

ANNEE 2005

**EFFETS ET IMPLICATIONS DE LA DOMESTICATION :  
DEVENIR UNE ESPECE DOMESTIQUE,  
UNE STRATÉGIE ÉVOLUTIVE ORIGINALE.**

THESE

pour le

DOCTORAT VETERINAIRE

présentée et soutenue publiquement  
devant

LA FACULTE DE MEDECINE DE CRETEIL

le

.....

par

**Marianne Renata Guylène FAISANT**

Née le 12 mai 1981 à Caen (Calvados)

JURY

Président : M .....

Professeur à la Faculté de Médecine de Créteil

Membres

Directeur : M. Jean-François COURREAU

Professeur à l'Ecole nationale vétérinaire d'Alfort

Assesseur : M. Bertrand DEPUTTE

Professeur à l'Ecole nationale vétérinaire d'Alfort



**LISTE DES MEMBRES DU CORPS ENSEIGNANT**

Directeur : M. le Professeur COTARD Jean-Pierre

Directeurs honoraires : MM. les Professeurs MORAILLON Robert, PARODI André-Laurent, PILET Charles

Professeurs honoraires: MM. BORDET Roger, BUSSIERAS Jean, LE BARS Henri, MILHAUD Guy, ROZIER Jacques, THERET Marcel

**DEPARTEMENT DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET PHARMACEUTIQUES (DSBP)**

Chef du département : M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur - Adjoint : M. DEGUEURCE Christophe, Professeur

<p><b>-UNITE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES</b> Mme CREVIER-DENOIX Nathalie, Professeur* M. DEGUEURCE Christophe, Professeur Mlle ROBERT Céline, Maître de conférences M. CHATEAU Henri, AERC</p> <p><b>-UNITE DE PATHOLOGIE GENERALE , MICROBIOLOGIE, IMMUNOLOGIE</b> Mme QUINTIN-COLONNA Françoise, Professeur* M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur</p> <p><b>-UNITE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE</b> M. BRUGERE Henri, Professeur * Mme COMBRISSEON Hélène, Professeur M. TIRET Laurent, Maître de conférences</p> <p><b>-UNITE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE</b> Mme ENRIQUEZ Brigitte, Professeur * M. TISSIER Renaud, Maître de conférences M. PERROT Sébastien, Maître de conférences</p> <p><b>-DISCIPLINE : BIOCHIMIE</b> M. MICHAUX Jean-Michel, Maître de conférences</p>	<p><b>- UNITE D'HISTOLOGIE , ANATOMIE PATHOLOGIQUE</b> M. CRESPEAU François, Professeur * M. FONTAINE Jean-Jacques, Professeur Mme BERNEX Florence, Maître de conférences Mme CORDONNIER-LEFORT Nathalie, Maître de conférences</p> <p><b>- UNITE DE VIROLOGIE</b> M. ELOIT Marc, Professeur * Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences</p> <p><b>-DISCIPLINE : PHYSIQUE ET CHIMIE BIOLOGIQUES ET MEDICALES</b> M. MOUTHON Gilbert, Professeur</p> <p><b>-DISCIPLINE : BIOLOGIE MOLECULAIRE</b> Melle ABITBOL Marie, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>-DISCIPLINE : ETHOLOGIE</b> M. DEPUTTE Bertrand, Professeur</p> <p><b>-DISCIPLINE : ANGLAIS</b> Mme CONAN Muriel, Ingénieur Professeur agrégé certifié</p>
--	---

**DEPARTEMENT D'ELEVAGE ET DE PATHOLOGIE DES EQUIDES ET DES CARNIVORES (DEPEC)**

Chef du département : M. FAYOLLE Pascal, Professeur - Adjoint : M. POUCHÉLON Jean-Louis , Professeur

<p><b>-UNITE DE MEDECINE</b> M. POUCHÉLON Jean-Louis, Professeur* Mme CHETBOUL Valérie, Professeur M. BLOT Stéphane, Maître de conférences M. ROSENBERG Charles, Maître de conférences Melle MAUREY Christelle, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>-UNITE D'OPHTALMOLOGIE</b> M. CLERC Bernard, Professeur Melle CHAHORY Sabine, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- UNITE DE CLINIQUE EQUINE</b> M. DENOIX Jean-Marie, Professeur * M. AUDIGIE Fabrice, Maître de conférences Mme CARSTANJEN Bianca, Maître de conférences contractuel Mme GIRAUDET Aude, Professeur contractuel</p> <p><b>-UNITE DE REPRODUCTION ANIMALE</b> Mme CHASTANT-MAILLARD Sylvie, Maître de conférences* (rattachée au DPASP) M. NUDELMANN Nicolas, Maître de conférences M. FONTBONNE Alain, Maître de conférences M. REMY Dominique, Maître de conférences (rattaché au DPASP) M. DESBOIS Christophe, Maître de conférences Melle CONSTANT Fabienne, AERC (rattachée au DPASP)</p>	<p><b>- UNITE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE</b> M. FAYOLLE Pascal, Professeur * M. MAILHAC Jean-Marie, Maître de conférences M. MOISSONNIER Pierre, Professeur Mme VIATEAU-DUVAL Véronique, Maître de conférences Mlle RAVARY Béangère, AERC (rattachée au DPASP) M. ZILBERSTEIN Luca, Maître de conférences contractuel M. HIDALGO Antoine, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- UNITE DE RADIOLOGIE</b> Mme BEGON Dominique, Professeur* M. COUTURIER Laurent, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- UNITE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES</b> M. CHERMETTE René, Professeur * M. POLACK Bruno, Maître de conférences M. GUILLOT Jacques, Professeur Mme MARIANAC Geneviève, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- DISCIPLINE : ALIMENTATION</b> M. PARAGON Bernard, Professeur M. GRANDJEAN Dominique, Professeur Mme BLANCHARD Géraldine, Professeur contractuel</p>
--	--

**DEPARTEMENT DES PRODUCTIONS ANIMALES ET DE LA SANTE PUBLIQUE (DPASP)**

Chef du département : M. CERF Olivier, Professeur - Adjoint : M. BOSSE Philippe, Professeur

<p><b>-UNITE DES MALADIES CONTAGIEUSES</b> M. BENET Jean-Jacques, Professeur* M. TOMA Bernard, Professeur Mme HADDAD HOANG XUAN Nadia, Maître de conférences Mme DUFOUR Barbara, Maître de conférences</p> <p><b>-UNITE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE</b> M. BOLNOT François, Maître de conférences * M. CARLIER Vincent, Professeur M. CERF Olivier, Professeur Mme COLMIN Catherine, Maître de conférences M. AUGUSTIN Jean-Christophe, Maître de conférences</p>	<p><b>- UNITE DE ZOOTECHNIE, ECONOMIE RURALE</b> M. COURREAU Jean-François, Professeur* M. BOSSE Philippe, Professeur Mme GRIMARD-BALLIF Bénédicte, Professeur Mme LEROY Isabelle, Maître de conférences M. ARNE Pascal, Maître de conférences M. PONTER Andrew, Maître de conférences</p> <p><b>- UNITE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAAIL ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR</b> M. MILLEMANN Yves, Maître de conférences* Mme BRUGERE-PICOUX Jeanne, Professeur M. MAILLARD Renaud, Maître de conférences M. ADJOU Karim, Maître de conférences</p> <p><b>- DISCIPLINE : STATISTIQUE ET INFORMATIQUE</b> M. SANAA Moez, Maître de conférences</p>
---	---

Mme CALAGUE, Professeur d'Education Physique \* Responsable de l'Unité AERC : Assistant d'Enseignement et de Recherche Contractuel



## REMERCIEMENTS

Tous mes remerciements au professeur Courreau et au professeur Deputte, qui ont été sensibles à l'intérêt que je porte au sujet et ont accepté d'encadrer mon travail.

Je me permets de leur adresser un hommage respectueux,  
ainsi qu'à M. le Président du jury.

En toute objectivité, c'est d'abord pour moi-même que je me suis lancée dans cette étude : je tenais à consacrer la dernière partie de ma vie scolaire à des sujets que j'aurais aimé mieux connaître et que les nécessités du cursus m'ont poussée à laisser de côté. La paléologie, l'anthropologie, la sociologie deviennent accessoires lorsqu'on se consacre à l'art vétérinaire ; j'ai beaucoup apprécié de pouvoir réserver un peu de temps. Mais à présent que ce travail se termine, j'aimerais dédier les heures passées sur cet ouvrage aux gens et aux choses qui les ont accompagnées : il me semble qu'en quelque sorte elles leur appartiennent. En tout cas, ils en seront désormais indissociables.

Ainsi, j'ai beau avoir lu et relu, annoté et balaféré les centaines de pages de documents que j'avais amassées pour cette thèse, je crois bien qu'elles sont passées de plus nombreuses fois encore entre les pattes espiègles et destructrices de mon chat. A ce titre il mérite pratiquement d'être consacré co-auteur des lignes dont ses yeux perplexes ont suivi l'écriture.

Plus sérieusement, ces feuillets rédigés au long des mois ont le parfum des bibliothèques qui ont abrité mes recherches. C'est un parfum particulier, un mélange de papier ancien et de cire à bois, qui en flottant dans l'air adoucit le froissement des pages, le grincement des parquets et le ronflement de la photocopieuse, pour préserver le silence à la fois intime et solennel de ces lieux de savoir. Je me souviendrai longtemps des boiseries de notre bibliothèque, ainsi que de celle du Muséum d'Histoire Naturelle, de ses grandes baies vitrées ouvertes sur les arbres, et du murmure frais des feuilles qui protègent les livres et les lecteurs de la touffeur de l'été.

Cette thèse est pour tous ceux qui ont suivi de près ou de loin sa rédaction, pour tous ceux qui m'ont aidée, pour ceux qui m'ont encouragée, et pour ceux qui se sont contentés d'un « Ah ? » poli, plein de gentillesse bien que totalement hermétique à l'intérêt du sujet. Enfin, je ne voudrais pas oublier Desmond Morris, qui il y a bien longtemps a fait naître chez moi une grande curiosité pour l'évolution, l'adaptation des espèces et l'histoire de l'humanité.



## SOMMAIRE

<b>SOMMAIRE.....</b>	<b>7</b>
<b>Table des illustrations.....</b>	<b>11</b>
<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>15</b>
<b>PREMIERE PARTIE : Modifications morphologiques et physiologiques corrélées à la mise en place de l'état domestique.....</b>	<b>19</b>
1. Régulation de la croissance.....	19
1.1 Impact de la domestication sur la taille des individus.....	19
1.2 Schémas de sécrétion de l'hormone de croissance.....	25
1.3 Morphologie, croissance différentielle et structure musculaire.....	31
1.3.1 Histologie musculaire.....	31
1.3.2 Appareil digestif.....	33
1.3.3 Hypophyse et glandes surrénales .....	36
1.4 Comportement alimentaire .....	41
1.5 Bilan.....	45
2. Efficacité reproductive .....	46
2.1 Paramètres d'efficacité reproductive.....	46
2.2 Age à la puberté.....	47
2.3 Taille des portées.....	47
2.4 Quelques données sur les comportements des mâles.....	52
2.5 Niveaux hormonaux.....	53
2.6 Particularité des premières générations.....	55
2.7 Bilan.....	59
A. 3. Sensibilité aux agressions .....	59
3.1 Température et gestion de l'effort .....	60
3.1.1 Température.....	60
3.1.2 Fonction circulatoire.....	60
3.1.3 Particularités osseuses.....	63
3.2 Données hématologiques.....	63
3.3 Données biochimiques.....	66
3.4 Bilan.....	68
4. Modifications neurologiques.....	68
I. 4.1 Observations morphologiques .....	68
4.1.1. Organes sensoriels.....	68
4.1.2 Structures cérébrales .....	69
4.2 Discussion des conséquences possibles sur les comportements.....	72
4.2.1 Peur.....	73
4.2.2 Exploration.....	76
4.2.3 Comportements interactifs.....	76
4.2.3.1 Communication.....	76
4.2.3.2 Hiérarchie, territoire et agressivité.....	78
4.2.3.3 Relation à l'homme et apprentissage .....	81
4.2.3.4 Reproduction.....	83
4.2.4 Propreté.....	84
4.2.5 Bilan.....	84

4.3 Hypothèse d'une relation physiologique entre couleur des phanères et sensibilité au stress	85
4.3.3 La dopamine dans les lignées domestiques	86
4.3.4 Mutations de couleur et tendance au stress	88
5. Bilan	90
<b><u>DEUXIEME PARTIE : Mécanismes évolutifs mis en jeu..... 91</u></b>	
1. Effets maternels et environnementaux	91
1.1 Milieu utérin	92
1.2 Contexte zootechnique	92
1.3 Expérience de la prédation	93
2. Causes génétiques	95
II. 2.1 Isolement	95
2.1.1 Spatial	95
2.1.2 Temporel	96
2.1.3 Social	96
2.1.4 Anatomique	97
2.1.5 Conclusion	97
2.2 Mécanismes génétiques liés au prélèvement d'un petit nombre d'animaux	98
2.2.1 Effet fondateur	98
2.2.2 Consanguinité, dérive génétique et perte de variabilité	100
2.3 Causes liées à différents types de sélection	103
2.3.1 Persistance partielle de la sélection naturelle	104
2.3.2 Sélection artificielle, consciente et inconsciente	105
2.3.3 Effets sur la formation et la diffusion de variétés domestiques	107
2.4 Mise en jeu d'un autre mécanisme : le processus de néoténie	115
2.4.1 Évaluation des rythmes évolutifs	116
2.4.2 Polymérie, épistasie, pléiotropie et sélection de gènes liés	116
2.4.3 Gènes de développement	123
2.4.4 Intérêt de la néoténie	124
3. Bilan	127
<b><u>TROISIEME PARTIE : Place de la domestication dans l'évolution..... 129</u></b>	
1. Définir la domestication	129
2. La domestication dans l'histoire de l'Homme : données géographiques, chronologiques et culturelles	136
2.1 Archéologie de la domestication : centres et périodes	136
2.2 Visions culturelles de la domestication	138
2.2.1 Point de vue des cultures qui n'ont pas pratiqué la domestication	138
2.2.2 Langue et littérature : images de la domestication	138
2.2.3 Domestication, la théorie de la dégénérescence et de l'exploitation abusive	140
3. Le point de vue évolutionniste	144
3.1. Les débuts de la domestication	144
3.1.1 Le besoin humain	144
3.1.2 Des prédispositions nécessaires	145
3.1.3 Apparition de ces prédispositions	149
3.1.4 Le présupposé de l'initiative humaine remis en question	150
3.1.5 Prédispositions et effets de la domestication du côté de l'Homme	151
3.2 Une nouvelle définition du concept d'adaptation	155
3.2.1 Une extinction massive d'espèces	155

3.2.2 De nouvelles espèces « adaptées ».....	157
3.2.3 Perspectives .....	158
<b>Conclusion.....</b>	<b>161</b>
<b>Bibliographie.....</b>	<b>163</b>



## TABLE DES ILLUSTRATIONS

### Figures :

<b>Figure 1 : Croissance chez les saumons Atlantique (Fleming 1997).....</b>	<b>20</b>
<b>Figure 2 : Taux de croissance chez les saumons (d'après Fleming 2002). ....</b>	<b>21</b>
<b>Figure 3 : Taux de croissance chez des saumons hybrides : saumons sauvages de souche Imsa x saumons élevés en ferme (Einum 2002) .....</b>	<b>22</b>
<b>Figure 4 : Hauteur au garrot moyenne en centimètres des bovins domestiques au cours des âges en Europe de l'Ouest (d'après Hemmer 1990).....</b>	<b>24</b>
<b>Figure 5 : Contenu en hormone de croissance dans l'hypophyse des saumons (d'après Fleming 2002). ....</b>	<b>26</b>
<b>Figure 6 : Concentration en hormone de croissance dans le plasma des saumons (d'après Fleming 2002). ....</b>	<b>26</b>
<b>Figure 7 : Différences morphologiques entre saumons sauvages Namsen et saumons de ferme Sunndalsora. D'après Fleming 1997. ....</b>	<b>28</b>
<b>Figure 8 : Influence des injections de GH sur la croissance de quatre groupes de truites communes juvéniles. D'après Johnsonn 1996. ....</b>	<b>29</b>
<b>Figure 9 : Niveau d'ARN chez la truite commune en mg par gramme de poids corporel. (Johnsson 1996) .....</b>	<b>30</b>
<b>Figure 10 : Coupe histologique de tissus musculaires chez le porc et le sanglier (Sus scrofa). D'après Weiler 1995.....</b>	<b>32</b>
<b>Figure11 : Longueur (a) et masse relative (b) de l'intestin grêle chez des poules rouges (Gallus gallus) et des volailles de chair (issues d'un croisement entre White Cornish et Rock Strain). D'après Jackson 1996.....</b>	<b>34</b>
<b>Figure 12 : Efficacité digestive chez les volailles. (Jackson 1996).....</b>	<b>35</b>
<b>Figure 13 : Evolution saisonnière du niveau de corticostéroïdes dans le sang périphérique de renards femelles sauvages (pointillés) et familiares (trait plein). (Belyaev 1975).....</b>	<b>37</b>
<b>Figure 14 : Evolution saisonnière du niveau de corticostéroïdes dans le sang périphérique de renards mâles sauvages (pointillés) et familiares (trait plein). (Belyaev 1975).....</b>	<b>38</b>
<b>Figure 15 : Impacts d'un stress sur les axes hormonaux hypothalamo-hypophysaires (d'après Hemmer 1990).....</b>	<b>39</b>

<b>Figure 16 : Rééquilibrage des axes hormonaux hypothalamo-hypophysaires lors de la domestication.....</b>	<b>40</b>
<b>Figure 17 : Dispositifs pour les tests de comportement alimentaire. D'après Gustafson 1999 (a), Shütz 2001 (b), et Einum 1997 (c).....</b>	<b>42</b>
<b>Figure 18 : Temps cumulé passé dans chaque site d'alimentation visité, par des porcs et des hybrides porcs-sangliers selon que l'accès est libre ou non (en secondes). (Gustafsson 1999)</b>	<b>44</b>
<b>Figure 19 : Nombre de barrières franchies pour avoir accès à la nourriture lors des séquences successives d'observation de porcs et d'hybrides porcs-sangliers (Gustafsson 1999) .....</b>	<b>44</b>
<b>Figure 20 : Résultats de reproduction des cailles japonaises (d'après les résultats de Nichols 1992).....</b>	<b>48</b>
<b>Figure 21 : Pourcentages cumulés de femelles vison saillies après le début de la saison de reproduction (Malmkvist 1997).....</b>	<b>50</b>
<b>Figure 22 : Ponte d'œufs chez différents lots de poules en conditions extrêmes (Arad 1982).</b>	<b>52</b>
<b>Figure 23 : Taux de transformation des cellules diploïdes en spermatides (1C:2C) et de transformation des spermatocytes en spermatozoïdes (1C:4C) chez la gerbille de Mongolie Meriones unguiculatus domestique (lignée de laboratoire), et chez deux générations de lignée sauvage. (Blottner 2000).....</b>	<b>53</b>
<b>Figure 24 : Concentrations testiculaires en sperme et en testostérone chez des gerbilles de Mongolie Meriones unguiculatus domestiques (lignée de laboratoire), et chez deux générations de lignée sauvage. (Blottner 2000).....</b>	<b>54</b>
<b>Figure 25 : Evolution du poids relatif des testicules chez des loups (en noir) et des chiens (en blanc) au cours de l'année (Haase 2000). .....</b>	<b>55</b>
<b>Figure 26 : Amélioration des performances reproductrices chez les gerbilles de Mongolie au fur et à mesure des générations en captivité. D'après Blottner 2000.....</b>	<b>57</b>
<b>Figure 27 : Distribution annuelle du rut et des agnelages dans la population de moutons féraux des Kerguelen. (Reale 2000).....</b>	<b>58</b>
<b>Figure 28 : Masse relative de la rate chez le vison sauvage (+) et domestiques (□) (Kruska 1999).....</b>	<b>61</b>
<b>Figure 29 : Masse relative du cœur chez le vison sauvage (+) et domestiques (□) .....</b>	<b>62</b>
<b>(Kruska 1999).....</b>	<b>62</b>
<b>Figure 30 : Masse relative du foie chez le vison sauvage (+) et domestiques (□) (Kruska 1999) .....</b>	<b>62</b>

<b>Figure 31 : Profils hématologiques comparés du céphalopode de Grimm et de chèvres et de moutons africains (Taiwo 2003).</b> .....	<b>64</b>
<b>Figure 32 : Masse relative de l'encéphale chez le vison d'Amérique (Mustela vison) et le vison domestique (Kruska 1996)</b> .....	<b>70</b>
<b>Figure 33 : Coupes transversales d'encéphale de porc et de sanglier (Kruska 1974).</b> ....	<b>71</b>
<b>Figure 34 : Nombre moyen de réponses correctes pour sept chiens et sept loups au test de compréhension des indications (Hare 2002)</b> .....	<b>82</b>
<b>Figure 35 : Nombre moyen de choix correct effectués par les chiens et les loups à la tâche de mémorisation pour retrouver une récompense (Hare 2002)</b> .....	<b>82</b>
<b>Figure 36 : Voies métaboliques de synthèse des catécholamines et de la mélanine (Hemmer 1990)</b> .....	<b>86</b>
<b>Figure 37 : Taux de dopamine dans l'hémolymphe de la crevette des quais (Pandalus danae) (Marliave 1993)</b> .....	<b>87</b>
<b>Figure 38 : Modifications du poids vif, de la masse relative des surrénales, d'un indicateur de la fonction thyroïdienne, de la concentration urinaire des produits de la dégradation des catécholamines et de la distance de fuite en fonction de la couleur des animaux (Hemmer 1990)</b> .....	<b>89</b>
<b>Figure 39 : Schématisation de l'isolement reproductif</b> .....	<b>97</b>
<b>Figure 40 : Impact de l'effet fondateur sur la structure génétique d'une nouvelle population.</b> .....	<b>99</b>
<b>Figure 41 : Effets de la consanguinité et de la dérive génétique sur la structure génétique de sous-populations issues d'une même population d'origine</b> .....	<b>101</b>
<b>Figure 42 : Influence des sélections sur la taille des bovins (d'après Hemmer 1990)</b> .....	<b>106</b>
<b>Figure 43 : Dendrogramme des différentes lignées de lapins sauvages et domestiques (Peterka 1992).</b> .....	<b>109</b>
<b>Figure 44 : Dendrogramme des différentes lignées de lapins sauvages et domestiques après correction statistique (Peterka 1992)</b> .....	<b>109</b>
<b>Figure 45 : Trajets migratoires supposés des bovins à travers l'Asie de l'ouest, l'Europe et l'Afrique (Loftus 1994).</b> .....	<b>111</b>
<b>Figure 46 : Relations phylogéniques entre races bovines européennes, asiatiques et africaines (Loftus 1994).</b> .....	<b>113</b>
<b>Figure 47 : Exemples de gènes liés chez la drosophile (Campbell 1995)</b> .....	<b>117</b>
<b>Figure 48 : Interactions géniques</b> .....	<b>119</b>
<b>Figure 49 : Pléiotropie</b> .....	<b>120</b>

