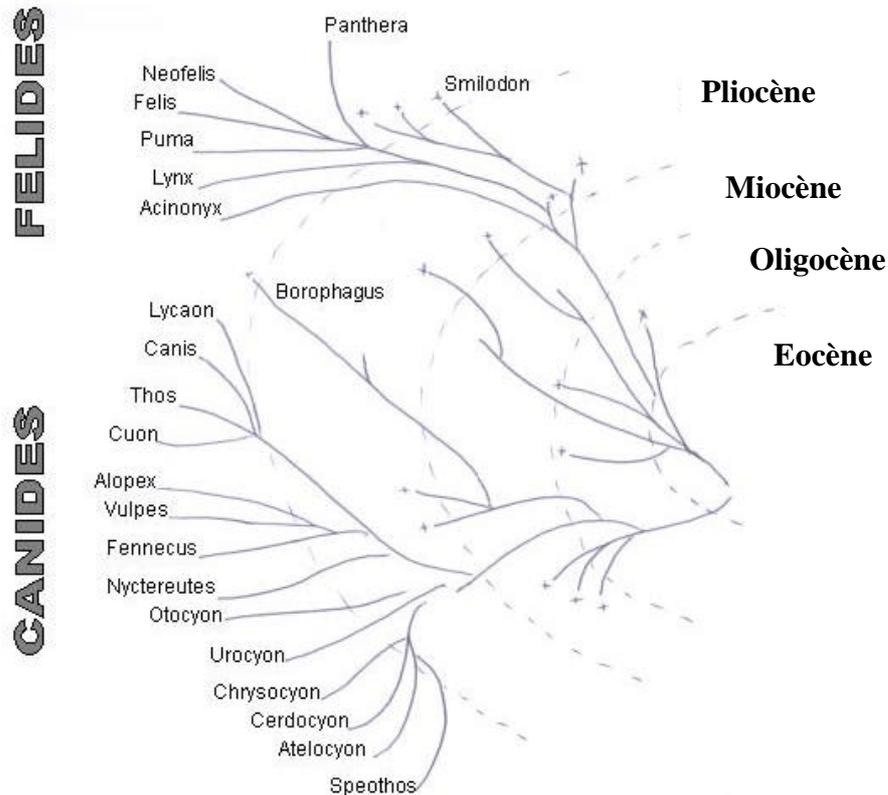


Figure n° 3 : **Arbre phylogénétique, indiquant les radiations adaptatives des Canidés et Félidés.** Les deux familles sont distinctes depuis l'Eocène. Les Félinés montrent une radiation précoce durant le Miocène, produisant les Félinés à dents de sabre qui persistent jusqu'au Pléistocène. La plupart des genres modernes de Félinés radièrent pendant la fin du Miocène ou le Pliocène. La plus grande radiation des genres de Canidés eu lieu au Pliocène. (D'après Thenius, 1969).

Après avoir illustré l'arbre phylogénétique des félidés, voyons leur classification.

Classification des Félinés (D'après Meynadier, 2001 et Leroy, 1983)

1) Sous famille Félidés (griffes rétractiles)

a) Tribu Felinés (ossification totale de l'appareil hyoïdien, donc pas de rugissement)

- Genre *Felis* : les chats sauvages
- Genre *Profelis* et *Prionailurus* : les chats dorés et chats léopards
- Genre *Leptailurus* : le serval
- Genre *Puma* : le puma
- Genre *Herpailurus*
 - H. yagouaroundi* : le jaguarondi
- Genre *Leopardus*
 - L. pardalis* : l'ocelot
 - L. tigrinus* : l'oncille
 - L. wiedi* : Le marguay
- Genre *Lynchailurus*
 - L. colocolo* : le colocolo
 - L. pajeros* : le chat des Pampas
- Genre *Lynx*
 - L. canadensis* : Le lynx du Canada
 - L. rufus* : le lynx roux
- Genre *Oncifelis* :
 - O. geoffroyi* : le chat de geoffroy
 - O. guigna* : le guigna
- Genre *Oreailurus*
 - O. jacobitus* : le chat des Andes

b) Tribu des Panthérinés (ossification imparfaite, donc rugissement et pas de ronronnement)

- Genre *Panthera*
 - P. leo* : le lion
 - P. Tigris* : le tigre

P. onca : le jaguar

P. pardus = le léopard

2) Sous- famille des Acynochinés (griffes non rétractiles)

- Genre *Acynonyx* : *Acynonyx jubatus* : le guépard

A.j.jubatus : Sud de l'Afrique (Namibie, Mozambique, Afrique du Sud)

A.j.raineyi : Afrique de l'Est (Kenya, Tanzanie, Ouganda)

A.j.hecki : Afrique de l'Ouest (Sénégal)

A.j.soemmeringii : Soudan, Ethiopie, Nigeria, Tchad...

A.j.venaticus : Inde, Iran, Afrique du Nord, Egypte.

3) Classification des pinnipèdes

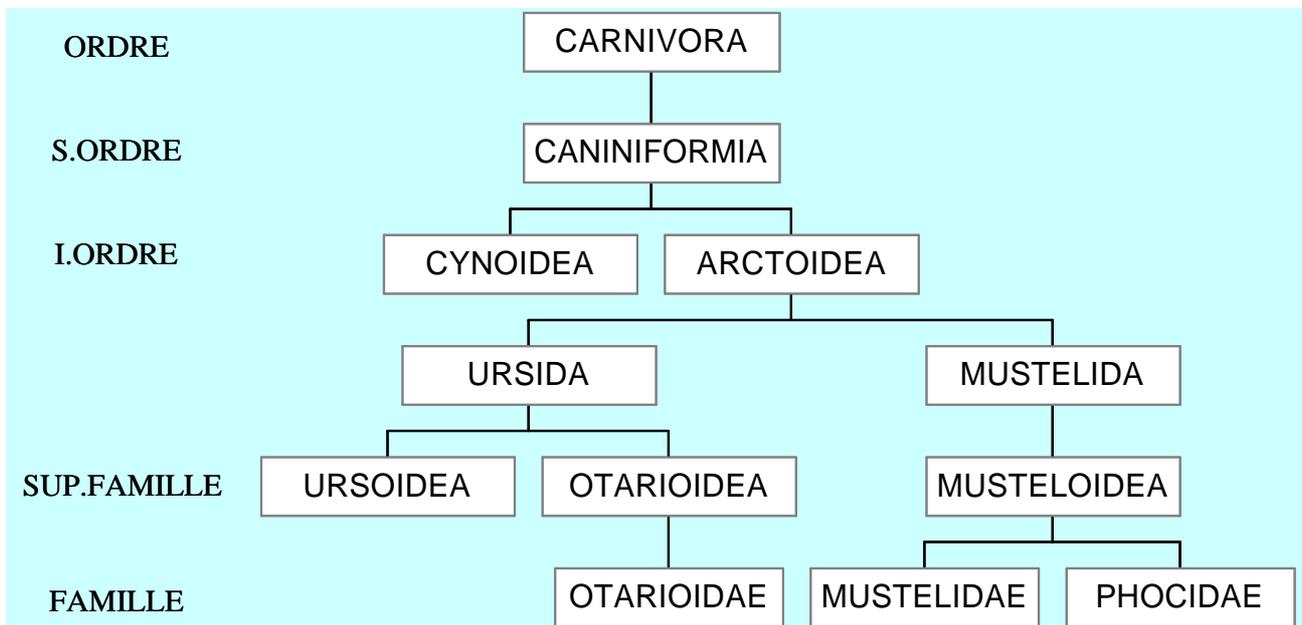


Figure n°4 : **Classification des Pinnipèdes** (D'après Roux, 1986). Aucune phylogénèse des pinnipèdes n'a pu être répertoriée.

B) SOCIALITE ET PHYLOGENESE

Aux yeux de nombreux biologistes, comme A.V.Espinas en France (1878), ou Allee (1938) et W.M.Wheeler (1911) aux Etats-Unis, la socialité n'a rien d'un accident propre à certains groupes zoologiques. Il s'agirait d'une propriété normale et fondamentale ; il existerait donc une phylogenèse sociale au niveau du monde animal dans son entier (Goldberg, 1998). Mais, en fait, chaque groupe zoologique a acquis sa propre socialité sans rapport avec les autres groupes. [...]. Il n'existe aucun lien de parenté entre sociétés d'insectes et sociétés de vertébrés. Dans quelques cas cependant, on a pu déceler une phylogenèse de la socialité ; mais elle demeure toujours restreinte à des groupes zoologiques limités et concernerait donc beaucoup plus la micro-évolution que la macro-évolution.

Quoi qu'il en soit, l'animal est social car il jouit de propriétés particulières propres au phénomène social et qu'un certain nombre de déterminants peuvent être distingués pour caractériser le phénomène social (Goldberg, 1998).

1) Traits d'histoire de vie :

Les traits d'histoire de vie (ou « Life History Patterns ») sont les différentes caractéristiques biologiques et comportementales d'une espèce. Grâce à leur étude, il est possible de mieux comprendre pourquoi certains comportements se sont développés, en réponse à une contrainte particulière.

Parmi eux, on distingue :

- La durée de gestation,
- La saisonnalité des naissances,
- Le nombre de jeunes par portée (à la naissance),
- Le degré de développement des jeunes à la naissance,
- Le caractère nidicole ou nidifuge de l'espèce,
- Le taux de croissance,
- L'âge à la maturité sexuelle (menarche, andrarche, ménopause, andropause),
- Le dimorphisme sexuel,

- Le type de système d'accouplement,
- La durée de vie (longévité),
- Le caractère nocturne ou diurne,
- L'habitat,
- Le caractère social ou solitaire.

Tous ces critères forment autant de contraintes favorisant ou non l'apparition de la socialité dans une espèce donnée, et déterminent le type de société créée.

Rapport-Gratuit.com

	PINNIPÈDES						FISSIPÈDES					
	PHOCIDES		OTARIIDES		URSIDES		FELIDES		CANIDES			
	PHOQUE GRIS	OTARIE	OURS POLAIRE	TIGRE	LION	RENARD ROUX	RENARD ARCTIQUE	LYCAON	HYÈNE	LOUP		
Nombre de jeunes par portée	1	1	2	2 à 7	1 à 5	4 à 12	1 à 14	8	1 à 3	4 à 7		
Durée de vie (longévité),	20 à 35 ans	Femelle : 30 ans / Mâle : 18 ans	20 ans	26 ans	10 à 30 ans	10 ans	8 à 10 ans	11 ans	20 ans	10 à 16 ans		
Durée de gestation,	11,5 mois	11 mois	8 mois	95 à 112 j	14 à 15 sem (110 j)	60 j	51 à 54 j	70 j	100 à 110j	63 jours		
Saisonnalité des naissances	1 / an	1/an	1 / 3 ans	2 / ans	non	1 / an	1 / an	1 / an	toute l'année	1/an (mars, avril)		
Degré de développement des jeunes à la naissance (poids)	9-13 kg	3 à 6 kg	500 à 700 g	1 kg	2 kg	85-125g	57 g	350 g	poids 1,5 kg	350 à 450 g		
Age à la maturité sexuelle	3 à 7 ans	Femelle : 3 à 9 ans Mâle : 8-10 ans	4 ans	4 ans	3 ans (3-4 femelles)	9 mois	1 an	12-18 mois	3 ans	22 mois (2 ou 3 ans		
Dimorphisme sexuel	faible	fort	fort	oui	mâle > femelle	faible	faible	non	femelle > mâle	oui		
Nidicole/Nidifuge	nidifuge	nidifuge (rookeries)	nidicole	nidicole	nidicole	nidicole	nidicole	nidicole	nidicole	nidicole		
Habitat	eaux tempérées et subarctiques	tempéré, tempéré froid, côtes, îlots rocheux	côtes arctiques, banquise	Asie du sud, de la jungle tropicale à la taïga	Savannes boisées et herbacées	forêts, côtes, prairies, tempérées	Toundra arctique	Steppes désertiques, savanes d'Afrique	Sud du sahara et Afrique du sud	variés		
Monogame/Polygame	polygame	polygynie territoriale	monogame	polygynie territoriale	polygame	monogame	monogame	monogame	monogame/polygame	monogame		
Age au sevrage	2 ou 3 sem	17 sem	2 ans 1/2, mère s'en occupe	6 mois	6-8 mois	1 mois	4 à 6 sem	3 à 4 sem (10 à 12 ?)	parfois > 1 an	5 à 8 sem		
Nocturne / Diurne	diurne	diurne	diurne	nocturne	nocturne	nocturne	nocturne	crépusculaire	nocturne ou crépusculaire	nocturne		
Solitaire / Social	solitaire	solitaire	solitaire	solitaire	social	solitaire	solitaire	social	social/ solitaire	social		

Tableau n°6 : **Traits d'histoire de vie chez différentes espèces de carnivores.** (D'après diverses sources internet).

Ces traits d'histoire de vie sont donc très importants à prendre en compte dans l'évolution de la socialité. La problématique d'une espèce solitaire est différente de celle d'une espèce sociale. Le tableau n°7 dresse un bilan de ces traits d'histoire de vie.

	CARNIVORES		
	CANIDES (loup)	FELIDES (chat haret)	PINNIPEDES (otarie)
Structure sociale	UM/UF MM/MF	Solitaire, Territorial	Solitaire
Durée de gestation (mois)	2 mois	2 mois	3 mois ?
Nouveau-né	Nidicoles	Nidicoles	Nidifuges (Rookeries)
Nombre de jeunes	5 à 6	3 à 4	1
Ainés affiliés	oui	non	non
Pairs	[oui]	non	oui
Maturité sexuelle (ans)	1	1	F : 3 à 9 / M : 8 à 10
Longévité (ans)	15	18	F : 30 / M : 18
% Immaturité	6,5	6	F : 20 / M : 50

Tableau n°7 : **Bilan des traits d'histoire de vie des carnivores : comparaison Canidés, Félidés et Pinnipèdes** (Moutou, communication personnelle).

Tous les canidés et félidés sont nidicoles. Mais dans une espèce solitaire, le jeune est exposé aux frères et sœurs d'une même portée, uniquement jusqu'au sevrage. Puis, il part, car le sevrage est une période de séparation violente. Il n'y a donc pas de socialisation chez les solitaires, mais juste un développement interactif (comme chez le chat). Le jeune apprend à distinguer et reconnaître un animal de sa propre espèce, à exprimer ses motivations, et surtout à chasser. Tandis que chez les espèces sociales, le jeune va être au contact de ses frères et sœurs et de sa mère dès les premiers jours de sa vie, et va rapidement être mis en contact avec d'autres jeunes et adultes du même groupe. Quand le sevrage arrive, il va continuer d'interagir avec tous ces individus. Là commence vraiment la socialisation. Il lui reste beaucoup de temps (jusqu'à la maturité sexuelle et parfois au-delà) pour continuer à être exposé aux individus de son espèce. Ainsi, la problématique est très différente entre les canidés et les félidés.

Le caractère nidicole ou nidifuge conditionne donc le nombre de jeunes auxquels va être exposé le nouveau-né, et sa possibilité de traiter les informations venant de son milieu extérieur (voir tableau n°6 et 7).

L'âge au sevrage conditionne le moment où va commencer la socialisation. Dans la vie d'une espèce sociale, le sevrage ne change pas grand-chose, comme nous venons de le voir. Il s'agit simplement d'un changement graduel de nature des interactions avec la mère. Alors que chez les espèces solitaire, le sevrage détermine le début de la « vraie » vie, le jeune étant chassé par sa mère.

La durée de la période d'imaturité est essentielle chez les espèces sociales, car elle conditionne la durée d'apprentissage par rapport à la longévité.

2) Systèmes d'accouplement des sociétés de carnivores :

La socialité englobe les systèmes d'accouplement. Mais les systèmes d'accouplement existent quelque soit le comportement social des animaux.

On distingue chez les carnivores différents systèmes d'accouplement :

- Le système d'accouplement solitaire existe chez le guépard, le chat haret et le chat domestique, et chez les pinnipèdes pour l'Otarie à fourrure.
- Le système Uni-Mâle/Uni-Femelle est adopté par le loup.
- Le système Uni-Mâle/Muti-Femelles est observé chez le lycaon et le chien.
- Le système Multi-Mâle/Multi-Femelle est constaté chez le lion, le lycaon et la hyène et peut-être parfois chez le loup.
- Des groupes Multi-Femelles sans mâles existent peut être chez le lion et chez le chat domestique.

Chez le chien, on noterait peut-être l'existence de groupes Uni-Mâle/Uni-Femelle, et de groupes Multi-Mâles/Muli-Femelles.

	SOLITAIRE	UM/UF	UM/MF	MM/MF	O/MF
FELIDES					
Lion				+	+ ?
Guépard	+				
Chat haret	+				
Chat domestique	+				+ ?
CANIDES					
Loup		+		[+]	
Lycaon			+	+	
Hyène				+	
Chien		+ ?	+	+ ?	
PINNIPEDES					
Otarie à fourrure	+				

Tableau n°8: **Les systèmes d'accouplement chez les carnivores. (Deputte, communication personnelle).**UM : Uni- Mâle, UF : Uni- Femelle, MM : Multi-Mâles, MF : Multi-femelles. O : pas de mâle

Ce tableau n°8 nous permet de tirer quelques conclusions.

Tout d'abord,

- La plupart des Félidés sont solitaires. Seul le lion aurait une socialité qui a été largement étudiée (Packer, 1983a, Bertram, 1993).
- La plupart des Canidés sont sociaux, avec des structures sociales diverses.
- Les Pinnipèdes, quant à eux, sont des espèces solitaires.

Puis, on peut noter l'influence de la domestication sur les comportements sociaux. La socialité du chat domestique reste à être démontrée. Certains individus montrent une certaine tolérance, d'autres une absence totale de tolérance. Il existe donc une grande plasticité chez ces animaux. Il faut considérer le chat domestique comme un animal fondamentalement solitaire mais qui peut montrer des comportements plastiques. Il existe des chats domestiques et des chats harets de même provenance, d'où le caractère relativement sauvage du chat domestique.

Pour ce qui est des chiens sauvages, ce sont des chiens retournés à l'état sauvage (à l'exception du dingo, qui a un statut à part).

Des études de terrain menées en Inde, en Italie et aux USA ont cherché à déterminer la structure démographique des groupes de chiens sauvages. D'après ces diverses études, la structure sociale des groupes de chiens est le plus souvent du type Multi-Mâles / Multi-Femelles (voir tableau n°9).

Sur 14 groupes étudiés, 10 étaient du type MM/MF et seulement 4 du type UM/UF.

« Group » / Site	Pays	Mâles	Femelles	Total	Structure sociale	Source
« Burdwan Town »	Inde	8	5	13	MM / MF	Gosh et al. 1984
« Rovere »	Italie	8	2	10	MM / MF	Macdonald & Carr 1995
« Sant'Iona »	Italie	13 (7)	5 (4)	18 (11)	MM / MF	Macdonald & Carr 1996
« Altopiano 1 »	Italie	8	7	15	MM / MF	Macdonald & Carr 1997
« Altopiano 2 »	Italie	6	4	10	MM / MF	Macdonald & Carr 1998
Velino-Sirente	Italie	4	5	9 (11)	MM / MF	Boitani et al. 1995
basilitica	Italie	1	1	2	UM / UF	Boitani & Racana 1984
Alabama 1	USA			2 à 5		Scott & Causey 1973
Alabama 2	USA			2 à 6		Causey & Cude 1980
Arizona	USA			2 à 4		Daniels & Bekoff 1989
Illinois	USA			5 à 6		Nesbitt 1975

Tableau n°9 : **Structure démographique des groupes des de chiens**, observations directes ou « radio-tracking » (Deputte, communication personnelle).

3) L'investissement parental :

L'investissement parental correspond à l'investissement post-natal que le couple mise dans ses petits.

L'approche sociobiologique quantifie cet investissement en termes de relations génétiques.

« Any investment by the parent in an individual offspring that increases the offspring's chance of surviving (and hence reproductive success) at the cost of the parent's ability to invest in other offspring. So defined, parental investment includes the metabolic investment in the primary sex cells but refers to any investment (such as feeding or guarding the young) that benefits the young. It does not include effort expended in finding a member of the opposite sex or in subduing members of one's own sex in order to mate with a member of the opposite sex, since such effort (except in special cases) does not effect the survival chances of the resulting offspring and is therefore not parental investment. » (Trivers, 1972, p139).

Caro (1994) étudia les bénéfices de la vie de famille pour les petits chez les guépards. Ainsi, les jeunes tirent au moins trois avantages de la présence de leur mère et pas seulement par l'apport de nourriture :

- Les plus petits bénéficient du comportement anti-prédateur de la mère, de sa vigilance et de la nourriture qu'elle leur offre (lait et proie qu'elle a chassée pour eux).
- Les jeunes plus ou moins âgés profitent de sa vigilance et de son habileté à la chasse.
- Alors que pour les adolescents plus vieux, l'approvisionnement par le groupe de mères est le principal bénéfice des soins parentaux.

L'allaitement par la femelle ne permet pas seulement de créer les bases d'un lien social entre la mère et sa progéniture, mais réduit aussi le besoin pour le mâle de participer aux soins parentaux. Cette situation prédispose les mammifères à former des sociétés « matrilineaires » où les mâles émigrent seuls de leur groupe natal pour se reproduire (Poole, 1985).

La société « matrilineaire » composée de femelles parentes et de leurs petits fournit l'environnement idéal à l'évolution de comportements altruistes à travers la sélection de parentèle.

4) Comportement d'assistance

Le comportement d'assistance est un phénomène commun chez tous les mammifères : loups, chacals, chiens sauvages, mangoustes, lions, hyènes ... L'absence de dispersion des adultes et donc les opportunités limitées de reproduction, est intimement liée aux contraintes écologiques (Macdonald et Moehlman, 1982), dont :

- L'absence de territoire disponible due à une saturation de l'habitat (chez les mangoustes, les lycaons, les hyènes, les chacals à chabraque, les renards roux...),
- Des conditions climatiques défavorables, limitant les chances de succès dans la reproduction et augmentant dès lors considérablement le coût de la dispersion (lycaon).

Nous verrons pourquoi les adultes aptes à se reproduire assistent leurs parents dans l'élevage des jeunes.

Détaillons maintenant les bénéfices associés au comportement d'assistance

a) accroissement des chances de survie

Il existe souvent une corrélation positive entre le taux de survie des individus et l'effectif des groupes. Les grands groupes résistent mieux à la compétition territoriale et possèdent un niveau de vigilance accru, par rapport aux éventuels prédateurs, de telle sorte que la survie de tous les membres, y compris celle des assistants, est augmentée. La présence d'auxiliaires permet d'accroître le nombre de jeunes produits par les parents et donc la taille du groupe familial (Aron & Passera, 2000). Par exemple, chez le chacal à chabraque, les assistants participent activement à la défense du territoire et à la récolte de nourriture nécessaire à l'élevage des jeunes. Ils régurgitent de la nourriture à leur mère lorsque celle-ci est en période de lactation, ils gardent les jeunes en l'absence des parents et les protègent contre les prédateurs comme les hyènes. En outre, ils jouent avec les jeunes et participent à leur apprentissage de la chasse (Moehlman, 1979). De même, chez le lycaon, Malcolm et Marten (1982) étudièrent la relation entre le taux de survie des chiots et le nombre d'aide par meute (voir figure n°5). Les résultats montrent une corrélation jugée positive.