<b>Figure 50 : Relation ontogénique entre cellules nerveuses et cellules dermiques (Campbell 1995).....</b>	<b>122</b>
<b>Figure 51 : Gènes Hox chez la souris (Krakauer 2004).....</b>	<b>123</b>
<b>Figure 52 : Caractères néoténiques chez le chien .....</b>	<b>126</b>
<b>Figure 53 : Proposition de protocole de sélection pour des caractères comportementaux</b>	<b>131</b>
<b>Figure 54 : Stades de domestication.....</b>	<b>132</b>
<b>Figure 55 : Triple aspect de la domestication (d'après Sigaut 1988).....</b>	<b>134</b>
<b>Figure 56 : Centres de domestication dans le monde pour quelques espèces.....</b>	<b>137</b>
<b>Figure 57 : Périodes de domestication dans le monde pour quelques espèces.....</b>	<b>137</b>
<b>Figure 58 : Pratiques contraires au bien-être liées à la domestication : coupe des dents et de la queue chez le porcelet.....</b>	<b>142</b>
<b>Figure 59 : Mâchoires de loups du Sud, de loups du Nord et de chiens (Hemmer 1990)</b>	<b>147</b>
<b>Figure 60 : Lignes de Harris chez un enfant malnutri .....</b>	<b>154</b>

#### **Tableaux :**

Tableau I : Répartition quotidienne des activités diurnes chez le porc et le sanglier. (Robert 1987).....	43
Tableau II : Résultats de reproduction chez les cailles japonaises (Nichols 1992).....	48
Tableau III : Comportement maternel chez les truies et les laies (Spinka 2000).....	50
Tableau IV : Valeurs hématologiques comparées du céphalophe de Grimm et de chèvres et de moutons africains (Taiwo 2003).....	64
Tableau V : Evaluation de la sensibilité à la salinité de l'eau chez le guppy par mesure du temps de survie (Chiyokubo 1998).....	67
Tableau VI : Réactions de canards domestiques (Aylesbury) et de canards sauvages Colvert devant un aliment inhabituel (d'après Desforges 1975).....	75
Tableau VII : Distance génétique entre différentes populations de lapins sauvages et domestiques (Peterka 1992).....	109
Tableau VIII : Distance génétique et ancienneté de divergence entre lignées bovines (d'après Bradley 1996).....	112
Tableau IX : Disparitions récentes d'espèces (Liste Rouge, Union Internationale pour la Conservation de la Nature).....	143
Tableau X : Prédipositions comportementales à la domestication (d'après Price 1984).....	148

## INTRODUCTION

La domestication est un phénomène unique au cours de l'évolution. Le scientifique, naturellement porté à vouloir comparer et classer pour pouvoir comprendre, peut s'en trouver embarrassé : voilà un processus qui, s'il présente des points communs avec quelques autres, s'en distingue à chaque fois par une particularité majeure et déterminante. Au départ même de l'étude, la définition du sujet pose problème. De fait, si une définition simple satisfaisait l'intégralité des biologistes, des anthropologues et de tous ceux qui sont un tant soit peu concernés par ce phénomène, l'étude perdrait de beaucoup en intérêt, car sa poursuite se résumerait alors à quelques mesures, relevés et observations. Non, la domestication n'a pas de définition à la fois simple et complète. Aussi nous faudra-t-il tout au long de cette étude passer d'une définition à l'autre, d'un mode d'étude à l'autre et de points de vue en points de vue, tout en sachant qu'à chaque fois les idées qui émergeront seront à apprécier avec la circonspection inhérente à une réflexion fondée sur des propositions de définition. La domestication, donc, peut pour commencer être décrite par des précisions techniques et pratiques : il s'agit du cadre dans lequel l'élevage, le soin, et l'alimentation de certains animaux sont contrôlés par les Hommes sur de nombreuses générations. L'étymologie vient appuyer ce premier commentaire, dans la mesure où le mot « domestique » est directement issu du latin « domesticus », qui vit dans la maison « domus », par opposition à « sylvestris », qui vit dans les bois. Mais ce départ ne saurait convenir au biologiste qui s'intéresse à l'évolution des espèces. Une telle description est marquée par un point de vue technique, donc par une vision exclusivement humaine, consciente, dirigiste et un peu nombriliste (« je définis les choses comme ce qui est *près* ou *loin de moi* »). Ces éléments font de toute évidence partie de ce que peut être la domestication, mais ils ne relèvent pas essentiellement de notre sujet : il s'agit plutôt pour nous d'essayer d'appréhender la domestication comme un phénomène qui met en relation plusieurs espèces. Pour des raisons pratiques et pour éviter d'élargir le sujet plus loin qu'on ne saurait l'explorer, on se cantonnera aux espèces animales : on cherchera donc à évaluer la nature de ces relations particulières qui lient un groupe d'espèces animales, issues de nombreux groupes taxonomiques, et dont l'Homme fait partie intégrante. Bien sûr, on connaît plusieurs types de liens entre espèces : de nombreux animaux ont acquis la capacité de vivre aux dépens d'autres êtres vivants, on parle alors soit de prédation soit de parasitisme, selon le degré de dépendance atteint. Lorsque l'interaction n'a pas lieu au détriment d'une des espèces, on peut utiliser le terme de symbiose, qui décrit l'imbrication de certains processus de vies pour un bénéfice commun, ou celui de commensalisme, où une espèce met à profit les déchets abandonnés par une autre dans leur milieu de vie commun.

La domestication n'est pas forcément facile à définir, mais elle ne correspond exactement à aucun des termes que nous venons de citer. La contradiction est globalement issue des premiers éléments que nous avons évoqués tout en les mettant de côté rapidement : le rôle de l'Homme n'a pas d'équivalent dans les autres relations inter-espèces. L'Homme est un animal, et il peut être étudié comme tel mais chaque fois qu'on cherche à décrire ses interactions avec le monde vivant, la réflexion achoppe sur ses particularités uniques. De fait, des influences culturelles, probablement religieuses, ont introduit dans la définition traditionnelle de la domestication une notion de volonté qui en serait l'origine : l'Homme aurait été doué du pouvoir de dominer d'autres espèces, de les

gérer, de les modifier à sa convenance, de leur prodiguer nourriture et abri, de puiser en elles de quoi satisfaire ses besoins, en bref d'être source de vie et de mort. Il est certain que cette vision plus ou moins mythifiée a, telle qu'elle, peu sa place en biologie. Savoir en quoi elle est fondée, trouver quels éléments scientifiques, mesurables et avérés, peuvent l'appuyer ou la dénoncer, c'est ce à quoi la présente étude veut s'attacher.

Plusieurs questions pratiques se posent immédiatement : lors de toute étude, l'observation est la meilleure source de données, mais dans ce cas précis il n'est pas certain qu'elle soit réalisable. En d'autres termes, la domestication est-elle un phénomène ponctuel, qui a eu lieu, qui est terminé, et dont l'étude ne peut être que paléontologique ? Ou bien est-elle toujours possible, mais si lente que le résultat pratique est sensiblement le même : nulle expérience à dimension humaine en terme de durée ou de moyens mis en œuvre ne peut être menée sur elle. Certains auteurs ont adopté ce point de vue et ont cherché à comparer les espèces actuelles avec des restes d'espèces disparues dont elles sont issues. Se fonder ainsi sur les apports combinés de l'archéologie pour les fossiles et de la zoologie pour les espèces actuelles peut être considéré comme l'abord le plus rigoureux, mais c'est une méthode qui a ses limites. Les fossiles sont peu nombreux, ils ne fournissent quasiment pas de données sur le métabolisme et le comportement, aussi laissent-ils beaucoup de questions sans réponse. Le plus délicat est sans doute d'être certain que l'espèce domestique étudiée descend bien des fossiles dont on dispose, et qu'il ne s'agit pas de deux branches ayant évolué à partir d'un ancêtre commun dans des voies différentes, sous le double effet de la domestication pour l'une et de la sélection naturelle pour l'autre.

Toutes ces considérations ont amené des chercheurs à adopter une nouvelle approche. Pour pouvoir avancer dans notre étude, nous utiliserons aussi leurs résultats, car ils apportent une lumière intéressante au problème. Il faudra simplement rester conscient de leurs limites, compte tenu de leurs conditions d'obtention. L'idée de ces chercheurs vise à tenter des expériences de domestication, c'est-à-dire à suivre l'évolution de souches d'animaux sauvages au bout de plusieurs générations de captivité et susceptibles de subir diverses formes de sélection. De nouveau, les définitions posent problème : si l'on veut comparer un lot « sauvage » et un lot « domestique », il faut déterminer le critère qui nous permettra de leur accorder ces qualificatifs. Traditionnellement, on utilise ces deux mots dans des cadres différents, en provoquant une confusion cruciale pour notre étude. On parle d'animaux domestiques, d'animaux apprivoisés, d'animaux captifs, d'animaux sauvages, de la vie domestique, ou encore de la vie sauvage. Il existe en fait plusieurs situations, définies par le mode de vie d'une part et d'autre part par l'origine (la souche) de l'animal considéré. On peut résumer en distinguant deux modes de vie tels que la zootechnie peut les décrire : « sauvage », qui signifie indépendant de l'Homme pour se nourrir, se reproduire ou se protéger des prédateurs et du climat, au contraire de la vie « domestique » dans laquelle les humains décident et organisent tout cela. Et il existe deux types de lignée : « domestique », qui signifie que l'Homme intervient depuis très longtemps dans l'évolution de cette souche, et « sauvage », pour laquelle on suppose que le rôle de l'Homme est nul ou très indirect, de telle sorte qu'elle n'est issue que de la sélection naturelle. On obtient alors des animaux totalement domestiques ; ou totalement sauvages ; ou sauvages mais captifs ou apprivoisés ; ou enfin domestiques mais retournés à la vie sauvage, ces derniers étant alors dits « marrons » ou « féraux ».

Si toutes ces définitions étaient claires et précises, il n'y aurait guère lieu de chercher plus loin. Nous saurions exactement ce que c'est qu'une espèce domestique. Seulement, l'intervention de l'Homme dans la vie domestique peut être variable, plus ou moins intense ; quel degré de contrôle minimal est-il nécessaire pour arriver au niveau du « domestique » ? De la même façon, définir une souche domestique par une longue intervention de l'Homme dans son évolution reste très vague : combien de temps faut-il pour y arriver ?

Beaucoup de questions se posent, mais aucune méthode parfaite n'est à notre disposition pour y répondre. Nous allons donc considérer autant d'éléments que possible, tout en les analysant de façon mesurée selon leurs conditions d'obtention.

Nous essaierons d'abord de mettre en évidence un certain nombre de caractères qui sont apparus chez différentes espèces animales lors de leur domestication ou d'essais récents de domestication. En effet, la domestication provoque des effets variés et marqués sur les espèces animales concernées : dans les formes domestiques, une augmentation nette de la variabilité de certains caractères comme la taille ou la couleur apparaît. Au contraire, une curieuse convergence d'adaptation dans les formes domestiques de différentes espèces existe aussi. Si des caractères apparaissaient de façon récurrente, ils pourraient être proposés comme critères pour mieux définir un animal domestique. Autrement dit, il s'agit pour nous tout d'abord de s'attacher à définir la domestication par ses effets, le processus par son produit. Mais dans ce cas, on serait évidemment très curieux de savoir pourquoi ces caractères seraient retrouvés parmi des espèces au départ plutôt éloignées. Les mécanismes évolutifs qui sous-tendent le processus de domestication sont donc ce qu'il semble le plus approprié d'analyser dans un second temps. Il s'agira alors de définir la domestication par l'ontogénie, le processus par ses rouages. Ces deux étapes sont indispensables à l'élaboration de bases concrètes pour discuter la vision qu'on peut avoir de la domestication, de sa place dans l'histoire de l'évolution et du rôle de l'espèce humaine.



# PREMIERE PARTIE : MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES CORRÉLÉES À LA MISE EN PLACE DE L'ÉTAT DOMESTIQUE

## 1. Régulation de la croissance

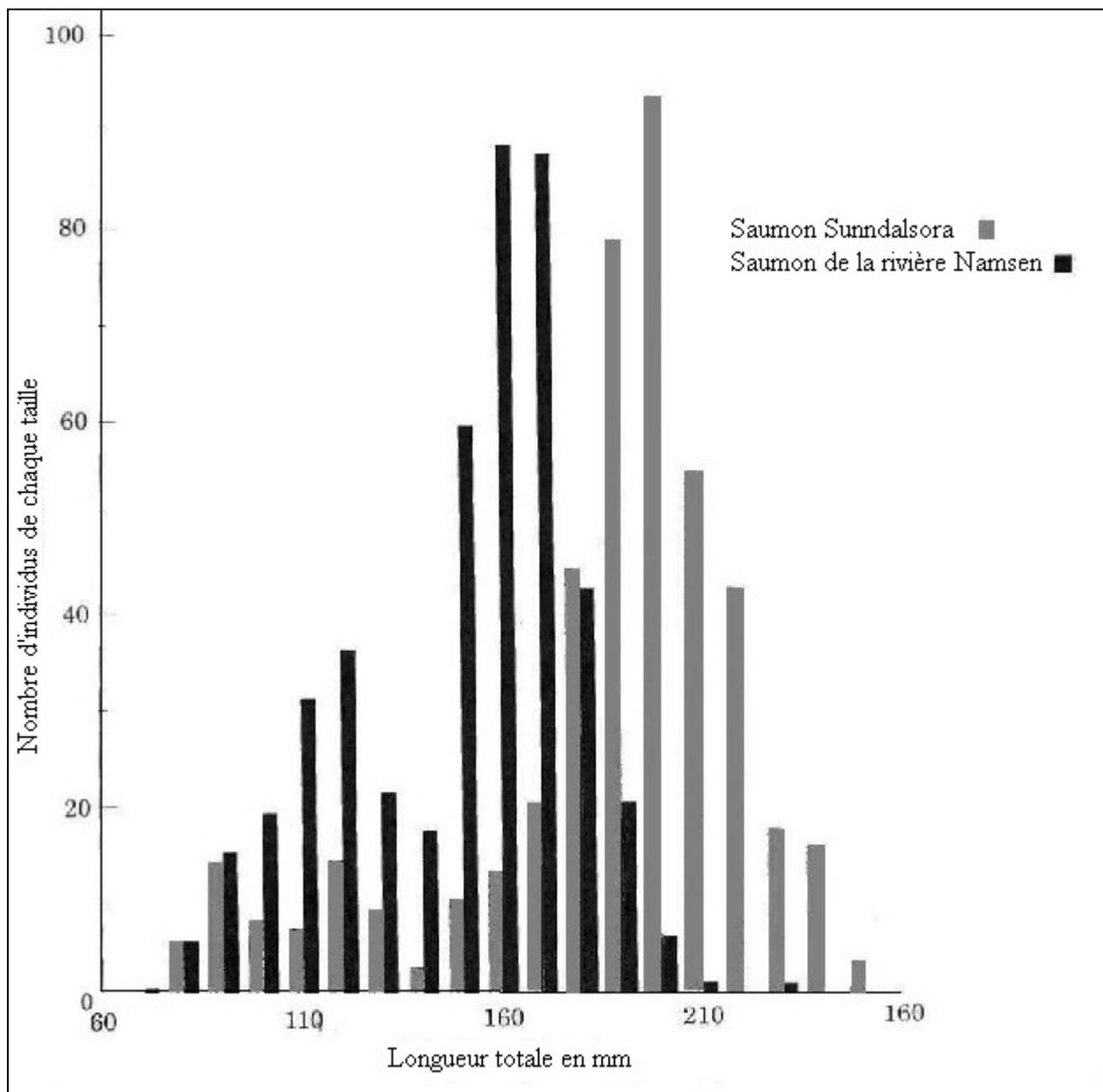
### 1.1 Impact de la domestication sur la taille des individus

Il s'agit à présent d'aborder véritablement notre problème, et de trouver une façon appropriée d'organiser la foule vertigineuse de données et d'idées que la bibliographie moderne met à notre disposition. Puisque nous cherchons à analyser les effets de la domestication, tout en sachant que nous rencontrerons des difficultés de définition et de sources de données, ce serait atermoyer que d'évoquer pour commencer un caractère consensuel et sans équivoque. C'est souvent dans les situations problématiques que se trouve la clé de la compréhension : autant étudier parmi les effets de la domestication un de ceux qui sont source de discussion. C'est le cas pour la taille des individus. De plus, il s'agit d'une donnée essentielle dans la mesure où beaucoup d'espèces domestiques ont été mises à profit en tant que source de nourriture : il est évident alors que la taille des individus, et en conséquence la production de ressources alimentaires qu'ils sont en mesure de fournir, possède une influence majeure.

Grâce au développement de l'aviculture, de nombreuses expériences de domestication ont été réalisées sur des poissons, notamment en Scandinavie et au Canada. Ces expériences ont été encadrées par des chercheurs, qui ont ainsi pu mettre à disposition de la communauté scientifique une très grande quantité de données concernant les effets physiologiques de ces mises en élevage d'espèces traditionnellement sauvages. Les performances de croissance ont été suivies attentivement puisque, comme on l'avait envisagé, elles sont les garantes de la rentabilité de ces nouveaux élevages. On dispose donc de mesures détaillées et comparatives entre des souches de saumons sauvages et des animaux issus de lignées « domestiquées » depuis plusieurs générations. Les conditions dans lesquelles les mesures ont été faites sont fournies avec précision par les auteurs, et doivent être prises en compte pour l'interprétation des résultats.

La figure 1 découle d'une étude de ce type menée sur des saumons Atlantique (*Salmo salar*). La lignée domestique est désignée par le nom de l'élevage (Sunndalsora) : il s'agit d'individus issus de la septième génération de saumons élevés en ferme (FLEMING 2002). La lignée sauvage a été baptisée Namsen du nom du fjord où les œufs des poissons observés dans l'étude ont été prélevés ; il s'agit également de la zone d'où étaient issus les ancêtres de la lignée Sunndalsora. Les mesures de la taille des poissons sont réalisées après une croissance d'un an dans des conditions identiques pour les deux lots. Ces précisions permettent de penser que les poissons ont bien la même origine, et que les différences observées vont être issues de différences génétiques découlant de leurs évolutions séparées, dans le milieu sauvage pour l'une et dans le cadre domestique pour l'autre.

Figure 1 : Croissance chez les saumons Atlantique (Fleming 1997)

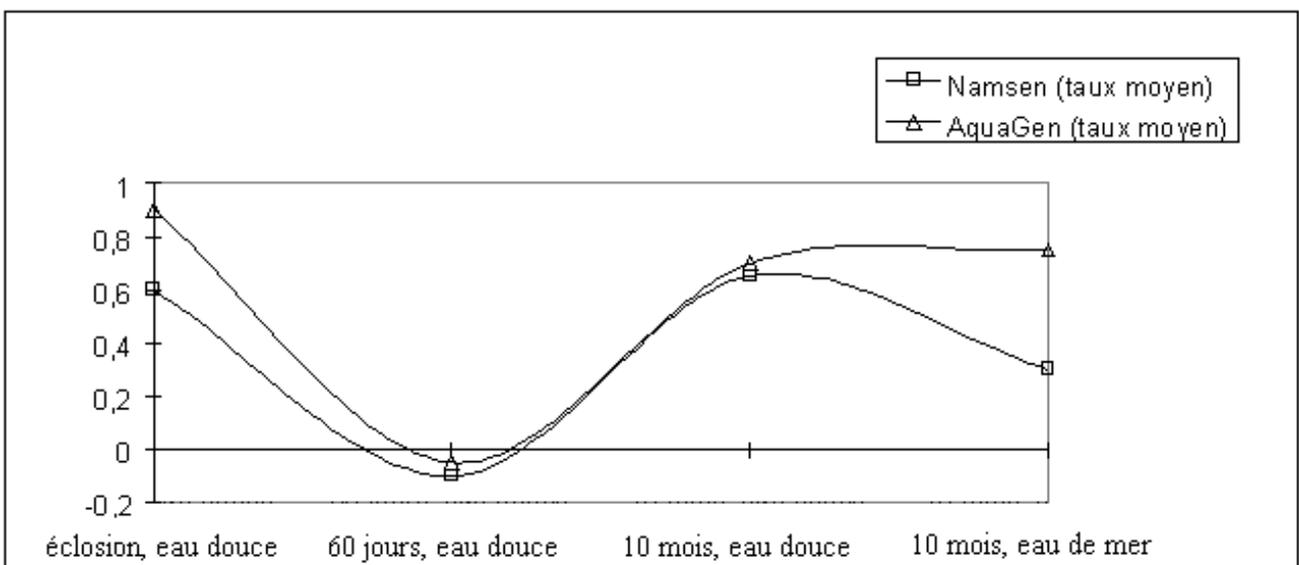


On constate que le lot des saumons d'élevage présente une taille en moyenne supérieure à celui du lot sauvage : le pic de fréquence parmi les tailles, aux environs de 20 cm, est nettement décalé par rapport au pic des saumons Namsen, aux environs de 16 cm. Il semble à la vue de ce schéma que les poissons élevés depuis quelques générations en ferme aient acquis des potentiels de croissance supérieurs à leurs homologues sauvages.

La figure 2 permet de préciser quelque peu cette première donnée. Elle a également été dessinée en comparant les performances de saumons issus de la même population, mais restés sauvages pour les uns (Namsen) ou élevés depuis plusieurs générations en ferme (lignée AquaGen). Les mesures sont réalisées dans des conditions identiques pour les différents lots, en variant les âges (premiers jours, 60 jours, 10 mois) et les milieux (tanks d'eau douce ou d'eau salée).

Figure 2 : Taux de croissance chez les saumons (d'après Fleming 2002).

*Le taux de croissance est exprimé en pourcentages de la masse corporelle par jour.*



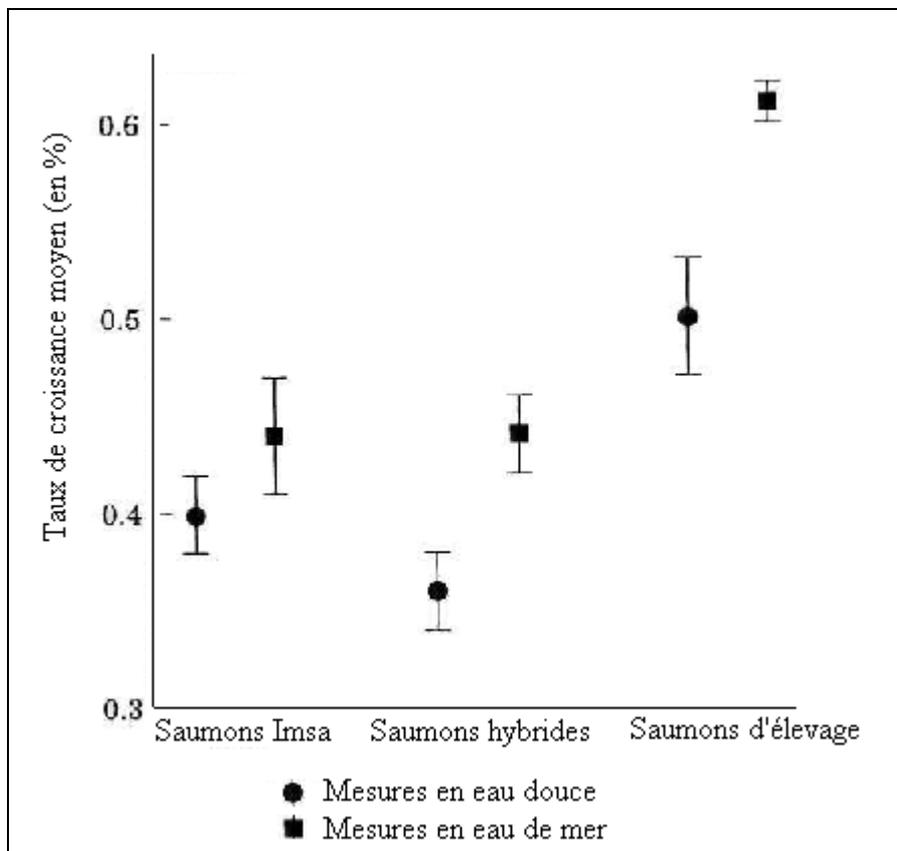
On constate en observant cette seconde figure que, si les saumons d'élevage conservent un avantage dans les différents contextes d'expérimentation, cet avantage n'est pas constant. Il semble que le potentiel de croissance acquis au fur et à mesure des générations en captivité soit plus net dans certaines conditions : l'écart de croissance est distinctement supérieur en eau de mer. D'autres données suggèrent que la température de l'eau peut également se révéler être un facteur de régulation : si 17°C reste la température de croissance optimale de toutes les souches, c'est entre 15 et 18°C que l'avantage de la souche domestique se manifeste le plus (FLEMING 1997). Au contraire, certaines conditions d'élevage (compétition avec une autre population, conditions

semi naturelles) affectent négativement la croissance des saumons Atlantique domestiques, mais pas celle des sauvages, tendant ainsi à effacer la différence (FLEMING 1997).

De ces premières données, on peut donc déduire plusieurs éléments : les saumons élevés en captivité ont développé une aptitude supérieure à la croissance, mais cette supériorité subit une très forte influence du milieu, certaines conditions se révélant particulièrement favorables, et d'autres effaçant l'avantage des « domestiques ».

Parmi les études menées sur les saumons Atlantique, quelques-unes s'intéressent aux hybrides (EINUM 1997). Elles aboutissent à des résultats équivalents aux précédents sur leurs lignées pures, mais quand elles comparent les taux de croissance avec ceux d'individus obtenus en croisant les deux lignées, les résultats sont alors variables : on observe parfois une expression intermédiaire des caractères mesurés chez les parents, quelquefois un léger avantage des hybrides sur la lignée d'élevage ; au contraire, comme sur la figure 3, les lignées hybrides peuvent montrer des résultats médiocres, équivalents aux saumons sauvages.

Figure 3 : Taux de croissance chez des saumons hybrides : saumons sauvages de souche Imsa x saumons élevés en ferme (Einum 2002)



Ces résultats mitigés et variables sont en faveur des idées précédemment proposées concernant l'impact de la domestication sur la taille des individus. Tous sont évocateurs d'un caractère quantitatif, fortement dépendant des conditions de milieu et des combinaisons entre lignées, avec parfois des expressions suggérant l'existence d'un phénomène d'hétérosis. Ce tableau correspond à une origine génétique du caractère, fondé sur un ensemble de polygènes et régulé par une influence forte du milieu.

Les données fournies par l'examen de ce premier exemple d'effet de la domestication nous permettent déjà d'envisager un des mécanismes génétiques qui sous-tendent ce processus évolutif. Effectivement, nous aurons l'occasion de constater que les supports polygéniques sont très courants et jouent un rôle non négligeable pour les animaux domestiques. Mais ce n'est pas là l'intérêt majeur de l'exemple de l'impact de la domestication sur la taille des individus.

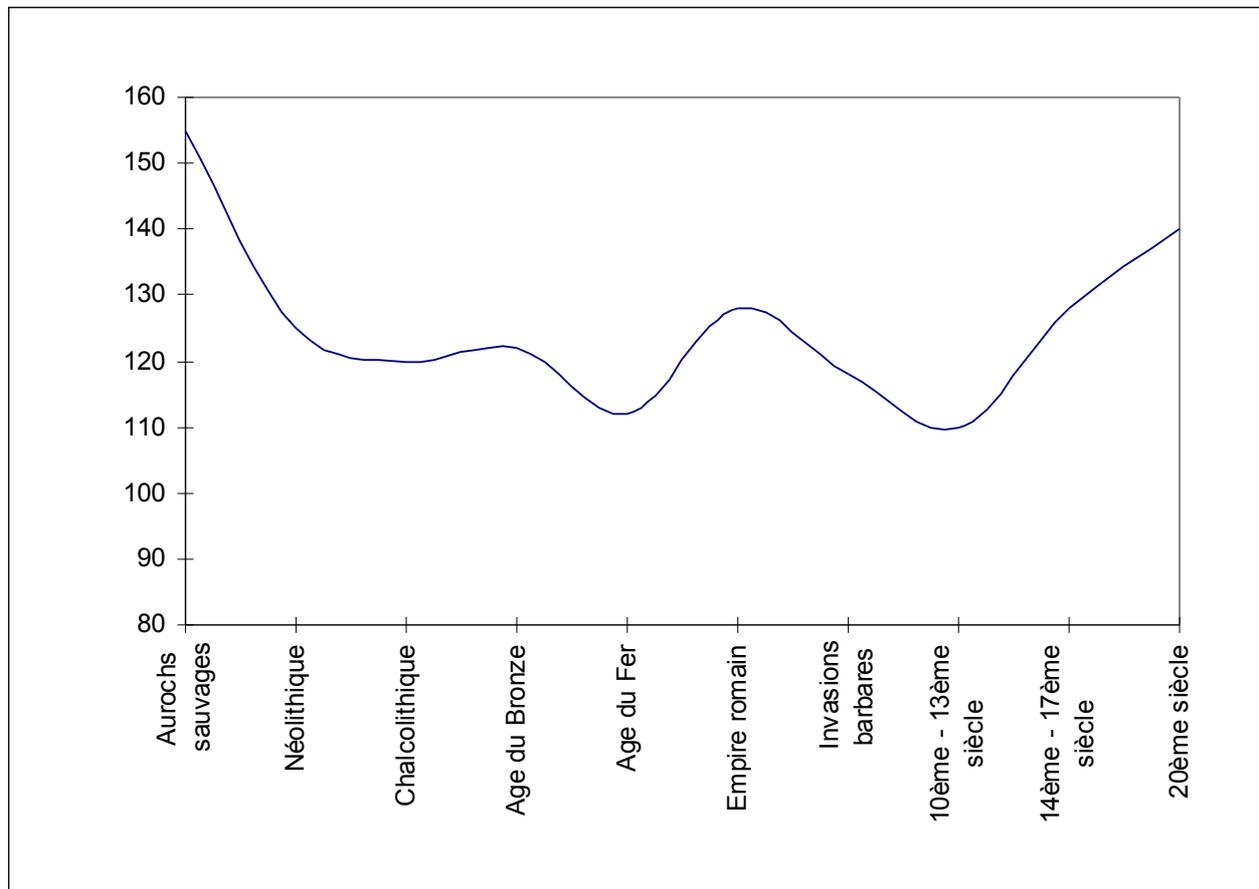
En effet, suite aux essais de domestication pratiquée sur les poissons, nous avons été amenés à considérer que la domestication favorisait une augmentation de taille. Mais il ne s'agit que d'une seule espèce, dans le cadre d'une seule expérience de domestication, de plus relativement courte. Autrement dit, cette idée ne saurait être généralisée sans la confronter aux autres données disponibles, à savoir celles que peuvent fournir l'archéologie et la zoologie. Il est du plus grand intérêt d'essayer d'établir si cette hypothèse peut s'accorder avec les observations qui ont pu être faites sur des fossiles ou sur des animaux vivants, chez différentes espèces traditionnellement domestiques.

C'est volontairement que nous avons commencé notre étude par la question de la taille des animaux domestiques, dans la mesure où justement il posait nettement le problème des contradictions issues de deux méthodes de récolte des données : l'une expérimentale, donc active, et l'autre archéologique et zoologique, donc plutôt observatrice.

Une augmentation de taille semble effectivement avoir accompagné la domestication dans un certain nombre d'espèces, par exemple les chevaux, ou encore les lapins (PRICE 1984). Pourtant, même lorsque cette tendance apparaît, elle peut être contrastée : la taille des individus se diversifie souvent au sein des lignées domestiques. Parfois même, les dimensions restent constantes. Les espèces où au contraire la domestication s'est traduite par une diminution de taille ne sont pas rares.

Considérons, par exemple, le cas des bovins. La figure 4 montre les changements de taille qu'on a pu constater dans cette espèce, depuis sa domestication à partir d'aurochs (HEMMER 1990).

Figure 4 : Hauteur au garrot moyenne en centimètres des bovins domestiques au cours des âges en Europe de l'Ouest (d'après Hemmer 1990)



On observe une nette diminution de taille, depuis le Néolithique jusqu'à l'âge du fer. Lors de la période romaine, la tendance s'inverse totalement, et on note une augmentation rapide de taille. Puis cette croissance s'arrête et tend à nouveau à diminuer, jusqu'au treizième siècle environ. Après quoi, la taille moyenne du bétail suit une augmentation rapide et constante jusqu'à nos jours.

On peut interpréter ces données en utilisant celles que nous avons recueillies chez les poissons. En effet, les expériences sur les saumons montraient une forte influence du milieu sur l'expression du gain de croissance. Les lignées domestiques s'adaptait assez mal et perdaient rapidement en performance dès que leur environnement était perturbé. Un tel « effet milieu » peut avoir, dans certaines espèces, masqué une tendance générale à l'augmentation de taille. Aussi est-il possible

de voir dans les observations archéologiques une confirmation des hypothèses issues des expériences de domestication sur les saumons : lors des périodes fastes, dans des régions où le climat était favorable, lorsque les populations humaines possédaient une bonne maîtrise des techniques d'élevage, bref lorsque le milieu présentait des caractéristiques optimales, on observe un gain de croissance chez les lignées domestiques. Ce gain disparaît totalement lorsque le milieu est perturbé, même peu. Et c'est pourquoi on considère en général en archéologie que ce sont les fossiles d'animaux les plus petits qui correspondent aux premiers animaux domestiqués. Ceci est vrai quand le contexte archéologique prête à confusion, autrement dit lorsqu'il s'agit des tout premiers temps de la domestication : il est évident que dans un site d'époque romaine, des restes bovins de grande taille ne seront pas attribués à des animaux sauvages.

Différentes hypothèses peuvent être émises quant à la nature des perturbations possibles du milieu, et aux mécanismes de leurs effets. Le climat peut être mis en cause, quand on considère l'exemple des chevaux domestiques d'Islande ou d'Ecosse, qui sont restés petits par rapport à leurs homologues d'Europe continentale. On peut aussi penser aux techniques d'élevage et de sélection, qui ont pu faire préférer des animaux de taille limitée et donc plus facilement manipulables. Mais on ne peut dépasser le stade de l'hypothèse qu'en étudiant les mécanismes physiologiques à l'origine de cet éventuel gain de croissance.

## 1.2 Schémas de sécrétion de l'hormone de croissance

La croissance des vertébrés est contrôlée par une hormone hypophysaire, l'hormone de croissance, aussi appelée somatotrophine ou GH. Les recherches sur la croissance des saumons Atlantique (FLEMING 2002) ont logiquement tenté d'évaluer le niveau plasmatique de cette hormone chez les différentes souches de poissons, ainsi que la quantité de GH retrouvée dans leurs hypophyses au moment des autopsies.

Comme on peut le voir sur les figures 5 et 6 qui récapitulent les résultats obtenus, les taux de GH, plasmatique comme hypophysaire, sont différents dans les deux lots. Le degré de différence varie en fonction des âges et des milieux. Des différences significatives ont été mises en évidence : la souche « domestique » présentait des niveaux de GH plasmatiques ainsi qu'un contenu hypophysaire en GH supérieurs à la lignée sauvage. Les conclusions de cette expérience suggèrent donc l'existence d'un lien entre la régulation endocrine de la croissance, notamment par la GH, et le processus de domestication.

Figure 5 : Contenu en hormone de croissance dans l'hypophyse des saumons (d'après Fleming 2002).

Les ordonnées sont exprimées en  $\mu\text{g}$  de GH recueillis en moyenne pour chaque hypophyse, dans le lot considéré. Les tracés gris indiquent les valeurs extrêmes observées pour chaque mesure dans le lot.

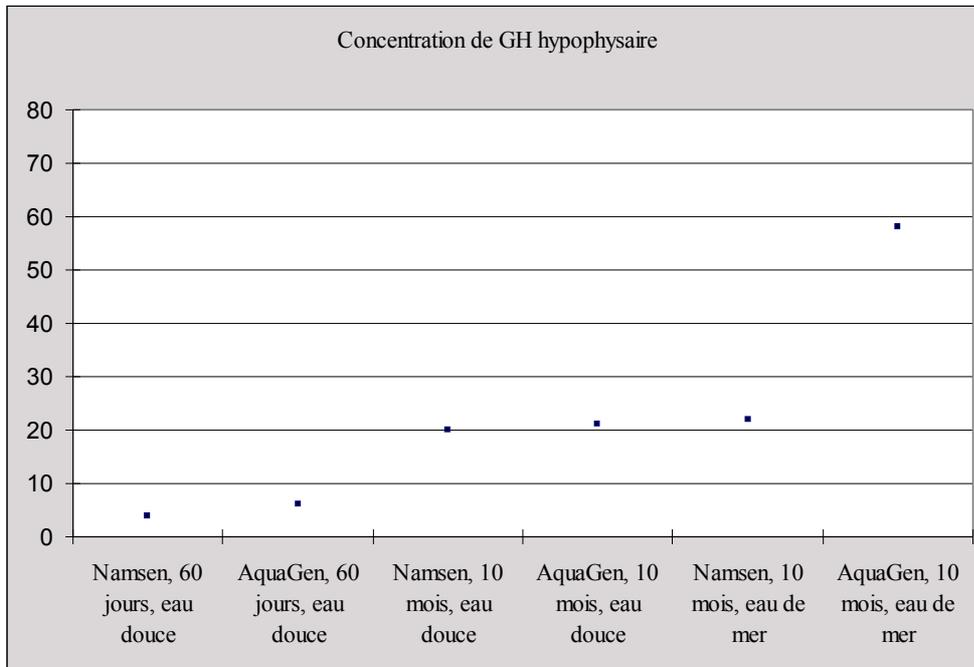
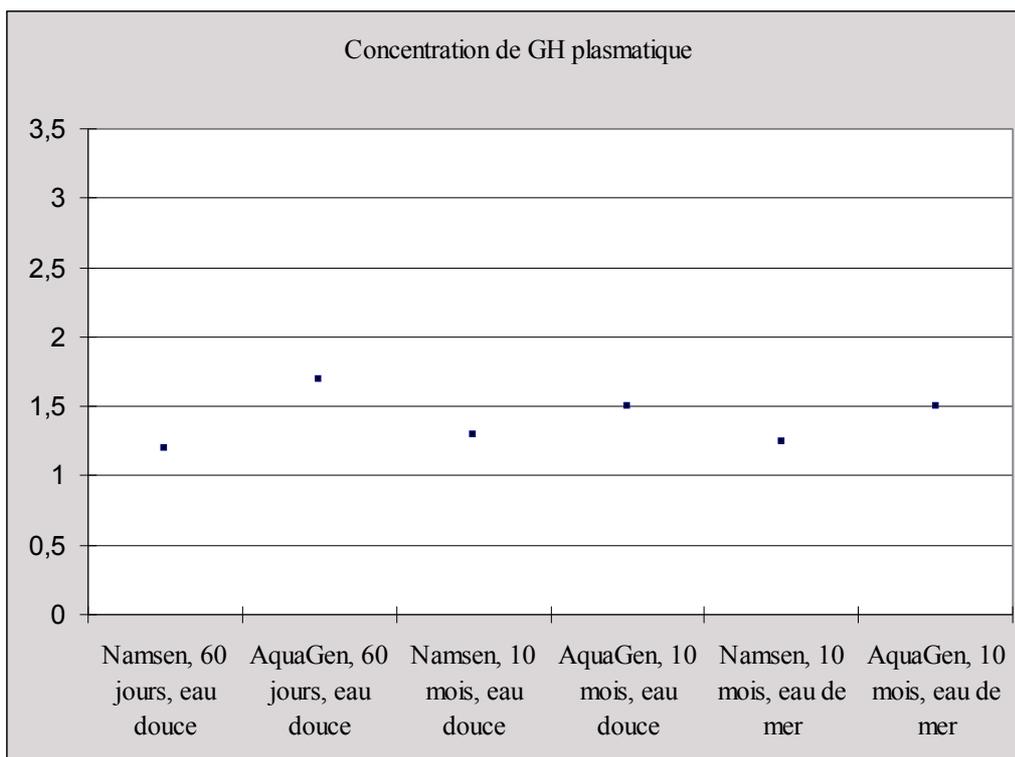


Figure 6 : Concentration en hormone de croissance dans le plasma des saumons (d'après Fleming 2002).

Les ordonnées sont exprimées en  $\text{ng}$  de GH par  $\text{mL}$  de plasma, en moyenne pour le lot.



Pour essayer d'étayer cette proposition, on peut évoquer d'autres mesures, réalisées chez le porc. L'espèce porcine est particulièrement utile pour rechercher les effets de la domestication, car il s'agit d'une espèce traditionnellement domestique pour laquelle on dispose d'une variété sauvage, les sangliers. Des profils de concentration plasmatique en GH ont été tracés chez des porcs mâles et femelles de race Landrace, ainsi que chez des sangliers mâles (CLAUS 1990). Les mâles des deux souches présentaient un schéma identique : leur sécrétion diurne de GH était pulsatile, tandis que pendant la nuit les pics tendaient à se niveler. Ce type de schéma n'était pas observé chez les femelles. Mais que ce soit chez les mâles ou chez les femelles, les porcs domestiques présentaient un niveau de GH plasmatique significativement supérieur à celui des sangliers.

Toutes ces données suggèrent que la domestication favorise génétiquement une régulation hormonale de la croissance plus active, notamment grâce à une plus forte sécrétion de GH. La densité des récepteurs de cette hormone peut également jouer un rôle, mais il n'a pas encore été clairement montré.

L'hormone de croissance n'est pas l'unique facteur de régulation de l'état corporel. Elle nécessite l'intervention d'autres sécrétions, par exemple l'insuline. Certains auteurs ont émis l'hypothèse qu'on pouvait évaluer le niveau de sécrétion de l'insuline en mesurant la concentration plasmatique en IGF-1 (Insuline-like-Growth-Factor-1). Ils ont alors voulu réaliser des dosages chez le saumon Atlantique (FLEMING 2002). Les résultats ont d'abord paru décevants : ils ont constaté que la concentration en IGF-1 était équivalente chez les saumons domestiques et chez les saumons sauvages. Mais, dans un second temps, ils ont corrigé leur première hypothèse : en effet, des données disponibles chez la souris (SJOGREN 1999) montrent que l'IGF -1 n'est pas un analogue fonctionnel de l'insuline : ce facteur mis en circulation par le foie agit principalement par feedback négatif contre la sécrétion hypophysaire de l'hormone de croissance, et non pas en faveur d'un stockage et d'une synthèse tissulaire. Par conséquent, il est logique et en accord avec les résultats obtenus dans les expériences précédentes de ne pas le trouver augmenté chez les saumons domestiques.

Mais, du fait de cette première hypothèse erronée, ces résultats n'apportent pas de réelle lumière sur la poursuite de la régulation hormonale de la croissance chez les variétés domestiques de saumons. D'autres données sont disponibles grâce à des études (JOHNSSON 1996) menées sur la truite commune (*Salmo trutta*). Elles visaient au départ à tester l'hypothèse selon laquelle les modifications de croissance observées chez les variétés domestiques de truites étaient réellement dues à l'effet d'une plus grande concentration plasmatique en hormone de croissance. Pour cela, on a cherché à reproduire un phénotype domestique chez des truites sauvages soumises à des injections de GH.

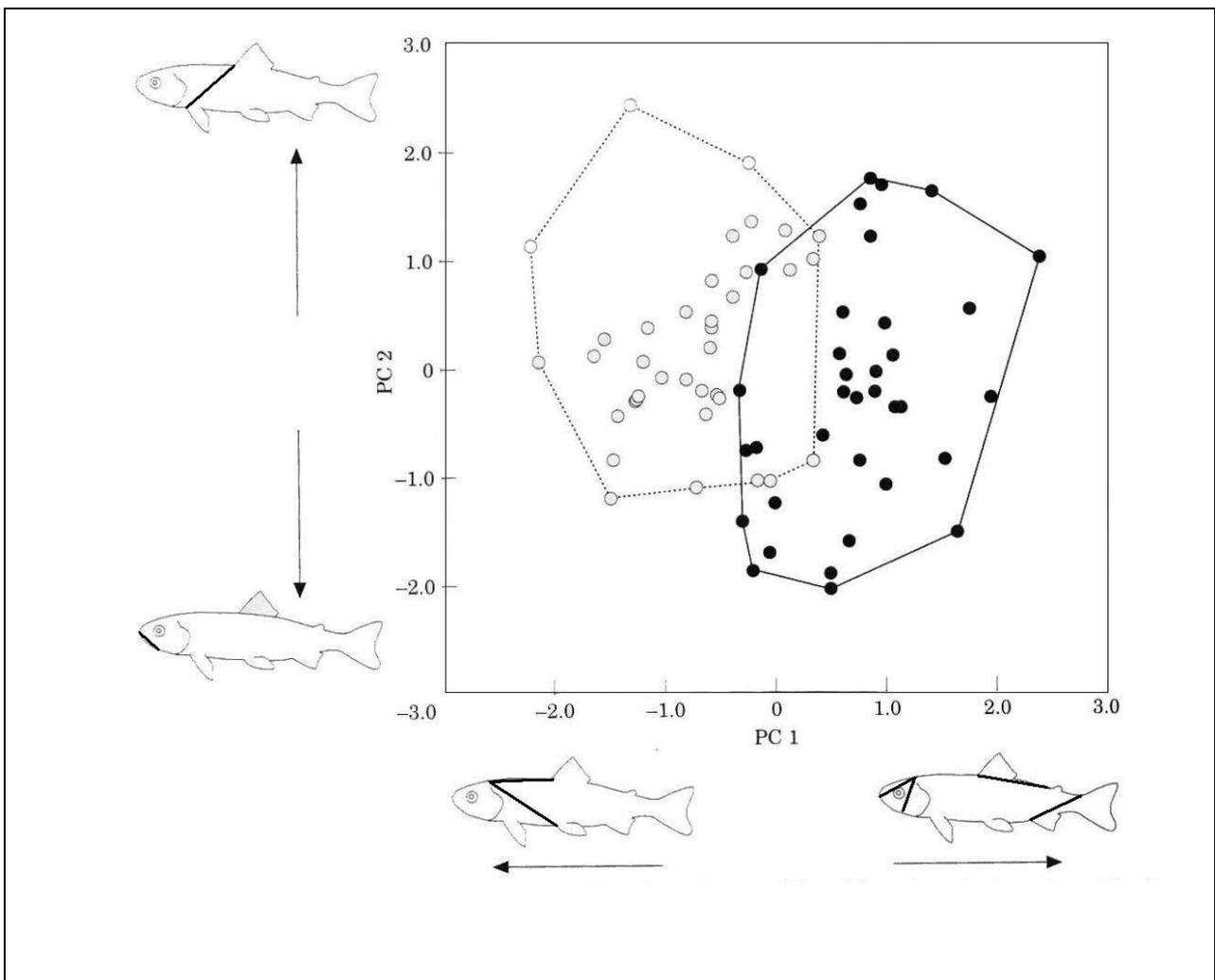
Les résultats obtenus en termes de croissance se sont avérés équivalents chez le lot domestique et chez le lot sauvage subissant les injections. En d'autres termes, des injections d'hormone de croissance reproduisent l'effet de la domestication en ce qui concerne le bilan de croissance des truites brunes.