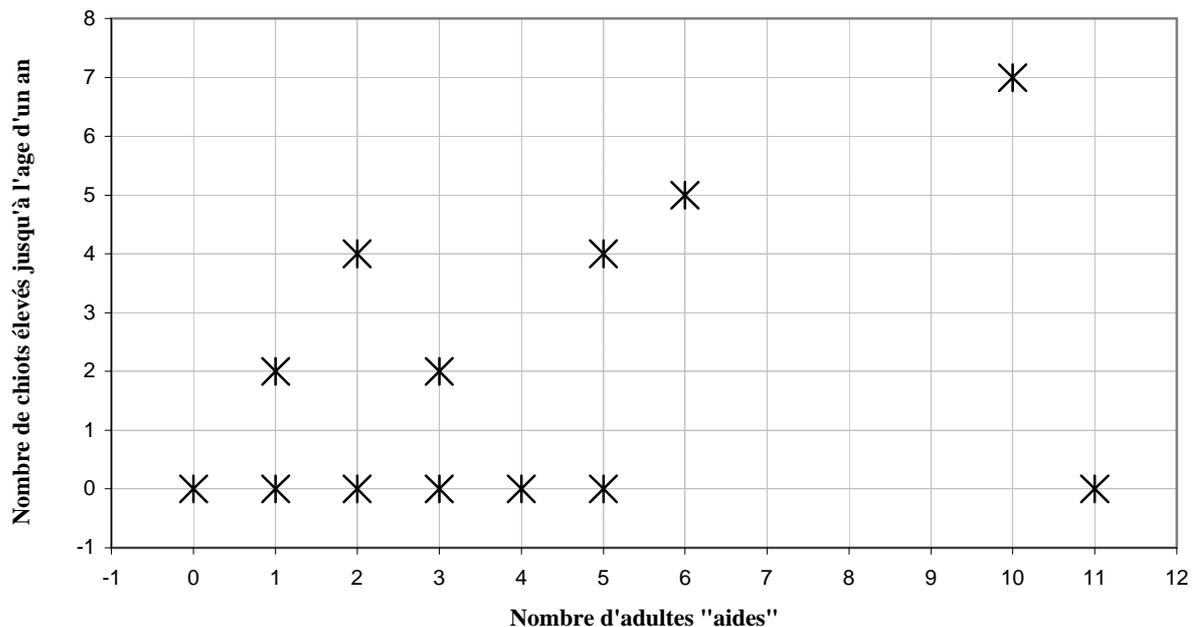


Figure n°5 : **Relation entre le nombre d'adultes « aides » et le nombre de chiots élevés jusqu'à l'âge de 1 an** (D'après Malcolm, 1979).

b) *L'accroissement des chances de reproduction*

La saturation de l'habitat et le manque de femelles disponibles sont en grande partie responsables de l'absence de dispersion des jeunes (Aron & Passera, 2000).

Chez le chacal et le renard roux, les assistants augmentent leurs chances de se reproduire ultérieurement en héritant du territoire des parents (Macdonald et Moehlman, 1982).

c) *L'accroissement du succès reproducteur indirect :*

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 leurs jeunes frères et sœurs. Chez les lions et les hyènes, les assistants élèvent préférentiellement les individus qui leur sont le plus apparentés. Le mécanisme de cette reconnaissance des individus apparentés (ou « kin recognition ») n'est pas encore bien connu. Il s'agirait d'une reconnaissance d'odeur ou de phéromones. Ainsi, il semble que la sélection de la parentèle a largement favorisé l'évolution de la coopération dans l'élevage des jeunes chez ces espèces (Aron & Passera, 2000).

C) APPROCHE COMPARATIVE DU COMPORTEMENT CHEZ LES CARNIVORES EN FONCTION DE LEUR SOCIALITE

1) Les causes évolutives de la coopération et de la socialité

L'apparition de la coopération semble être une étape décisive dans l'émergence de la socialité.

« Quand nous parlons de coopération, nous avons toujours en tête une idée, plus ou moins claire, de finalité. Nous supposons que cette coopération poursuit un but. Ce problème de « signification biologique » ou de la « fonction » des processus vitaux est l'un des plus passionnants de la biologie. » (Tinbergen, 1967, p12).

Quatre concepts évolutifs expliquent comment la sélection naturelle a favorisé l'évolution de la coopération dans le règne animal. Il s'agit de :

- 1) Le mutualisme : interaction à bénéfices mutuels
- 2) La sélection de la parentèle
- 3) La sélection entre les groupes et au sein des groupes
- 4) L'altruisme réciproque

La sélection naturelle favorise les organismes qui ont le meilleur succès reproductif, c'est-à-dire ceux qui ont le plus de descendants atteignant la maturité sexuelle et capables de se reproduire à leur tour. On peut s'attendre à ce que les animaux manifestent surtout des comportements égoïstes, organisés de façon à optimiser leur propre succès reproductif et non celui des groupes ou des espèces. Cependant, souvent, les individus peuvent coopérer. La coopération existe en une grande gamme de complexité : elle va des simples effets de groupe jusqu'à la manifestation de stratégies complexes et organisées dans la capture de proies ou la défense d'un territoire commun. L'évolution de ce type de coopération est compréhensible car il accroît en

général le succès reproductif individuel. Mais dans son expression la plus extrême, la coopération peut conduire à la manifestation de comportements altruistes à l'égard d'autres individus.

a) Le mutualisme :

C'est le type de coopération le plus simple. Il consiste en une interaction à bénéfices mutuels entre deux ou plusieurs individus. La sélection naturelle a facilement favorisé ce type de coopération, car le coût qui lui est associé est largement compensé par un bénéfice net immédiat en faveur de participants. Le mutualisme correspond sans doute au mode de coopération le plus répandu dans le règne animal. L'évolution de la coopération liée au bénéfices du mutualisme est essentiellement une réponse aux contraintes écologiques (Aron & Passera, 2000).

Par exemple, la chasse collective chez les hyènes montre bien l'importance du mutualisme : plus la proie est volumineuse, plus le nombre d'individus participant à la capture est important (Kruuk, 1972). Les hyènes (*Crocuta crocuta*) chassent seules les proies de faible poids et se défendant mal comme les gazelles. Par contre, le taux de succès dans la capture d'un jeune gnou varie de 15% pour une chasse solitaire à 69% pour une chasse collective de 3 hyènes. La capture d'un zèbre, capable de se défendre ardemment s'effectue par des groupes d'une dizaine d'individus (Aron & Passera, 2000).

De même, la protection de la proie attrapée est mieux assurée par les groupes d'effectifs élevés. En effet, elle attire vite des congénères qui n'ont pas participé à la chasse (compétition intra-spécifique), voire des compétiteurs d'autres espèces (compétition inter-spécifique) (Aron & Passera, 2000).

b) La sélection de la parentèle :

Cette théorie développée par W.D.Hamilton (1964, 1972) est une première explication de l'évolution de l'altruisme de reproduction. La sélection de la parentèle est parfois appelée « théorie de la dynamique familiale ». Cette théorie marque non seulement le début des études sur la coopération et l'altruisme mais aussi l'avènement de l'écologie comportementale et de la biologie des sociétés animales. Cette théorie est aussi appelée : « Kin selection ».

Par définition, tout acte altruiste a pour conséquence de diminuer le succès reproductif de son auteur alors qu'il augmente celui du bénéficiaire.

Supposons que l'acte altruiste soit codé par un seul gène. Un individu manifestant un acte altruiste confère un bénéfice **B** à celui qui en profite. Le coût infligé au gène responsable de l'altruisme se traduit par une réduction d'une valeur **C** du nombre de ses copies dans la 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.

Si l'auteur de l'acte est génétiquement proche du bénéficiaire, il est probable que ce dernier possède lui aussi une copie du gène de l'altruisme (et inversement). Cette probabilité dépend de la corrélation génétique **R** entre les deux individus.

La sélection naturelle va favoriser l'altruisme lorsque : $C < B \times R$
--

C : coût subi par le gène altruiste, qui se traduit par une réduction de la dispersion du gène altruiste, liée à la diminution du succès reproductif de son porteur.

B : bénéfice dont jouit le destinataire de l'acte altruiste, ce gain se traduisant par une augmentation de son succès reproductif, donc par la dispersion de ses gènes (dont éventuellement le gène de l'altruisme).

R : corrélation génétique entre les individus, qui correspond à la probabilité que le destinataire de l'acte altruiste porte aussi le gène responsable de l'altruisme.

Hamilton écrivit en 1972:

« If the gain to a relative of degree r is k -times the loss to the altruist, the criterion for positive selection of the causative gene is: $k > (1/r)$

Thus a gene causing altruistic behavior towards brothers and sisters will be selected only if the behavior and the circumstances are generally such that the gain is more than twice the loss ; for half-brother it must be more than four times the loss ; and so on.” (Hamilton, 1972, p209)

Intervient alors la notion de « fitness ». Pour Darwin, la sélection sexuelle est bien différente de la sélection naturelle.

“Sexual selection depends on the success of certain individuals over other of the same sex, in relation to the propagation of the species; while natural selection depends on the success of both sexes, at all ages, in relation to the general conditions of life.” (Darwin, 1936, p916).

Il distingue en fait les caractères qui aident un individu à survivre de ceux qui lui donnent l’avantage dans la compétition pour l’accouplement.

Pour favoriser un individu apparenté, il faut que l’animal soit capable de reconnaître ses apparentés : c’est la notion de « kin recognition ». Cependant, l’animal n’est en aucun cas conscient de cette reconnaissance, ce n’est pas un choix délibéré mais une attraction vers le semblable et le très légèrement différent du semblable. Cette reconnaissance passerait par des phénomènes olfactifs.

Le mutualisme et la sélection de la parentèle chez les lions :

Chez les troupes de lions, nous avons vu que les femelles assurent la majorité de la capture des proies. Lorsque ces dernières sont abondantes, l’effectif des groupes n’a que peu d’influence sur le succès de la chasse. Par contre, lorsque la densité de proies est faible, le succès de la chasse est supérieur pour des femelles chassant seules et pour des groupes de chasse de 5 à 6 femelles, que pour celui des groupes de taille intermédiaire (Packer *et al.*, 1990) Pourtant, dans les troupes de moins de 5 femelles, elles préfèrent chasser à plusieurs, et dans les troupes d’effectif supérieur, elles chassent en petits groupes de 4 individus. La taille des groupes de lionnes le plus fréquemment observée dans la nature n’est donc pas déterminée en priorité par l’efficacité de la chasse (voir Figure n°6).

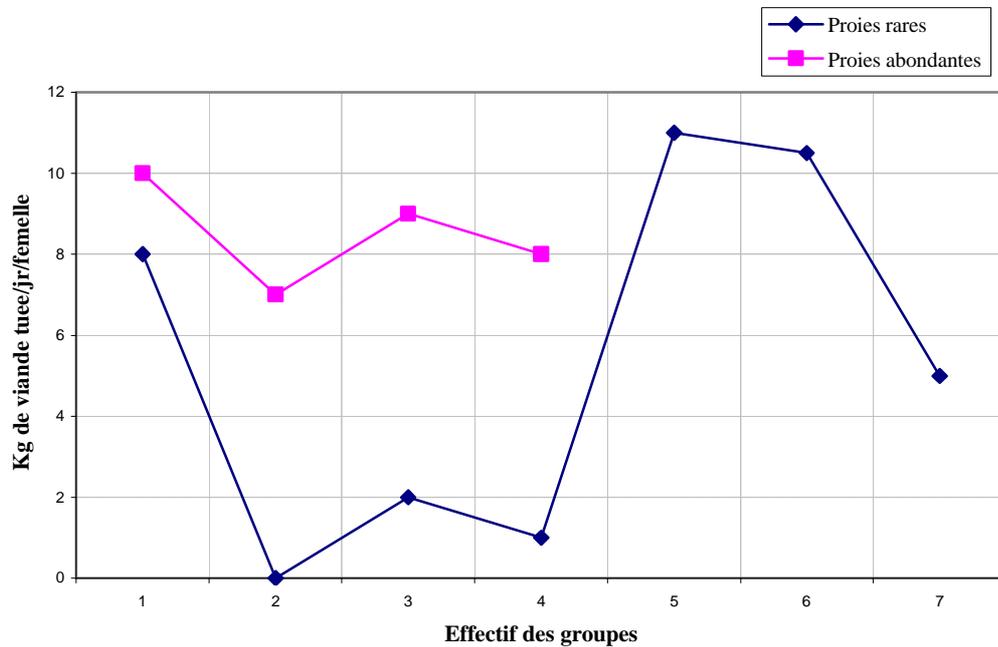


Figure n°6 : Rapport entre la quantité de viande tuée par jour et par femelle, et l'effectif des groupes. (D'après Packer *et al*, 1990).

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 de l'infanticide des mâles étrangers. Les bénéfices issus du mutualisme dans la capture des proies et la protection des jeunes suffisent à justifier de l'évolution de la coopération entre les lionnes (Aron & Passera, 2000).

Chez les mâles, c'est tout à fait différent. Les lions émigrent de leur troupe natale dès qu'ils deviennent adultes. Ils forment des coalitions entre mâles errants pour accéder à un groupe de femelles. L'augmentation du nombre de mâles dans la troupe permet d'accroître le nombre de jeunes élevés. Packer et ses collaborateurs réalisèrent en 1991 des études de paternité génétique et montrèrent que la reproduction est équitable lorsque les coalitions sont formées de deux mâles, alors qu'elle est fortement biaisée en faveur d'un ou deux individus lorsque les coalitions sont plus nombreuses. De plus, les coalitions par paire sont en général constituées de mâles non apparentés, tandis que les mâles issus de coalitions plus denses présentent une forte corrélation génétique.

Tout ceci prouve l'importance de la sélection de la parentèle dans l'évolution de la coopération entre les lions (Aron & Passera, 2000).

Pour conclure, le mutualisme, est une force sélective déterminante dans l'évolution de la coopération entre paires de mâles non apparentés. Pour les coalitions d'effectif plus important, la sélection de la parentèle est certainement la première force ayant favorisé la coopération.

c) La sélection au sein des groupes et entre les groupes

Une nouvelle interprétation de la sélection de groupe est apparue avec D.S. Wilson (1975, 1980) et M.J.Wade (1978). Elle concerne l'évolution de l'altruisme par la sélection sur les caractéristiques des groupes.

Pour Wilson, les populations sont structurées en groupes qui ne sont pas isolés les uns des autres (comme le voulait Wade), et l'accouplement est possible entre les individus issus de différents groupes d'une même population. De plus, les groupes sont constitués d'individus altruistes et égoïstes en proportion variable. Ainsi, l'accouplement crée un brassage des individus appartenant aux différents groupes.

Alors, la sélection agit à deux niveaux : l'un concerne la sélection entre les groupes, l'autre la sélection au sein des groupes (Aron & Passera, 2000). La théorie de la sélection sur les caractéristiques des groupes prédit que : la coopération peut évoluer lorsque le gain de productivité des groupes constitués de nombreux altruistes est supérieur au bénéfice de l'égoïsme au sein des groupes. Bien qu'au sein des groupes mixtes les individus altruistes aient moins de descendants que les égoïstes, la productivité des groupes constitués de nombreux altruistes peut être largement supérieure à celle des groupes constitués en majorité d'individus non altruistes. Les groupes composés de nombreux altruistes peuvent par conséquent avoir une plus grande contribution à la génération suivante. La notion d'égoïsme est cependant à appréhender avec précaution, car peu d'auteurs reconnaissent son fondement.

Wilson (1980) distingue aussi deux types d'altruisme : l'altruisme « dur » (altruisme classique, qui entraîne un coût sur le succès reproductif de son auteur alors qu'il permet d'accroître le succès reproductif du bénéficiaire), et l'altruisme « faible » (qui se traduit par la manifestation de comportements qui ont pour effet d'accroître le succès reproductif d'autres individus bénéficiaires,

mais qui favorise également, dans une moindre mesure, le succès reproductif de son auteur) (Aron & Passera, 2000).

d) L'altruisme réciproque

Les théories de la sélection de la parentèle, de la sélection sur les groupes expliquent l'évolution des comportements altruistes entre individus apparentés (Aron & Passera, 2000). Cependant, l'altruisme est fréquent, à l'état sauvage, entre individus non apparentés. Cette coopération, appelée altruisme réciproque, a été étudiée par R. Trivers (1971). Il montra que ce type d'altruisme peut apparaître chaque fois qu'un individu qui coopère reçoit en échange de son acte une aide réciproque, qui peut être différée dans le temps. Alors, les deux individus peuvent trouver un bénéfice net. Cette forme d'altruisme peut être mise en danger par des individus égoïstes et tricheurs, qui ne rendront pas l'aide qu'on leur a apporté. L'altruisme réciproque n'a pu persister dans l'évolution que dans des conditions de lutte contre les égoïstes. Encore une fois, ces notions sont sujettes à controverse.

2) La méthode comparative

L'éthologie comparative des canidés, mettant l'accent en particulier sur la communication, l'organisation sociale, et l'ontogenèse du comportement, a été décrite par Fox (1971). La plupart des espèces de canidés connues sont listées dans la figure n°2 (voir Chapitre II, A) 1)), qui montre les relations taxinomique-comportement possibles entre les espèces.

La méthode comparative, dont l'étude de Lorenz (1941) et Johnsgard (1965) est un exemple, est une manière de retracer les changements évolutifs du comportement et de l'organisation sociale chez les espèces apparentées qui se sont adaptées à des conditions écologiques particulières.

a) Caractéristiques de prédation :

Il est à noter que la logique classique voudrait que ce soit à partir d'un type de socialité qu'un type de chasse se développe. Ici, Fox (1975) prend le problème dans l'autre sens, définissant des types de socialité en fonction des caractéristiques de prédation.

Les Canidés montrent trois types de chasse qui sont basés sur des degrés variés de coopération mutuelle et d'interdépendance : la technique de chasse et aussi la taille de la proie par rapport à la taille du prédateur influence le type de chasse qu'une espèce particulière adopte.

Type I : Chasseur solitaire

La plupart des membres de la famille des Félinés chassent par la ruse, l'embuscade et l'attaque par surprise. Avec cette technique de chasse, il est difficile pour deux animaux ou plus de communiquer et donc de coordonner leurs actions. Ainsi, cette activité tend à se limiter à un seul animal.

Chez les canidés, une chasse a été observée, où un loup ou un coyote, par exemple, reste caché pendant qu'un ou plusieurs congénères guide la proie jusqu'à lui. C'est un exemple de chasse coopérative (Fox, 1975). Les canidés chassent généralement en terrain découvert et s'abattent sur leur proie, le guépard étant le seul Félin à avoir adopté cette méthode. Les chasseurs solitaires chez les canidés, comme par exemple le renard roux (Burrows, 1968), sont invariablement de petite taille et chassent proportionnellement des proies de petite taille en terrain ouvert, notamment des rongeurs. Mais comme les autres Canidés, ils sont aussi omnivores nécrophages, mangeant des fruits, des œufs d'oiseaux, et des charognes. En raison de la petite taille de la proie et de sa distribution, le renard est par nécessité un animal solitaire ; la dépense d'énergie de deux renards (ou plus) coopérant pour tuer une souris serait inadaptée (Fox, 1975). Quand la proie est abondante, la nourriture non consommée peut être cachée aussi bien par un chasseur solitaire que par des chasseurs coordonnés. Mais encore, dans de pareils cas, quand la proie est abondante et concentrée en une zone, plusieurs chasseurs solitaires peuvent être attirés au même endroit et donner l'impression de coordonner leurs activités ; faire la même chose, au même

moment et au même endroit, peut être considéré comme une chasse « en parallèle » (Fox, 1975) mais en aucun cas comme de la réelle socialité.

Type II : Type de transition

La plupart des Canidés sont des chasseurs solitaires efficaces de petites proies, mais sont capables de chasser par paire ou par unité familiale, et par conséquent de s'assurer des proies plus grandes. Le coyote (Murie, 1940) et le chacal doré (H. et J. Lawick-Goodal, 1971) entrent dans cette catégorie, car chez ces espèces, un lien de couple permanent peut se former si bien qu'en dehors de la période où les parents doivent subvenir aux besoins des jeunes, ils continuent à chasser en couple. On ignore si la chasse coopérative en couple ce Type II est meilleure dans pendant la période des soins aux jeunes (Fox, 1975). La chasse coopérative doit être influencée par la taille, l'abondance et la répartition des proies ; si une proie est de petite taille et rare, c'est à dire pendant les mois d'hiver, la chasse solitaire peut être plus efficace ; mais, si la proie est de plus grande taille et rare, la chasse coopérative peut être utilisée. Muckenhirn et Eisenberg (1973) ont observé une activité coopérative chez un couple de chacals dorés, chassant un cerf ; l'un des partenaires poursuivait le cerf pendant que son coéquipier restait en embuscade. Des observations similaires ont été faites chez des coyotes chassant en couple. En terrain ouvert, un couple coopérant peut plus efficacement abattre une proie, l'un rabattant la proie tandis que l'autre lui coupe le chemin pour l'attraper. La progéniture, avant de quitter le territoire de ses parents, doit chasser de façon coopérative avec l'un ou les deux parents. Encore une fois, chez ce type de chasseur, la taille de l'individu est de près égale à la taille des grandes espèces de proies qu'il chasse. Ceci, en l'absence de coopération sociale, tend à limiter la taille de la proie pour le prédateur (Fox, 1975).

Le chasseur de Type II est nécessairement un chasseur solitaire efficace, ne dépendant pas complètement de son partenaire pour réussir. En effet, le partenaire peut être blessé ou mourir. En outre, après avoir quitté le territoire parental, et avant d'établir son propre territoire et son couple, le jeune canidé s'adonne à la chasse solitaire et l'alimentation « charognarde ». Chez les félidés, la chasse de Type II peut avoir lieu quand le couple est temporairement réuni et pourvoit la nourriture pour ses petits (Fox, 1975).

Type III : Chasseurs sociaux (Type « Pack » = Meute)

Les véritables chasseurs sociaux, qui coopèrent en groupe incluent le lycaon (Estes et Goddard, 1967), le loup (Mech, 1970) et le dhole ou chien sauvage indien (Burton, 1941 ; Schaller, 1967). Toutes ces espèces montrent une certaine flexibilité en cela qu'elles sont capables de s'engager dans le Type I ou le Type II. Mais selon les travaux de ces auteurs, les Types I et II sont relativement rares chez le lycaon et le dhole, tandis que le loup, dans certains habitats, peut s'engager dans le Type II (comme un couple reproducteur) ou dans le Type I (en tant que loup solitaire).