Par contre, les modes d'allocation des ressources ne concordent pas. Il semble que la régulation endocrine de la croissance ne donne pas lieu aux mêmes résultats chez les saumons sauvages et

chez les animaux élevés en ferme : comme le montre la figure 7, les morphologies développées par les poissons d'expérimentation sont significativement différentes.

Figure 7 : Différences morphologiques entre saumons sauvages Namsen et saumons de ferme Sunndalsora. D'après Fleming 1997.

*Pour décrire la morphologie des poissons, les auteurs ont utilisé plusieurs dimensions particulièrement significatives et représentées par les segments foncés. Ils les ont combinées selon plusieurs formules appelées PC (pour « principal components »). Chaque animal est représenté dans ce graphique par ses deux scores selon les fonctions PC1 et PC2 : les saumons Namsen sont symbolisés par des ronds noirs, les saumons Sunndalsora sont symbolisés par des ronds gris. Les axes sont gradués selon une unité arbitraire issue des scores utilisés par les auteurs.*



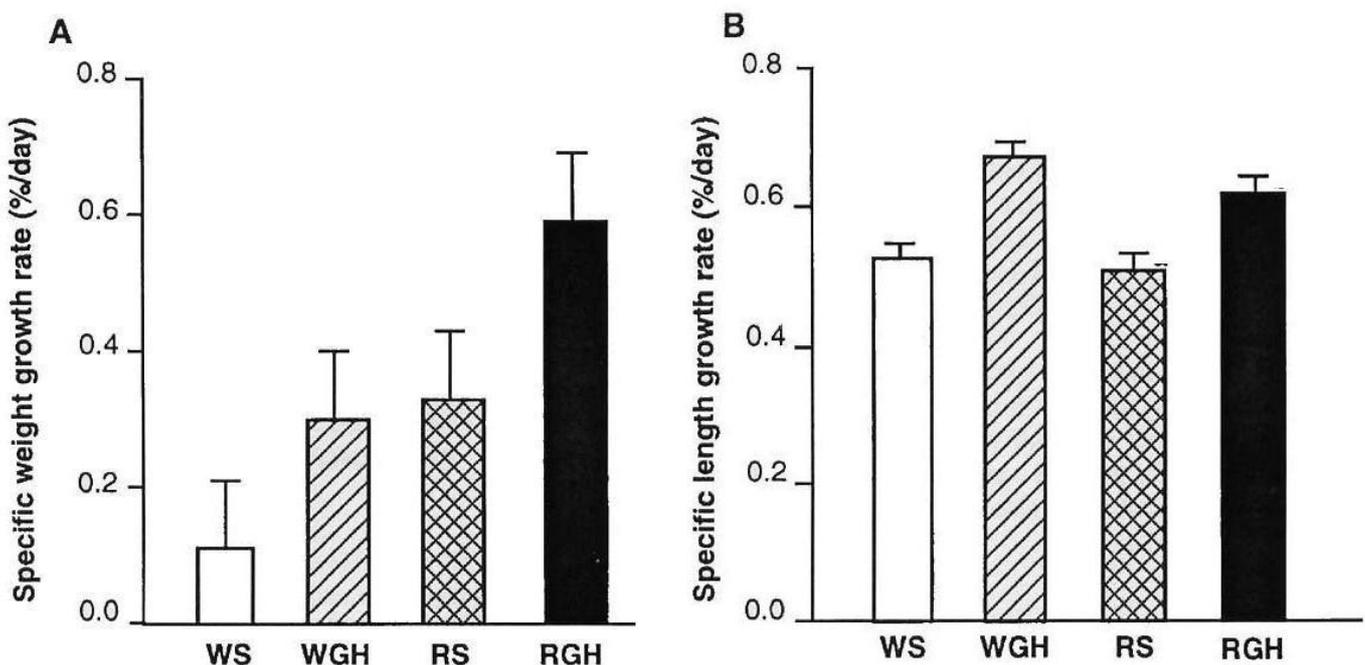
Globalement, on constate que les saumons d'élevage développent une forme plus ramassée, avec un angle antérieur plus large. Les saumons sauvages au contraire, montrent un profil plus hydrodynamique. Il est évident qu'en élevage la nécessité d'un profil hydrodynamique qui favorise la rapidité de la nage est moins intense qu'en milieu sauvage.

Pour évaluer le type de croissance induit soit par la GH injectée, soit par la domestication, les chercheurs se sont appuyés sur le rapport croissance en longueur – prise de poids, ainsi que sur la mesure de la concentration d'ARN dans des échantillons musculaires des différents animaux autopsiés. Ce dernier point mérite explication : en effet, la croissance corporelle peut être due soit au stockage des graisses, soit à l'augmentation de la masse musculaire. Or, la croissance des muscles s'évalue grâce à la quantité de protéines synthétisées, qui sont elles-mêmes liées à la concentration d'ARN retrouvé dans ce type de tissu. Les mesures ont été effectuées sur quatre lots : deux lots subissant des injections de GH dont un de souche domestique et un de souche sauvage, et deux lots subissant des injections de placebo, également de souche sauvage pour l'un et de souche domestique pour l'autre.

En premier lieu, les auteurs ont mis en évidence un lien significatif entre le niveau de GH et la croissance en longueur, ce qui concorde avec les résultats obtenus chez les saumons Atlantique (FLEMING 2002). Mais ils ont montré, dans un second temps, que la croissance en longueur induite par ces injections était moindre chez les truites d'élevage.

Figure 8 : Influence des injections de GH sur la croissance de quatre groupes de truites communes juvéniles. D'après Johnsonn 1996.

(figure A : croissance en poids, exprimée en pourcentages par jour ; figure B : croissance en longueur, exprimée en pourcentages par jour. WS = sauvage, injection de placebo ; WGH = sauvage, injection de GH ; RS = saumon d'élevage, injection de placebo ; RGH = saumon d'élevage, injection de GH).

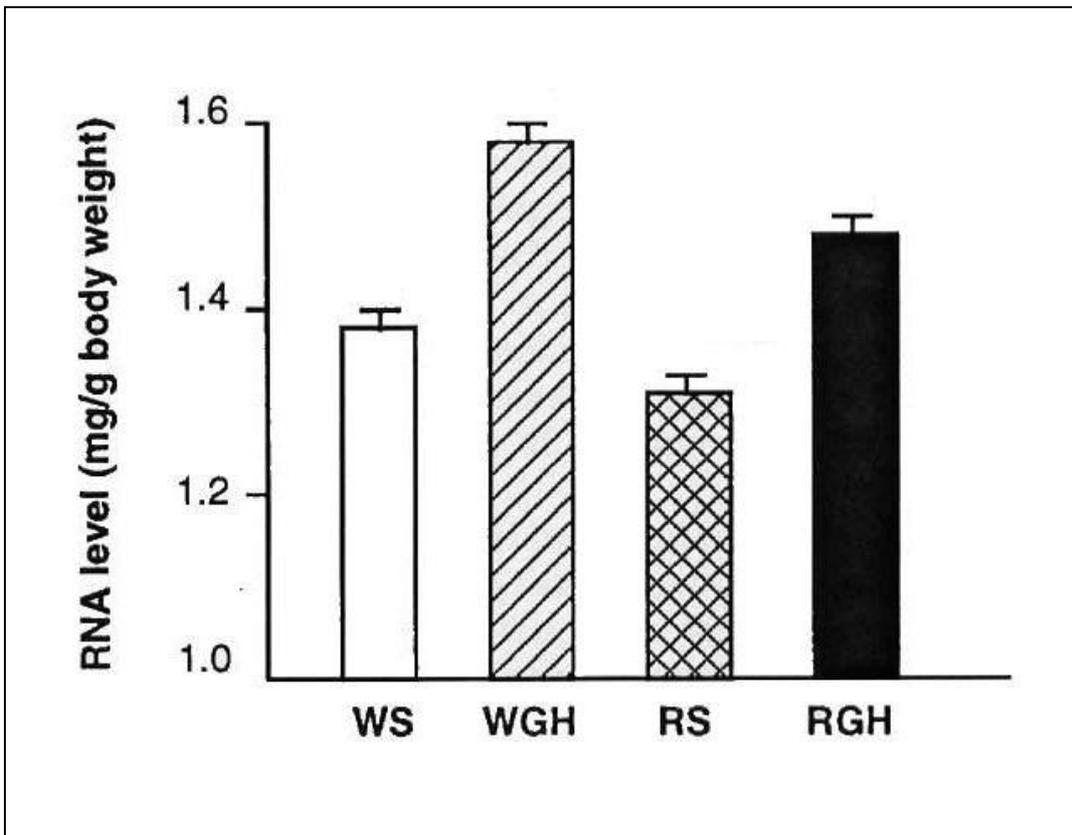


Il ressort de ces deux schémas une distinction essentielle : en mesurant le poids, on arrive approximativement à des valeurs équivalentes entre poissons sauvages subissant des injections d'hormone de croissance et poissons domestiques recevant un placebo. Par contre, la croissance en longueur sera supérieure pour les premiers.

Ce résultat est renforcé par les autres données : comme on peut le constater en observant la figure 9, il apparaît que les concentrations musculaires en ARN sont supérieures chez les truites sauvages pour une même quantité de GH injectée. La souche sauvage serait donc plus susceptible de réagir à la GH par une augmentation du taux de synthèse protéique que son homologue domestique.

Figure 9 : Niveau d'ARN chez la truite commune en mg par gramme de poids corporel. (Johnsson 1996)

*WS = sauvage, injection de placebo ; WGH = sauvage, injection de GH ; RS = saumon d'élevage, injection de placebo ; RGH = saumon d'élevage, injection de GH.*



D'après ces données, il semble donc que l'hormone de croissance induise une croissance différente chez les animaux sauvages : elle induit une formation de muscles en quantité plus grande que chez les saumons d'élevage, chez qui elle provoque plutôt un stockage sous forme de tissus graisseux.

Toutes ces observations concordent pour suggérer un rôle important de la GH dans l'aptitude plus forte à la croissance qu'on retrouve chez les variétés domestiques. Mais l'effet de cette hormone est modulé par d'autres facteurs, qui affectent apparemment son impact métabolique en modifiant la croissance de certains tissus au détriment d'autres.

### 1.3 Morphologie, croissance différentielle et structure musculaire

Ainsi donc, les animaux domestiques se distingueraient de leurs homologues sauvages par des caractères spécifiques de taille et de morphologie : une régulation hormonale modifiée favoriserait le développement de certains tissus. La conclusion des études que nous venons d'évoquer ne surprendrait guère l'observateur à qui seraient présentés quelques spécimens d'espèces domestiques et quelques-uns de leurs homologues sauvages. Des différences morphologiques existent, de façon plus ou moins évidente.

Pour atteindre un niveau moins intuitif et plus objectif, elles ont été évaluées au cours de nombreuses études : il s'agissait à chaque fois de comparer la taille de différents organes à l'autopsie d'individus sauvages ou domestiques de la même espèce, si possible élevés dans les mêmes conditions. Dans la mesure où l'on a montré que les animaux domestiques pouvaient se révéler plus grands ou plus petits que les sauvages selon les conditions de milieu, une simple mesure du poids des organes pourrait prêter à confusion. Aussi des corrections en fonction du poids vif total ont-elles été réalisées, pour permettre l'obtention de valeurs comparables.

On a ainsi observé des divergences de croissance différentielle. Elles touchaient notamment le système nerveux, l'appareil cardio-respiratoire, l'appareil reproducteur et le système lymphoïde. Il s'agira d'organiser leur étude de façon à les passer toutes en revue, tout en essayant de mettre en évidence les liens qui les unissent. Puisque nous avons commencé par des critères de croissance, le plus logique est de s'intéresser pour le présent aux masses musculaires, à l'appareil digestif et aux glandes endocrines qui sont impliquées dans le réseau métabolique de contrôle de la croissance.

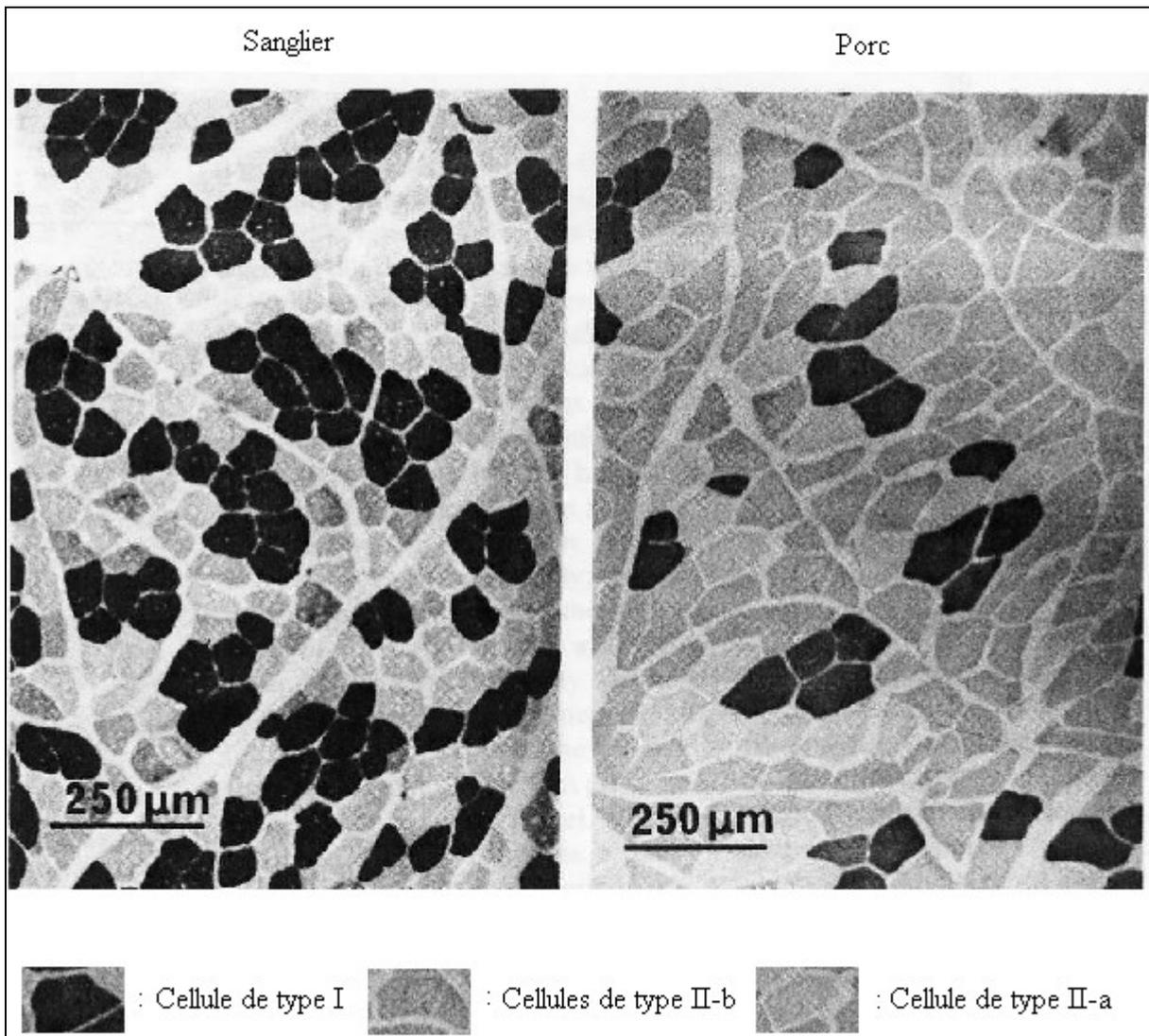
#### 1.3.1 Histologie musculaire

Les volumes musculaires apparaissent souvent augmentés par la domestication. A priori, cela semble venir en contradiction avec les résultats précédents. Mais l'étude histologique permet de gagner en précision et de dissiper les confusions. Les muscles voient en effet leurs volumes augmenter dans deux situations : soit il existe une réelle synthèse cellulaire et les cellules musculaires se multiplient, soit le volume de chaque fibre augmente, à nombre de fibres constant.

Des analyses histologiques ont été réalisées chez le porc, sur des échantillons de muscle gracile, dit aussi « gracilis » ou « droit interne » (WEILER 1995). Elles répertorient les types de fibres observées ainsi que leurs tailles.

Chez le porc domestique comme chez le sanglier (*Sus scrofa*), les trois types de fibres musculaires (I dit « aérobie » ou « lent », II-b dit « anaérobie » ou « rapide », et II-a dit « intermédiaire ») ont été retrouvés. Cependant leurs proportions diffèrent : chez les sangliers les muscles sont surtout constitués de fibres I et II-a tandis que chez les porcs domestiques, les fibres de type II-b prédominent. Cette différence de proportion apparaît clairement sur les photos de la figure 10.

Figure 10 : Coupe histologique de tissus musculaires chez le porc et le sanglier (*Sus scrofa*).  
D'après Weiler 1995.



Sur ces photos, la coloration cellulaire fait paraître les fibres de type I plus foncées, les fibres de type II-a plus claires et les fibres II-b d'une teinte intermédiaire. La photo de gauche correspond à une coupe de muscle gracile chez un sanglier, celle de droite du même muscle chez un porc domestique. La présence de fibres lentes ressort bien plus intensément chez le sanglier.

La taille des fibres musculaires diffère également dans les résultats de cette étude : pour chaque type, les porcs domestiques possèdent des fibres environ trois fois plus grandes que les sangliers.

Les masses musculaires des porcs domestiques paraissent donc plus liées à un phénomène hypertrophique plutôt qu'à une synthèse cellulaire. Les auteurs attribuent ce phénomène à l'influence de l'hormone de croissance.

Ils proposent également l'idée que la GH, en plus d'augmenter la taille des fibres musculaires et de favoriser la prédominance des fibres de type II-b, provoquerait l'apparition de fibres dégénérées, dites « géantes ». C'est une possibilité, mais il serait abusif d'extrapoler et de considérer la présence de ces fibres comme un indicateur de domestication, car d'autres auteurs les ont mises en évidence chez des sangliers (SOLOMON 1987). La possibilité que ces fibres dégénérées soient liées à une modification des motoneurons plutôt qu'à l'action d'un axe de régulation hormonal a même été évoquée (SZENTKUTI 1983).

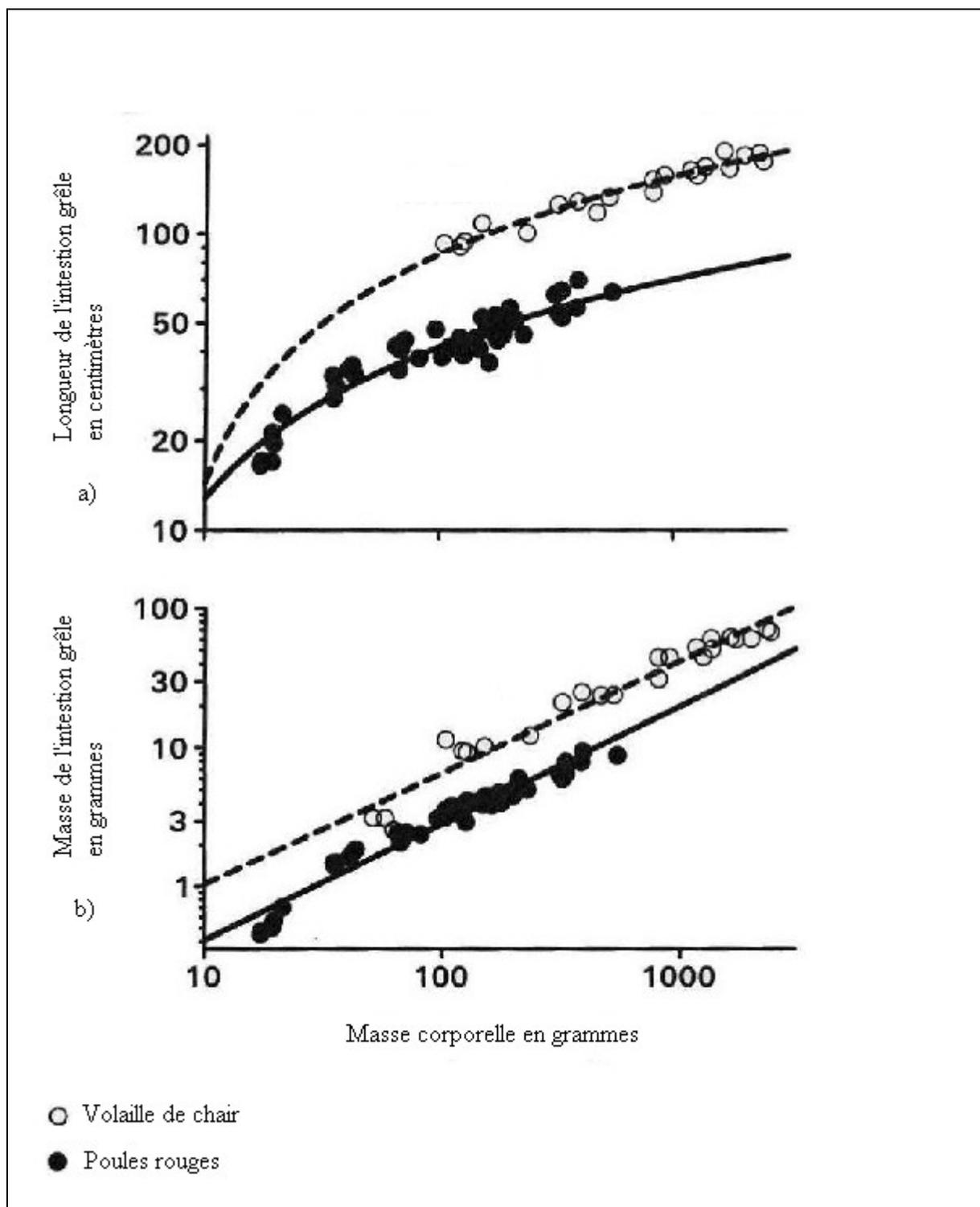
L'évocation de ces théories rappelle combien les données expérimentales sont aisément sujettes à des interprétations multiples. Il convient de préciser à nouveau que les résultats expérimentaux doivent être commentés avec circonspection. Les conditions de cette expérience ne permettent pas de conclure avec certitude à l'existence d'une différence de potentiel génétique entre lignée sauvage et lignée domestique dans la mesure où les sangliers prélevés avaient été abattus en forêt après une vie sauvage tandis que les échantillons de muscles de porc ont été recueillis sur des animaux d'élevage. Les conditions d'expérimentation sont donc différentes pour les deux lots, et ces conditions de milieu pourraient influencer sur les résultats. On ne peut donc qu'évoquer la possibilité d'une différence de structure musculaire entre animaux domestiques et animaux sauvages, sous l'influence de sécrétions d'hormone de croissance et d'autres régulateurs du métabolisme, mais les expériences que nous avons citées ne sauraient le prouver de façon formelle.

### 1.3.2 Appareil digestif

Beaucoup de données sont disponibles concernant les masses respectives des différents organes de l'appareil digestif. Une étude comparative entre des volailles de chair et des volailles sauvages s'est attachée à les compiler au mieux pour un résultat interprétable (JACKSON 1996). Ici, les conditions d'élevage étaient identiques pour les deux lots, et les différences observées relevaient donc de potentiels génétiques distincts. Les volailles sauvages utilisées, dites « poules rouges tropicales », sont originaires d'Asie, et correspondent à l'espèce *Gallus gallus* qui est génétiquement à l'origine de toutes les souches de volailles domestiques. Cette étude met en évidence une masse de l'intestin grêle par rapport à celle du corps significativement plus

importante chez les animaux domestiques : comme on le voit sur la figure 11, il est plus long, plus large et plus lourd par rapport à la masse corporelle. Les autres parties de l'intestin sont également plus développées dans cette lignée.

Figure 11 : Longueur (a) et masse relative (b) de l'intestin grêle chez des poules rouges (*Gallus gallus*) et des volailles de chair (issues d'un croisement entre White Cornish et Rock Strain). D'après Jackson 1996.

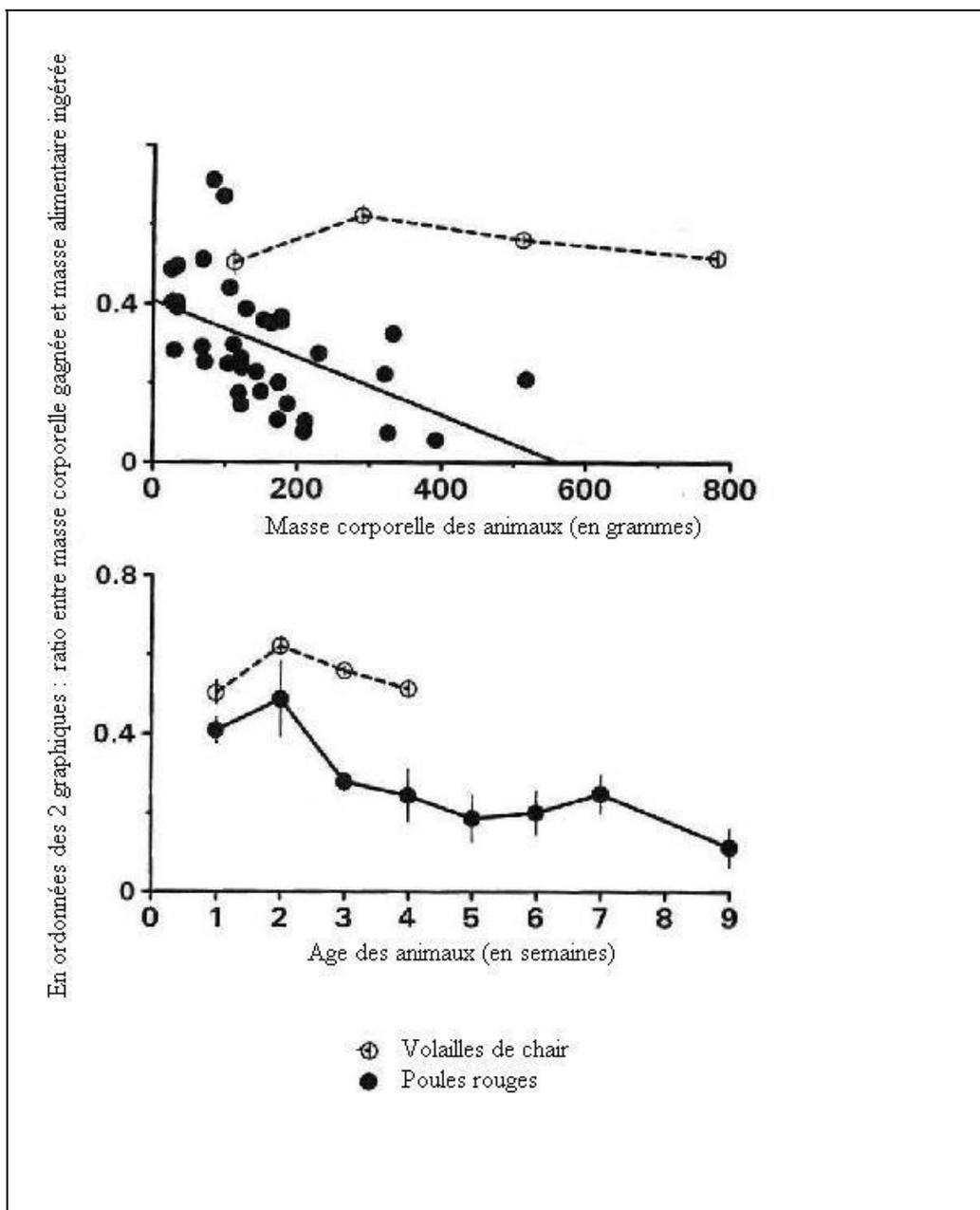


Une masse digestive augmentée correspond pour les volailles domestiques à une plus grande activité d'absorption au niveau des barrières digestives. De plus, il semble que les systèmes de transport eux-mêmes soient plus nombreux pour une même aire de muqueuse intestinale. C'est ce qui peut expliquer que les auteurs aient mis en évidence, comme on le constate sur la figure 12, une efficacité digestive supérieure chez les volailles de chair que chez les poules tropicales, pour un âge et une masse corporelle comparables.

Ces particularités digestives permettent d'assurer à l'organisme un apport supérieur en nutriments, et vont donc dans le sens d'une plus grande aptitude à la croissance et au stockage chez les lignées domestiques.

Figure 12 : Efficacité digestive chez les volailles. (Jackson 1996)

*Rapport entre gain moyen quotidien et prise alimentaire quotidienne selon l'âge des animaux ou leur masse corporelle.*



### 1.3.3 Hypophyse et glandes surrénales

Nous avons jusqu'ici examiné l'impact de la domestication sur la taille des individus, et mis en relation, chez les animaux domestiques, certaines modifications morphologiques et un potentiel de croissance accru avec certaines particularités de l'appareil digestif, ainsi qu'avec une influence majeure de l'hormone de croissance. Pour mieux comprendre ces particularités physiologiques, il semble opportun de considérer à présent les mécanismes hormonaux qui contrôlent justement la synthèse de l'hormone de croissance.

Elle est synthétisée dans la partie antérieure de l'hypophyse, et c'est pourquoi une attention toute particulière a été portée aux modifications induites par la domestication sur cet organe.

De la même façon que les volailles avaient fait l'objet d'autopsies comparées et de statistiques sur la masse relative des organes digestifs, l'impact de la domestication sur la croissance différentielle des tissus a été évalué chez le surmulot *Rattus norvegicus* (KRETCHMER 1975). C'est lors de cette étude qu'une modification importante de la masse relative hypophysaire a été mise en évidence. L'hypophyse des rats domestiques apparaissait significativement plus grande que chez les rats sauvages. Mais cette observation ne doit pas être interprétée comme une intensification globale du fonctionnement des axes hormonaux hypothalamo-hypophysaires. Cet a priori a été écarté rapidement, dès lors qu'a été faite une autre observation essentielle : les glandes surrénales, qui interviennent dans ces axes et qui par conséquent auraient dû se trouver développées par une intensification des sécrétions hormonales hypophysaires, étaient au contraire diminuées en taille. Cet élément a conduit plusieurs auteurs à placer les glandes surrénales et l'axe corticotrope en particulier au centre d'un rééquilibrage hormonal profond et inhérent à la domestication.

Intuitivement, on associe au processus de domestication, en particulier au changement du milieu sauvage vers l'environnement humain, un stress majeur pour les animaux. Il découle en particulier de questions d'efficacité économique qui imposent de concentrer un grand nombre d'animaux dans un espace minimal. Ce stress sévère a pu être considéré comme le facteur d'évolution majeur guidant les effets de la domestication.

Par rapport au niveau de stress imposé par la vie en captivité, les résultats expérimentaux obtenus dans les lignées domestiques de nombreuses espèces peuvent paraître paradoxaux.

Lors de l'autopsie des surmulots, la souche domestique élevée en laboratoire présentait des glandes surrénales nettement plus petites que chez les individus sauvages, avec une réduction de l'ordre de 20 à 30 % en volume et en poids (KRETCHMER 1975). Elle affectait uniquement le tissu cortical de cette glande, responsable de la synthèse des corticostéroïdes.

Des résultats comparables ont été obtenus à l'autopsie de renards issus d'une des plus intéressantes expériences de domestication réalisées (BELYAEV 1975). Elle a été menée sur plus de vingt ans, à l'Institut de cytologie et de génétique de Novossibirsk. Des renards argentés sauvages (*Vulpes fulvus Desm.*) ont été capturés puis répartis en trois lots de sélection au fur et à mesure des générations : un lot témoin, un lot d'animaux montrant un comportement calme et tolérant à l'Homme, et un troisième groupe d'animaux sauvages, nerveux et fuyant l'Homme. Les critères de sélection utilisés ont été les suivants : comportements de défense atténués, attitudes de peur

limitées, agressivité faible, calme, comportement exploratoire peu inhibé par la captivité. Le groupe des animaux calmes a développé au fur et à mesure des générations diverses caractéristiques que nous serons amenés à commenter à plusieurs reprises, et notamment des particularités surréaliennes. L'auteur les a résumées par la liste suivante : rapide déstabilisation du système reproducteur, avec des femelles commençant à manifester des chaleurs hors saison et parfois avec des accouplements fertiles deux fois par an, mues hors saison, fréquence augmentée d'animaux pies, variations caryotypiques avec une augmentation de fréquence des individus mosaïques et des microchromosomes additionnels, changements marqués dans les profils hormonaux en particulier des oestrogènes, de la progestérone, et ce qui nous intéresse particulièrement pour le présent, des corticostéroïdes.

Plus précisément, cette expérience a permis de montrer, chez le renard argenté, l'existence d'une relation inversement proportionnelle entre la taille des glandes surrénales et le degré de familiarité à l'Homme. Comme on peut le constater sur les figures 13 et 14, le profil de concentration plasmatique en 11-hydrocortisol était significativement modifié chez les lignées « domestiques ».

Figure 13 : Evolution saisonnière du niveau de corticostéroïdes dans le sang périphérique de renards femelles sauvages (pointillés) et familières (trait plein). (Belyaev 1975)

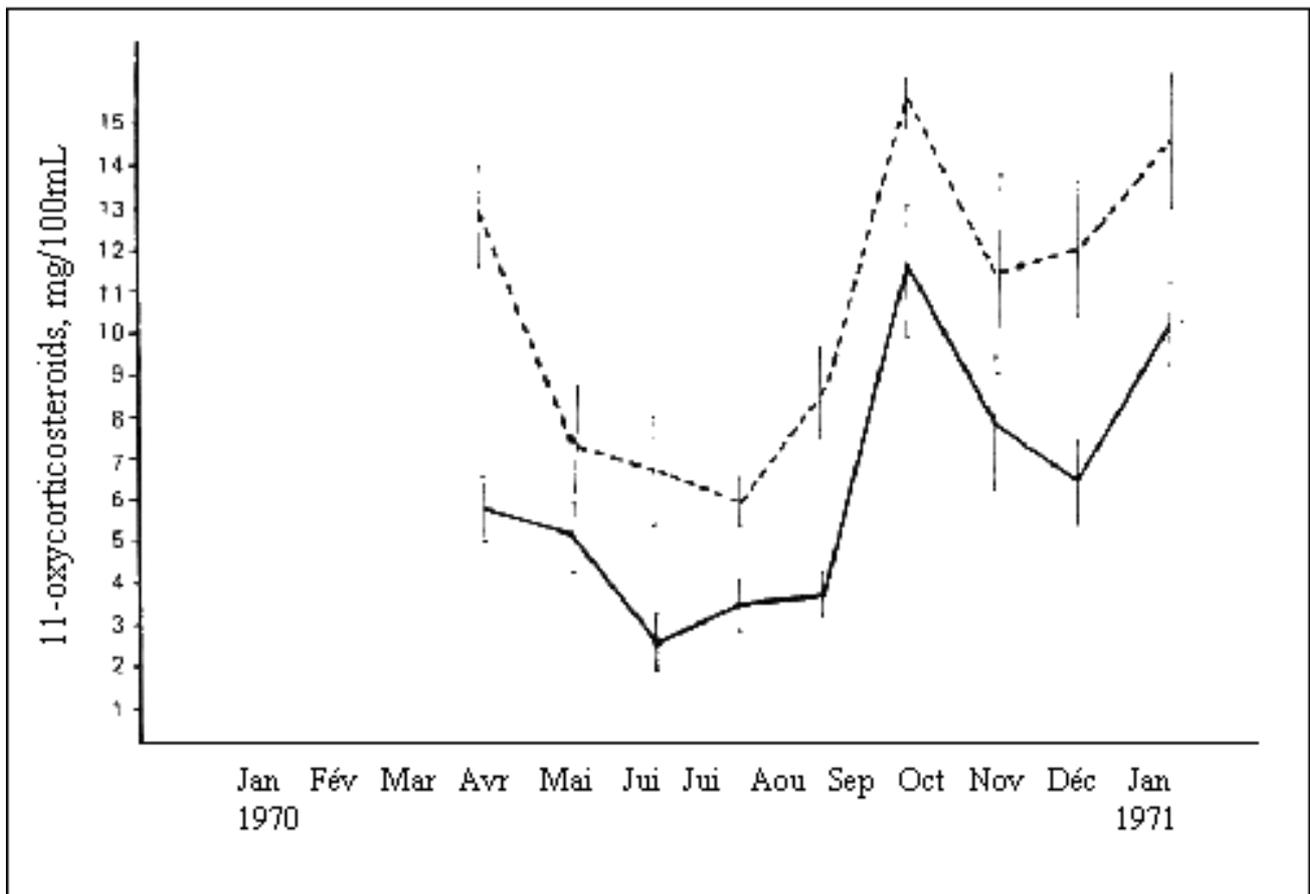
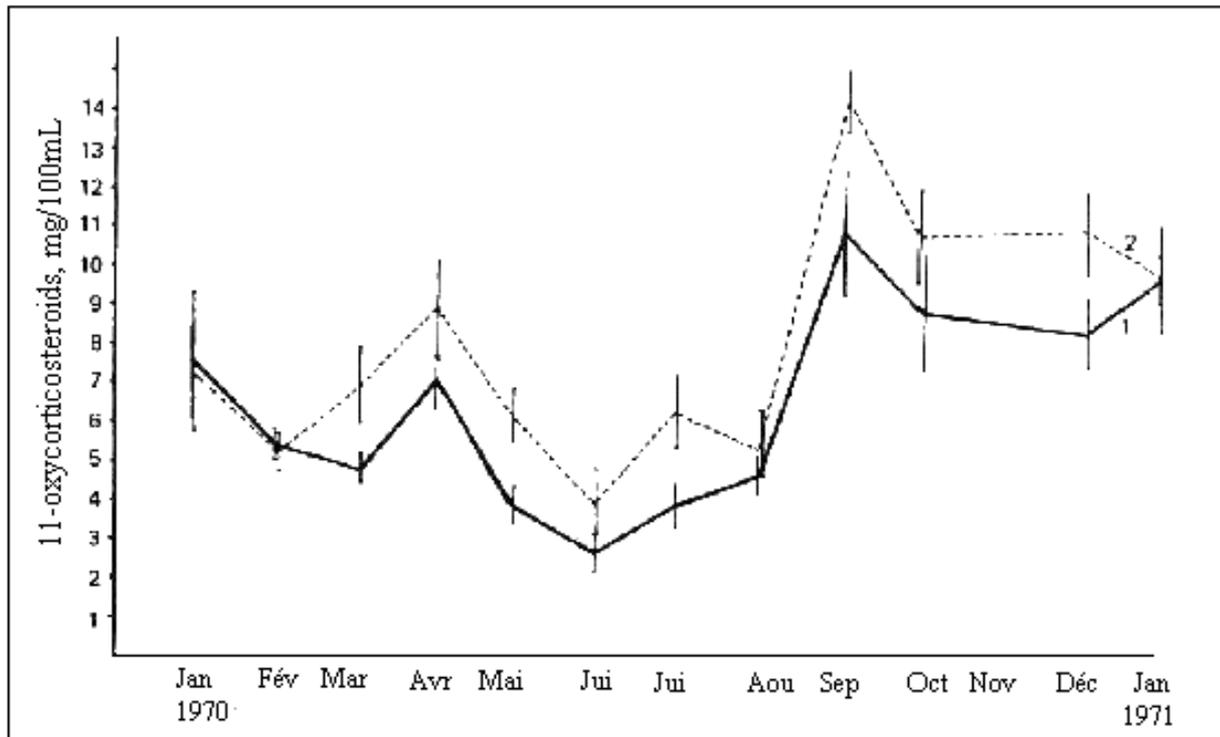


Figure 14 : Evolution saisonnière du niveau de corticostéroïdes dans le sang périphérique de renards mâles sauvages (pointillés) et familiers (trait plein). (Belyaev 1975)



Les deux profils montrent des évolutions légèrement différentes entre les deux sexes : les variations de niveau sont plus marquées chez les mâles. Cependant, des similitudes peuvent être retrouvées : le niveau est globalement plus bas en été, et s'élève en automne et en hiver. En dépit de ces variations, le niveau de corticostéroïdes plasmatiques est systématiquement plus élevé chez les renards sauvages que chez les animaux de la lignée « familière ».

Les auteurs remarquent également qu'une même dose d'ACTH injectée ne provoque pas le même type de réponse hormonale dans les deux lots (« sauvage » d'une part et « familial » d'autre part). Cela renforce l'hypothèse d'une modification du fonctionnement du système adrénosurrénalien.

L'article précise que des expériences comparables menées sur des surmulots et des loutres d'eau douce ont fourni aux auteurs des données menant à des conclusions du même type.

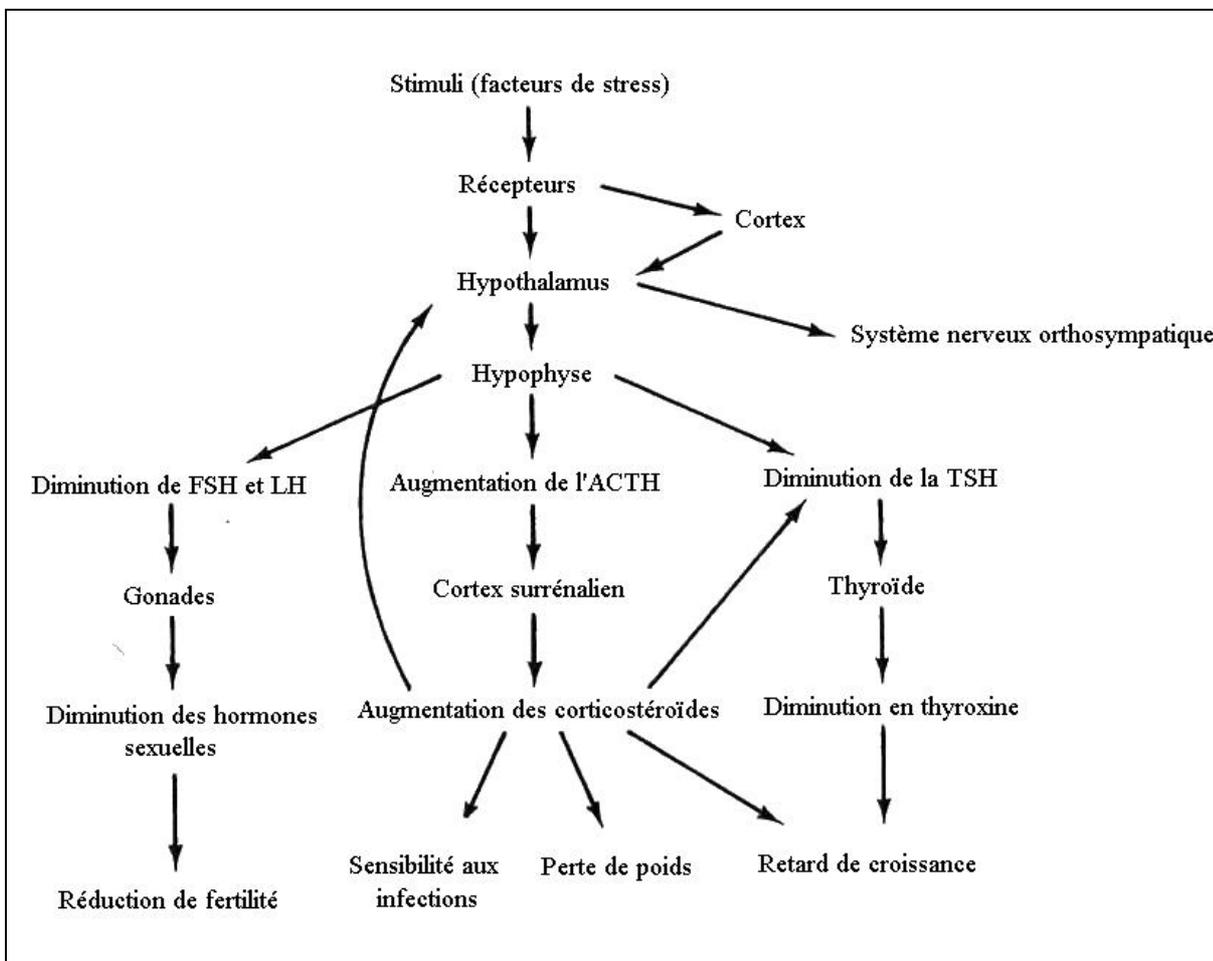
Cette particularité anatomique concernant le système surrénalien semble être au centre de la différenciation des lignées domestiques. Même si ce serait s'avancer que d'établir des liens de cause à effet, on peut mettre une réduction de taille du cortex surrénalien en relation avec un nombre certain d'autres modifications qui apparaissent au fur et à mesure des générations de lignée domestique.

Le cortex surrénalien, en perdant en volume, perd de fait en capacité sécrétoire. L'imprégnation des lignées domestiques en corticostéroïdes s'en trouve diminuée. Or, ces hormones constituent le support endocrinien du stress. On en déduit que les lignées domestiques correspondent à des

individus anatomiquement constitués pour développer des réactions de stress moins intenses que celles de leurs homologues sauvages.

Le phénomène de stress a un impact reconnu sur de nombreux systèmes physiologiques. On peut notamment expliquer ses effets par des modifications locales au sein des tissus, par l'intermédiaire de prostaglandines. Mais on peut aussi émettre l'hypothèse d'une inter-régulation centrale des différentes chaînes endocriniennes hypothalamo-hypophysaires. La figure 15 présente la chaîne d'interaction par laquelle on schématise généralement l'impact du stress sur les autres systèmes endocrines hypophysaires.

Figure 15 : Impacts d'un stress sur les axes hormonaux hypothalamo-hypophysaires (d'après Hemmer 1990).