Il existe aussi des variations régionales de taille du pack et de taille corporelle chez le loup. De telles différences raciales sont corrélées à la plupart des espèces de proies chassées, que ce soit un grand élan ou un petit cerf. La taille du pack peut aussi varier, possiblement sur la base des relations filiales ou de l'occupation de la niche par les packs voisins. Ainsi, dans certaines régions, le pack peut être une unité familiale de quelque 6 à 8 individus, qui ne se mêle généralement pas aux packs voisins (Fox, 1975).

Bien que le degré de contact et le taux du flux de gènes restent à déterminer, il peut s'agir de pack « agrégés » de 20 à 30 individus qui partagent le même territoire de chasse, et qui se scindent en unités de chasse de 7 ou 8 individus (Fox, 1975).

Estes et Goddard (1967) ont aussi mis en avant des différences régionales dans la taille corporelle du lycaon : le genre plus foncé, de 18 kg, des plaines d'Afrique de l'Est est spécialisé dans les petites gazelles de Thomson et celui de 27 kg d'Afrique centrale et du Sud chasse des proies plus grandes comme l'impala.

Le seul membre de la famille des Félins comparable, qui montre une quelconque chasse coopérative, est le lion, chez qui il existe une division du travail. Les femelles sont le plus souvent les chasseuses, tandis que les mâles défendent surtout le territoire contre les troupes rivales. Le chasseur en pack est aussi capable de transcender la relation taille de la proie/taille du prédateur, évidente chez les chasseurs de Type I. L'individu, soutenu par des congénères coopératifs, est capable d'obtenir des proies pesant plusieurs fois son propre poids.

La naissance des jeunes chez tous les Canidés, a lieu quand la disponibilité des proies est maximale, c'est à dire quand celles-ci élèvent leurs petits et qu'elles sont donc vulnérables. Par conséquent, les petits canidés subissent la plus grande mortalité pendant leur premier hiver, quand les proies sont rares. Dans le Type I, le jeune quitte le territoire de ses parents plus tôt et alors, les parents se séparent. Chez les chasseurs de Type II, la progéniture peut émigrer à ce moment ou rester avec les parents jusqu'à la saison des naissances suivantes, quand ils sont eux aussi forcés de quitter le territoire de leurs parents (Fox, 1975). L'intolérance intraspécifique est par conséquent intimement corrélée à la disponibilité des proies et au cycle reproductif. Chez les canidés chassant en pack (Type III), la progéniture n'émigre généralement pas car d'autres packs contigus occupent les terrains de chasse disponibles. Au contraire, les petits sont recrutés dans le pack. Alors, comme dans le cas des lionceaux (Schaller, 1973), le risque est accru et la mortalité souvent élevée chez les petits (Fox, 1975).

Les caractéristiques de chasse du Type III ont été bien documentées par les observations de terrain de Mech (1970) et Estes et Goddard (1967). Les canidés peuvent faire se déplacer le troupeau pour le « tester » et repérer les membres les plus faibles. Sinon, le pack peut courir en relais pour chasser une proie, l'un d'abord puis un autre prenant la tête de la course. Il est vraisemblable que lorsque la proie zigzague ou tourne en rond, pendant qu'un prédateur la poursuit, un autre lui coupe la route. Il est intéressant d'observer chez le lycaon qu'un ou deux individus, chassent chacun un animal jusqu'à ce que la proie la plus vulnérable et le plus faible soit identifiée. Alors, d'autres lycaons convergent sur cette proie et coopèrent à sa mise à mort (H. et J. van Lawick-Goodall, 1971). Des stratégies d'embuscade, de distraction par un leurre, et d'attaque de groupe coordonnée sur un individu séparé du troupeau, ont été rapportées. Chez le loup et le lycaon, une cérémonie ritualisée de « vœux » a été observée avant le départ du pack pour la chasse. Tous les canidés reviennent de la chasse et régurgitent de la nourriture pour les jeunes ; chez le loup, la viande est aussi régurgitée par exemple pour un adulte blessé incapable de chasser, et chez le lycaon, les animaux qui prennent soin des petits sont aussi nourris par les chasseurs (Kühme, 1965). Ici, une certaine division du travail est évidente. La structure sociale de ces canidés sera détaillée plus loin. Des études de laboratoire chez le renard, le coyote et le loup ont objectivé une dominance entre les petits quant à la possession de nourriture. En effet, le louveteau le plus dominant et le plus explorateur tuera plus facilement une proie vivante que le plus timide et le plus subordonné de la portée. (Fox, 1972). Une telle facilitation sociale et la

formation de relations dominant-dominé peuvent être la base d'une chasse en pack coopérative et coordonnée chez les prédateurs de Type III (Fox, 1972).

En résumé, il apparaît une subtile évolution réciproque entre la proie et le prédateur, le prédateur étant adapté physiquement et socialement à une classe particulière de proies (Fox, 1975). Pour venir à bout de grandes proies, la sélection a favorisé soit la chasse en pack soit l'augmentation de la taille et de la force corporelle. Ainsi, chez les canidés on ne trouve pas d'individu solitaire de grande taille chassant des grandes proies. Ces espèces favorisent le regroupement de plusieurs individus. Tandis que chez les félidés, il existe une large gamme d'espèces solitaires, de taille corporelle variant du petit chat tacheté d'Amérique du Sud au grand tigre d'Inde et d'Asie (Fox, 1975). Les félidés ont évolué en augmentant leur taille et leur force corporelle pour chasser de plus grosses proies. Il serait intéressant d'analyser les différences régionales dans la spécialisation des proies chez les canidés, afin de déterminer les processus subtils d'adaptation socio-écologique.

b) Organisation sociale et adaptations socio-écologiques :

Il est possible de classer les caractéristiques d'organisation sociale en trois « Types ».

Type I : Solitaire :

Ce type est illustré par le renard roux, excepté pendant la saison d'accouplement et la période d'élevage des petits. Les mâles peuvent parcourir de plus grandes étendues que les femelles. En dehors de la saison des naissances, ils peuvent ou non avoir un domaine de chasse qu'ils marquent et défendent contre les intrus (Burrows, 1968). Le plus souvent, plusieurs mâles occupent une région donnée et évitent les contacts par des marques odorantes et des glapissements. Les femelles restent près du lieu de la tanière et s'éloignent moins souvent, même en dehors de la saison des naissances. Au début de la saison de reproduction, les mâles établissent des « traces de rut », en marquant, et en vocalisant fréquemment, probablement pour repousser les mâles rivaux et attirer une ou plusieurs femelles. Plusieurs renards peuvent se rassembler en une zone au même moment, un phénomène social décrit par Leyhausen (1965) chez le chat

domestique. Un lien de couple temporaire se forme, bien que le mâle puisse occasionnellement s'accoupler avec plus d'une femelle (Burrows, 1968) ; de tels cas de polygamie sont rendus possibles seulement quand il y a une nourriture abondante permettant à la femelle d'être seule à subvenir aux besoins de sa progéniture.

Ainsi, dans l'organisation sociale des canidés de Type I, on trouve une tendance à la persistance d'un lien sexuel à travers la période pendant laquelle les petits sont élevés. Dans le Type I équivalent des félins solitaires, le lien sexuel ne persiste pas et le mâle quitte la femelle, qui s'occupe seule de ses petits (Fox, 1975).

Chez les canidés du Type I, les parents aussi abandonnent leurs petits, ou les chassent avant leur premier hiver. Les tendances « socifuges » telles que l'intolérance de proximité et l'agression intraspécifique, le manque d'une hiérarchie sociale cohésive de dominance, de relations dominant-dominé et de coordination de groupe, contribuent probablement grandement à la dispersion subséquente de la portée. Temrock (1958) a décrit en détail les changements dans la tolérance de proximité chez le renard roux avant, pendant, et après la saison de reproduction et d'élevage des jeunes ; les effets des hormones sexuelles sur le comportement social attendent des études complémentaires. Une hypothèse plausible est qu'il y a eu, dans le Type I, une sélection pour un « tempérament » particulier qui est relativement homogène dans les portées. Ce tempérament se caractérise par une intolérance mutuelle et une « confiance en soi » qui fait que tous les individus sont extravertis et explorent beaucoup. (Il faut avoir à l'esprit que ce concept de « tempérament » est devenu à la mode ces dernières années, mais à l'époque le terme est encore employé comme un concept). Les changements endocriniens pendant la saison de reproduction et d'élevage peuvent effectivement diminuer cette intolérance et donnent lieu à des tendances « socipètes » chez les canidés solitaires, menant à la formation de couples (Fox, 1975). A l'intérieur des groupes familiaux (Type II) et des packs (Type III) les changements endocriniens durant la saison de reproduction ont au contraire un effet « socifuge » et la rivalité entre les mâles peut conduire à la dispersion des petits ou au morcellement du pack. En effet, les changements endocriniens peuvent mettre en péril la socialité, par la compétition qui peut alors exister. (Les termes « socifuge » (socifugal) et socipètes (socipetal) sont propres à Fox).

Il est clair que l'organisation sociale de Type I est adaptée au mode de chasse en relation avec la taille, la distribution, et l'abondance proie-prédateur. Une abondance de proie peut conduire à une quelconque interaction sociale temporaire, mais dans de telles agrégations,

l'organisation sociale reste minimale, bien que les relations filiales puissent être évidentes. Un manque de proie, notamment en Arctique, peut conduire à la migration ; des renards Arctiques ont été observés, migrant en grand nombre (Ognev, 1962 ; Sdobnikov, 1967).

Type II : Couple permanent :

Ce type d'organisation sociale représenté par le coyote est une extension du Type I, car ici le lien sexuel parental persiste en dehors de la saison de reproduction et d'élevage des jeunes. La progéniture peut rester avec le couple plusieurs mois de plus que chez les canidés de Type I ; ils passent l'hiver avec leurs parents, et les survivants émigrent de leur territoire natal au début de la saison de reproduction suivante. Les avantages tirés en restant avec les parents au-delà de l'hiver en une unité de chasse coopérative et nécrophage, peuvent être compensés par la pauvreté en nourriture, si bien que la mortalité infantile est souvent élevée. Le lien de couple permanent pourrait, de plus, augmenter le taux de succès de la chasse et permettre au couple de maintenir son territoire ou son domaine de chasse contre les intrus rivaux.

Quand les territoires contigus sont occupés, la progéniture émigrante peut avoir à voyager sur de longues distances avant de trouver son propre territoire, ou de s'apparier avec un animal qui y est déjà installé, et qui a perdu son partenaire. La mortalité chez les jeunes est alors élevée, et comme chez le renard roux, des tendances « socifuges » similaires peuvent opérer (Fox, 1975). Des portées captives de coyotes forment des hiérarchies de dominance, ceci étant probablement le reflet de ce qui se passe durant leur première année de vie avec leurs parents. Mais, avec la maturité, des préférences sociales se développent, des liens de couple se forment et les membres de tels couples deviennent progressivement intolérants par rapport aux autres (aussi bien avec les animaux de sexe opposé qu'avec les animaux de même sexe). Van der Merwe (1953) a noté que chez les portées de chacal à dos noir, des paires sociales se forment souvent avant la dispersion de la portée, et une telle possibilité peut être conçue chez le coyote. Un fort degré de consanguinité peut alors être compensé par la mortalité de partenaires de portée, et car certains individus s'apparient avec des adultes âgés dans des territoires adjacents.

Les relations filiales et parentales, qui jouent un rôle important dans le Type III des canidés, peuvent aussi influencer significativement les caractéristiques sociales dans les Types I et II, mais de telles influences ont jusqu'alors été peu étudiées.

Lien de couple / Lien Familial	Couple temporaire		Couple permanent	Couples et/ou complexe social
	Sexuel	Sexuel et parental		
Famille permanente				Type III (Loup)
Famille temporaire			Type II (Coyote)	
Famille transitoire		Type I (Renard roux)		

Tableau n°10 : **Interrelations entre l'évolution des relations : lien de couple / unité familiale** (D'après Fox, 1975). Les zones non ombragées indiquent l'absence d'un type de lien de couple particulier.

Par rapport au tableau n°9, il est à noter que le Type II peut montrer certaines caractéristiques des relations complexes du Type III (Pack) comme par exemple chez les jeunes chacals dorés vivant et chassant parfois en pack avec leur couple de parents, qui peuvent être en train d'élever une seconde portée (Van Lawick-Goodal, 1971). De telles transitions ou variations de types par rapport au type classique de l'espèce peuvent s'expliquer par une série de conditions écologiques régionales atypiques, comme l'abondance de proies de taille modérée ou le manque de prédateurs ou de congénères rivaux. Les jeunes canidés du Type II (comme par exemple chez le chacal à dos noir (Van-Lawick-Goodal, 1971)), qui ne possèdent pas de territoire, peuvent être trouvés dans des packs errants mal structurés, où les avantages de la chasse coopérative sont contrebalancés par le manque d'accouplement, de territoire, et de domaine de chasse. Tous ces éléments exercent normalement des effets « socifuges » entre les couples de partenaires. Le manque de tels facteurs « socifuges » peut faciliter la formation de bandes temporaires de chasse. Les liens familiaux et parentaux, qui affectent la sociabilité et qui peuvent influencer les facteurs « socifuges » entre partenaires partageant des territoires de chasse commun dans les Types I et II, peuvent aussi être considérés (Fox, 1975). La tolérance de proximité et la sociabilité peuvent aussi changer en fonction de la distance par rapport au centre du territoire individuel (l'agression diminuant avec l'augmentation de la distance à partir du centre de cette aire) et aussi en relation avec la disponibilité des proies, ou encore avec le cycle reproducteur du partenaire femelle.

Type III : Le Pack

Le Type canidé III montre une extension de plus des caractéristiques du Type II, et cette organisation en pack peut-être mieux décrite comme une extension de l'unité familiale. Le lien entre un couple reproducteur persiste pendant la saison d'élevage des jeunes, et peut perdurer de façon subséquente chez le loup, mais ceci n'est pas totalement vérifié (Fox, 1975). Chez les pack de loups, il existe une hiérarchie de dominance intrasexuelle claire, c'est-à-dire entre mâles et entre femelles (Rabb *et al*, 1967), et il y a généralement un leader clairement identifiable ou un individu alpha, et fréquemment un plus faible de rang oméga. Les relations sociales dans et entre les sexes sont compliquées non seulement par les préférences d'accouplement, mais aussi par les liens filiaux, entre les parents et leur progéniture, et entre petits de la même portée (Rabb *et al*, 1967 ; Fox, 1973). Tous les loups d'un pack ne sont pas nécessairement directement reliés, cependant l'origine du pack n'est pas précisément connue. Est-ce une extension de la famille ou une unité plus hétérogène ? Le degré d'hétérogénéité, de tolérance des étrangers, et le flux de gènes entre packs contigus, reste à déterminer. Ceux-ci peuvent être fonction de la disponibilité en proie qui limite la taille du pack et augmente les tendances « socifuges » entre packs (Fox, 1975). La défense des territoires de chasse sera moindre dans les régions où les proies sont moins abondantes et, en de telles circonstances, il pourra y avoir une mobilité sociale plus importante et une tolérance entre packs. Mech observe, en 1970, que :

« Il semble exister quatre facteurs qui peuvent affecter la taille du pack :

- 1) Le plus petit nombre de loups ayant besoin d'un emplacement et de tuer des proies en toute sécurité et efficacement,
- 2) Le plus grand nombre qui peut être effectivement nourri sur une proie,
- 3) Le nombre de membres du pack avec lesquels chaque loup peut former des liens sociaux (le facteur d'attachement social),
- 4) La quantité de « compétition sociale » que chaque membre peut accepter (facteur de compétition sociale). »

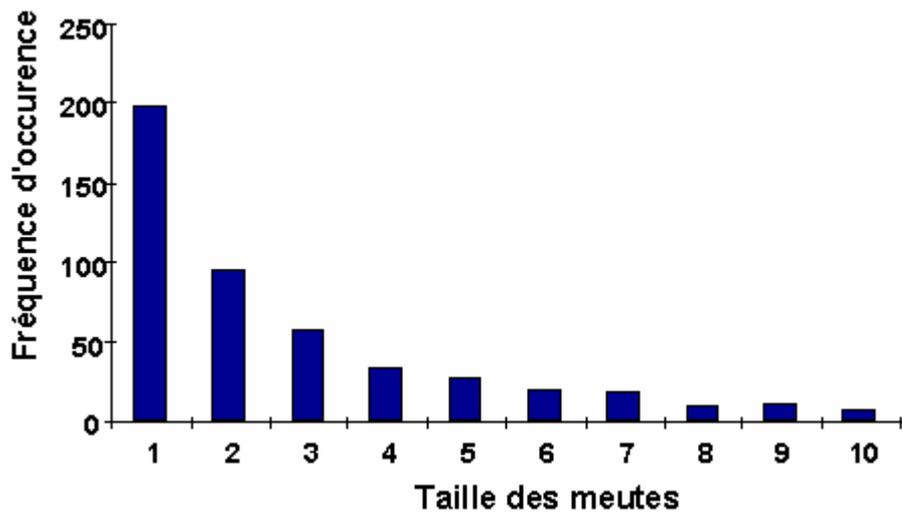


Figure n°7 : Taille des Pack de loups observés (Mech, 1974).

La taille des Packs de loups a été étudiée par Mech (1974) (voir figure n°7). On constate que les packs peuvent comporter jusqu'à 10 individus dans cette observation, mais que la taille des packs est variable.

Mech pense que les deux premiers facteurs pourraient agir seulement comme contrôle secondaire, et que les deux derniers facteurs sont probablement les deux régulateurs majeurs de la taille du pack. Mais comme il le mit en avant, plus le pack est grand, plus importante sera la compétition pour la nourriture, les accouplements, le pouvoir (leadership) ou la dominance. Quand cette compétition atteint un certain niveau, certains membres du pack peuvent être obligés de le quitter, afin que le pack fonctionne avec une efficacité maximale. Il conclut que c'est ce facteur de compétition sociale qui limite l'effectif du pack, à un nombre inférieur au nombre de loups qui peuvent effectivement être nourris sur une proie.

En conditions optimales, une partie d'un grand pack peut émigrer et occuper un territoire contigu et, par conséquent, dans certaines régions, de nombreux packs peuvent être liés génétiquement. Les liens sociaux entre packs voisins sont fonction de la fréquence des contacts et des séparations, le lien social et les relations familiales étant brisés après la mort de la première

génération. Ainsi dans une génération, les individus de deux pack dérivés du même pack parent n'auront plus aucun lien social ou familial (Fox, 1975). Ici les effets « socifuges », la défense du territoire, la peur, l'évitement ou l'agression envers des congénères étrangers, entrent en jeu. Les liens sociaux peuvent être établis avec des intrus pendant la saison de reproduction, mais de tels cas sont rares et minimisés par les facteurs « socifuges » qui tendent à laisser les packs séparés.

Un pack donné est un groupe social plus ou moins proche car les domaines de chasse et les territoires disponibles sont souvent occupés par des packs voisins. La progéniture d'un pack à territoire limité est soit recrutée pour prendre les places vacantes des adultes qui sont morts, soit elle est subordonnée et émigre. Ces loups deviennent alors soit solitaires, soit des loups oméga qui suivent le pack principal. La mortalité infantile sera pour cela élevée si le taux de turn-over des adultes est faible, et si l'émigration de plusieurs adultes en un pack séparé est empêchée par la présence de packs voisins occupant déjà les territoires disponibles (Fox, 1975).

Le loup n'atteint la maturité sexuelle qu'à l'âge de deux ans. Ce facteur, qui retarde le début de la rivalité d'accouplement et le conflit dans le noyau familial, peut être très significatif. Cette maturité sexuelle retardée pourra signifier que, pendant au moins une année entière, la progéniture d'un couple reproducteur pourra coopérer avec le couple, former un pack de chasse efficace, et également assister ce couple dans l'élevage d'une seconde génération. Cette seconde génération sera physiquement mature et capable d'aider les parents à chasser à l'âge d'un an, au moment où les tendances « socifuges » dans le couple reproducteur apparaissent et où le plus jeune de la portée atteint la maturité (Fox, 1975). On ignore quel pourcentage de la portée mature sexuellement reste avec le pack. Comme cela a été précisé plus haut, leur recrue dans le pack est fonction du taux de mortalité, du taux de disponibilité en nourriture et surtout du succès reproducteur des couples. Dans ce Type II, peu resteront en fait avec les parents (peut-être une femelle, qui a un lien sexuel avec son père par exemple). Dans la plupart des packs, l'accouplement couronné de succès est souvent réservé à un seul couple, et il est rare que deux portées naissent la même année dans un même pack. Les restrictions sociales et écologiques de ce succès reproducteur restent à étudier. Certains auteurs pensent que la prédation humaine du loup peut perturber l'organisation sociale si bien que le contrôle social des populations échoue et que plus de petits naissent. Ces observations attendent des vérifications complémentaires. Clairement, l'écologie sociale du loup, un exemple classique du Type III est extrêmement complexe et de nombreuses questions restent sans réponse.

c) Discussion :

Cette étude de l'organisation sociale des canidés laisse de nombreuses questions en suspend. Des études de terrain à long terme et comparatives, des études sur le développement d'espèces différentes sous des conditions de laboratoire contrôlées, sont à entreprendre. Malgré ces études limitées, certaines tendances générales et prédictions sur l'adaptation socio-écologique de ce Type III sont évidentes. Les interrelations entre les facteurs de sélection environnementaux passés (comme la distribution, l'abondance, et la taille des proies majoritairement chassées) et les facteurs jouant un rôle déterminant dans les caractéristiques génotypiques/phénotypiques sont schématisés sur la figure n° 8. Comme cela a été souligné plus haut, il reste à montrer dans quelle mesure ces facteurs ont influencé le génotype d'une espèce donnée, ou en d'autres termes, dans quelle mesure le développement d'un comportement donné est déterminé génétiquement ou dépendant de l'expérience. Les variations régionales des pools de gènes et le degré de flexibilité du développement (ou de plasticité du phénotype) sous différents assortiments de facteurs de sélection environnementaux, attendent des analyses futures (Fox, 1975). Les facteurs de sélection contemporains peuvent avoir un premier impact sur l'organisation sociale (figure n° 8) comme, par exemple, un approvisionnement abondant en proie peut permettre aux petits âgés d'un an de rester dans le territoire natal. La question logique suivante est dans quelle mesure le « tempérament » (qui est en partie hérité) joue un rôle en faveur ou à l'encontre des influences « socifuges » ou « socipètes » liées à l'environnement. Par exemple, est-ce que la nature solitaire du renard roux, qui a normalement un effet « socifuge », change quand la nourriture est abondante de façon prolongée ? (Fox, 1975). Quel pourcentage d'une population donnée de Type I a une capacité d'interaction sociale continue et une organisation sociale sous des conditions « socipètes » optimales ? De telles données prédiraient que le « tempérament » (la tolérance de proximité) est suffisamment inflexible et essentiellement monomorphe ou de variabilité minimale au sein des portées. Il ne pourrait assurer, qu'indépendamment des influences environnementales, les caractéristiques sociales du Type I persisteraient. Une meilleure flexibilité du comportement social et une adaptabilité à des conditions environnementales différentes ou changeantes seraient prédites dans les types II et III au titre de tempéraments oligomorphes et polymorphes de la portée (Fox, 1975).