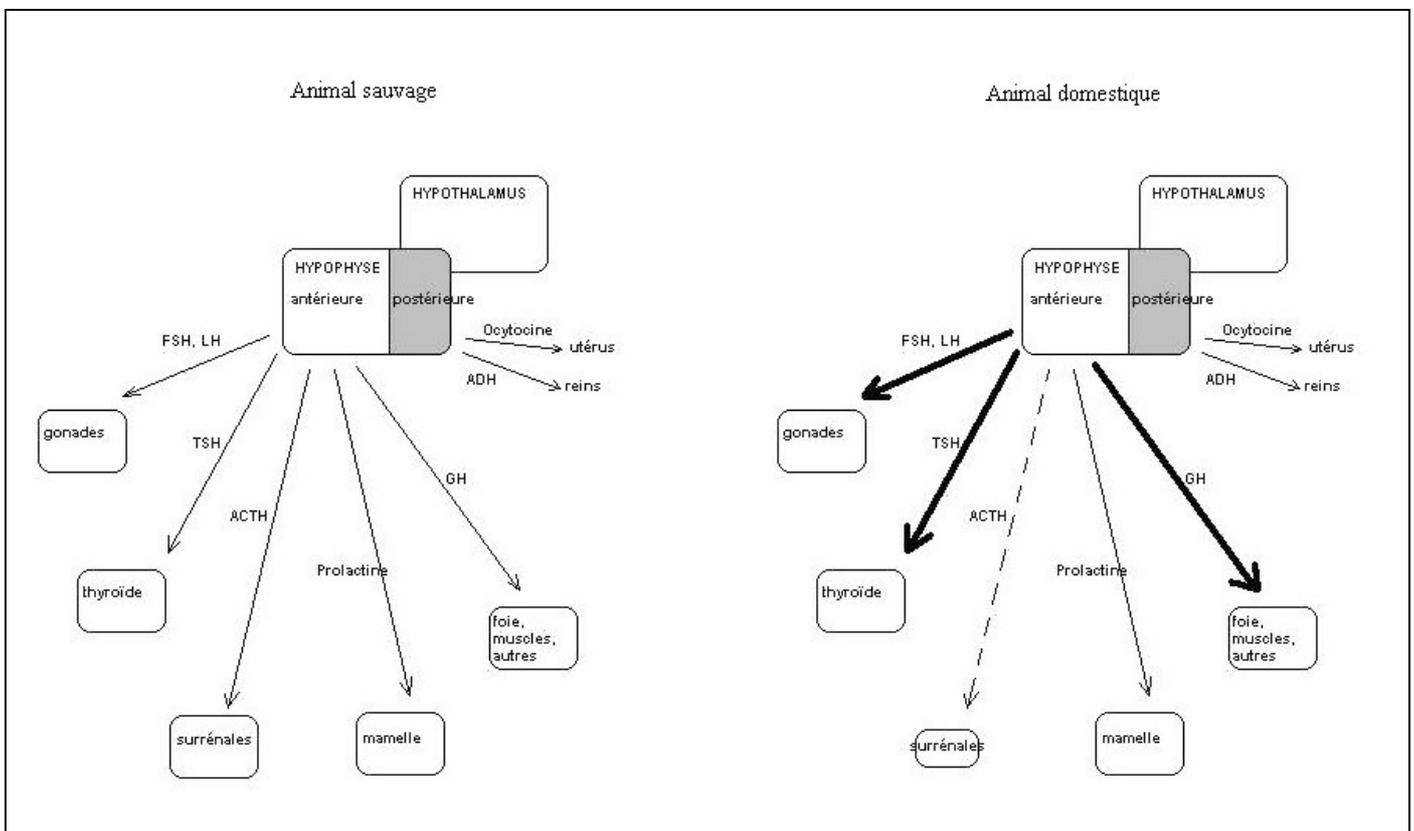
C'est par ce type d'interactions qu'on peut expliquer des retards de croissance ou encore des pertes de fertilité chez les populations qui subissent un stress.

La sécrétion des corticostéroïdes est stimulée par des hormones produites par l'hypophyse et l'hypothalamus, et ils exercent un rétro-contrôle négatif en fonction de leur niveau plasmatique. C'est ainsi que, lors d'un syndrome de Cushing chez le chien, par exemple, une tumeur hypophysaire peut avoir des répercussions sur le volume cortical surrénalien, et réciproquement.

Lorsque la part d'une zone sécrétoire de l'hypophyse augmente ou diminue, les autres zones, contrôlant les autres chaînes hormonales du système, peuvent s'en trouver inhibées ou au contraire stimulées. Or, le système hypothalamo-hypophysaire est également responsable de la régulation de la croissance (SRH, GH, GH-IF), de l'activité thyroïdienne (TRH, TSH) et de la reproduction (GnRH, FSH, LH). Par l'intermédiaire du carrefour hypophysaire, les corticostéroïdes peuvent donc influencer sur la fertilité, l'immunité et la croissance.

Au contraire, dans la mesure où les données que nous venons de citer suggèrent une activité réduite de l'axe corticosurrénalien dans les populations domestiques, on s'attendra à observer des modifications inverses. La figure 16 illustre ainsi comment une réduction d'activité de l'axe surrénalien est susceptible de favoriser l'intensité de l'activité de tous les autres axes endocriniens que nous venons de citer.

Figure 16 : Rééquilibrage des axes hormonaux hypothalamo-hypophysaires lors de la domestication



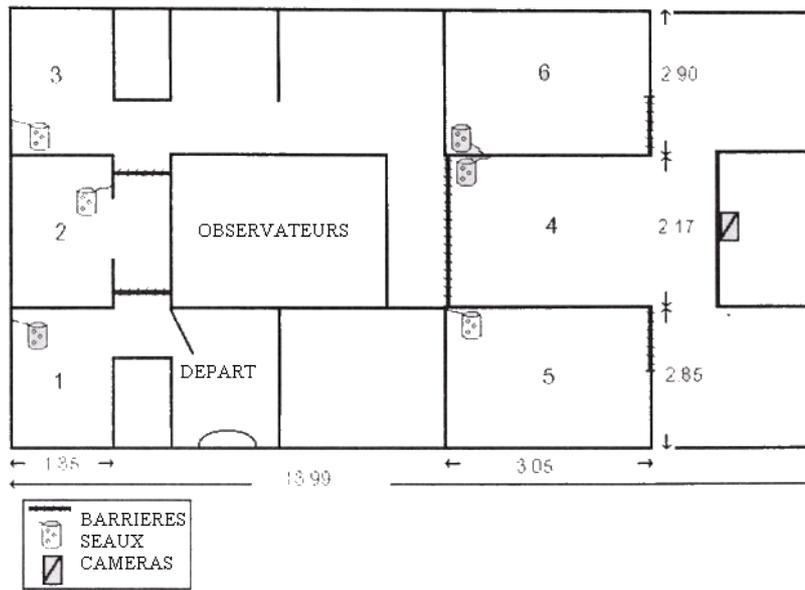
Le rappel des mécanismes de régulation des hormones hypothalamo-hypophysaires permet de mettre en relation la diminution de taille du cortex surrénalien chez les lignées domestiques avec l'augmentation du volume hypophysaire qu'on retrouve également chez ces individus. Ces deux éléments suggèrent l'idée selon laquelle le phénomène de stress joue un rôle essentiel dans la différenciation des lignées domestiques, qu'il peut avoir un impact sur plusieurs systèmes physiologiques comme la croissance, la reproduction et l'activité thyroïdienne. La figure 15 rappelait également que les corticostéroïdes ont un effet sur le système nerveux orthosympathique : dans la mesure où le stress affecte par ce biais l'état mental, il est donc logique de s'attendre à observer des différences comportementales entre lignées domestiques et lignées sauvages. Dans la mesure où nous cherchons à comprendre les mécanismes de croissance des animaux domestiques, c'est du comportement alimentaire dont nous nous occuperons pour le présent.

#### 1.4 Comportement alimentaire

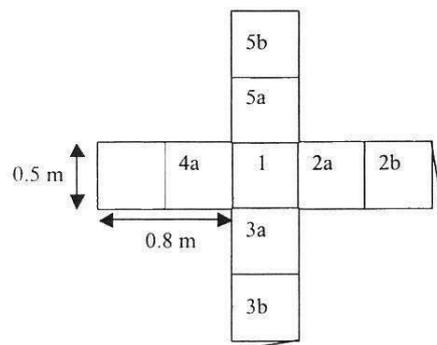
De nombreuses espèces ont fait l'objet d'études visant à comparer les comportements alimentaires des lignées sauvages et domestiques. On entend généralement par ce terme l'attitude d'un animal devant sa nourriture, qui le pousse à ingérer des substances propres à satisfaire ses besoins (peu de données sont par contre disponibles pour comparer les attitudes de refus des substances toxiques, qui sont aussi une part du comportement alimentaire). Les systèmes anatomo-physiologiques qui le régulent sont nombreux. On peut citer : les centres de l'appétit situés dans l'hypothalamus, avec une intervention éventuelle du cortex cérébral et du système limbique chez les Mammifères les plus évolués, ainsi que des stimuli gastriques, thermiques et plasmatiques (niveau de glucose, de lipides, d'insuline, de glucagon, de CCK, de leptine et de neuroptide Y). Ces différents modulateurs n'ont généralement pas été examinés lors des études comparatives chez les lignées domestiques ou sauvages. Les critères considérés étaient plus axés sur l'existence ou non d'un comportement alimentaire, son intensité et ses conditions de réalisation, plutôt que les facteurs physiologiques mis en jeu.

Plusieurs tests comportementaux ont été imaginés pour évaluer les différents aspects du comportement alimentaire. La figure 17 présente quelques exemples de systèmes expérimentaux destinés à ces tests. Il s'agit toujours d'obtenir des valeurs numériques, de façon à pouvoir réaliser des études statistiques comparatives entre les différents lots d'animaux. On peut ainsi mesurer des vitesses de réaction, souvent les délais nécessaires aux animaux avant de fournir une certaine réponse aux stimuli expérimentaux. On peut mesurer une progression en fragmentant l'espace en plusieurs enclos (figure 17b par exemple).

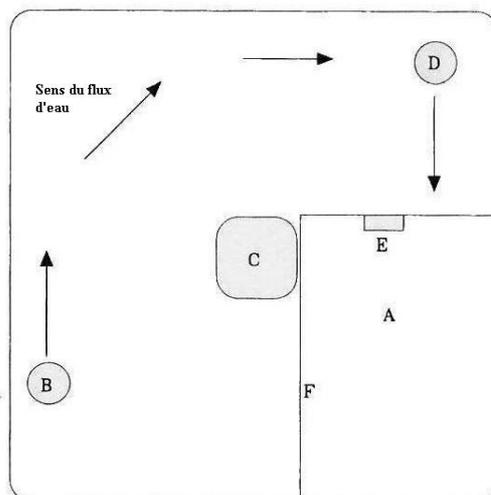
Figure 17 : Dispositifs pour les tests de comportement alimentaire. D'après Gustafson 1999 (a), Shütz 2001 (b), et Einum 1997 (c).



a. Agencements d'enclos et de barrières destiné à tester le comportement alimentaire de porcs et de sangliers. Les nombres 1 à 6 représentent les différents sites d'alimentation, chacun d'eux étant pourvu d'un seau d'aliment. Le box de départ et l'abri d'observation sont également indiqués. Les distances sont indiquées en mètres.



b. Un exemple de parcours de test des comportements alimentaires et sociaux chez la volaille. Les différentes cases sont pourvues d'aliment sous différentes formes (nouveau ou familier, mélangé ou non avec de la sciure) et des miroirs qui modélisent un stimulus social. La case 1 est celle de départ, les cases a sont vides, les cases b contiennent les combinaisons de stimuli.



c. Équipement pour les tests comportementaux chez les poissons. A : zone d'observation des animaux  
 B : arrivée du flux d'eau  
 C : évacuation du flux d'eau  
 D : nourrisseur  
 E : refuge  
 F : écran

Ce type de tests cherchant à évaluer le comportement alimentaire doit être interprété avec précaution, dans la mesure où ils impliquent souvent d'autres spécificités comportementales. De fait, le comportement alimentaire ne saurait être décrit à part, et nous aurons l'occasion d'analyser les spécificités comportementales des lignées domestiques dans leur ensemble, pour terminer l'étude des effets physiologiques généraux de la domestication. Il conviendra simplement de noter ici quelques éléments essentiels.

Par exemple, une stimulation alimentaire est souvent utilisée dans les tests comportementaux, notamment ceux qui cherchent à évaluer la sensibilité au risque de prédation (FLEMING 1997, YAMAMOTO 2003, SCHUTZ 2001). Le rapport « force d'attraction de la nourriture » contre « crainte de la prédation » qui se révèle souvent augmenté dans les populations domestiques peut faire l'objet d'une triple interprétation : il peut être modifié soit par une forte motivation alimentaire, soit par une perte de sensibilité au risque de prédation, soit par les deux situations combinées. Cette modification du rapport nourriture versus prédation peut se traduire en bouleversant la répartition quotidienne des activités, notamment alimentaires. Ainsi, chez la truite commune (ALVAREZ 2003), la lignée domestique montre une tendance à s'alimenter de préférence pendant le jour, quel que soit le risque de prédation, alors que la lignée sauvage favorise une activité nocturne lorsque le milieu de vie est partagé avec des espèces potentiellement prédatrices.

Cependant les lignées domestiques ne montrent pas toujours un comportement alimentaire diurne. Chez le porc, on observe plutôt un schéma inverse : les activités de sangliers hongrois ont été comparées à celle d'un lot de Landrace (ROBERT 1987), et on a ainsi pu mettre en évidence une répartition différente de l'alternance repos/prise alimentaire entre les deux groupes. Pendant le jour, les sangliers avaient plutôt tendance à favoriser la locomotion et l'alimentation, tandis que les porcs domestiques passaient plus de temps à se reposer, évitant ainsi de consommer trop d'énergie aux heures chaudes.

Tableau I : Répartition quotidienne des activités diurnes chez le porc et le sanglier. (Robert 1987). *Fréquence de chaque type de comportement au cours de 2160 minutes d'observation quotidienne.*

Comportements	Sangliers	Porcs	Caractère significatif de la différence
Locomotion	929,7	682	P<0,001
Exploration	1059	998	
Social	483,5	548,7	
Ingestion	318,2	332,3	
Repos	1280,2	1609,7	P<0,001

Cette conclusion rejoint celles de nombreuses études analysant les stratégies alimentaires de souches domestiques par rapport à celles de leurs homologues sauvages. Certaines ont été menées chez le porc, à nouveau, mais selon un principe différent : il ne s'agissait plus de comparer des comportements spontanés, mais de faire subir à un lot de porcs et un lot d'hybrides porcs-sangliers une série de tests comportementaux (GUSTAFSSON 1999). La nourriture était placée en

différents points que les animaux visitaient successivement. Puis l'accès à ces sources de nourriture était compliqué par l'ajout de barrières que les porcs devaient franchir pour manger. Les porcs domestiques montraient une tendance bien plus marquée que les hybrides à limiter le nombre de sites visités (figure 18), en ingérant le plus de nourriture possible à chaque site (figure 19). Ce type de comportement a pour effet de limiter l'énergie dépensée pour la même quantité de nourriture ingérée. Le même type d'expérience a été réalisé chez des volailles (ANDRESSON 2001): les animaux, soit des Swedish Bantam (*Gallus gallus domesticus*), soit des croisés de volailles sauvages (*Gallus gallus*), allaient d'une source de nourriture à l'autre en parcourant des distances plus ou moins longues. De même que chez les porcs, la lignée domestique a adopté une stratégie plus économique en énergie que la lignée sauvage.

Figure 18 : Temps cumulé passé dans chaque site d'alimentation visité, par des porcs et des hybrides porcs-sangliers selon que l'accès est libre ou non (en secondes). (Gustafsson 1999)

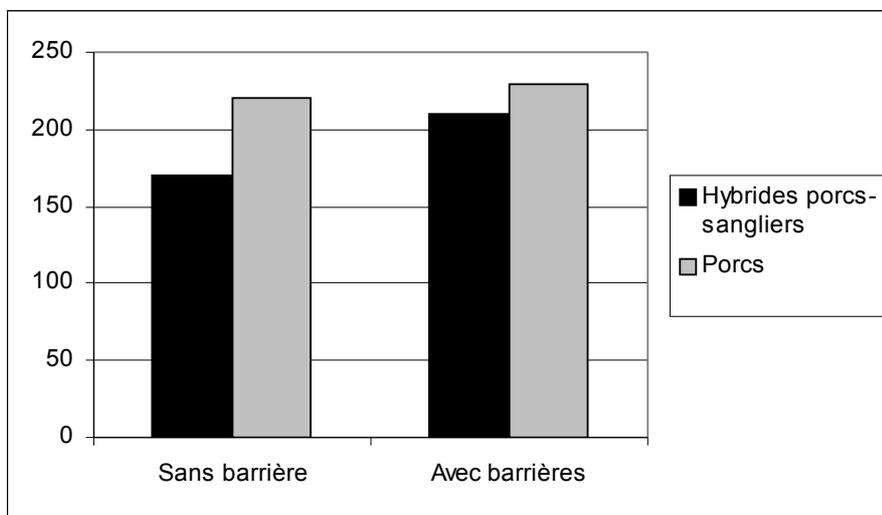
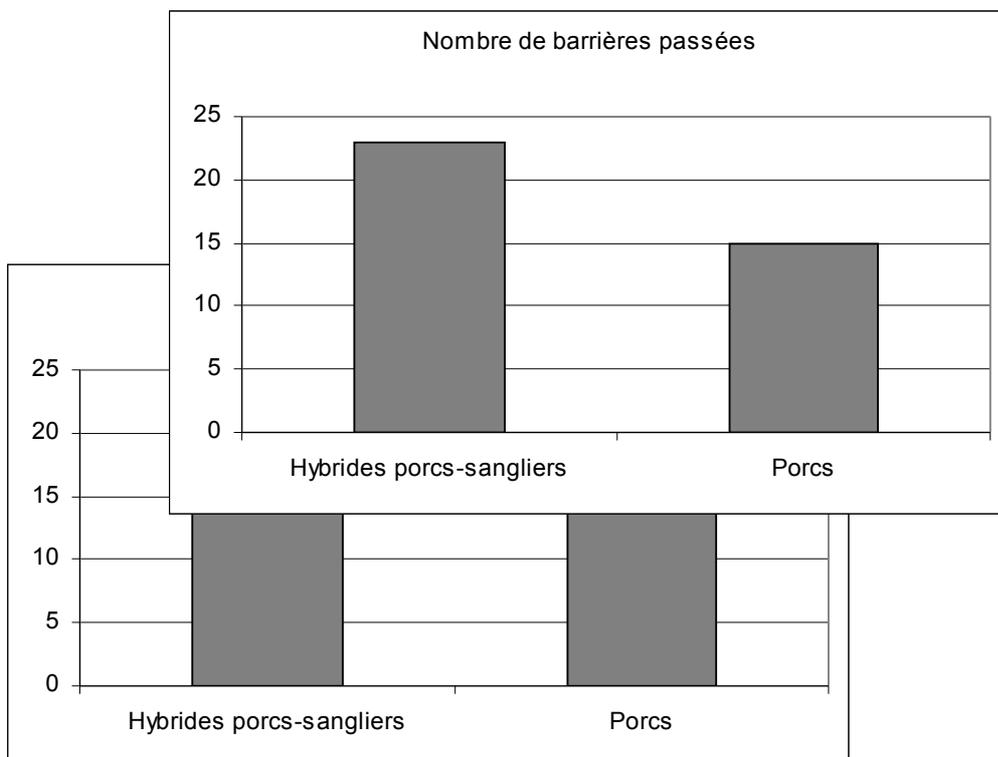


Figure 19 : Nombre de barrières franchies pour avoir accès à la nourriture lors des séquences successives d'observation de porcs et d'hybrides porcs-sangliers (Gustafsson 1999)



L'économie d'énergie est un facteur central pour interpréter les modifications du comportement alimentaire inhérentes à la domestication. On observe même des retentissements de ce principe dans les adaptations inter et intraspécifiques des lignées domestiques.

Ainsi, les études que nous avons citées dans les paragraphes précédents soulignaient souvent, lors des mesures des taux de croissance des différents lots, des intervalles de confiance inférieurs pour les lots « domestiques ». Autrement dit, les taux de croissance des animaux domestiques semblent plus uniformes (PRICE 1984). Certains auteurs ont expliqué cette particularité par des spécificités sociales dans les populations domestiques. On a pu supposer que la plus grande linéarité hiérarchique montrée par les populations domestiques était responsable d'une exploitation plus optimisée et plus répartie de la nourriture entre les individus de la population (PRICE 1984). Parmi tous les comportements sociaux, l'agressivité et ses modifications éventuelles par la domestication sont l'objet de nombreuses discussions. Les études comportementales que nous étudierons plus loin suggèrent plusieurs idées directrices. En fait, l'apparition d'un niveau d'agressivité supérieur chez les lignées domestiques dépend de l'existence d'un lien entre comportement agressif et accès à la nourriture (RUZZANTE 1994). En présence d'un excès de nourriture, l'agressivité tend à diminuer chez les domestiques, tandis qu'elle s'accroît plutôt en cas de pénurie. Dans les conditions usuelles d'élevage, on constate logiquement que la croissance est positivement corrélée à la prise alimentaire, et négativement corrélée à l'agressivité, qui consomme de l'énergie sans en apporter (ROBINSON 1990).

### 1.5 Bilan

A l'issue des études comparatives que nous avons évoquées jusqu'ici, nous avons obtenu des données sur l'impact morphologique de la domestication. Les souches domestiques montrent une tendance importante à la croissance. Il s'agit probablement plus d'une croissance de stockage que de synthèse. Mais cette tendance ne s'exprime que dans un milieu particulier car les souches domestiques s'adaptent difficilement aux contraintes.

Le gain de croissance est permis par différentes modifications physiologiques. Ainsi, les lignées domestiques sont dotées d'un appareil digestif plus efficace. Elles ont développé des systèmes, en particulier comportementaux, pour optimiser leur gestion d'énergie, en particulier en exprimant plus ou moins d'agressivité. Enfin, elles semblent avoir profondément modifié leur sensibilité au stress, en diminuant l'activité de leur axe surrénalien. Les répercussions de ce dernier remaniement peuvent être très étendues.

C'est ainsi qu'à partir de l'exemple que constitue la taille des individus, nous aboutissons à un ensemble de modifications physiologiques induites par la domestication et subissant l'influence d'un système hormonal complexe. C'est ce système qui nous servira de guide pour la suite de notre étude. En suivant les actions des hormones folliculo-stimulante et lutéïnisante, nous serons amenés à discuter des effets de la domestication sur l'appareil reproducteur. Puis, on étudiera les effets des modifications du système hormonal sur l'axe thyroïdien, et ses conséquences générales sur la résistance des animaux domestiques et leurs adaptations saisonnières. Enfin, il sera essentiel d'examiner les implications neuro-sensorielles de la perte de sensibilité au risque de prédation, ainsi que les tenants et les aboutissants des différentes modifications comportementales observées dans les lignées domestiques.

## 2. Efficacité reproductive

### 2.1 Paramètres d'efficacité reproductive

Pour évaluer le système reproducteur d'une espèce, ainsi que pour comparer son efficacité à celle d'une autre espèce ou variété, beaucoup de critères sont utilisables, soit en termes de résultats, soit en termes de moyens mis en œuvre.

Les résultats reproducteurs correspondent au nombre de descendants obtenus sur une vie de reproduction dans l'espèce ou la souche étudiée. Il dépend à la fois de la longueur de la période de reproduction et de la densité reproductrice pendant cette période.

La période de reproduction est encadrée par l'âge de la puberté et celui de la sénescence. Chez la plupart des animaux étudiés, l'âge de la sénescence est de peu d'influence, aussi la longueur de la période de reproduction dépend-elle principalement de la précocité de la puberté. Cette précocité peut être évaluée en déterminant le moment, chez les mâles, de l'apparition de spermatozoïdes dans les testicules, ou bien de la première saillie ; et chez les femelles, de l'ouverture vaginale, du premier oestrus, ou encore de la première conception. Les critères sont choisis en fonction des modes d'étude, il faut qu'ils soient facilement évaluable ; quand plusieurs sont disponibles, il est préférable pour comparer des efficacités de choisir le critère le plus abouti, par exemple la première conception. Mais connaître les autres valeurs permet dans un second temps d'essayer de déterminer le mécanisme responsable des éventuelles différences.

Pendant la période de reproduction, l'efficacité reproductrice dépend du nombre de descendants produits en fonction du temps. Dans les systèmes étudiés, chez les Mammifères principalement, ce type de critère est plutôt lié à l'activité reproductrice des femelles. La présence d'un cycle est un facteur majeur : sa longueur conditionne la densité de reproduction, et elle est liée à l'existence d'une saisonnalité, à la durée de gestation et éventuellement à celle de l'anoestrus de lactation. Ces valeurs déterminent le nombre de portées en fonction du temps. La taille des portées, liée au taux d'ovulation, est l'autre paramètre dont dépend le nombre de descendants produits. On peut la relativiser en fonction de la mortalité foetale ou néonatale.

Pour évaluer le fonctionnement des systèmes, il faut s'appuyer sur des critères plus biochimiques que fonctionnels. C'est ainsi que nous reviendrons à l'étude hormonale qui nous avait guidés dans la partie précédente : il nous faudra évaluer les impacts reproducteurs de la domestication en mesurant de niveau des hormones reproductrices.

Le comportement reproducteur peut aussi être comparé entre deux populations, par exemple l'une sauvage et l'autre domestique : le nombre de saillies pour une saillie fécondante, la latence entre les éjaculations, ou leur longueur sont des critères d'évaluation de la reproduction mâle ; le comportement sexuel et maternel des femelles joue également un rôle crucial dans la réussite de la reproduction.

Il faut réaliser que l'examen de tous ces critères dans différentes espèces peut amener à des résultats un peu hétérogènes. Les exceptions, les contre-exemples, sont inévitables. Mais, en compilant les données, on peut dégager quelques axes concordants.

## 2.2 Age à la puberté

Plusieurs études visant à évaluer les impacts de la domestication ont été menées chez le surmulot, et nous en avons déjà citées. L'une d'elles comparait le déroulement de la maturation sexuelle entre deux lignées domestiques (Long Evans et Sprague Dawley) et une lignée sauvage (CLARK 1981). L'utilisation de trois lots ainsi répartis est intéressante car elle permet de diminuer le risque que les différences observées soient liées à une divergence de lignée sans rapport avec la domestication. L'apparition de spermatozoïdes dans les testicules des individus mâles se produisait à un âge identique dans les trois lignées, mais les mâles sauvages étaient significativement plus vieux à la première copulation. De même, l'âge des femelles sauvages au moment de l'ouverture vaginale, du premier oestrus et de la première conception était supérieur à celui des femelles domestiques pour chacune de ces différentes étapes.

Les données disponibles chez le porc et le sanglier sont similaires : les sangliers atteignent la puberté plus tard (SETCHELL 1992).

Dans la mesure où on obtient des résultats concordants lors d'expériences de domestication d'une part et chez une espèce traditionnellement domestique d'autre part, on peut conclure à une tendance générale de la domestication à favoriser une puberté précoce.

Cependant, des nuances sont toujours utiles. L'espèce canine, par exemple, présente une différenciation moins évidente. Des mesures ont été réalisées chez des loups et des caniches mâles (HAASE 2000) dans les mêmes conditions de captivité. Elles tendaient à situer les premières manifestations de la puberté respectivement à 34 et 28 semaines, ce qui concorde avec les observations précédentes. Mais cette étude apporte des données plus riches dans la mesure où les auteurs y avaient inclus un troisième lot constitué de chiens caniches toys. Ce troisième lot atteignait la maturité sexuelle vers 32 semaines. Dans ces conditions, la différence entre lignées domestiques et souche sauvage perdait en netteté.

On ne peut donc conclure à un impact flagrant de la domestication sur l'âge à la puberté. On peut seulement dire qu'elle favorise globalement une certaine précocité.

## 2.3 Taille des portées

Le nombre de descendants produits apparaît supérieur pour les lignées domestiques chez beaucoup d'espèces. On a ainsi pu mettre en évidence un taux de ponte plus élevée chez les femelles de saumons Atlantique (FLEMING 1997). Des portées plus nombreuses en moyenne sont également signalées chez les souches domestiques de surmulots (CLARK 1981), ainsi que chez le porc. Les porcs domestiques semblent plus affectés que les sangliers par la mortalité embryonnaire, mais leur taux d'ovulation bien supérieur permet tout de même un plus grand nombre de petits par portée (SETCHELL 1992). Les cailles japonaises (*Coturnix japonica*) domestiques produisent quant à elles un nombre d'œufs par nidification près de trois fois supérieur à celui de leurs homologues sauvages (NICHOLS 1992).

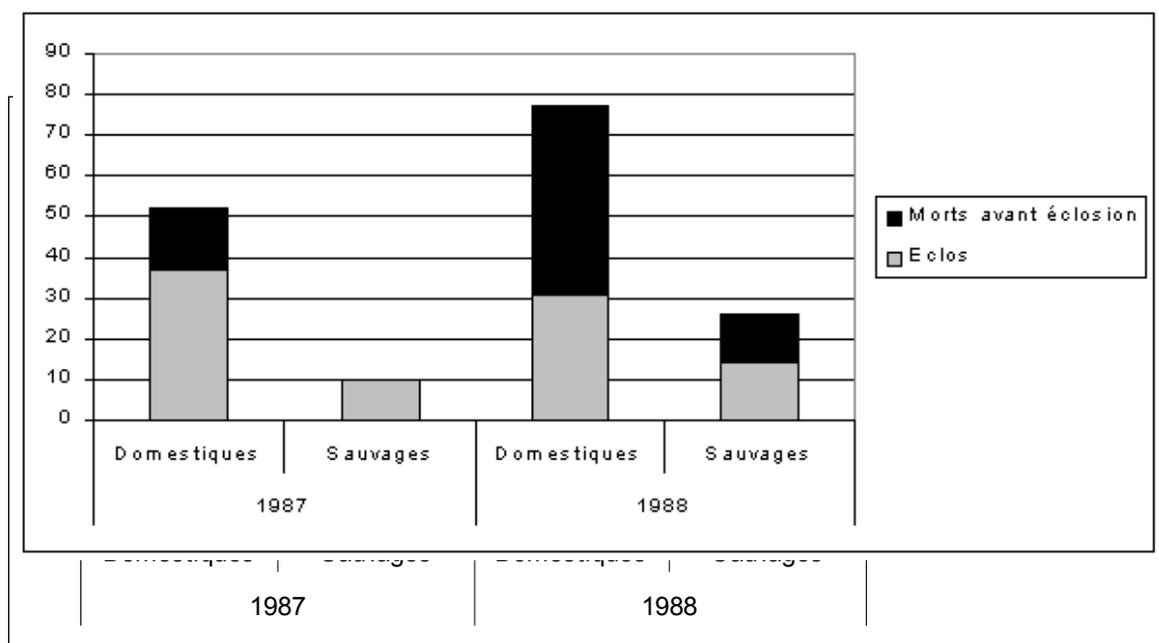
La supériorité des lignées domestiques en termes de nombre de petits produits est souvent renforcée par des mises-bas ou des pontes plus rapprochées. Les cailles japonaises domestiques pratiquent des re-nidifications fréquentes au cours d'une même année, alors que les sauvages ne présentent pas du tout cette tendance (NICHOLS 1992). C'est ce qu'on peut constater en observant les résultats d'une étude comparative de l'efficacité reproductive menée chez une lignée de cailles japonaises domestiques, par rapport à des cailles sauvages. Cette étude a été réalisée en captivité et les résultats sont présentés dans le tableau II et la figure 20.

Ils montrent un nombre de poussins par femelle supérieur pour les cailles domestiques, sous l'influence de deux facteurs : un nombre d'œufs pondus par nidification élevé, ainsi qu'un nombre de nidifications annuelles élevé également.

Tableau II : Résultats de reproduction chez les cailles japonaises (Nichols 1992)

Année	Lot	Femelle	Nombre de nidations	Nombre d'œufs pondus	Adoptés	Abandonnés	Total poussins nés sur l'année
1987	Domestiques	D1	3	27	5	0	29
		D2	1	20	0	20	0
		D3	1	5	5	0	8
		D4	0	0	0	0	0
	Sauvages	S1	1	10	0	0	10
		S2	0	0	0	0	0
		S3	0	0	0	0	0
		S4	0	0	0	0	0
1988	Domestiques	D1	2	17	0	9	7
		D2	4	36	4	16	17
		D3	3	24	5	7	7
		D4	0	0	0	0	0
	Sauvages	S1	0	0	0	0	0
		S2	1	8	0	8	0
		S3	1	11	0	0	11
		S4	1	7	4	0	3

Figure 20 : Résultats de reproduction des cailles japonaises (d'après les résultats de Nichols 1992)



D'une façon un peu similaire, on constate chez le mouton (SETCHELL 1992) et les chevaux domestiques une tendance à l'allongement des périodes annuelles d'activité sexuelle par rapport aux espèces sauvages. Les durées de gestation sont légèrement diminuées chez le vison domestique *Mustela vison* (MALMKVIST 1997), ce qui a pour effet de raccourcir la durée minimale d'un cycle de reproduction, et d'aboutir au même résultat.

Aucune étude morphométrique ne fait état d'une modification de taille de la glande pinéale lors de la domestication. Aussi, il est peu probable que les modifications de saisonnalité et de rythme nyctéméral que l'on peut observer lors d'expériences de domestication soient dues à des bouleversements dans le fonctionnement de cette glande. Il est plus vraisemblable d'attribuer la répartition particulière des activités quotidiennes à des impératifs d'économie d'énergie, comme on a pu le voir pour le comportement alimentaire du porc.

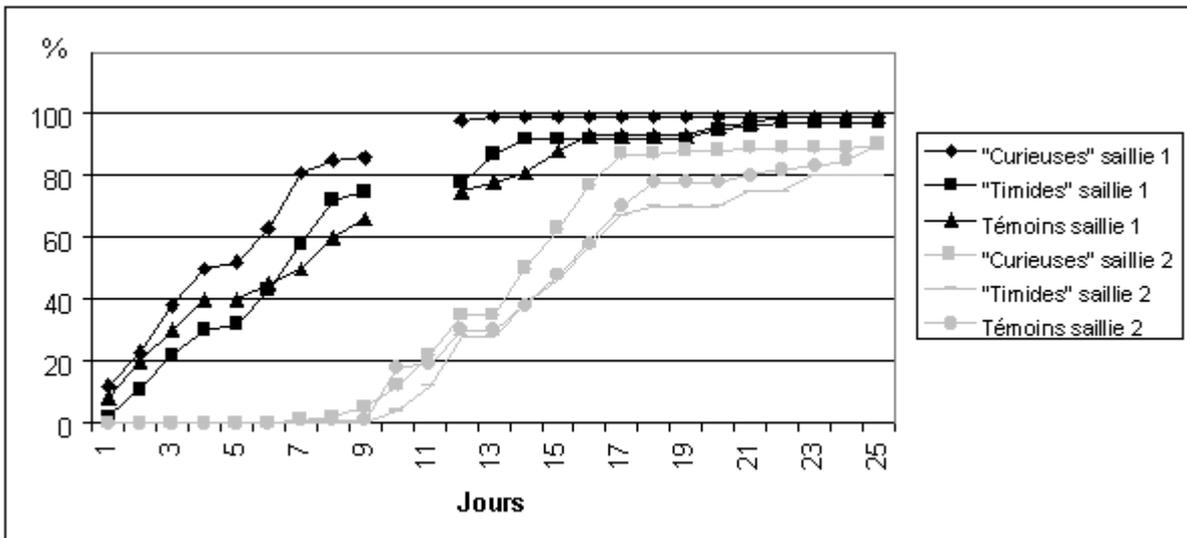
Quant à la désaisonnalisation qui fait souvent suite à la domestication, et qui se traduit par une modification du rythme des cycles reproducteurs par exemple, mais aussi par un changement dans le rythme des mues, certains auteurs la mettent en relation avec des régulations hormonales (RAUSHENBAKH 1973). De même que les particularités de la reproduction, il semble que le renouvellement du manteau pileux chez les bovins soit lié au fonctionnement de l'axe hypothalamo-hypophysaire, plus précisément à l'axe thyroïdienne. C'est en effet la thyroïde qui contrôle en fonction des saisons la structure du manteau pileux. Nous retrouvons à ce niveau l'impact de la rééquilibration hormonale induite par la domestication.

Chez les bovins, une étude a essayé de déterminer si la domestication avait un impact sur la durée de gestation : les auteurs ont remarqué à cette occasion que, chez les bisons, une saillie en fin de saison donnait lieu à une gestation plus courte ; ce n'est pas le cas chez les bovins domestiques (PIEDRAFITA 2000). En effet, les variétés sauvages ont un intérêt à garder des vêlages synchronisés, car cela facilite la survie des jeunes. Pour les animaux domestiques, cet intérêt disparaît, et on observe à nouveau une dissociation du rythme saisonnier et des activités reproductrices.

La longueur des cycles de reproduction peut également être raccourcie, et permettre ainsi plus de portée ou de nidifications par année, en diminuant le délai nécessaire à la fécondation des ovules après le début des chaleurs. C'est ce qu'on constate chez le vison, comme on peut le vérifier sur la figure 21.

Les données ont été recueillies chez trois lots de femelles vison (MALMKVIST 1997) : un lot témoin, un lot sélectionné pour son caractère familier et curieux des Hommes (« lot des curieuses »), et un lot sélectionné pour son caractère craintif et timide vis-à-vis des humains (« lot des timides ») censé représenter le type sauvage. Les femelles de type familier chez le vison sont celles qui sont saillies le plus rapidement après le début des chaleurs. Une deuxième saillie est ainsi permise d'autant plus rapidement, pour optimiser les chances de fécondation pour la saison.

Figure 21 : Pourcentages cumulés de femelles vison saillies après le début de la saison de reproduction (Malmkvist 1997)



Ayant établi que la production de nouveaux-nés s'avérait globalement meilleure dans les lignées domestiques, certains auteurs ont cherché à déterminer si les espèces domestiques obtenaient aussi de meilleurs résultats en ce qui concerne la survie des petits une fois nés. Plusieurs études ont ainsi été menées sur le comportement maternel chez le porc et chez le sanglier (SPINKA 2000 et HORRELL 1997).

A défaut de valeurs systématiquement mesurables, les variables utilisées étaient des scores numériques arbitrairement attribués à l'intensité d'un comportement ou à sa fréquence. Le tableau suivant répertorie les différents comportements observés et les résultats obtenus.

Tableau III : Comportement maternel chez les truies et les laies (Spinka 2000)

Variable	Truies	Laies	Caractère significatif de la différence
Quitte le nid au jour 2	0,43	0,57	NS
Réaction aux cris d'un porcelet piégé, jour 2	4,9	5,9	NS
Réaction à trois types de cris des porcelets, jour 5	27,6	31,9	NS
Réaction à la présence d'un humain dans le nid	22,8	19,6	NS
Intervalle entre les soins aux petits	39,7	35,4	NS
Soins non alimentaires	13,7	17	NS
Durée du massage avant éjection du lait	96	111	NS
Nombre de levers en six heures nocturnes	1,7	4,7	P<0,1
Précautions lors du coucher	3,5	3,1	NS
Mortalité des porcelets	9,9	12,9	NS

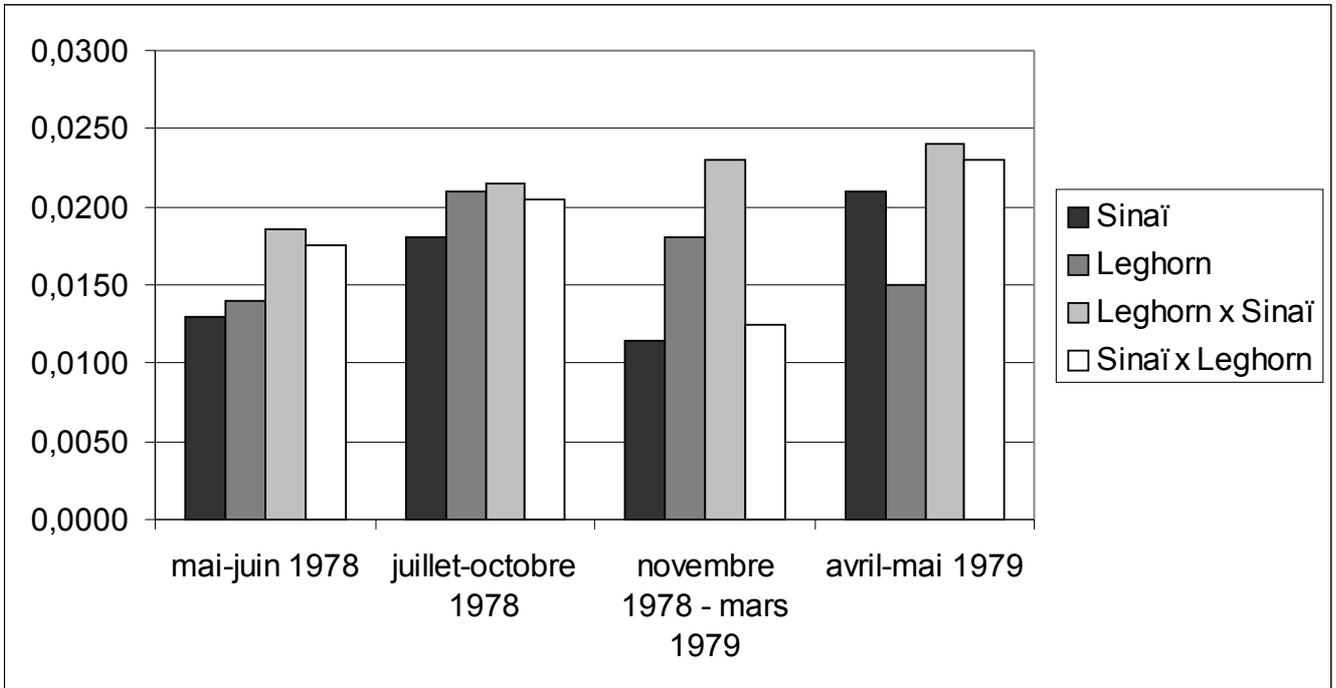
Comme on peut le lire dans le tableau, les différences numériques parfois observées ne se sont pratiquement jamais avérées significatives. Autrement dit, cette étude n'a mis en évidence aucune divergence et aucune supériorité de résultats dans un sens comme dans l'autre. Il semble que la domestication n'ait pas d'impact sur l'aptitude du comportement maternel à assurer la survie et la croissance des petits. De façon anecdotique, on met en évidence chez les lignées domestiques de certaines espèces des particularités plus ou moins favorables à l'élevage de petits. Ainsi, chez les cailles japonaises domestiques (NICHOLS 1992), un comportement de recrutement de petits d'autres nids peut être observé, chaque femelle cherchant à augmenter la taille de sa nichée, alors que les cailles sauvages ont plutôt un comportement agressif de défense de leur nid vis-à-vis des petits des autres femelles. Chez les porcs, on note quelques points pour lesquelles les femelles montrent des comportements atténués : elles ne coupent pas le cordon ombilical et ne stimulent pas l'élimination fécale et urinaire des petits (HALE 1969).

Un dernier point reste à préciser : les valeurs observées peuvent varier considérablement en fonction des conditions d'observations. La situation est comparable à celle déjà rencontrée lors de l'étude des performances de croissance : les lignées domestiques, pour être plus performantes, sont aussi plus sensibles aux contraintes d'un milieu non protégé. Il importe de préciser si les souches sont étudiées dans le cadre d'une vie sauvage ou au contraire d'une vie domestique, ce qui est plus souvent le cas. Ainsi, nous avons vu que la plupart des expériences, qui sont menées en plaçant les animaux dans un milieu optimal, mettent en évidence une supériorité des lignées domestiques en terme d'efficacité reproductrice. Mais, en milieu sauvage, les résultats de ces lignées peuvent subir une chute drastique. Cela a été montré chez la truite argentée *Oncorhynchus mykiss* (MCLEAN 2003) : les truites de pisciculture qui frayaient en nature avaient un succès reproducteur nettement inférieur à celui des truites sauvages indigènes.

C'est aussi le cas pour les poules pondeuses d'une variété hautement spécialisée, typique d'une souche domestique, les Leghorn (ARAD 1982) : ainsi qu'on le constate sur la figure 22, placées en conditions extrêmes, par exemple dans le désert du Sinaï, leurs résultats en termes de ponte perdaient pratiquement tout avantage sur ceux d'une race de poules indigènes et considérée comme sauvage, la souche « Sinaï ».

Figure 22 : Ponte d'œufs chez différents lots de poules en conditions extrêmes (Arad 1982).

Mesures réalisées dans le désert du Sinaï avec des volailles locales, des poules pondeuses domestiques de race Leghorn et des individus hybrides. Les ordonnées sont exprimées en grammes d'œufs pondus par gramme de poids corporel.



Ainsi qu'on peut le voir sur le schéma, le lot le plus productif est un croisement de mâles Leghorn et de femelles Sinaï : ces individus ont hérité des qualités productrices par leurs pères, des qualités de résistance par leurs mères et profitent d'un probable phénomène d'hétérosis. En ce qui concerne les races pures, on constate que la baisse des températures qui se produit entre novembre et mars (passage d'une moyenne de 40°C à une moyenne de 25°C) se traduit par une supériorité accrue des Leghorn sur les Sinaï en termes de résultats de ponte. Ce résultat rejoint les observations réalisées sur les résultats de croissance : les lignées domestiques se révèlent souvent supérieures en termes de production lorsque les conditions optimales sont réunies, mais lorsque le milieu est perturbé, elles s'adaptent mal et perdent leur avantage.

#### 2.4 Quelques données sur les comportements des mâles

Le comportement sexuel des mâles est moins susceptible d'être mis en relation avec la survie des petits qu'avec l'efficacité des saillies : on en attend plutôt un impact sur la fertilité. Chez les surmulots, des modifications du comportement copulatoire ont été observées (PRICE 1980). Les souches domestiques sont caractérisées par un nombre plus réduit d'intromissions par série d'éjaculations, par des latences inter éjaculatoires plus courtes et par des plus longues éjaculations que chez les surmulots sauvages. Mais toutes ces différences n'ont apparemment aucun impact sur

le succès reproductif : le taux de réussite des saillies semble identique entre les souches sauvages et domestiques.