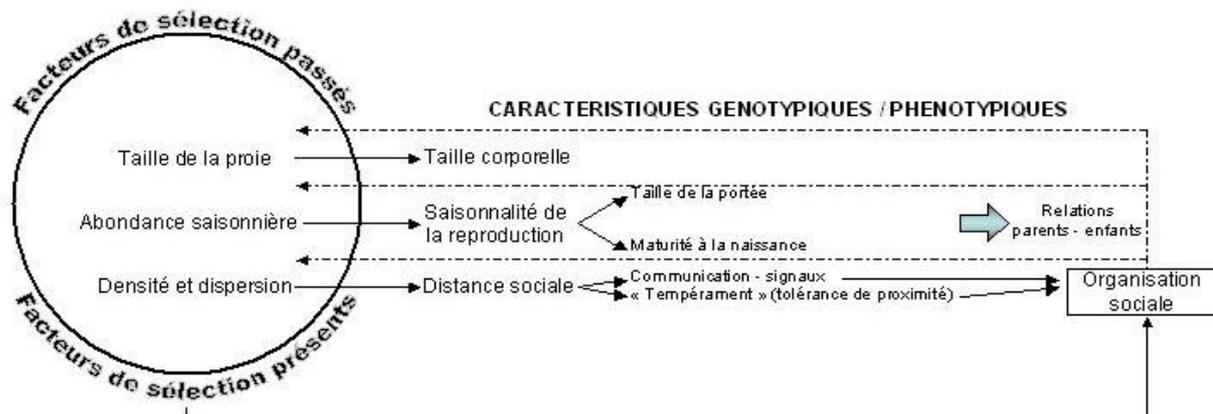


Figure n°8 : **Schéma bilan** : Comment les caractéristiques comportementales et le type d'organisation sociale sont sélectionnées et s'adaptent à certains facteurs écologiques. (D'après Fox, 1975).

Des différences de comportement social et de tolérance de proximité sont apparentes chez les différents types de canidés quand ils sont mis en captivité ensemble. Eisenberg (1966) postula que différentes espèces de rongeurs ont différents seuils de sensibilité au regroupement expérimental selon leur état solitaire, semi-solitaire, ou communal.

Le tempérament change et ce changement marqué dans la tolérance de proximité peut apparaître dans le type II au moment de la puberté, qui disperse effectivement la portée. On observe une augmentation de interactions agressives au moment de la puberté (Lagerspetz et Talo, 1967).

Il est clair que des études comparatives sur les interactions dyadiques peuvent mener à des conclusions préliminaires à travers les espèces. Butterfield, en 1970, conclut que :

« La formation et le maintien d'une unité dyadique à travers un système social pose des problèmes particuliers qui semblent aboutir à un certain respect aussi bien en un lien adulte hétérosexuel que pour le lien parent-jeune. Cela inclut : le maintien d'une proximité spatiale, la facilitation sociale dans des activités variées, le comportement après la séparation, le comportement de maintien de l'attachement, le comportement de réunion, et le comportement de protection ou de défense. »

Les facteurs qui mènent à la rupture du lien de couple chez les canidés de Type I comme le renard roux, et ceux qui contribuent au lien de pack ou d'allégeance chez le loup, (totalement indépendants des affiliations hétérosexuelles, mais très probablement basés sur une socialisation

précoce), restent à explorer (Fox, 1975). La formation d'un lien de couple peut être essentiel pour l'élevage des jeunes, les deux parents coopérant dans l'alimentation de la portée. Quand la nourriture est abondante, la femelle seule peut subvenir aux besoins de ses petits de façon adéquate, et la polygamie est fréquente. Leyhausen, en 1965, dans sa discussion sur l'organisation sociale chez les mammifères solitaires, (qui concerne principalement le chat domestique) donne un aperçu pertinent pour la compréhension de l'organisation sociale des Canidés de Type I. Il note que les territoires et les domaines de chasse se chevauchent, et que le comportement territorial implique une certaine forme de communication qui est d'abord olfactive (marquage). Il explore certains facteurs « socipètes » opérants dans les espèces nommées « solitaires ». Cela implique l'usage commun de sentiers ou de piste, sur lesquelles des marques odorantes donnent une information sur l'occupation, ou sur le caractère récent de l'occupation.

Après avoir développer en détail les trois types de Canidés décrits par Fox, nous allons tenter de comparer les différentes caractéristiques biologiques et comportementales des canidés et des félidés.

D) LES SOCIETES DE CANIDES ET DE FELIDES

Nous essayerons ici de faire une comparaison de l'organisation sociale des canidés et félidés d'un point de vue évolutif.

1) Les Félidés :

a) Comportement de chasse et alimentation

Les Félines 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 & Eisenberg, 1973).

Leur mâchoire tronquée, leurs longues canines, leurs antérieurs puissants et leurs griffes rétractiles les rendent capables de tuer rapidement, dès qu'ils sont en contact avec la proie. Les félines saisissent généralement leur proie à la tête ou par le cou, et les tuent en brisant leur crâne ou en séparant les vertèbres (d'une morsure dorsale). Souvent cependant, les grands félines tuent la proie par suffocation, en saisissant la gorge en partie ventrale.

La première étape de la chasse consiste en une approche furtive, utilisant principalement l'audition et la vision, puis ils s'abattent sur la proie et la heurtent. Excepté les guépards, les félines poursuivent rarement leur proie sur de longues distances, bien qu'ils puissent faire une petite course rapide avant de la heurter.

La nature arboricole de nombreux félines peut augmenter le variété des proies disponibles (par rapport aux canidés), au moins quand ils habitent des zones arborées. Contrairement aux Canidés de moyenne et petite taille qui mangent souvent des fruits et de la végétation, les petits et grands félines sont presque entièrement carnivores ; ainsi, ils peuvent être considérés comme des « mangeurs » plus spécialisés que les canidés (Kleiman & Eisenberg, 1973).

La plupart des félins semble avoir évolué tout d'abord comme des chasseurs et « mangeurs » solitaires. La chasse coopérative, comparable à celle trouvée chez les canidés, n'est pas observée chez les félinés. Le lion peut montrer une chasse coopérative, donc plus efficace, mais la mise à mort est généralement réalisée par un seul individu. Les lions se nourrissent de façon communale sur une carcasse, bien que cela se fasse typiquement de façon très compétitive, avec de nombreux grognements, grondements et disputes (Kleiman & Eisenberg, 1973).

La prise de nourriture n'est ni aussi communale, ni aussi stéréotypée chez les félinés que chez les canidés. Les léopards peuvent hisser une carcasse sur les branches d'un arbre, et les chats domestiques, les léopards et les pumas peuvent recouvrir de feuilles, de brindilles et de terre une proie avec un mouvement de « swiping » des pattes avant, similaire à celui employé par le chat domestique pour recouvrir ses fèces.

Les grands félins restent généralement près de la carcasse pendant quelques jours, et la consomment à loisir. Comme la plupart des grands félins ont peu de compétiteurs dans le même habitat, qui pourraient régulièrement leur voler leur proie, ils ont moins besoin de cacher leur nourriture. Le guépard est une exception parmi les grands félins, car on lui vole fréquemment sa proie, cependant il n'a pas été rapporté qu'il cache ses proies (Kleiman & Eisenberg, 1973).

Chez les petits félins, la proie est probablement consommée en un seul repas.

b) Comportement reproducteur :

Les femelles des félins domestiques sont à ovulation provoquée. Les félins domestiques et les espèces sauvages captives montrent une période d'œstrus étendue de 6 à 7 jours. Elles peuvent avoir plusieurs chaleurs pendant le cycle annuel ou être à cycle polyœstrien saisonnier.

La cour chez les félins est relativement brève, un mâle s'associant rarement avec une femelle plus de 4 ou 5 jours.

La femelle réceptive est localisée par le mâle au moyen des odeurs, et souvent par un appel caractéristique produit par la femelle. Avant et après l'accouplement, un comportement ritualisé de menace peut être vu chez la femelle, qui frappe le mâle avec ses antérieurs. Si le mâle est intimidé, un accouplement fructueux ne peut avoir lieu.

Quand elle est réceptive, la femelle féline va s'accoupler plusieurs fois sur une période d'environ 48 heures. Les femelles réceptives exhibent une lordose caractéristique essentielle à un accouplement concluant.

Le nombre relativement grand des copulations durant l'œstrus chez le chat domestique est en relation avec l'induction de l'ovulation. L'ovulation chez les félins est déclenchée par les impulsions du vagin pendant la stimulation de l'intromission.

La durée de gestation est de 2 à 3 mois et demi. La taille des portées est de 1 à 5 petits (oit en moyenne 3). La taille des portées est plus petite que chez la plupart des carnivores morphologiquement semblables, incluant les canidés, et est sans aucun doute une autre spécialisation des félinés. De plus, les jeunes félins naissent à un stade légèrement plus précoce que ce n'est le cas chez les canidés (Kleiman & Eisenberg, 1973).

Différents facteurs peuvent avoir influencé la taille relativement plus petite de la portée. Premièrement, les félinés sont saisonniers ou polyœstrien annuel, donc ils ont l'opportunité d'élever une seconde portée si la première meurt. Cette évolution se fait en zone tropicale humide, où la saison d'accouplement est moins bien délimitée qu'à des latitudes plus élevées. Deuxièmement, là où l'habitat est forestier, certaines espèces de félinés peuvent avoir une alimentation de base plus diversifiée. Ainsi, les chatons peuvent bénéficier d'une nourriture suffisante pendant une plus grande partie de l'année que chez les canidés. Enfin, la femelle ne reçoit pas d'aide du mâle pour approvisionner les jeunes, et doit donc faire face à l'élevage de sa progéniture et leur apprendre à chasser, sans l'assistance d'autres adultes. (Le lion est une exception) (Kleiman & Eisenberg, 1973).

Chez les félinés, les soins aux jeunes couvrent une longue période. Les félinés ne creusent pas de terriers, mais les chatons naissent généralement en un lieu retiré assez protégé (une crevasse, un tronc d'arbre creux, une caverne ou un repère dans un arbre). A la naissance, la mère doit apporter de la nourriture aux chatons, ou si la proie est trop grosse pour être traînée jusqu'au repère, elle conduit la portée à elle. Plus tard, les jeunes apprennent à chasser et restent donc près de la mère (Kleiman & Eisenberg, 1973). Puis, éventuellement, ils partent ou sont chassés du territoire.

c) Structure sociale

L'efficacité du comportement de chasse et d'alimentation des félinés a dû promouvoir le développement de l'usage plus ou moins exclusif d'un territoire et de la condition solitaire.

Le chat domestique, le lynx, le puma, le tigre, le guépard et le léopard sont essentiellement solitaires, pendant la plus grande partie de leur cycle. Ainsi, le principal groupement social chez la plupart des félinés consiste en la mère et sa progéniture.

Le lion est le seul félin montrant des tendances sociales qui résultent en la formation de groupes de mâles et de femelles connaissant l'autre individuellement et qui chassent, mangent et se reposent habituellement ensemble. L'unité de base d'une troupe de lions est constituée de quelques femelles apparentées et de leurs jeunes (Bertram, 1993). Les mâles forment séparément une unité sociale et peuvent être quelque peu indépendants des femelles dans leurs mouvements. L'association de mâles dans une troupe donnée semble dépendre de l'habileté d'un groupe de mâles à repousser les mâles voisins (Kleiman & Eisenberg, 1973). Ainsi, les liens mâle-femelle ne sont pas le facteur clé dans la structure sociale des lions.

Bien que le guépard soit essentiellement solitaire, des groupes de chasse formés d'une femelle et de ses petits ou d'un mâle plus âgé peuvent apparaître.

2) Les Canidés :

a) Comportement de chasse et comportement alimentaire

Les canidés sont une famille primitivement adaptée à une vie rapide, mais ne possèdent pas de spécialisation leur permettant de capturer de grandes proies aussi vite et aussi efficacement que ne le peuvent les félins. Ils ne peuvent pas non plus utiliser les branches d'arbres pour camoufler leur présence. Quand il tue de petites proies (comme des rongeurs ou des lagomorphes), le canidé emploie typiquement un hochement de tête pendant qu'il tient la petite proie dans sa mâchoire. La proie est tuée par ces mouvements vigoureux qui lui écrasent ou lui brisent le cou (Kleiman & Eisenberg, 1973).

b) Comportement reproducteur

Les femelles canidés ont un cycle reproducteur à ovulation spontanée (Asdell, 1964). La plupart des espèces montrent une période de reproduction annuelle restreinte (Kleiman, 1968), mais dans des habitats plus tropicaux, la reproduction peut avoir lieu toute l'année (c'est le cas du lycaon). Excepté pour le chien domestique, un seul oestrus par an semble être la règle. Pendant la saison de reproduction, les interactions mâle-femelle deviennent prolongées et complexes. Quand une femelle est réceptive, elle s'accouple une ou deux fois par jour sur une période de 2 à 5 jours. Cette réceptivité est caractérisée par une posture immobile avec la queue « cassée », et parfois par une lordose.

Les interactions sociales importantes vues chez les canidés pendant la période pré- et post-coït doivent contribuer à la formation du lien de couple.

La gestation dure généralement 2 mois et la taille de la portée est supérieure à celle des félidés, avec un nombre de petit variant de deux à treize, et en moyenne 5 petits par portée.

Chez la majorité des espèces, les soins aux jeunes incluent également l'approvisionnement de la femelle et de sa portée par les autres adultes. Chez les renards, les chacals, et le coyote, c'est le mâle du couple qui assume cette fonction ; tandis que chez les canidés en pack (le loup et le lycaon), plusieurs mâles et femelles peuvent participer à la nourriture des petits si ces derniers les sollicitent. Chez certains canidés (par exemple les genres *Canis* et *Lycaon*) la capacité à régurgiter de la nourriture partiellement digérée aux petits, permet aux parents de les sevrer sans avoir à les conduire à une carcasse ou à ramener la carcasse à proximité du nid. Les petits canidés (renard arctique) rapportent généralement la petite proie au nid.

La participation du mâle ou du groupe à l'élevage des jeunes est adaptative pour deux raisons :

- 1) Cela diminue la pression pour la femelle de devoir fournir suffisamment de nourriture pour une grande portée en croissance,
- 2) Et cela permet une plus grande protection des jeunes, et ainsi, réduit la mortalité due à d'autres grands prédateurs.

La construction du terrier, autre élément important de la reproduction des canidés, est adaptative pour les mêmes raisons que la régurgitation : elle permet une protection des petits et réduit ainsi la mortalité infantile par prédation. Des sites spéciaux peuvent être utilisés pendant plusieurs années pour le nid, comme c'est le cas chez le renard arctique.

La maturité sexuelle est atteinte la première année chez la plupart des petits canidés (comme *Vulpes*) et la séparation de la famille a lieu à ce moment là ou peu après (Storm, 1965). Chez le loup, la maturité des jeunes mâles peut être différée à la troisième année.

c) Structure sociale

Chez les canidés, les adaptations à une vie rapide, la tendance à des habitudes alimentaires omnivores, et la grande taille de la portée, permettent et promeuvent le développement de tolérance entre les sexes. Ainsi, un lien de couple permanent ou saisonnier semble être la base du groupement social dans cette famille (Kleiman & Eisenberg, 1973). Dans plusieurs espèces, la chasse coopérative et la vie en groupe ont évolué comme une réponse adaptative à la présence de proies de grande taille (loup, dhole, lycaon) qui ne peuvent pas être tuées par un seul individu. Pour que la chasse coopérative et la vie en groupe aient lieu, il faut qu'il existe une tolérance

pendant la chasse et l'alimentation, une caractéristique qui est retrouvée même chez les canidés semi-solitaires. Les packs sont probablement formés à partir de l'association continue d'une famille après le sevrage des petits et non pas par l'association d'individus inconnus.

Un examen de l'organisation sociale du loup et du lycaon, (Kleiman & Eisenberg, 1973) suggère quelques différences intéressantes, qui peuvent avoir résulté de leur évolution indépendante en pack chasseur, et de différentes pressions sélectives.

Les packs de loup sont organisés en deux hiérarchies distinctes, mâles et femelles. La hiérarchie mâle est typiquement linéaire et bien différenciée alors que la hiérarchie des femelles est plus ambiguë (en dehors de la saison de reproduction) pour les rangs inférieurs aux femelles α et β . Le sexe ratio est approximativement égal et la plupart des packs se constituent de moins de sept animaux (Mech, 1970).

Le loup mâle dominant patrouille le territoire, dirige le pack, et exhibe des postures de dominance envers les mâles subordonnés. Les mâles subordonnés aussi bien que les femelles peuvent faire preuve d'une « soumission active » envers le mâle dominant. Avant la saison de reproduction, les interactions sociales et antagonistes augmentent dans les deux sexes (Kleiman & Eisenberg, 1973). Des préférences d'appariement apparaissent, mais le mâle et la femelle dominants peuvent inhiber les activités reproductrices des subordonnés. En général, une seule femelle se reproduit, même si quelques packs ont été vus avec plusieurs femelles gestantes (Rausch, 1967). La taille des portées atteint en moyenne quatre ou cinq petits avec une légère prépondérance de mâles (Mech, 1970).

Chez le lycaon, les mâles adultes sont plus nombreux que les femelles dans la majorité des packs. De plus, le sexe ratio des portées favorise aussi fortement les mâles. Cependant, on ignore si les mâles sont plus nombreux à la naissance ou si il existe une différence de mortalité post-natale.

Le lycaon et le loup diffèrent également dans la taille moyenne de portée (quatre à cinq petits par portée pour le loup ; six à sept pour le lycaon et parfois jusqu'à seize petits) (Kleiman & Eisenberg, 1973). Puisque le sexe ratio et le nombre de petits survivants contribuent à la taille et à la composition du pack, les packs de lycaons sont plus grands et plus biaisés en faveur des mâles que ne le sont les packs de loups.

Bien qu'on croyait initialement que les packs de lycaons manquaient d'organisation hiérarchique, Khüme (1965), et van Lawick et Goodall (1971) ont montré que les femelles sont organisées en une hiérarchie linéaire stricte pendant la saison de reproduction. Les relations entre mâles sont plus ambiguës, même s'il existe généralement un mâle dominant. Cela est différent de

ce qui est décrit chez le loup. De plus, la femelle dominante reproductrice lycaon n'inhibe pas seulement le succès reproducteur des mâles subordonnés en les attaquant, en les chassant du pack et en tuant leurs petits, mais elle peut aussi demander l'aide de mâles adultes pour cette tâche. La femelle dominante peut aussi empêcher les mâles adultes de régurgiter de la nourriture à un mâle subordonné ou à ses petits.

L'existence d' :

- a) une hiérarchie stricte des femelles avec un fort degré d'agression entre femelles,
- b) une grande taille de portée,
- c) et un sexe ratio biaisé en faveur des mâles,

peut être mis en relation avec la méthode d'exploitation de l'habitat des lycaons. Les packs de lycaon sont nomades, et couvrent de grandes surfaces pour maintenir un contact avec les proies nomades. Pourtant, quand il élève des petits, un pack doit restreindre ses mouvements, et le nombre de proies potentiel peut diminuer parallèlement (Kleiman & Eisenberg, 1973). Pour minimiser le temps total passé à s'occuper des jeunes, deux solutions existent. Les femelles peuvent devenir synchronisées dans leurs cycles reproducteurs, de façon à ce que les naissances aient lieu en même temps ; la phase d'élevage peut ainsi être réduite à environ 6 semaines. Ou bien seule une femelle peut se reproduire, et la taille de la portée augmente. Le lycaon semble avoir opté pour la seconde solution, qui a aussi l'avantage de réduire le nombre de femelles qui doivent être nourries. Cependant, le principal rôle du mâle et des femelles subordonnées du pack est d'approvisionner et de protéger la femelle dominante et sa portée. Ainsi, chez le lycaon, les agressions mâle-mâle sont limitées comparé au loup, et les agressions femelle-femelle sont plus importantes (Kleiman & Eisenberg, 1973).

Donc, deux variations de structure sociale sont montrées par les packs de canidés. Ces variations des mécanismes sociaux ne reflètent pas des différences absolues. Clairement, dans les deux systèmes, les femelles reproductrices sont dépendantes de l'approvisionnement par le pack pour les assister dans l'élevage des petits encore très dépendants.

La taille plus conséquente des packs de lycaons par rapport aux packs de loups peut être une adaptation anti-prédateur. Les lycaons vivent typiquement dans des zones également occupées par d'autres grands prédateurs tels que la hyène (*Crocuta crocuta*) ; un pack plus grand peut être capable de protéger ses proies plus efficacement (Estes, 1967)

3) Structure sociale et comportement : Comparaison

En comparant l'organisation sociale et les mécanismes de communication des Félidés et des Canidés, trois questions distinctes doivent être posées :

- 1) À partir de quel système social de base a évolué une organisation sociale donnée ?
- 2) Quels facteurs environnementaux, comportementaux, et historiques influencent la tendance au groupement chez une espèce donnée ? Vraisemblablement certains facteurs vont limiter chaque tendance à la formation d'un groupe, tandis que d'autres vont au contraire permettre ou promouvoir un tel développement.
- 3) Quels sont les principaux mécanismes d'échange d'information dans différents habitats et chez des systèmes sociaux différents ?

a) A partir de quel système social de base a évolué une organisation sociale donnée ?

En ce qui concerne le système social de base des canidés et des félidés, il faut tenter une reconstruction. Les carnivores primitifs existaient probablement à de plus faibles densités, et étaient en compétition pour la nourriture et l'espace. Les mâles et les femelles devaient occuper des territoires différents, qu'ils défendaient des intrusions par des adultes du même sexe. La femelle élevait son petit seule, et la famille se séparait pendant ou juste après le sevrage, quand la portée commençait à entrer en compétition avec la mère pour la nourriture (Kleiman & Eisenberg, 1973). De plus, l'agression intra-portée apparaissait probablement tôt et aidait à la dispersion des membres du groupe familial (Eisenberg, 1966). Une léger progrès de cette condition solitaire et territoriale a du avoir lieu, quand un ou plusieurs territoires de femelles ont commencé à être entourés par le territoire d'un seul mâle. Dans ces conditions, un mâle adulte pouvait ensemençer plus d'une femelle, en excluant les autres mâles du territoire ; il pouvait réduire la compétition pour les ressources utilisées par les femelles gestantes ou allaitantes. Chez ces espèces solitaires,

le comportement d'affiliation sera uniquement rencontré pendant la phase d'élevage parental, ou pendant la saison des accouplements (Eisenberg, 1973).

De tels systèmes sont retrouvés de nos jours chez de nombreux félidés, comme c'est le cas chez le bobcat, le lynx, le tigre, le léopard, et le puma. Cependant peu d'informations sont disponibles sur la plupart des petits félins, leur organisation sociale rentrant probablement dans cette catégorie. Des liens préférentiels peuvent émerger si un couple donné a des territoires qui se chevauchent, et s'accouple pendant plusieurs saisons de reproduction ; cependant, un lien fidèle entre un mâle et une femelle participants à des activités mutuelles autres que l'accouplement tout au long du cycle annuel, ne se développe pas ; en effet, il s'est produit très rarement dans la classe des Mammifères (Eisenberg, 1966).

Etant donnée la rareté d'un lien fidèle chez les félidés, des organisations sociales complexes ne peuvent pas avoir dérivé à partir d'un couple et de sa progéniture. Chez les lions, l'unité sociale de base d'une troupe s'est développée à partir d'une tolérance croissante parmi les femelles, basée sur l'association continue d'une lionne et de ses filles matures. Cependant, chez le guépard et le lion, des petits groupes de mâles existent aussi, et sont probablement composés de fratries en croissance et plus mures. L'existence de ces groupes de mâles et de femelles implique le développement d'une plus grande tolérance que celle qui existe en général chez les autres félins, entre les adultes et les jeunes. L'amélioration de l'efficacité de la chasse permise en groupe a sans doute également contribué à leur évolution.

Contrairement aux félidés, la structure sociale de base des canidés consiste en un lien persistant où le mâle s'implique dans l'élevage des jeunes (*Vulpes*, *Canis*, *Alopex*, *Dusicyon*) et le couple continue à bien interagir après la saison d'accouplement. Chez le renard roux et le renard arctique, la fréquence et l'intensité des interactions décroissent sans doute pendant les mois d'hiver, mais il est improbable qu'elles disparaissent totalement. L'occurrence répandue d'associations en couple à long terme, chez les petits canidés d'aires géographiques très séparées, suggère, soit un remarquable cas d'évolution parallèle, soit que le lien de couple et l'approvisionnement par le mâle est un caractère relativement « ancien » de l'histoire évolutive des canidés (Kleiman & Eisenberg, 1973).

L'organisation sociale des packs (loup, lycaon, dhole, et chien des buissons) a probablement évolué à travers l'interaction continue des parents et des jeunes après le sevrage, une condition qui s'applique aujourd'hui occasionnellement pour le chacal doré ou asiatique et le coyote. Cela impliquerait une réduction de l'agressivité au sein du couple après l'accouplement (qui peut avoir dérivé en partie de la tolérance existante pendant la chasse communautaire), une

démonstration soutenue de comportement d'affiliation, ainsi que l'établissement précoce de relations dominant-dominé ritualisées au sein de la portée. Ce dernier élément apparaît chez le loup comme chez le coyote à l'âge de 30 jours environ (Kleiman & Eisenberg, 1973). De plus, les parents doivent faire preuve d'une tolérance soutenue envers les jeunes après le sevrage. La quémande infantile de nourriture rencontrée chez les loups juvéniles, ou chez les adultes et juvéniles lycaons, semble être une méthode pour réduire la compétition pour la nourriture entre tous les membres de la famille. Les adultes attendent habituellement que les juvéniles aient mangé avant de se nourrir eux même. Chez les lycaons les mâles adultes et les femelles subordonnées vont même régurgiter de la nourriture pour la femelle gestante quand elle les sollicite (Khüme, 1965).

Ainsi, les structures sociales complexes qui ont émergé chez les canidés et les félidés semblent avoir dérivé de différentes sources, c'est à dire, le lien de couple et la famille mère.

b) Quels facteurs environnementaux, comportementaux, et historiques influencent la tendance au groupement chez une espèce donnée ?

Vraisemblablement certains facteurs vont limiter la tendance à la formation d'un groupe, tandis que d'autres vont au contraire permettre ou promouvoir un tel développement.

Qu'est-ce qui influence les tendances au groupement ?

Il est probablement raisonnable de dire que les habitudes alimentaire et de chasse sont les majeurs facteurs influençant le développement de structures sociales complexes au sein de ces deux familles.

Chez les félidés : 1) l'évolution de techniques de chasse spécialisées qui requièrent l'obscurité pour réussir, et 2) le maintien d'un régime presque exclusivement carnivore ont probablement favorisé une existence solitaire. Il en résulte que la plupart des félidés adultes sont intolérants vis-à-vis des adultes du même sexe, et possèdent des territoires qui ne se chevauchent pas, ou qui sont séparés temporellement, quand il y a chevauchement de l'usage fait de ce territoire (Kleiman & Eisenberg, 1973).

Comme les canidés ont des habitudes plus omnivores (à l'exception du lycaon) et sont moins spécialisés dans leurs techniques de capture de proie, ils prennent ce que les opportunités alimentaires leur offrent, que ce soit des charognes, des déchets, des fruits charnus, ou des petits rongeurs (Kleiman & Eisenberg, 1973). Quand ils chassent, c'est souvent par des poursuites sur de

longues distances. Ces éléments ont plusieurs applications pour la formation d'interactions sociales :

1) les espèces semi-solitaires peuvent se réunir et s'alimenter de façon communale sur de grandes ressources isolées de nourriture et, pour prendre l'avantage sur une telle source alimentaire, un certain degré de tolérance sociale est nécessaire. (On peut également remarquer que les chats domestiques se réunissent aussi occasionnellement en groupe d'adultes, mais pas pour se nourrir, (Leyhausen, 1965)). Pourtant, les caractéristiques d'affiliation spécialisées ne sont pas nécessaires, les comportements pour clarifier les relations de dominance-subordination étant avantageux et sélectionnés pour ça ;

Et 2) le fait que l'obscurité ne soit pas essentielle pour chasser en de longues courses-poursuites donne aux canidés un avantage particulier quand ils s'engagent dans des chasses incluant plus d'un animal. Il existe des données sur ces chasses coopératives pour le chacal asiatique, le chacal à dos noir, le coyote, le loup, et le lycaon (Kleiman et Eisenberg, 1973). Pendant ces chasses, au moins un des prédateurs est souvent en pleine vue ou du moins perçu par la proie.

Dans les chasses coopératives du lion reportées par Schaller et Lowther (1969), la proie était au courant de la présence d'au moins quelques lions à l'approche. Cependant, ces lions, qui ont été décrits chassant coopérativement, vivent en un lieu (le parc National du Serengeti en Tanzanie) où la densité des proies est si élevée que l'obscurité peut être moins importante pour la réussite de la chasse.

Ainsi, la socialité est promue quand l'efficacité de l'alimentation est augmentée par :

- 1) une poursuite coopérative ou une attaque en groupe qui accroît le pourcentage de mise à mort réussies ou qui permet la capture d'une plus grande proie, ou
- 2) une alimentation communale sur des sources de nourriture isolées.
- 3) un groupe social qui peut aussi fonctionner pour protéger une carcasse des autres prédateurs (par exemple chez le lion et le lycaon, (Estes, 1967)).

Les caractéristiques de base de la chasse et de l'alimentation et les tendances à la socialité qui en résultent vont ensuite être influencées par la densité de proies (voir Partie III).

Chez les canidés en pack, il existe une tolérance envers les sub-adultes, qui peut être encouragée par une maturité sexuelle différée des mâles par rapport aux femelles. Chez le loup, les femelles procréent à 20 mois (Rausch, 1967). Pourtant les mâles, pouvant atteindre la maturité

sexuelle au cours de leur deuxième année, l'atteignent plus souvent durant leur troisième année (Zimen, 1971). Cela laisse un temps suffisamment long pour que la différenciation des rôles soit stabilisée, avant que la rivalité pour les femelles n'apparaisse.

Ainsi, malgré une grande densité de proie dans un habitat ouvert de prairies, qui a permis le développement de la socialité chez certains félidés, cette tendance est moindre que chez les canidés, puisque les interactions agressives diminuées entre adultes associés, la formation de liens semi-permanents ou permanents, et le développement de comportements spécifiques pour maintenir la cohésion entre les individus, sont moins bien développés. Par ailleurs, les groupes sociaux de lions ne présentent ni un degré élevé d'intégration des deux sexes, ni une division claire du travail au sein de la troupe.

Comme pour les lions, l'évolution de la socialité chez la hyène tachetée (*Crocuta crocuta*) peut avoir été influencée par une forte densité d'espèce de gibier dans un habitat ouvert puisque les espèces non adaptées à la savane *Hyaena hyaena* et *Hyaena brunnea* ne sont pas sociales. Bien que les groupes sociaux de *Crocuta* soient matriarcaux comme les lions, et soient donc dérivés d'une famille mère, les signaux sociaux employés sont totalement différents (Kruuk, 1966).

Chez les canidés et félidés, un autre avantage sélectif à la formation de groupe résulte de la protection possible des jeunes qui est permise par le groupe lui-même. Pour un grand fauve comme le lion dans une région de forte densité prédatrice, la mortalité infantile par la prédation est fréquente, car les jeunes ne sont pas gardés en sécurité dans le nid, et ils doivent suivre leur mère très tôt pour obtenir de la nourriture (les jeunes canidés peuvent être nourris de viande régurgitée). Donc, le développement de l'organisation sociale chez le lion a dû être favorisé par la réduction de la mortalité infantile, grâce à l'association prolongée de femelles adultes, une fois que cette espèce a vécu sous de grandes densités. Mais, pour les petits félins forestiers, se nourrissant de petites proies dispersées, c'est manifestement un avantage sélectif d'être solitaire, nocturne et dispersé.

c) Quels sont les principaux mécanismes d'échange d'information dans différents habitats et dans des systèmes sociaux différents ?

L'état présent des hypothèses concernant la complexité sociale et la complexité des systèmes de communication mammifères doit être considéré. Comme nous l'avons abordé dans le chapitre I, Kleiman (1967) et Fox (1971) ont montré que, parmi les canidés, certaines espèces qui

vivent en groupes sociaux permanents, (essentiellement les chasseurs en pack), montrent un plus grand éventail et une plus grande complexité de signaux de contact rapproché (en particulier les signaux visuels) que les espèces plus solitaires. Pour preuve, ces deux auteurs présentaient le loup comme le principal exemple d'animal grégaire avec des postures corporelles complexes qui, associées à des expressions faciales, peuvent communiquer à un congénère certaines informations telles que l'humeur et le statut social (Schenkel, 1948). Le renard (*Vulpes et Alopex*) étant plus solitaire, possède des postures plus ritualisées et moins variées pour exprimer des relations de dominance-subordination (Eisfeld, 1966).

Quoiqu'il apparaisse qu'une telle différenciation soit apparue pendant l'évolution sociale des canidés, la généralisation ne peut pas être confirmée tant que certaines questions restent en suspend. Une comparaison des mécanismes de communication des canidés et félidés clarifiera le problème même s'il n'en fournira pas les solutions.

Un des premiers points à aborder est quelle quantité d'information est réellement reçue et interprétée par le récepteur présumé au cours d'une rencontre. Une telle considération de la transmission d'information doit inclure l'information potentielle transmise, pas seulement dans les signaux visuels mais aussi dans les urines, les fèces, et autres marques odorantes, aussi bien que dans les vocalisations et les stimuli résultants de contacts tactiles (Kleiman et Eisenberg, 1973).

Des données quantitatives ne sont pas disponibles dans toutes les familles ; ainsi, quand un loup se tient debout la queue relevée, la fourrure hérissée, et les oreilles redressées avec le regard dirigé vers l'avant tandis que sa face est ridée par un grognement, on ne sait pas si tous ces mouvements ou seulement deux ou trois composantes sont perçues. Nous ne savons pas quelle sorte d'information est obtenue d'une marque odorante ou d'un cri. On présume que tous sont des signaux mais nous ne pouvons pas encore évaluer l'importance de chacun pour l'individu qui semble y répondre ou les recevoir. En fait, le loup informe de ses motivations. Nous tentons de corréler le rendement présumé de l'information et la valeur du signal avec un contexte interactionnel donné et supposons que ce que nous percevons (au moins) est perceptible par un autre animal (Kleiman et Eisenberg, 1973).

Ces suppositions inexplorées doivent être gardées à l'esprit en particulier pour cette comparaison canidés/félidés, car la vision des formes, bien développée chez le félin, lui permet de percevoir des expressions faciales plus subtiles que ne le peuvent les canidés. A l'inverse, le sens de l'odorat supérieur du chien lui offre une information plus utile et plus variée d'une marque odorante qu'au chat.

Un autre problème apparenté concerne le nombre minimum de signaux et de traits comportementaux dont une espèce a besoin pour se reproduire, élever ses petits et promouvoir la survie du groupe. Moynihan (1970) suggéra que ce nombre est compris pour la plupart des vertébrés entre 16 et 35. Chez les félidés, qui montrent généralement une adaptation à l'existence solitaire, il existe beaucoup de comportements apparemment sociaux en dehors du contexte de reproduction (Kleiman et Eisenberg, 1973). Les chats domestiques par exemple, présentent de nombreux comportements promouvants le contact, comme les miaulements, les postures de la queue, le frottement des joues contre un congénère (allo-marquage) ou le léchage de ce dernier. De plus, leurs postures corporelles agonistes et les expressions faciales renferment aussi un système gradué avec beaucoup d'informations potentielles (Leyhausen, 1956a, b). Une comparaison des expressions faciales du chat avec celles du loup, ne révèle pas de différence significative dans le nombre de signaux visuels agonistes qui sont sûrement plus opérants durant des rencontres rapprochées (Schenkel, 1948, Leyhausen, 1956 b). La face du chat montre des changements moins exagérés que celle du loup (pour nous), mais nous ne savons tout simplement pas quelle efficacité a un signal comme la variation du diamètre pupillaire pour un félidé récepteur dans un système de communication. Les changements de taille de la pupille transmettent une information qui n'est pas disponible pour un canidé car un museau plus long et une couleur irienne plus sombre tend à rendre la pupille moins visible (Kleiman et Eisenberg, 1973).

Si l'on réexamine les signaux visuels chez les canidés, on découvre d'autres paradoxes. Les chacals dorés et les coyotes (tous deux espèces en couple) semblent exhiber des expressions faciales, des mouvements de queue et des postures aussi complexes que celles du loup (Kleiman et Eisenberg, 1973). Au contraire, le lycaon, vivant en pack permanent, manque de plusieurs éléments dans ses expressions faciales, en particulier pendant la phase de menace (Kühme, 1965). Cela peut être dû au fait que l'affichage et la reconnaissance du rang n'apparaît pas être la principale force cohésive dans les packs de lycaons (Kühme, 1965) et que la situation de menace n'a pas souvent lieu au sein du pack.

Cela amène à une question : est-ce que la qualité ou la quantité d'information échangée est plus importante sous différentes conditions d'intégration sociale ? Doit-on faire plus attention au nombre de signaux exposés par une espèce ou à la fréquence avec laquelle ils sont exposés et le contexte dans lequel ils ont lieu ? Dans la vie sociale hautement évoluée des packs de lycaons, un

comportement majeur qui promeut la cohésion sociale est la réponse de quémante soumise de nourriture, dérivée de la quémante de nourriture infantile (Kleiman et Eisenberg, 1973). Ce trait est présent fréquemment pendant les rencontres sociales comme le « salut » (Kühme, 1965). C'est une caractéristique mais elle peut avoir une fonction aussi importante dans le pack que le nombre d'expressions faciales, la queue, les oreilles et les mouvements corporels du loup.

Pour résumer, il apparaît que l'hypothèse selon laquelle une structure sociale plus complexe nécessite une augmentation de la quantité des signaux de contacts rapprochés, doit être réexaminée, peut-être en changeant l'accent mis sur « combien » de signaux en « quelle sorte de signaux ». En outre, on doit reconnaître l'importance du contexte de manifestation de ces signaux, autant que considérer la différence de fréquence avec laquelle un contexte donné apparaît quand le cycle de vie d'un loup est comparé, par exemple, avec le cycle de vie d'un lycan (Kleiman et Eisenberg, 1973).

Finalement, une plus grande attention doit être portée à l'estimation de la quantité de transfert d'information ayant lieu dans une situation de rencontre. L'attention des chercheurs doit se focaliser sur toutes les formes d'échange d'information, incluant les signaux olfactifs, vocaux, et tactiles aussi bien que des expressions visuelles plus familières.

4) Bilan

L'approvisionnement de la femelle et du jeune par le mâle est une caractéristique assez propres à la famille des canidés, même dans les espèces qui ne forment pas de pack, par exemple le renard arctique et le renard roux. L'approvisionnement et l'existence d'un lien de couple sont probablement des caractéristiques phylogénétiques anciennes chez les canidés, qui contribuent à l'élevage réussi des portée, souvent grandes, mises au monde par les femelles. Chez les canidés, une sélection pour la formation de plus grands groupes sociaux a eu lieu et a influé sur le système social existant, c'est à dire, le couple et sa progéniture. Les observations sur le comportement naturaliste des félidés, provenant de sources différentes, n'indiquent pas de lien de couple ou de contact privilégié au sein du couple pendant l'élevage des jeunes. Excepté pour Young (1958), le mâle parent n'approvisionne pas la femelle et les petits ; de là, quand la sélection pour la formation de groupes a été favorisée chez les félidés, la sélection a du agir sur la femelle et sa portée, en tant qu'unité sociale de base. Ainsi, chez le chez le seul félidé vraiment social, le lion, la femelle élève toujours son petit seul et reçoit relativement peu d'assistance de la part des autres adultes membres de la troupe.

III) CONTRAINTES ECOLOGIQUES A

L'EMERGENCE DE LA SOCIALITE

Après avoir vu les différents traits d'histoires de vie et donc les contraintes phylogénétiques, nous avons perçu que ce ne sont pas les seuls facteurs influençant l'émergence de la socialité. Il faut maintenant détailler les apports de l'écologie à cette étude.

“It is important that we recognize at an early stage in the accumulation of comparative studies of social organization that there *may* be no such thing as a normal social structure for a given species, and that a description of social organization is only useful if accompanied by a description of the environment in which it occurs.” (Rowell. (1969) p301)

L'étude comparative du comportement social doit tenir compte du milieu dans lequel l'animal se trouve :

“That for the valid investigation of some problems in comparative behavior it is obligatory not only to study “animals as whole” but to observe whole animals in natural, organized undisturbed groups living in that environment which operate selectively on the species and to which the species is fittingly adapted.” (Carpenter (1942) p 177).

Nous envisagerons d'abord les différentes contraintes intervenant. Puis, nous nous intéresserons plus particulièrement aux Pinnipèdes qui ont la particularité de vivre dans deux écosystèmes : ils se nourrissent sous l'eau et se reproduisent sur terre.

A) CONTRAINTES :

Elles comprennent le régime alimentaire, le climat, la saturation de l'habitat, la distribution et la disponibilité de la nourriture.

1) Le régime alimentaire

Lorsque la nourriture est très dispersée mais que chaque produit est relativement riche en substances nutritives, l'espèce tend à être solitaire.

Quand la nourriture se rencontre non pas en masse compacte, mais éparpillée de façon aléatoire dans l'espace et dans le temps, il peut devenir avantageux pour l'individu de rechercher sa nourriture en groupe (Poole, 1985).

Parfois des espèces apparentées déploient des stratégies différentes pour se nourrir, et des organisations sociales en relation avec ses stratégies émergent. Bekoff (1977 et 1978) l'a montré chez les canidés africains : seul ou en couple, le chacal africain (*Canis adustus*) chasse des petits mammifères et se nourrit d'œufs d'oiseaux, d'insectes, de charognes et de quelques matières végétales. Le chacal à chabraque (*Canis mesomelas*) chasse souvent en meute de 5 à 7 individus, ce qui lui permet, contrairement au précédent, de s'attaquer à de proies de bonne taille : petites antilopes ou agneaux. Quant au chacal doré (*Canis aureus*), il peut chasser isolément, en couple, ou encore en meute avec femelles et petits. Son type de chasse varie en conséquence : isolément, ils se contente de petits mammifères, tandis qu'en meute, il peut tuer des gazelles de Thomson adultes. Un chien sauvage d'Afrique tropicale, le *lycaon pictus*, chasse en groupes, très organisés, de 2 à 30 individus qui peuvent maîtriser d'énormes proies (buffalos, zèbres, gnous) (Poole, 1985).

2) La prédation

La variation du type et de l'intensité de la prédation peut être déterminante pour de nombreux types de systèmes sociaux. Une modification de l'intensité de la pression prédatrice peut déterminer un changement entre vie solitaire ou en groupe. La vie en groupe impose beaucoup de coûts. Un de bénéfiques les plus clairs, cependant, est l'augmentation de l'efficacité dans la gestion de la pression prédatrice (Hamilton, 1971 ; Bertram, 1978).

La forme que prend la pression prédatrice peut aussi influencer la valeur des groupes sociaux (Patterson, 1965). Cette différence semblant être due aux différences de comportement du prédateur.

Les variations de pression prédatrice peuvent aussi agir comme un déterminant des variations dans les systèmes de soins parentaux. Les aides au nid réduisent le taux de prédation chez les petits des chacals dorés (Moehlman, 1986).

3) Le climat

Il est raisonnable de penser que le climat a une influence sur les sociétés de carnivores, mais les données sont rares. Il joue un rôle sur la production primaire et sur l'abondance des consommateurs primaires. Il influence donc la nature et la quantité des ressources disponibles dans l'habitat.

4) La saturation de l'habitat

De même, les informations sur la saturation de l'habitat sont pauvres en ce qui concerne les carnivores.

Le degré avec lequel l'habitat est saturé par les membres d'une espèce particulière peut être déterminant sur l'expression du système social. Cette variable semble agir d'abord en limitant la dispersion des jeunes (qui restent au nid le temps d'être assez résistants à la prédation).

5) La disponibilité de la nourriture, et la répartition des ressources.

a) Distribution de la nourriture.

Un autre déterminant écologique majeur des systèmes sociaux est la distribution de la nourriture. Brown (1964) montra qu'une clé de la compréhension de la territorialité est le concept de ressources contrôlables, c'est à dire le fait de pouvoir contrôler la nourriture de la façon la plus harmonieuse. La nourriture en tant que ressource est plus facilement défendue quand sa distribution est inégale (Poole, 1985). Ainsi, des territoires d'approvisionnement existent, déterminés en majeure partie par l'inégalité de la répartition de la nourriture. Par conséquent, les variations intra-spécifiques dans la défense (territorialité) ou la non défense d'un territoire, sont souvent attribuables à l'inégalité de la distribution de la nourriture dans ce territoire. Quand la nourriture n'est pas concentrée en un endroit, les individus vivent dans des domaines non défendus. (Woodward, 1979).

L'inégalité de la distribution de la nourriture peut être également un déterminant des systèmes reproducteurs. Le fait que des ressources concentrées permettent à un animal de défendre assez de nourriture pour plusieurs individus, signifie que l'individu peut garder les ressources pour plusieurs accouplements. Ainsi, les mâles peuvent exprimer la polygynie au lieu de la monogamie, et les femelles peuvent exprimer la polyandrie plutôt que la monogamie dans des zones où les ressources sont distribuées de façon plus inégale (Poole, 1985).

Les animaux se reproduisant dans des territoires exceptionnellement riches en nourriture peuvent aussi manifester des systèmes de soins parentaux différents. Quand un parent est capable de contrôler une riche source de nourriture, les autres parents sont capables de s'occuper de leurs petits sans aide. Si un parent cesse d'aider, un système monoparental s'exprime. Souvent, un changement d'un système à deux parents vers un système monoparental accompagne le passage d'un système monogame à un système polygame (Verner, 1964).

b) Stabilité de la distribution de la nourriture

La stabilité de la distribution de la nourriture dans l'espace peut affecter les systèmes sociaux.

Pendant la saison sèche, quand les proies sont concentrées autour des points d'eau, le domaine de chasse des loups est beaucoup plus restreint que pendant la saison des pluies, durant laquelle les packs sillonnent un territoire beaucoup plus vaste (Fox, 1975). Ainsi, l'organisation sociale du dhole et du lycaon peut différer significativement de celle du loup, car dans cette dernière espèce, le pack peut ne pas rester en groupe toute l'année en raison des fluctuations dans la disponibilité de la nourriture.

c) Abondance de nourriture, densité des proies :

L'abondance de nourriture peut être déterminante du système social de différentes manières.

D'une part cela peut agir sur le contrôle de la nourriture. Quand l'abondance de nourriture décroît, on atteint un seuil où les bénéfices de la possession d'un territoire ne compensent plus les coûts en énergie et le risque de prédation. D'autre part, quand l'abondance de nourriture devient élevée, un renversement du rapport bénéfice/coûts a aussi lieu, car les besoins de l'individu sont très vite obtenus, alors qu'il s'approvisionne de ressources non défendues.

La baisse du coût de la compétition pour l'approvisionnement, associée à l'augmentation de l'abondance de la nourriture, a aussi pour effet de diminuer les coûts de la vie en groupe, qui a plusieurs conséquences potentielles pour les systèmes sociaux. La baisse de la compétition pour la nourriture facilite le passage de la vie solitaire à la vie en groupe. Le coût plus faible de la vie en groupe peut également affecter les systèmes reproducteurs et les systèmes de soins parentaux. Par exemple, une plus faible compétition pour la nourriture facilite l'approvisionnement en groupe des femelles mammifères. Cela facilitera aussi la défense d'un groupe de femelles par un mâle, et ainsi favorisera la polygynie plutôt que la monogamie. (Wrangham, 1986). De même, un coût plus faible du groupement favorisera certaines formes de soins communaux des jeunes. Chez la caille

par exemple, cette tendance à élever le couvain de façon communale semble être corrélée à une nourriture abondante.

L'influence des facteurs écologiques, (notamment la taille, la distribution et l'abondance des proies), sur la taille du groupe suscitée à propos du loup, est aussi évidente avec des variations régionales chez le lion. Par exemple, en Afrique du Sud, certaines troupes contiennent plus de 40 individus, tandis qu'au Soudan, où la nourriture est moins abondante, les troupes sont plus petites. (Eloff, 1973). De telles variables écologiques limitent de façon similaire la taille des packs de loups, qui peuvent se dissoudre, les individus chassant alors en solitaire, par paire ou en trio. Le loup montre par conséquent un fort degré de flexibilité dans ses caractéristiques de chasse. Il n'est donc pas limité à une seule niche écologique comme c'est le cas par exemple du renard roux. La sociabilité plus développée du loup lui permet une adaptabilité aux variations régionales et saisonnières de la nourriture (variations en quantité et en répartition) (Fox, 1975).

L'abondance des proies influe sur la mortalité des jeunes. La naissance des jeunes chez tous les canidés a lieu quand la disponibilité des proies est maximale, c'est à dire quand celles-ci élèvent leurs petits et qu'elles sont donc vulnérables. Par conséquent, les petits canidés subissent la plus grande mortalité pendant leur premier hiver, quand les proies sont rares (Fox, 1975).

L'abondance des proies a une influence sur les systèmes d'accouplement et les structures sociales des carnivores. Voyons l'exemple du coyote et du loup.

Occasionnellement, deux femelles de coyote peuvent se reproduire avec le même mâle et partager le même nid. De telles occurrences, possiblement corrélées avec l'abondance de nourriture, montrent à quel point les classifications de Fox sont arbitraires (Fox, 1975). Dans cet exemple, vraisemblablement, deux sœurs ou une mère et sa fille restaient ensemble, partageaient le même mâle reproducteur, le même nid et chassaient sur le même territoire. Sous certaines conditions écologiques ainsi, une certaine flexibilité et une modification du type d'organisation sociale classique de l'espèce sont possibles. Il serait intéressant de mener des études sous des conditions contrôlées. Aussi, des études de terrains sur une même espèce dans des habitats très différents pourraient être engagées, comme cela a été fait par Crook (1970b), chez les Babouins, pour montrer des différences socio-écologiques.

Chez les loups, quand le pack se sépare, un couple creuse un nid et reste relativement sédentaire pendant la période d'élevage des jeunes. Si la nourriture est abondante, le pack peut

rester avec le couple reproducteur et l'assister dans l'élevage des jeunes ; mais si la nourriture est rare, la majorité du pack se déplace. Deux alternatives sont alors possibles : soit le couple et son petit forment un pack séparé, avec une certaine fidélité au pack principal, soit ils se joignent au pack principal l'hiver suivant (Fox, 1975).

Les caractéristiques de base de la chasse et de l'alimentation, et les tendances à la socialité qui en résultent, sont influencées par la densité de proies. Cette densité est déterminée par la capacité d'accueil de l'habitat, qui est elle-même liée à l'importance de plantes qu'il produit. Avec une productivité primaire élevée, comme dans les savanes tropicales, il n'y a pas seulement une forte densité d'herbivores mais aussi une grande diversité des adaptations des herbivores pour se procurer et traiter leur alimentation. De façon similaire, on trouve une diversité accrue du nombre de carnivores (Lamprey, 1964).

Une grande densité d'ongulés dans un habitat ouvert a permis le développement de la chasse coopérative et de la vie en groupe chez les canidés, mais plus spécialement chez les félidés où le lion et, dans une certaine mesure, le guépard forment des groupes sociaux étendus. Il est clair cependant, que la taille et la cohésion d'un groupe social de lions est très dépendante de la disponibilité de la nourriture, et des descriptions du comportement du lion suggèrent que la troupe a évolué seulement récemment, comme une forme adaptative d'organisation sociale. Dans les dunes du Kalahari et les zones montagneuses du Kaokoveld, où l'habitat ne peut pas supporter une importante biomasse d'ongulés, les lions vivent en petites troupes ou sont solitaires (Eloff, 1973).

Même les troupes de lions d'Afrique de l'Est semblent être quelque peu instables. Les mécanismes de communication qui réduisent l'agression intra-groupe, (comme ceux qui existent chez le loup (Mech, 1970)), semblent prendre effet seulement quand l'approvisionnement en nourriture est adéquat. Durant les périodes de privation, les conflits intra-groupe peuvent devenir prononcés (Schenkel, 1966). Il paraît évident que ces agressions ont lieu pendant l'alimentation communale. Schenkel décrit plusieurs cas de mâles adultes tuant des lionnes et des juvéniles, indiquant que l'agression mâle-femelle chez le lion est toujours présente et dans une certaine mesure incontrôlée. Il décrit aussi la tolérance décroissante des mâles adultes envers les petits âgés de 1 an ½ à 2 ans et suggère que cette période (quand la femelle arrête de nourrir ces petits) doit être l'épreuve la plus dure pour le jeune.

Ainsi, la distribution et l'abondance des proies déterminent en partie les structures sociales, les systèmes d'accouplement, la mortalité infantile et les conflits qui peuvent exister chez les carnivores sauvages.

d) Taille des proies :

Il est évident que plusieurs animaux mangent plus vite qu'un seul une proie déterminée, et qu'un groupe donné fait d'autant plus vite disparaître une carcasse que celle-ci est petite. Nous touchons là un des facteurs qui peut intervenir dans la corrélation qui s'établit entre la taille des groupes sociaux de carnivores et la taille des proies habituellement mises à mort. L'autre facteur à prendre en compte est évidemment le bilan énergétique (pour chaque individu et pour le groupe) dans lequel les pertes relèvent de l'action de chasse et de l'action de défense de la proie tuée, les gains relèvent de la prise alimentaire elle-même (Gautier, 1982, voir figure n°9).

6) Bilan de l'influence de l'environnement chez les canidés et les félidés

La formation de groupes chez les canidés et les félidés a généralement eu lieu en réponse aux facteurs environnementaux suivants : une densité en proies élevée et/ou une grande mobilité du prédateur, si bien que les espèces migrantes peuvent être suivies. La sélection favorisa aussi la vie en groupe, quand la chasse coopérative par deux ou plus d'animaux augmente la probabilité de succès de la chasse.

Puisque les félidés ont développé et conservé des spécialisations pour la capture des proies à l'affût, à l'approche, et en attaquant par surprise, de façon précoce dans leur évolution historique (à l'exception du guépard), ils chassent rarement par poursuite.

La chasse par poursuite est toutefois typique des canidés et leur morphologie reflète cette adaptation. De ces stratégies de chasse initiales, la chasse coopérative et la chasse en pack à la vue de la proie ont pu plus facilement évoluer chez les canidés que chez les félidés. Chez les canidés, la poursuite en groupe d'une proie dans des habitats ouverts et la formation de groupes sociaux ont été sélectionnées à plusieurs reprises comme l'indique leur présence dans des zones

géographiquement très différentes, par exemple en Afrique (lycaon), en Antarctique (loup), et en Asie (dhole).

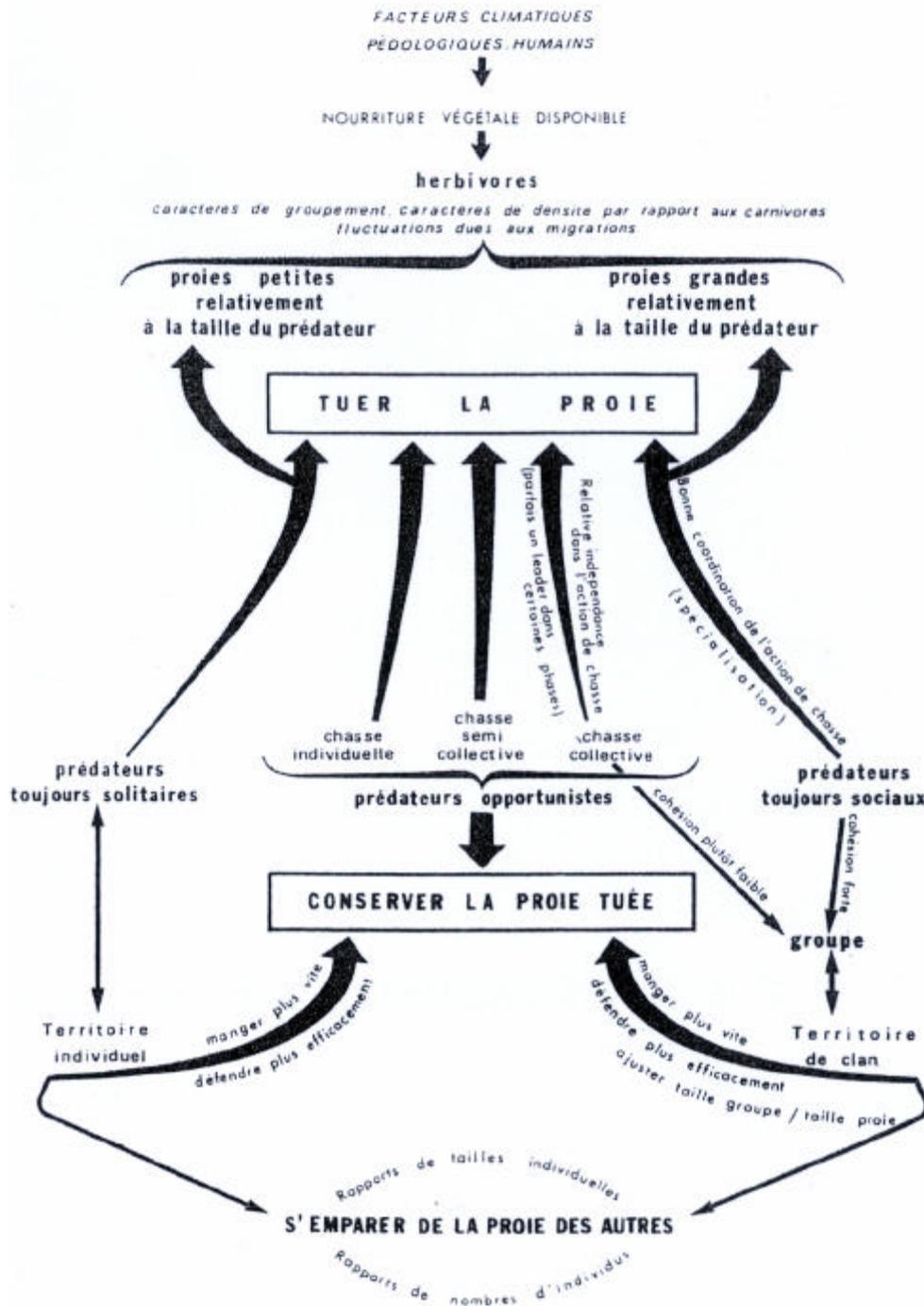


Figure n°9 : **Bilan de l'influence de l'environnement sur la socialité des carnivores.**

Schématisation des principales relations entre, d'une part les facteurs alimentaires et le groupement social des carnivores prédateurs d'antilopes au Serengeti (comme les hyènes tachetées) et, d'autre part, la compétition entre ces prédateurs et leurs modes d'organisation sociale (Gautier, 1982).

Pour conclure, le tableau n°11 montre que les structures sociales généralement admises pour une espèce, varient selon tous les critères évoqués précédemment. Ces observations ont été faites par de nombreux auteurs. Ainsi, les facteurs écologiques interviennent dans l'émergence de la socialité, mais influencent également les variations de cette socialité au sein d'une même espèce.

ESPECE	MODIFICATION SELON LES CIRCONSTANCES
Renard roux	Pas de différence significative connue selon les circonstances
Coyote	Groupe quand une grande charogne est défendue par couples ou en packs ; Groupe quand les agrégations comblent la défense ; Groupe quand ils chassent des cerfs
Loup	Solitaire quand les proies sont rares
Chacal doré	Couples quand la nourriture est dispersée, Pack quand elle est concentrée
Hyène tachetée	Solitaire quand petites proies, nomades et souvent rares, Groupes quand grandes proies, denses et non nomades
Guépard	Groupe quand plus d'un mâle dans la portée
Lion	Solitaire pendant la saison sèche
Chat domestique	Groupe quand la nourriture est abondante, regroupée

Tableau n°11 : Variations du système social en fonction des caractéristiques de l'environnement. (D'après CARO, 1994).

B) L'EXEMPLE DES PINNIPÈDES

Face à des conditions extrêmes, on trouve chez ces espèces des adaptations particulières.

1) Milieu de vie et biologie

Nous prendrons ici l'exemple de l'otarie à fourrure.

a) Milieu de vie, morphologie et régime alimentaire :

L'Otarie à fourrure (*Arctocephalus pusillus*) est un mammifère marin prédateur, de l'ordre des Pinnipèdes et de la famille des otariidés. Espèce plus ancienne que le phoque, l'otarie semble moins bien adaptée au milieu marin que le phoque qui plonge plus profond et nage mieux. De plus il résiste mieux aux eaux froides et à la glace des banquises. Mais, par contre, l'otarie est plus agile sur terre, grâce à la morphologie de son arrière train.

Les otaries ont un corps long et élancé, pourvu d'une queue très courte, et une tête arrondie. La denture est typique d'un carnivore. Les membres sont en forme de rames. Les membres postérieurs peuvent être ramenés en avant, sous le ventre. Contrairement aux phoques, chez lesquels les pattes postérieures sont soudées entre elles pour former une sorte de nageoire, l'otarie possède deux véritables pattes postérieures. Cette disposition permet à l'animal de se déplacer à terre en s'appuyant à la fois sur les articulations du cou-de-pied et sur celles du poignet. Les cinq longs doigts de chaque membre sont unis par une membrane natatoire qui dépasse largement l'extrémité des doigts. Les otaries sont donc adaptées morphologiquement à leur environnement.

Les otaries sont réparties dans le Pacifique, sur le versant américain de l'Atlantique Sud et sur la côte méridionale de l'Australie. Leur présence est caractéristique des climats tempérés et tempérés froids. On les rencontre sur les côtes et les îlots rocheux. Les 14 espèces connues vivent

toutes en eaux salées, des côtes du Pacifique Nord jusqu'au Mexique, aux Galápagos, sur les côtes de l'Amérique du Sud, du Pérou au sud du Brésil, en passant par le Cap Horn, ainsi que sur les îles circumpolaires.

Les otaries se nourrissent de poissons, de céphalopodes (calmars, pieuvres...) et de crustacés.

Elles se rassemblent, à l'époque de la reproduction, en groupes pouvant parfois compter plusieurs milliers d'individus : on parle de « Leks ». Elles vivent alors en troupes parfois fort nombreuses où les mâles possèdent des harems comptant jusqu'à 80 femelles.

b) Traits d'histoire de vie

Les femelles ont la particularité de pouvoir retarder la nidation de leur oeuf fécondé. En effet, une semaine après la mise bas, elles rentrent en oestrus, et sont saillies. Par conséquent, l'embryon conçu pendant l'oestrus post-partum commence à se développer sans nidation. C'est là qu'intervient l'adaptation de l'espèce pour pallier au manque de sociabilité entre les deux sexes pendant les périodes creuses. En effet, la femelle de l'otarie peut différer la croissance de son embryon jusqu'à la fin du sevrage du nouveau-né du moment. Lorsque l'allaitement sera fini, il reprendra sa croissance ou avortera si les conditions ne sont pas adéquates.

L'otarie met bas un seul jeune qu'elle allaitera pendant 6 à 12 mois, avant qu'il ne devienne indépendant. La maturité ne sera pas atteinte avant 3 à 6 ans pour les femelles, 4 à 5 ans pour les mâles. Ces derniers ne sont adultes qu'entre 5 et 12 ans selon les espèces. Une otarie peut vivre jusqu'à 25 ans.

2) Cycle de reproduction et système d'accouplement

a) Structure sociale et système d'accouplement

Sur les colonies de reproduction d'*A.tropicalis* ne se trouvent pratiquement que des mâles et des femelles adultes accompagnées de leur jeune. Les jeunes d'un an sont absents de l'île depuis le sevrage et les subadultes sont exclus des zones de reproduction par les mâles territoriaux (Roux, 1986).

La surface disponible influence la structure sociale de otaries. La surface d'une zone de reproduction est découpée en territoires distincts par les mâles territoriaux. Comme les distances interindividuelles entre femelles sont habituellement beaucoup plus petites que les rayons des territoires, plusieurs femelles se trouvent dans les limites de chaque territoire au pic de la saison. *A.tropicalis* est donc, comme tous les Otariidés, une espèce polygyne. Par leur comportement territorial, les mâles contrôlent une certaine surface de colonie et donc des sites de mise bas qui représentent une ressource limitée de l'environnement. La structure sociale est donc de type « polygynie territoriale ». L'unité « sociale » pendant la saison de reproduction est donc constituée d'un mâle adulte territorial et d'une ou plusieurs femelles accompagnées de leur nouveau né ; ce groupe peut être défini dans l'espace par les limites du territoire mâle.

Le degré de polygynie dépend donc du sexe ratio des adultes sur les zones de reproduction, de la surface des territoires et de la densité des femelles (Roux, 1986).

Le sexe ratio des adultes est nettement en faveur des femelles. Le sexe ratio des adultes présents à terre au pic de la saison de reproduction semble être dépendant de la densité. L'effectif maximal de mâles présents sur une colonie de reproduction est beaucoup plus limité (par le comportement territorial) que celui des femelles, et cette limite dépend de la surface disponible. La surface des territoires de mâles est relativement incompressible. Ainsi, la densité de mâles reproducteurs est limitée par la surface des plages beaucoup plus rapidement que celle des femelles.

Les mâles d'*A.tropicalis* ont un mode de groupement rigide mais temporaire (pendant la saison de reproduction). La fonction du territoire est limitée aux activités reproductrices et seules les femelles et leur nouveau né sont tolérés dans le territoire. Le succès reproducteur d'un mâle est dépendant de sa capacité à acquérir un territoire dans une zone de mise bas et à maintenir son statut pendant la saison de reproduction. Une fois le territoire établi, une habitude entre voisins s'établit. Compte tenu du coût énergétique des combats et de leurs conséquences (blessures) et sachant que le succès reproducteur d'un mâle dépend en partie de la durée de tenue du territoire, la valeur adaptative de cette habitude est claire (Roux, 1986).

Les femelles sont grégaires (elles se concentrent sur certaines zones) et peuvent atteindre des densités élevées. Cependant, elles ne tolèrent pas la présence d'un autre individu à proximité immédiate, à part leur propre jeune. Les mâles adultes tendent à augmenter encore la densité locale de femelles sur leur territoire en excluant les subadultes, et par des comportements de rassemblement (Herding) et d'apaisement (Peace Keeping) des femelles adultes. Parmi les femelles présentes sur la colonie s'établit un système de dominance contextuelle : les femelles accompagnées de leur jeune sont dominantes par rapport aux femelles seules. Ces comportements de dominance et le maintien d'une distance interindividuelle facilitent certainement les relations mère-jeune (Roux, 1986).

Pendant la période critique entre la naissance et le premier départ en mer de la femelle, s'établit un système de reconnaissance mutuelle entre la mère et son jeune basé sur des critères géographique (sites de retrouvailles fixe pour chaque couple mère-jeune), vocaux, et olfactifs qui permet à la femelle de retrouver son jeune et de n'allaiter que lui, même en condition de forte densité (Peterson, 1968).

Enfin, il apparaît que le mode de groupement ou plus précisément le degré de polygynie est dépendant de la densité locale. De ce fait, comme la population est en accroissement rapide (recolonisation), il est probable que le taux moyen de polygynie de cette population soit en train de changer rapidement (Roux, 1986). Donc, si l'on peut dire que la polygynie territoriale est une caractéristique de l'espèce *A. tropicalis*, il semble incorrect d'affirmer que le degré moyen de polygynie constaté en est une, et que les variations de ce degré constituent une plasticité comportementale.

Pour conclure, les otaries sont les mammifères les plus grégaires pendant la saison de reproduction. Elles sont aussi parmi les mammifères les plus simorphiques et les plus polygynes. Les relations entre le contraste écologique, leur habitat d'alimentation (le milieu marin caractérisé par la dispersion des ressources alimentaires) et leur habitat de reproduction (localisé sur les côtes de rares îles océaniques le plus souvent) et ces trois caractéristiques remarquables (grégarisme, dimorphisme sexuel et polygynie) ont été mises en évidence depuis longtemps et sont à la base des modèles qui tendent à expliquer l'évolution de la structure « sociale » (ou plutôt le système d'accouplement) des pinnipèdes polygynes (Roux, 1986).

L'évolution du grégarisme, point de départ nécessaire au développement de la polygynie, semble avoir été dirigé par les mêmes forces sélectives que celles qui ont déterminé la reproduction coloniale chez la plupart des oiseaux marins. Les deux facteurs principaux ayant entraîné ce caractère sont, d'une part, la limitation des sites favorables à la reproduction et, d'autre part, les contraintes de la reproduction elle-même (et en particulier celles liées à la rencontre des sexes).

Comme tous les pinnipèdes, l'adaptation à la vie marine s'est accompagnée d'une réduction de leur capacité de locomotion à terre (membres spécialisés à la nage, corps fuselés, etc...). Elles ne peuvent dès lors pas utiliser le milieu terrestre de façon extensive et sont limitées à l'exploitation du seul rivage. De plus, pouvant difficilement faire face à une pression de prédation d'origine terrestre, les côtes de la plupart des grandes masses continentales leur sont interdites. Enfin, l'alimentation en mer leur impose d'utiliser des sites relativement proches de zones de forte productivité marine. Les sites propices à leur reproduction sont ainsi limités aux rivages de quelques îles océaniques libres de grands prédateurs terrestres (soit environ 3 à 6 kilomètres carrés seulement dans l'étude de Roux, 1986).

En contraste avec cette extrême limitation des sites de reproduction, le domaine océanique de cette espèce se mesure lui en millions de kilomètres carrés.

En conséquence, en dehors de la saison de reproduction proprement dite, les animaux sont dispersés et solitaires, particulièrement les mâles qui ont une phase annuelle de vie au large qui dure plusieurs mois. Les séjours à terre, y compris ceux que nécessite la reproduction, sont limités à des périodes relativement courtes à cause du jeûne physiologique qu'ils impliquent. Enfin, la reproduction ne peut avoir lieu qu'avec la rencontre des deux sexes sur les sites de reproduction à un moment où leur statut physiologique est favorable.

Toutes ces contraintes dues au contraste écologique entre leurs habitats d'alimentation et de reproduction ont déterminé l'évolution d'un cycle annuel, bien synchronisé et très prévisible temporairement.

Une série d'adaptations permet de résoudre ce problème lié à la rencontre des sexes grâce en particulier à :

- une philopatrie développée ;
- une implantation différée de l'embryon et un oestrus post-partum qui permettent de caler le cycle reproducteur des femelles sur l'année solaire, malgré une gestation effective moins longue ;
- un système de contrôle du cycle reproducteur qui permet la bonne synchronisation ;
- une capacité à supporter un jeûne physiologique de longue durée.

Le fait que les mâles soient libérés des contraintes de l'élevage du jeune et puissent physiologiquement fertiliser de nombreuses femelles (caractère commun à la plupart des mammifères), ajouté à une forte densité de femelles sur des sites de reproduction facilement contrôlables par les mâles, entraîne un fort potentiel pour l'évolution de la polygynie.

Le succès de reproduction des femelles est principalement limité par l'accès aux ressources du milieu : nourriture en mer et place à terre ; tandis que le succès reproducteur des mâles est limité par le nombre de femelles auxquelles il a accès (Roux, 1986).

Cette dichotomie entre les pressions sélectives agissant sur les deux sexes, commune à de nombreux mammifères, ajoutée aux contraintes de la forte densité sur les lieux de reproduction est déterminante dans la structure du complexe adaptatif socio-démographique.

Parmi les adaptations à la compétition sexuelle entre les mâles, on peut citer, outre le fort dimorphisme sexuel et l'existence d'armes, tous les composants du comportement territorial :

- un niveau d'agressivité très élevé pendant la saison de reproduction ;
- l'utilisation de signaux (révélant le statut de l'individu) ;
- l'établissement d'une habitude et d'un système de reconnaissance individuelle

ainsi que les comportements permettant de maintenir une densité élevée de femelles sur le territoire :

- l'exclusion des subadultes ;
- le comportement de rassemblement (Herding) ;
- l'apaisement des femelles (Peace Keeping).

Les femelles de leur côté présentent des adaptations à la vie à terre en très forte densité (agressivité de faible niveau permettant de faibles distances interindividuelles, système de dominance contextuelle et de signalisation du statut de dominance en présence du jeune, système élaboré de reconnaissance individuelle du jeune) (Roux, 1986).

D'après ces études, il n'existe quasiment aucune plasticité de ce complexe adaptatif, qui s'explique par la grande prévisibilité des conditions écologiques où vit cette espèce (Roux, 1986).

En conclusion, l'otarie passe de son mode de vie solitaire (principalement en mer) à un état grégaire (à terre), uniquement pour la saison de reproduction. C'est une espèce polygyne territoriale.

Chez d'autres espèces :

La plupart des phocidés se reproduisent à haute latitude sur la glace de mer. Leurs habitats de reproduction sont abondants et dispersés. La copulation est aquatique chez beaucoup de ces espèces. Dans ces conditions, les mâles peuvent difficilement contrôler l'accès à plusieurs femelles. Les conditions principales pour l'évolution de la polygynie (densité élevée de femelles reproductrices et possibilité d'en contrôler l'accès) n'étant pas remplies, il n'est pas surprenant de constater que ces espèces sont généralement monogames et sans dimorphisme sexuel prononcé en faveur des mâles.

Deux espèces de phoque cependant, les éléphants de mer *Mirounga leonina* et *Mirounga angustirostris* ont une reproduction entièrement terrestre et insulaire. De plus, leurs déplacements à terre sont encore plus limités que celui des otariidés (du fait de leur grande taille et de l'usage impossible des membres postérieurs pour se déplacer à terre). De ce fait, ils ont à faire face aux mêmes contraintes environnementales que les otariidés et on retrouve chez eux un grégarisme prononcé et un très fort dimorphisme sexuel (Roux, 1986).

Parallèlement, les éléphants de mer constituent les mammifères les plus polygyes avec une extrême compétition intrasexuelle d'où résulte l'exclusion de la très grande majorité des mâles adultes. Ces traits, exceptionnels chez les phocidés, peuvent être considérés comme des convergences évolutives du complexe adaptatif des éléphants de mer avec celui des otariidés, en réponse à des pressions sélectives similaires. Le système social des deux éléphants de mer est basé

sur une hiérarchie de dominance entre les mâles reproducteurs qui conduit à la distinction entre les maîtres de harem et les mâles périphériques. Ce système diffère de la polygynie territoriale des otariidés, et cette différence peut être mise en parallèle avec le milieu ouvert utilisé pour la reproduction (plages de sable sans repères topographiques fixes servant de base à une territorialité stricte), d'autant plus que certains otariidés se reproduisant sur des plages similaires, présentent une territorialité peu stricte, et tendent à un système de dominance sociale (Roux, 1986).

Il apparaît ainsi que des contraintes environnementales ont déterminé l'évolution d'un complexe adaptatif structuré en réseau d'adaptations interdépendantes (morphologiques, physiologiques, démographiques, éthologiques, sociales...). Cette structure en réseau et cette interdépendance ne permet pas l'étude fonctionnelle du comportement social ni d'en dégager sa valeur adaptative ou en comprendre son évolution sans la confrontation des différents éléments écologiques, démographiques, éthologique, donc sans une approche sociobiologique.

b) Composantes environnementales mises en jeu

Différentes composantes de l'environnement peuvent influencer le comportement social et la reproduction des otaries.

1) Température ambiante

Les otaries se sont adaptées au milieu marin notamment par la thermorégulation. Elles sont dotées d'une fourrure épaisse et imperméable ainsi que d'une accumulation de graisse sous-cutanée, pour prévenir les déperditions de chaleur dans l'eau de mer. Elles sont cependant confrontées au problème de la dissipation de la chaleur en excès lorsqu'elles séjournent à terre à une température ambiante élevée (Roux, 1986).

Chez toutes les espèces d'otaries existe un comportement thermorégulateur en réponse à ces températures élevées à terre. Ce comportement met en jeu différentes postures, la recherche

d'ombre, d'eau (flaques ou embruns) et finalement quand la température devient excessive, le départ temporaire des animaux à la mer.

Les animaux les plus mobiles sur les plages sont les non-reproducteurs et surtout les immatures. Ainsi, l'action de la température sur l'abondance à terre des otaries est surtout sensible sur les colonies de non reproducteurs. Sur les colonies de reproduction, il apparaît que les femelles sont toutefois plus mobiles que les mâles territoriaux et qu'elles ont tendance à se concentrer près du rivage à haute température. De ce fait, les mâles possédant un territoire bordant le rivage ont, en moyenne, plus de femelles dans leur territoire que les mâles possédant un territoire exclusivement « terrestre ».

Lorsque la température ambiante devient très élevée, les mâles territoriaux eux-mêmes ont des difficultés de thermorégulation et peuvent être obligés d'abandonner temporairement leur territoire s'il ne borde pas le rivage. Bien que peu fréquents, ces abandons de territoire par les mâles terrestres peuvent avoir d'importantes conséquences sur leur succès reproducteur. Leurs déplacements les exposent à l'agressivité des autres mâles territoriaux et ils risquent de perdre leur territoire au profit de leur voisin (Roux, 1986).

La température ambiante a donc des effets à court terme sur l'abondance à terre de certaines classes d'otaries. Elle ne joue aucun rôle sur le cycle reproducteur, mais peut localement influencer le succès reproducteur de certains individus et être impliqués dans la sélection de l'habitat et donc la compétition intra sexuelle chez les mâles adultes.

2) Cycle lunaire

Les fluctuations d'effectif à terre qui suivent un cycle lunaire semblent n'intéresser que les immatures ou les adultes non-reproducteurs. Ceci minimise l'effet de ces fluctuations sur les activités reproductrices. Cependant, sur certains sites où les colonies de reproduction et des zones de repos de non-reproduction sont juxtaposées, l'augmentation de densité et la présence de nombreux immatures aux alentours de la pleine lune ont pour effet d'augmenter la fréquence des interactions « sociales » ainsi que l'agressivité des mâles territoriaux (Roux, 1986).

La seule hypothèse plausible pour expliquer les variations cycliques d'abondance liées aux phases de la lune, serait que les otaries évitent de séjourner en mer en période de pleine lune. Ceci semble lié à une variation d'efficacité d'alimentation (le cycle lunaire affectant la distribution

verticale de certaines catégories de proies). En effet, les otaries à fourrure s'alimentent principalement de nuit, et certaines proies sont sensibles à l'intensité lumineuse qui affecte leur migration verticale. Ainsi, l'efficacité de prédation des otaries est probablement plus élevée la nuit et elles devraient plonger plus profondément au cours des nuits de pleine lune pour obtenir une même efficacité de prédation.

3) Photopériode

Les similarités dans le déroulement des cycles d'abondance à terre et des cycles reproducteurs au sein du genre *Arctocephalus* suggèrent que la reproduction est sous le contrôle de processus semblables pour toutes les espèces du genre.

L'abondance à terre des femelles adultes pendant la saison de reproduction est étroitement liée aux variations estivales de la photopériode (Roux, 1986).

De plus, le pic des femelles sur les colonies de reproduction et le déclenchement de l'œstrus sont synchronisés avec le jour le plus long de l'année. Au moins chez certaines espèces, le nombre de mâles adultes et les changements dans leur comportement territorial et reproducteur semblent aussi être sous la dépendance de variations de la photopériode.

Les variations de la photopériode contrôleraient le déclenchement et la synchronisation des différents événements du cycle reproducteur des otaries à fourrure tels que l'œstrus, l'implantation du blastocyste, la parturition et les cycles d'abondance estivaux des adultes sur les sites de reproduction. (Ceci implique très certainement la glande pinéale et l'axe hypothalamo-hypophysaire).

Un tel contrôle strict du cycle reproducteur par une « horloge » photopériodique précise semble exclure les possibilités d'adaptation à des facteurs environnementaux variables à court terme tels que la température ou l'abondance de proies. En fait, une saison estivale de reproduction coïncide avec le maximum de nourriture disponible et avec les températures les plus clémentes. De plus, les longues périodes de lactation chez certaines espèces permettent de compenser une grande partie de l'imprévisibilité des ressources à basses latitudes (Roux, 1986).

La valeur adaptative d'un système aussi strict et précis de contrôle de la reproduction réside dans sa grande prévisibilité. En effet, les séjours à terre des otaries étant limités dans le temps (car ils impliquent un jeûne total) et la reproduction de tous les otariidés étant terrestre, il

est essentiel qu'il y ait une bonne synchronisation des activités reproductrices au sein de chaque population. Les mécanismes d'implantation différée calent le cycle physiologique sur l'année solaire et l'existence de zones traditionnelles de mise bas, et d'une forte philopatrie tend de plus à concentrer les reproducteurs dans l'espace.

La figure n°10 effectue le bilan des influences écologiques et phylogénétique sur les systèmes d'accouplement des otaries.

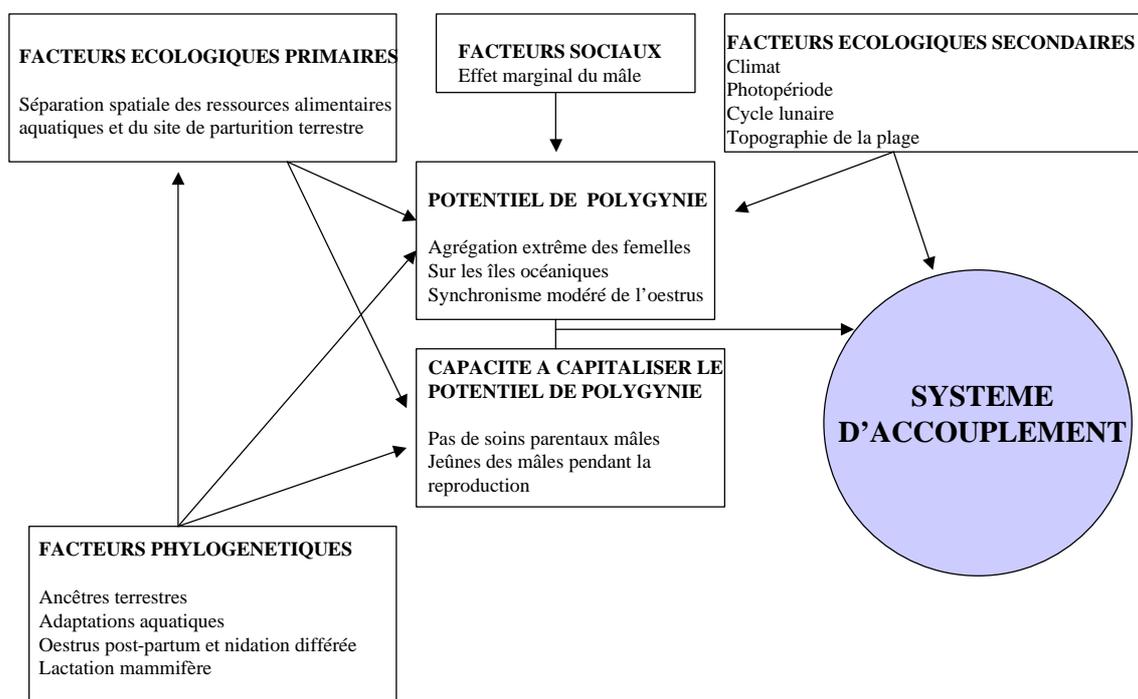
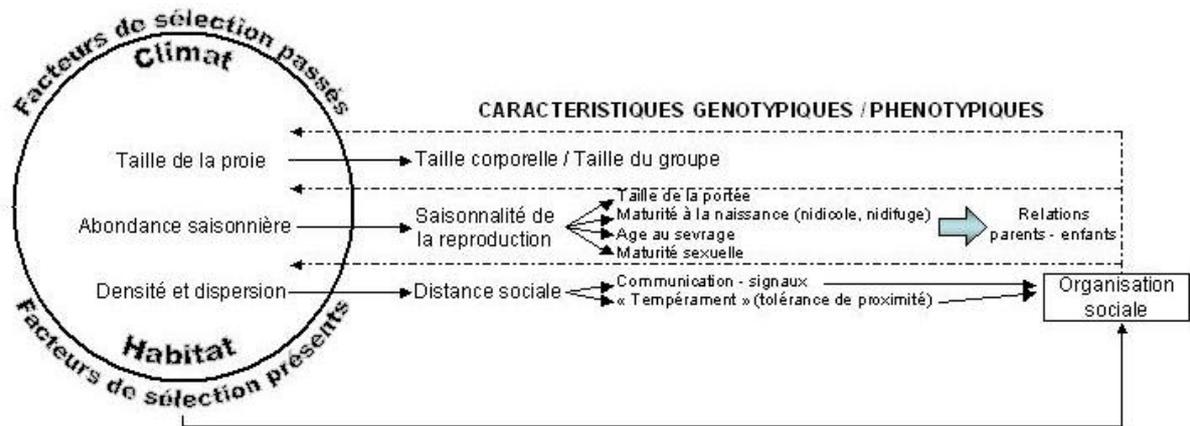


Figure n°10 : Schématisation des facteurs écologiques et phylogénétiques sous-jacents à la variabilité des systèmes d'accouplement chez les Otaries. (D'après RENOUF, 1991).

Les contraintes auxquelles sont soumises les otaries sont de diverses natures (morphologiques et écologiques). Les otaries s'y sont adaptées par des réponses comportementales précises (systèmes d'accouplement et mode d'élevage des jeunes). Ainsi, en dehors de la saison de reproduction où ces animaux développent une certaine tolérance vis à vis de leurs semblables, les otaries forment une espèce solitaire. La seule véritable relation est la relation mère-jeune.

C) BILAN

Ainsi, nous pouvons synthétiser les principales contraintes phylogénétiques (caractéristiques génotypiques et phénotypiques ou traits d'histoire de vie), et les principales contraintes écologiques (facteurs de sélection passés et présents tels le climat, l'habitat, la densité des proies) qui déterminent l'organisation sociale chez les carnivores (figure n°11).



**Contraintes
écologiques**

**Contraintes
phylogénétiques**

Figure n°11 : **Bilan des contraintes phylogénétiques et écologiques influençant l'émergence de la socialité chez les carnivores** (modifié, d'après FOX, 1975).

CONCLUSION

Pour conclure, l'étude des sociétés de carnivores et de leur émergence soulève encore de nombreuses questions, et les données très diverses à ce sujet n'en facilitent pas la synthèse. Il faut garder à l'esprit la définition du terme « socialité », qui est employé quand une interaction a lieu entre deux individus de la même espèce. Il ne faut en aucun cas l'attribuer à d'autres situations, telles des relations interspécifiques, par exemple entre l'homme et le chien, relation qui ne fait qu'utiliser les dispositions sociales de l'animal. Une société animale est un groupement permanent d'individus de la même espèce où existe une réelle coopération. Les sociétés animales ont été classées en différents états, et le passage graduel entre ces différents stades peut sembler suivre l'arbre phylogénétique des différentes espèces. Cependant, on rencontre différents stades dans différents phylums. On a ainsi, le stade solitaire, suivi du stade grégaire, puis le stade subsocial. Viennent ensuite le stade colonial, le stade communal et enfin l'eusocialité.

Pour comprendre l'émergence de la socialité, il a fallu rappeler les traits d'histoire de vie des différentes espèces de canidés et de félidés, afin de mieux appréhender les contraintes phylogénétiques qui entrent en jeu. Ainsi, la taille de la portée, l'âge à la maturité sexuelle, le caractère nidicole ou nidifuge par exemple, ont une influence certaine sur la formation de groupes sociaux, et permet de mieux cerner les différences de socialité entre les canidés et les félidés.

Enfin, l'environnement influence également de manière importante l'émergence de la socialité. Le climat, la densité et la distribution des proies, le milieu de vie, ou encore la photopériode chez les pinnipèdes sont autant de facteurs à prendre en compte. Les pinnipèdes ont la particularité de se reproduire sur terre et de se nourrir sous l'eau. Ils sont donc particulièrement intéressants, par leurs adaptations au milieu de vie, pour cette étude environnementale de la socialité.

Chaque espèce a son mode de vie : certaines restent solitaires, d'autres forment des groupes temporaires ou permanents. L'évolution a vu apparaître de nombreuses espèces et chacune a trouvé sa voie. La socialité a fait de même. Elle est apparue chez certaines espèces grâce à des conditions phylogénétiques et environnementales favorables, qu'il est difficile de

dissocier. Ainsi, la plupart des Félinés (à l'exception du lion) sont solitaires, alors que la majeure partie des canidés est sociale. La domestication modifie les comportements sociaux qui réapparaissent par exemple chez les chiens revenus à l'état sauvage. Donc, la socialité n'est pas la règle chez les carnivores.

Chez les primates, en revanche, la socialité est un critère quasi permanent. Dans ces sociétés, on assiste à une complexification des interactions et des systèmes de communication. Et la socialité trouve toute sa complexité dans les sociétés humaines.

BIBLIOGRAPHIE

ALLEE W. C., 1931, *Animal Aggregations, A study in General Sociology*, Chicago: University of Chicago Press, 517p.

ALLEE W. C., 1938, *Cooperation among Animals*, H. Schuman, New York, 233p.

ALTMANN S.A., 1962, Social behavior in anthropoid primates : Analysis of recent concepts. *In : Roots of Behavior*, (E. L. Bliss, Ed), 277-285. Harper, New York.

ALTMANN S.A., 1965, Sociobiology of Rhesus Monkeys. II : Stochastics of Social Communication. *J. Theor. Biol.* **8**, 490-522.

ALTMANN S.A., 1967, The Structure of Primate Social Communication, *Social Communication among Primates*, S. A. Altmann ed, Chicago : University of Chicago Press, 325-362.

ARON S., PASSERA L., 2000, *Les sociétés animales : évolution de la coopération et organisation sociale*, De Boeck université, 336p.

ARISTOTE, 1964, *Histoire des animaux*, Livre 1.1, Les belles lettres, Paris, p15-16, 181p.

ASDELL S.A., 1964, *Patterns of Mammalian Reproduction*, 2de Ed., Cornell University Press, Ithaca, New York, 297p.

BALDWIN J. D, BALDWIN J. I., 1979, The phylogenetic and ontogenetic variables that shape behavior and social organization, *In : Ecological Influences on Social Organization*, (E. O. Smith and I. S. Bernstein, Eds), Garland, New York, 89-116.

BEKOFF M., 1977, Social communication in canids : evidence for the evolution of a stereotyped mammalian display, *Science*, **197**, 1097-1099.

BEKOFF M., 1978, Social play : structure, function and evolution of a cooperative social behaviour, *In: The Development of Behaviour : Comparative and Evolutionary Aspects*, Burkhardt G.M. and Bekoff M. (eds.), Garland Press, New York, 367-383.

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

BERMAN C. M., 1982a, The ontogeny of social relationships with group companions among free-ranging infant rhesus monkeys. I. Social networks and differentiation. *Anim. Behav.* **30**, 163-170.

BERMAN C. M., 1982b, The ontogeny of social relationships with group companions among free-ranging infant rhesus monkeys.II. Differentiation and attractiveness. *Anim. Behav.* **30**, 163-170.

BERTRAM B., 1978, Living in groups : predators and prey, *Behavioural Ecology : an Evolutionary approach*, Oxford, Blackwell, 64-96.

BERTRAM B., 1993, L'organisation sociale des lions, *In : Pour La Science*, Le Comportement des Animaux, Paris : Belin ed, 120-131.

BOITANI L. et RACANA A., 1984, Indagine eco-etologica sulla popolazione di cani domestici e randagi di due comuni Basilicata, *Silva Lucana* (Bari), **186**, 3-84.

BROWN J.L., 1964, The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin* **76**, 160-169.

BURROW R., 1968, *Wild Fox*, David and Charles, Newton Abbot, England, 202p.

BURTON R.W., 1941, The Indian wild dog, *Journal of the Bombay Natural History Society*, **41**, 691-715.

BUTTERFIELD P.A., 1970, The pair bond in the Zebra finch, In: *Social Behavior in Birds and Mammals*, J.H. Crook, Ed., Academic Press, New York, 492p.

CARO T. M, 1994, Cheetahs of the Serengeti Plains : group living in an asocial species, the university of Chicago press, 478p.

CARPENTER C. R., 1942, Naturalistic behavior of non human primates. University Park : Pennsylvania State University Press, p177, 454p.

CARPENTER C.R., 1964, Social behavior of non-human primates. In : *Naturalistic behavior of non human primates*.(C.R Carpenter, ed): Pennsylvania State University Press, 454p.

CAUSEY M.K.; CUDE C.A., 1980, Feral dog and white-tailed deer interactions in Alabama, *Journal of Wildlife Management*, **44**, 481-4.

CHAUVIN R., 1999, Les sociétés animales, Quadrige-Presses universitaires de France, 296p.

CHANCE M. R. A.; JOLLY C. J., 1970, Social Groups of Monkeys, Apes, and Men, Jonathan Cape, London, 224p.

CROOK J.H, 1970a, Introduction-Social behaviour and ethology, In : *Social Behaviour in Birds and Mammals, Essays on the social ethology of animals and man*, (J. Crook, ed) pp xxi-xl. Academic Press, New York, 492p.

CROOK J.H., 1970b, The socio-ecology of primates. In : *Social Behaviour in Birds and Mammals*, (J. Crook, ed) 103-169, Academic Press, New York, 492p.

CULLEN E., 1957, Adaptations in the kittiwake to cliff nesting, *Ibis*, **99**, 275-302.

DANIELS T.J.; BEKOFF M., 1989, Population and social biology of free-ranging dogs, *Canis familiaris*, *Journal of Mammology*, **70**, 754-62.

DARWIN C., 1936, The origin of species, and the descent of man., (Modern Library Edition), New York: Random House, Inc, 916p.

DEPUTTE B.L., 1986, Partner's roles in the socialization of young captive mangabeys (*Lophocebus albigena albigena*) In : *The individual and Society* (L. Passera et J. P. Lachaud, Eds.), 109-117, I. E. C. Privat, Toulouse, France.

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.

DEPUTTE B.L., 2003, « Ethologie fondamentale », polycopié, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort, Unité Pédagogique d'Ethnologie.

DEPUTTE B. L. et QURIS R., 1996, Socialization processes in primates : Use of multivariate analyses. I. Application to social development of captive mangabeys. *Behav. Process*, **36**, 135-149.

DUNBAR, R.I.M., 1988, Primate Social Systems, London: Croom Helm, 373p.

EISENBERG J.F., 1966, The social organization of mammals, *Handbuch der Zoologie Berlin*, **10**, 1-92.

EISENBERG J.F., 1973, Some trends in the evolution of mammalian social organizations, In: *Mechanisms of Allegiance and Hostility* (Ed. By F. Richardson), Charlottesville, Va.: University Virginia, 322p.

EISFELD D., 1966, Verhaltensbeobachtungen an einigen Caniden, *Z. wiss. Zool.*, **174**, 337-289.

ELOFF F.C., 1973, The World's Cats, Vol.1: *Ecology and Conservation*, R. Eaton, Ed., World Wildlife Safari, 451p.

ESPINAS A.V, 1878, Des sociétés animales, Paris, G. Baillière et cie,188p.

ESTES R.D, 1967, Predators and scavengers, *Nat. Hist., N.Y.*, **76** (2&3), 20-29, 38-47.

ESTES R.D; GODDARD J., 1967, Prey selection and hunting behavior of the African wild dog, *Journal of Wildlife Management*, **31**, 52-70.

ETKIN W., 1964, Cooperation et competition in social behavior, In : Social Behavior and organization among vertebrates" (W. Etkin, ed.), Univ. of Chicago Press, Chicago, 1-34.

FEDIGAN L.M., 1982, Primate paradigms-sex roles and social bonds, Eden Press, Montréal; Canada,
386p.

FRAGASZY D.M.; MITCHELL G; 1974, Infant socialization in primates. *J.Hum. Evol.* **3**, 563-574.

FOX M.W., 1971, The behaviour of Wolves, Dogs and Related Canids, Jonathan Cape, London; Harper and Row, New York, 335p.

FOX M.W., 1972, Socio-ecological implications of individual differences in wolf litters: a developmental and evolutionary perspective, *Behaviour*, **41**, 298-313.

FOX M.W., 1973, Social dynamics of three captive wolf packs, *Behaviour*, **47**, 290-301.

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

GADAGKAR R., 1994, Why the definition of eusociality is not helpful to understand its evolution and what should we do about it. *Oikos*, **70**, 485-488.

- GAUTIER J.Y., 1982, Socioécologie, l'animal social et son univers, Edition Privat, Paris, 186p.
- GOLDBERG J, 1998, Les sociétés animales : communication, hiérarchie territoire, sexualité, Delachaux et Niestlé, 345p.
- GOSH B., CHOUDHURI D.K. & PAL B., 1984, Some aspects of the sexual behaviour of stray dogs, *Canis familiaris*, *Applied Behaviour Science*, **13**, 113-127.
- GRASSE P.P, 1951, « le fait social : ses critères biologiques, ses limites », *Colloques internationaux du CNRS : Structure et physiologie des sociétés animales*, Paris, 359p.
- GRASSE P. P., 1946, Sociétés animales et effet de groupe. *Experienta*, **2**, 77-89.
- HAMILTON W. D., 1964, The genetical evolution of social behaviour, I & II, *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1-52.
- HAMILTON W.D., 1971, Geometry for the selfish herd, *Journal of Theoretical Biology*, **31**, 295-311.
- HAMILTON W.D., 1972, Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **3**, 193-232.
- HARLOW H.F., 1961, The development of affectional patterns in infant monkeys. *In* : "Determinant of infant behaviour" (R.M. Foss, ed). Methuen, London, 472p.
- HEINSOHN R.; PACKER C., 1995, Complexe cooperative strategies in group-territorial African lions, *Science*, **269**, 1260-1262.
- HINDE R. A., 1966, Animal Behaviour, A Synthesis of Ethology of Knowledge, *Behavioral Science*, **9**, 45-55.

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

HINDE R. A., 1975, Interactions, relationships and social structure of non-human primates, *Symp. 5th In. Congr. Primatol. Soc.*, 13-24.

JOHNSGARD P.A., 1965, Handbook of Waterfowl Behaviour, Cornell University Press, Ithaca, New York, 138p.

KLEIMAN D., 1967, Some aspects of social behaviour in the Canidae, *American Zoologist*, **7**, 365-372.

KLEIMAN D., 1968, Reproduction in the Canidae, *Int. Zoo. Yearb.*, **8**, 3-8.

KLEIMAN D.G., 1977, Monogamy in mammals, *Quarterly Review of Biology*, **52**, 39-69.

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

KROPOTKIN P., 1902, Mutual Aid: A Factor of Evolution, Heinemann, London, 76p.

KRUUK H.,1966, Clan-system and feeding habits of spotted hyenas (*Crocuta crocuta*), *Nature*, London, **209**, 1257-1259.

KRUUK H.,1972, The Spotted Hyena: a study of predation and social behaviour Chicago : University of Chicago Press, 335p.

KÜHME W., 1965, Communal food distribution and division of labour in African hunting dogs, *Nature* (London), **205**, 443-444.

KUMMER H., 1978, On the value of social relationships to nonhuman primates : A heuristic scheme. *Social Sci. Information* **17**, 687-705.

LAGERSPETZ K.; TALO S., 1967, Maturation of aggressive behavior in young mice, Reports Institute of Psychology, University of Turku, **28**.

LAMPREY H.I., 1964, Estimation of the large mammal densities, biomass, and energy exchange in the Tarangire Game Reserve and the Masai Steppe in Tanganyika, *E. African Wildlife Journal*, **2**, 1-46.

LAWICK H. van & LAWICK-GOODALL J. van, 1971, *Innocent Killers*, Boston: Houghton Mifflin Co, 222p.

LEROY L., 1983, *Contribution à l'étude éthologique du guépard en captivité : application à la détection de l'oestrus chez la femelle*, Thèse Médicale Vétérinaire Alfort, Université de Créteil.

LEWIS M., et CHERRY L., 1977, Social Behavior and language acquisition, *In : Interaction, Conversation and Development of Language*, (M. Lewis et L. A. Rosenblum, Eds.), Wiley, New York, 227-245.

LEYHAUSEN P., 1956a, *Verhaltensstudien an Katzen*, Berlin: P. Parey-Verlag, 120p.

LEYHAUSEN P., 1956b, Das Verhalten der Katzen (Felidae), *Handb. Zool.*, VIII, (10/21), Lieferung, **7**, 1-34.

LEYHAUSEN P., 1965, The communal organization of solitary mammals, *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **14**, 249-263.

LORENZ K., 1950, The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **4**, 221-268.

LORENZ K.Z, 1941, Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen, *Journal für Ornithologie*, **89**, 194-294.

MACDONALD D.W.; MOEHLMAN P.D., 1982, Cooperation, altruisme, and restraint in the reproduction of carnivores. *Perspectives in Ethology*, **5**, 433-469.

MAIER, N.R.F.; SCHNEIRLA, 1964, Principles of Animal Psychology, Dover, London, 683p.

MALCOLM J.R., 1979, Social organization and communal rearing in African wild dogs, Cambridge, Massachusset (USA), Harvard university, (Thèse Doct. Sciences de la nature), 215p.

MALCOLM J.R., MARTEN K., 1982, Natural selection and Communal Rearing of Pups in African Wild Dogs (*Lycaon pictus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **10**, 1-13.

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

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

MASON W. A., 1965, The social development of monkeys and apes. *In : Primate Behavior : Field Studies of Monkeys and Apes*, (I; DeVore, Ed), , Holt, Rinehart & Winston, New York, 514-543.

MASON W.A., 1976, Primate social behavior : Pattern and process. *In “Evolution of Brain and Behavior in Vertebrates”* (R.B. Masterton *et al.*, Eds), erlbaum, Hillsdale, NJ, 425-455.

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

MC BRIDE G., 1964, A general theory of social organisation and behaviour, *University. Queensland Papers, Veterinary Science*, vol I, n°2, 75-110.

MC COMB 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.

MC KENNA J.J., 1979, The evolution of allomothering behaviour among colobine monkeys : function and opportunisms in evolution, *American Anthropologist*, **81**, 818-840.

MECH L.D., 1970, *The Wolf: the Ecology and Behaviour of an Endangered Species*, New York: Natural History Press, 384p.

MECH L.D., 1974, *Handbook of animal radio-traking*, Minneapolis University of Minnesota Press, 107p.

MERVE van der N.J., 1953, The Jackal, *Flora and Fauna*, **4**, 4-80.

MEYNADIER A., 2001, Contribution à l'étude des félins du nouveau monde en captivité, Thèse Vétérinaire Toulouse, Université de Créteil.

MICHENER C. D., 1969, Comparative social behavior of bees. *Annual Review of Entomology*, **14**, 299-342.

MOEHLMAN P. D., 1979, Jackal helpers and pup survival, *Nature*, **277**, 382-383.

MOEHLMAN P. D., 1986, The Ecology of cooperation in canids, In *Ecological Aspects of Social Evolution*, Ed D.I. Rubenstein & R.W. Wrangham, Princeton: Princeton University Press, 64-86.

MOYNIHAN, M., 1970, The control, suppression, decay, disappearance, and replacement of displays, *J. theoret. Biol.*, **29**, 85-112.

MUCKENHIRN N.A.; EISENBERG J.F., 1973, Home ranges and predation of the Ceylon leopard, *In: The World's Cats, Vol. 1: Ecology and Conservation*, R. Eaton, ed., World Wildlife Safari, 451p.

MURIE A., 1940, *Ecology of the Coyote in the Yellowstone*, U.S. Department of Agriculture *Fauna Series* **5**, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C, 238p.

NESBITT W.H., 1975, Ecology of a feral dog pack on a wildlife refuge, *In : The Wilds Canids*, ed. M.W. Fox, New York : Van Nostrand Reinhol, 391-395.

OGNEV S.I., 1962, Mammals of Eastern Europe and Northern Asia, Jerusalem: Israël Program of Scientific translations, Published for the National Science Foundation and Smithsonian Institution, 487p.

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

PACKER C., GILBERT D. A., PUSEY A. E., et O'BRIEN S. J., 1991, A molecular genetic analysis of kinship and cooperation in African lions, *Nature*, **351**, 562-565.

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

PATTERSON, 1965, *In*: POOLE, 1985, Social behaviour in mammals, Chapman & Hall, 211p.

PETERSON R.R, 1968, Social behaviour in Pinnipeds with particular reference to the northern fur seal, *In*: The Behaviour and Physiology of Pinnipeds, New York: Appleton Century Crofts, 3-53.

PETRUCCI R., 1905, Les origines naturelles de la propriété : essai de sociologie comparée, *Instituts Solvay, Travaux de l'Institut de Sociologie*, Misch & Thron, Bruxelles, 246p.

PETRUCCI R., 1906, Origine polyphylétique, homotypie et non comparabilité directe des sociétés animales, Misch & Thron, 126p.

POIRIER F.E , 1972, introduction . *In : Primate Socialization* (F.E. POIRIER, ed) New York : Random House, p8.

POIRIER F.E., 1982, Primate socialization variables. *Ann. Ist. Super. Sanita* **18**, 251-266.

POOLE T., 1985, Social behaviour in mammals, Chapman & Hall, New York, 248p.

RABB G.B., WOOLPY J.H., GINSBURG B.E., 1967, Social relationships in a group of captive wolves, *American Zoologist*, **7**, 305-311.

RABAUD E., 1929, Phénomène social et sociétés animaux, *Bull. Biol. France et Belgique*, **63**, 377-398.

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

RAUSCH R. L., 1967, Some aspects of the population ecology of wolves, Alaska, *Am. Zool.*, **7**, 253-265.

RENOUF D., 1991, Behaviour of pinnipeds, Capman & Hall, New York, 410p.

ROSENBLUM L. A., et COE C. L., 1977, The influence of social structure on squirrel monkey socialization,. *In* : primate Bio-social development : Biological, Social, and Ecological determinants (S. Chevalier-Skolnikoff et F. E. Poirier, Eds), Garland, New York, 463-477.

ROUX J. P, 1986, *Sociobiologie de l'otarie : Arctocephalus tropicalis*, Thèse, Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier.

ROWELL T. E. ,1969, Variability in the social organization of primates. *In* : *Primate Ethology* (D. Morris, ed) Garden city, New York : Anchor Books, p301.

ROWELL T. E, 1972, The Social behaviour of Monkeys, Penguin, London, 302p.

SAILER L. D.; GAULIN S. J. C., 1984, Proximity, sociality and observation : The definition of social groups. *Am. Anthropol.* **86**, 91-98.

SCHNEIRLA T. C., 1952, Basic correlations and coordinations in insect societies with special reference to ants, *In : Structure et Physiologie des Sociétés Animales*, (P. P. Grassé, Ed), CNRS, Paris, 247-269.

SCHALLER G. B., 1967, *The Deer and the Tiger: a study of wildlife in India*, Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 370p.

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

SCHALLER G. B., 1973, *In: The World's Cats, Vol. 1: Ecology and Conservation*, R.Eaton, Ed., World Wildlife Safari, 451p.

SCHALLER G. B.; LOWTHER G.R., 1969, The relevance of carnivore behavior to the study of early hominids, *Southwest. J. Anthropol.* **25** (4), 307-341.

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

SCHENKEL R., 1948, Ausdruck-Studien an Wölfen, *Behaviour*, **1**, 81-129.

SCHENKEL R., 1966, Play, exploration, and territoriality in the wild lion, *Symp; zool. Soc. Lond.*, **18**, 11-22.

SCOTT M.D.; CAUSEY K., (1973), Ecology of feral dogs in Alabama, *Journal of Wildlife Management*, **37**, 253-65.

SDOBNIKOV V.M., 1967, Some peculiarities of distribution and abundance of the arctic fox (alopex lagopus) in the Asiatic tundra (in Russian), *Zoologicheskii Zhurnal*, **46**, 1378-1382.

SHERMAN P.W., LACEY E.A., REEVE H.K., et KELLER L., 1995, The eusociality continuum, *Behavioural Ecology*, **6**, 102-108.

SLATER P. J. B, HALLIDAY T.R, 1994, Behaviour and evolution, Cambridge University Press, 348p.

STORM G.L., 1965, Movements and activities of foxes as determined by radio-tracking, *Journal of Wildlife Management*, **29**, 1-13.

SUE CARTER C., GETZ L. L, 1993, Monogamy and the prairie vole, *Scientific American*, June, 70-76.

TEMROCK G; 1958, Spielverhalten beim Potfuch, *Zoologische beiträge Berlin*, **3**, 423-496, (English translation by B. Piddack).

THENIUS E. 1969, Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden), *Hand. Zool.*, VIII (47 &48), 772 p.

TINBERGEN N., 1951, "The Study of Instinct", Clarendon, Oxford, 228p.

TINBERGEN N., 1953, "Social Behaviour in Animals", Methuen, London, 150p.

TINBERGEN N., 1957, The functions of territory, *Bird Study*, **4**, 14-27.

TINBERGEN N., 1967, La vie sociale des animaux, Petite Bibliothèque Payot, 192p.

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

TRIVERS R.L., 1972, Parental investment and sexual selection, *In : Sexual selection and the descent of man* (B.Campbell, ed) Chicago : Aldine, p139.

TRIVERS R. L., 1978, Parental investment and sexual selection, *In : t.H. Clutton-Brock et P.H. Harvey* (Eds), *Readings in Sociobiology*, Oxford : W.H. Freeman & Company, 393p.

VAN SCHAİK C. P.; VAN HOOFF J. A. R. A. M., 1983, On the ultimate causes of primate social systems. *Behaviour* **85**, 91-117.

VERNER, 1964, *In* : POOLE, 1985, Social behaviour in mammals, Chapman & Hall, New York, 248p.

WADE M.J., 1978, A critical review of the models of group selection, *The Quarterly Review of Biology*, **53**, 101-114.

WAXWEILER E., 1906, Esquisse d'une sociologie, *Instituts Solvay, Travaux de l'Institut de Sociologie, Notes et memoires*, Fasc. 7, Misch & Thron, Bruxelles, 306p.

WHEELER W. M., 1911, The ant colony as an organism, *Journ. Morph.*, **22**, 307-325.

WHEELER W. M., 1923, « Social Life among the Insects. » Constable: London, 375p.

WHEELER W. M., 1939, Animal societies, *In* : *Essays in Philosophical Biology*, Russell & Russell, New York, 456p.

WILSON D. S., 1975, A general theory of group selection. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the USA*, **72**, 143-146.

WILSON D. S., 1980, *The Natural Selection of Population and Communities*, Menlo Park, California: Benjamin/ Cummings Publishing Company Inc, 186p.

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* : Le Rocher, Monaco, 679p.

WOODWARD S.L., 1979, The Social systems of feral asses (*Equus asinus*), *Z. Tierpsychol.* **49**, 304-316.

WRANGHAM, 1986, Ecological aspects of social evolution: Birds and Mammals, ed by Daniel I Rubenstein and Richard W Wrangham, Princeton N.J., Princeton University Press, 551p.

YOST R.A, 1980, The nocturnal behaviour of captive Brown Hyena (*Hyena Brunea*), *Mammalia*, **44** (1), 27-33.

YOUNG S., 1958, The Bobcat of North America, Harrisburg, Pa.: Stackpole Co., 193p.

ZIMEN E., 1971, Wölfe and Königspudel; Vergleichende Verhaltenbeobachtungen. Munich: R. Piper, 185p.

L'EMERGENCE DE LA SOCIALITE CHEZ LES CARNIVORES : APPROCHE CONCEPTUELLE ET COMPARATISTE, MISE EN EVIDENCE DE CONTRAINTES PHYLOGENETIQUES ET ECOLOGIQUES

NOM : GUIONIE

Prénoms : Sophie, Geneviève, Margareta

RESUME :

L'objectif de cette thèse est de comprendre les mécanismes de l'émergence de la socialité chez les carnivores.

Dans une première partie, l'auteur rappelle les définitions de la socialité, de la société, donne les différentes classifications des sociétés animales et s'appuie sur l'exemple du lion pour illustrer ces propos.

Dans une seconde partie, les contraintes phylogénétiques sont abordées, en développant les traits d'histoire de vie, les systèmes d'accouplement et les comportements coopératifs. Puis, l'auteur compare la structure sociale des Canidés et des Félidés.

Enfin, l'auteur traite des contraintes écologiques, qui constituent un facteur important dans l'émergence et la modulation des sociétés de carnivores, principalement le climat, l'habitat et la disponibilité de la nourriture. Pour finir, il décrit l'exemple des Pinnipèdes, qui montrent des adaptations particulières à leur environnement.

Mots clés : Carnivores, Canidés, Félidés, Pinnipèdes, socialité, sociétés animales, traits d'histoire de vie, écologie, éthologie.

JURY :

Président : Pr.

Directeur : Pr. Deputte

Assesseur : Pr. Courreau

Adresse de l'auteur :

35 rue du Général De Gaulle

95880 Enghien-les-bains.

EMERGENCE OF SOCIALITY AMONG CARNIVORES: CONCEPTUAL AND COMPARATIVE APPROACH, HIGHLIGHT OF PHYLOGENETICAL AND ECOLOGICAL CONSTRAINTS

SURNAME: GUIONIE

Given name: Sophie Geneviève Margareta

SUMMARY:

The purpose of this thesis is to understand the mechanisms of the emergence of sociality among carnivores.

In a first part, the author reminds the definitions of sociality and society, gives the different classifications of animal societies and relies on the example of the lion to illustrate his arguments.

In a second part, the phylogenetical constraints will be tackled, since the life history patterns, the coupling system, and the cooperative behaviour will be developed. Then, the author compares the social structure of the Canids and the Felids.

Finally, the author deals with ecological constraints, which constitute an important factor in the emergence and the modulation of carnivores' societies - mainly the climate, the housing and the availability of food. In the end, he describes the example of the Pinnipeds that show particular adaptations to their environment.

Keywords: Carnivores, Canids, Felids, Pinnipeds, sociality, animal societies, life history patterns, ecology, ethology.

JURY :

President : Pr.

Director : Pr. Deputte

Assessor : Pr. Courreau

Author's address:

35 rue du Général De Gaulle
95880 Enghien-les-bains.France.