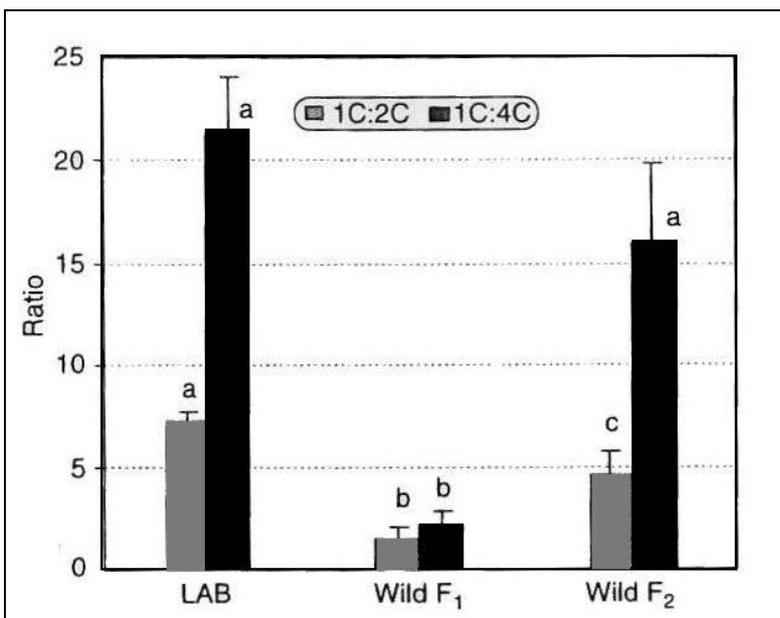
## 2.5 Niveaux hormonaux

Nos constatations menées sur les résultats de croissance et nos hypothèses sur la modification d'équilibre hormonal induite par la domestication nous avaient amenés à suspecter une augmentation de l'efficacité reproductive liée à une intensification de l'imprégnation en hormones sexuelles. Jusqu'à présent, les résultats expérimentaux de reproduction vont dans ce sens, mais il reste à évaluer les niveaux hormonaux.

Les données susceptibles de confirmer ou d'infirmer notre hypothèse sont plus facilement disponibles chez les mâles, dans la mesure où les niveaux hormonaux sont moins modifiés par le rythme des cycles sexuels.

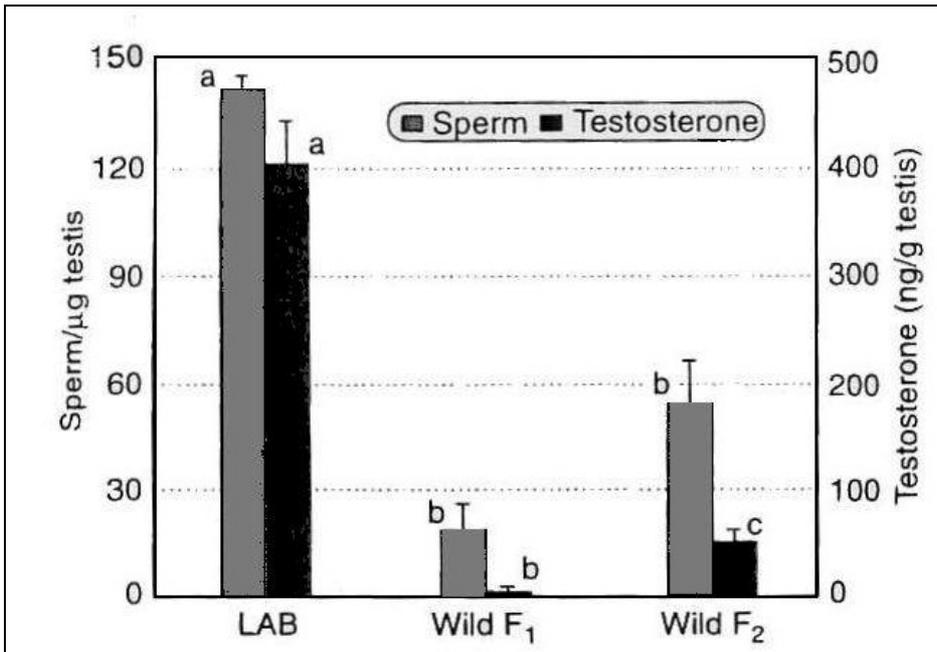
Ainsi, des examens histologiques ainsi que des évaluations chimiques des activités mitotiques et méiotiques du tissu testiculaire des gerbilles de Mongolie (*Meriones unguiculatus*) montrent pour la souche domestique une activité testiculaire plus régulière et plus élevée, avec une spermatogenèse augmentée en quantité et en efficacité (BLOTTNER 2000), comme on peut le constater sur la figure 23.

Figure 23 : Taux de transformation des cellules diploïdes en spermatozoïdes (1C:2C) et de transformation des spermatozoïdes en spermatozoïdes (1C:4C) chez la gerbille de Mongolie *Meriones unguiculatus* domestique (lignée de laboratoire), et chez deux générations de lignée sauvage. (Blottner 2000)



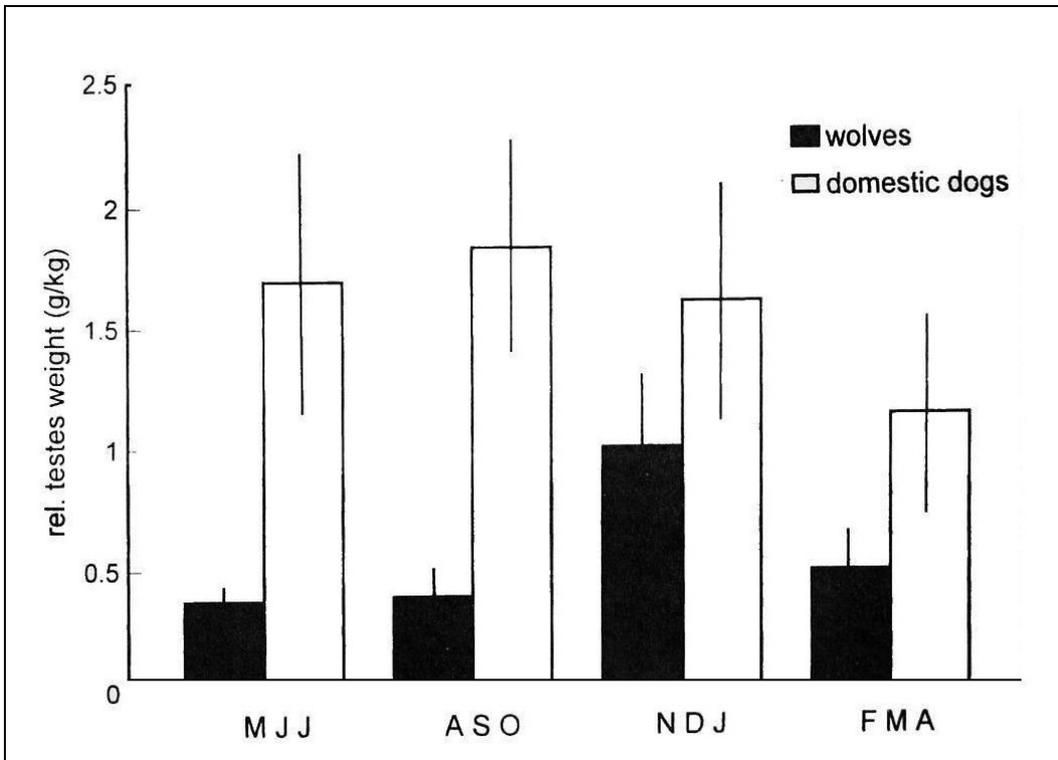
Les auteurs mettent ces éléments en relation avec une concentration testiculaire en testostérone plus élevée pour ces lots. La figure 24 illustre cette différence de niveau hormonal.

Figure 24 : Concentrations testiculaires en sperme et en testostérone chez des gerbilles de Mongolie *Meriones unguiculatus* domestiques (lignée de laboratoire), et chez deux générations de lignée sauvage. (Blottner 2000)



Le même type de résultats a été retrouvé dans l'espèce canine (HAASE 2000). Les loups mâles montrent deux pics de concentration plasmatique en testostérone et en 5 $\alpha$ -dihydrotestostérone par an, alors que les chiens mâles présentent ces concentrations élevées toute l'année. Ces valeurs plasmatiques semblent directement liées à la masse relative testiculaire, qui évolue de la même façon. De plus, si on les compare aux valeurs des loups pendant la saison de reproduction, les poids respectifs des testicules et des épидидymes sont plus élevés de près de 40% chez les chiens domestiques. La figure 25 présente les résultats de la pesée testiculaire de chiens et de loups élevés dans les mêmes conditions, et leurs évolutions sur une année. Bien que la supériorité des chiens en concentration testiculaire en testostérone soit plus marquée en été, en automne et au printemps, elle existe également en hiver, quand les loups sont les plus actifs sexuellement.

Figure 25 : Evolution du poids relatif des testicules chez des loups (en noir) et des chiens (en blanc) au cours de l'année (Haase 2000).  
*Valeur moyenne pour chaque trimestre.*



En ce qui concerne les mâles, il apparaît donc clairement que les souches domestiques présentent des activités testiculaires et des niveaux en hormones sexuelles nettement plus élevées que les souches sauvages.

Le cas des femelles est un peu moins significatif, principalement faute de données. On peut tout de même considérer le cas des chats, et notamment de la prévalence dans les différentes lignées de cette espèce de l'hyperplasie endométriale cystique. Contrairement aux chats sauvages, chez qui on ne rencontre pratiquement pas cette maladie, il semble que les chattes domestiques soient fréquemment sujettes à la HEC. Cette prédisposition a été associée aux concentrations sériques en oestradiol particulièrement élevées dans cette population (PEREZ 1999).

### 2.6 Particularité des premières générations

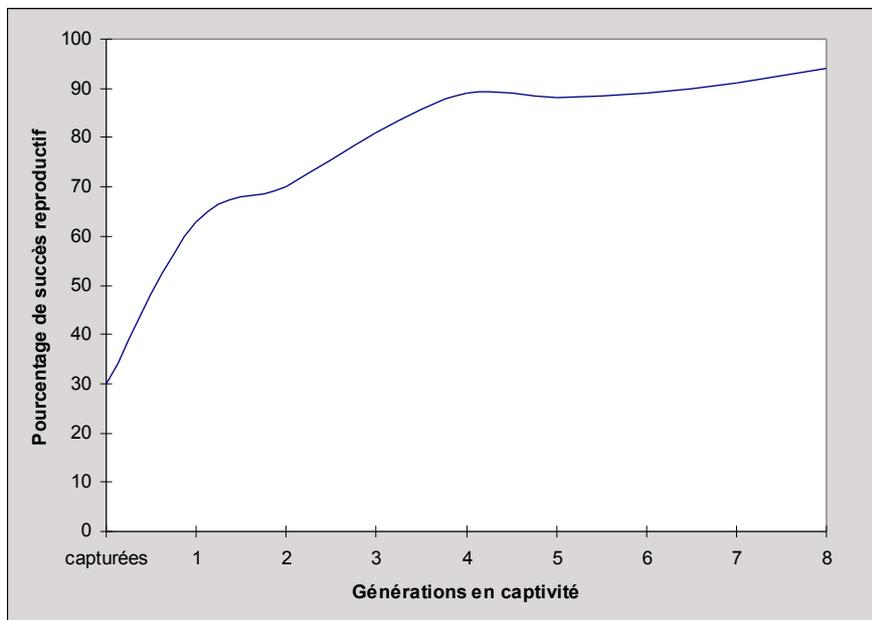
L'impact de la domestication sur la reproduction des espèces semble évoluer en deux temps. Nous avons pu envisager les évolutions à long terme, qui se traduisent globalement par un progrès dans les résultats d'efficacité reproductive. Mais il apparaît que les premières générations montrent des caractéristiques très marquées qui n'ont aucun rapport avec ces évolutions ultérieures.

Une expérience de domestication (DUPONT-NIVET 2001) réalisée en sept générations sur une variété d'escargots (*Helix aspersa Müller*) a ainsi mis en évidence des résultats reproducteurs désastreux : beaucoup d'individus ne donnaient aucune descendance. De semblables résultats ont été observés chez les autruches (LEY 1986) : les essais de reproduction menés sur les autruches du North Carolina Zoological Park n'ont abouti qu'à une baisse de fertilité, et à une augmentation de la mortalité des poussins (morts tardives en incubation, malposition par rapport au coussin d'air de l'œuf). De telles observations aux premières étapes de la domestication ont été mises en relation avec des paramètres nutritionnels inadaptés (SETCHELL 1992). Cette hypothèse semble corroborée par les études menées sur la composition des œufs d'autruche (NOBLE 1996) : des différences significatives entre souche domestique et souche sauvage ont été mises en évidence dans la composition des jaunes d'œufs. Ceux des autruches de ferme avaient une proportion bien plus faible en acides gras poly insaturés C18. Cette particularité, liée aux apports alimentaires, peut avoir de profondes conséquences sur le métabolisme des embryons et leur survie. On peut donc proposer l'idée selon laquelle les premières générations, lors d'un début de domestication, n'auraient pas de bons résultats de reproduction à cause de conditions de milieu inadaptées, en particulier d'un point de vue alimentaire.

Mais le facteur alimentaire ne saurait expliquer pour chaque espèce la chute d'efficacité reproductrice observée aux premières générations de domestication. Des particularités existent, et peuvent aggraver ponctuellement l'impact du changement de milieu. On peut citer ici l'exemple du renard *Vulpes fulvus* (TRUT 1996). Une expérience de domestication a été menée sur sept ans, avec différentes souches élevées dans différentes conditions. L'une d'elle a rapidement montré une évolution marquée concernant le sex ratio des petits : la proportion de mâles augmentait particulièrement. Une telle modification de sex ratio peut compromettre à moyen terme l'avenir reproductif de la population. Les chercheurs ont pu mettre en relation cette modification de sex ratio avec une mutation de couleur appelée « star » : les mères hétérozygotes pour cette mutation mettaient bas une proportion plus élevée de mâles. Il existe donc des exemples pour lesquels les résultats reproducteurs ne s'expliquent pas que par l'alimentation et le milieu : ils peuvent être liés à l'impact de la domestication sur d'autres systèmes, par exemple la pigmentation.

Cette chute des résultats de reproduction qui affecte les premières générations d'une souche domestique, si elle est intense, n'est pas de longue durée. C'est ce qui ressort des études menées sur des périodes un peu plus longues. Chez la gerbille de Mongolie, par exemple (BLOTTNER 2000), les mesures évaluant l'activité reproductrice des mâles suggèrent de rapides changements adaptatifs de la physiologie de la reproduction des souches sauvages après quelques générations en conditions d'élevage : la figure 26 illustre l'amélioration du taux de succès reproductif au fur et à mesure des générations. Mêmes constatations chez les cailles japonaises (NICHOLS 1992) : comme on a pu le constater sur la figure 20, les résultats médiocres des souches sauvages introduites en captivité s'amélioraient en moins de trois ans, le nombre d'œufs produits montrant une augmentation notable et rapide.

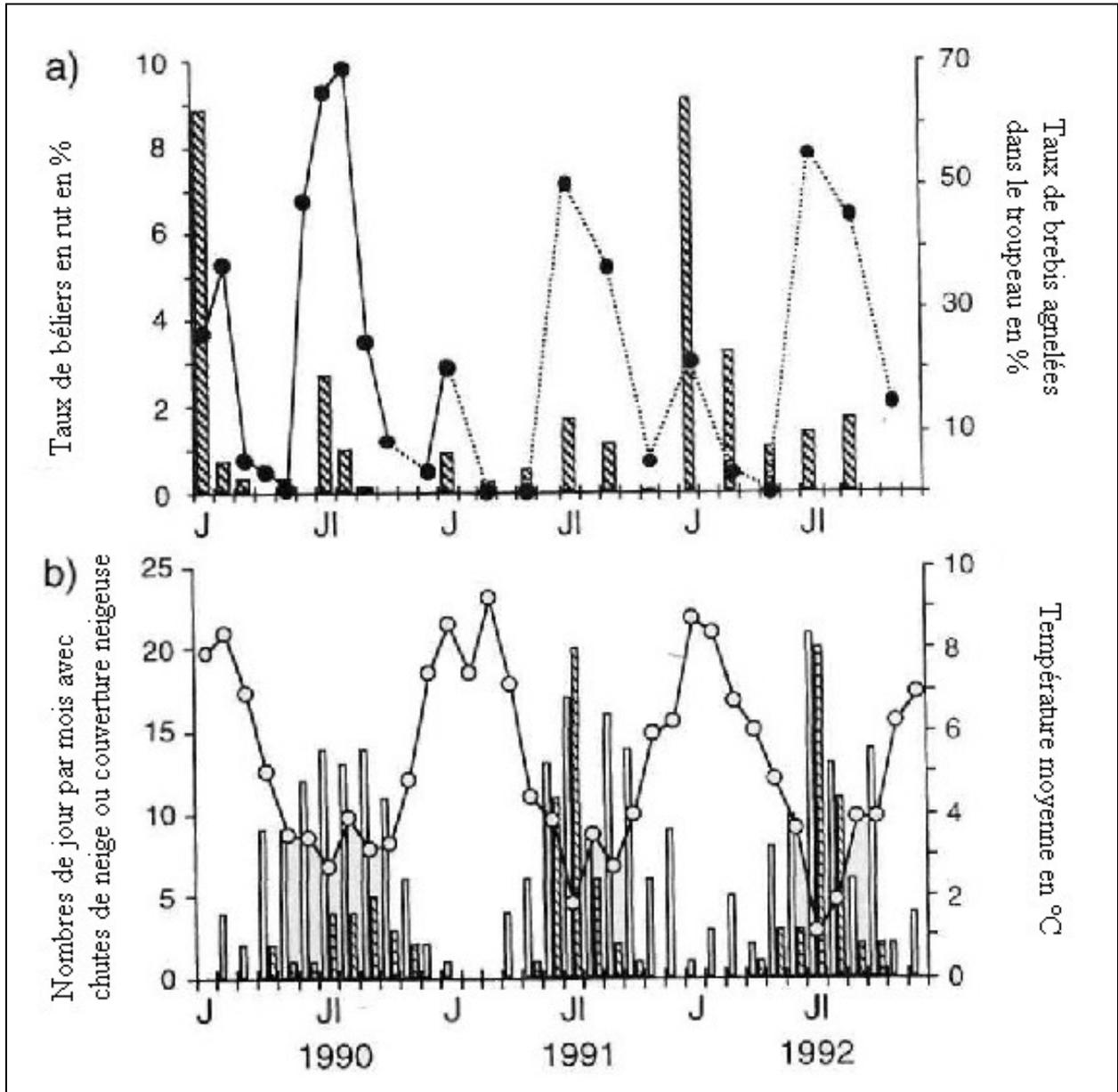
Figure 26 : Amélioration des performances reproductrices chez les gerbilles de Mongolie au fur et à mesure des générations en captivité. D'après Blottner 2000.



Il serait une erreur de considérer que cette adaptation rapide est valable dans l'autre sens, c'est-à-dire lorsque se produit le retour à la vie sauvage d'une population domestique (ou « féralisation »). C'est ce qui ressort de l'étude de moutons introduits dans les îles Kerguelen au siècle dernier et qui ont fondé une souche survivante indépendamment de toute intervention humaine. Les cycles de reproduction de cette population ont été étudiés récemment (REALE 2000) : comme on le constate sur la figure 27, on observe deux périodes de rut par an, en juillet et en janvier, avec également deux périodes d'agnelages correspondantes. Mais c'est en juillet, quand les températures sont les plus basses (car les Kerguelen se trouvent dans l'hémisphère sud et connaissent donc l'hiver en juillet) et les chutes de neige les plus importantes, que les agnelages sont les plus fréquents. Ce calendrier typiquement domestique n'est guère favorable à la survie des jeunes dans ce milieu sauvage, même si l'on peut considérer que l'herbe de printemps favorisera au cours des mois suivants la croissance des jeunes qui auront survécu aux basses températures. Mais bien que la population soit confrontée aux contraintes climatiques depuis des dizaines d'années, leur rythme reproducteur ne s'est pas adapté.

Figure 27 : Distribution annuelle du rut et des agnelages dans la population de moutons féraux des Kerguelen. (Reale 2000)

Taux de bélier en rut : histogramme a, taux d'agnelage : courbe a, températures : courbe b, nombre de jours avec chute de neige par mois : histogramme b blanc, nombre de jours avec couverture neigeuse : histogramme b hachuré. J = janvier ; JI = juillet.



Le cas des juments sauvages apporte un autre élément dans ce sens. Il n'existe pratiquement plus de chevaux d'origine sauvage à l'heure actuelle. Les populations équines vivant hors du contrôle de l'Homme sont toutes d'origine domestique, elles sont en fait férales. Les cycles reproductifs des juments de ces populations semblent à première vue de type sauvage (PLOTKA 1989) : il s'agit d'un polyoestrus saisonnier, avec la majorité des ovulations se produisant entre mai et octobre, pour permettre la naissance des petits au printemps. A priori, il semble donc que les populations équines férales aient adapté rapidement leur reproduction aux conditions de la vie sauvage. Or, il se trouve qu'après à peine un an de captivité, les juments chez qui on avait observé ce genre de cycle retrouvent un schéma domestique, avec une désaisonnalisation et des ovulations hors saison. Il ne s'agit pas là d'une adaptation telle qu'on peut l'observer lors d'une expérience de domestication car, dans ce dernier cas, les adaptations nécessitent plusieurs générations, alors qu'il s'agit ici des mêmes animaux. Les juments, même après de nombreuses générations hors du contrôle de l'Homme, ont conservé les caractéristiques reproductrices des populations domestiques, dont l'expression est simplement limitée par la vie sauvage.

## 2.7 Bilan

Pour résumer, les premières générations soumises à un début de domestication présentent de mauvais résultats en termes de reproduction. Ils peuvent être mis en relation avec un défaut de maîtrise par l'Homme des conditions de milieu nécessaires, mais parfois aussi avec les impacts que peut avoir la domestication sur d'autres systèmes que l'appareil reproducteur. Quoi qu'il en soit, ces résultats s'améliorent rapidement. La domestication modifie profondément et en peu de générations l'efficacité reproductrice des espèces. Ces modifications sont persistantes, et ne sont guère modifiée par un retour ultérieur à la vie sauvage.

Elles touchent à la fois la longueur de la vie de reproduction, surtout en favorisant une maturité sexuelle précoce, et l'efficacité de la reproduction sur cette période, grâce à des portées plus nombreuses et plus fréquentes, dissociées des saisons. Un support hormonal de ces changements est souvent mis en évidence, ce qui semble rejoindre les conclusions de la partie précédente : la domestication, dont nous avons montré qu'elle tend à freiner l'activité de l'axe surrénalien, stimule en revanche les autres axes hormonaux hypothalamo-hypophysaires, comme celui de la croissance, celui de la reproduction et les activités thyroïdiennes, sous l'influence desquelles on observe une désaisonnalisation.

### **A. 3. Sensibilité aux agressions**

L'hypothèse d'une moindre sensibilité au stress chez les lignées domestiques suggère l'idée selon laquelle la sensibilité aux agressions de ces animaux pourrait différer de celle de leurs homologues sauvages. En effet, les phénomènes de stress conditionnent la nature et l'intensité de certaines réactions de défense. Ces phénomènes peuvent aggraver les agressions en provoquant eux-mêmes des dommages.

C'est pourquoi quelques auteurs ont cherché à évaluer les aptitudes des lignées domestiques à la résistance aux agressions, physiques, chimiques ou infectieuses.

On considère parfois que les activités thyroïdiennes ont une influence sur les capacités de résistance des organismes. Comme on a pu le voir dans les parties précédentes, l'éventuelle intensification de l'axe thyroïdienne lors de la domestication a surtout des effets sur la croissance et la désaisonnalisation, mais des conséquences accessoires pourront être répertoriées à l'occasion.

### 3.1 Température et gestion de l'effort

On a ainsi pu s'interroger sur l'impact thyroïdien de la domestication sur la gestion de l'effort et de la température chez les animaux domestiques. Les agressions physiques que les animaux sont susceptibles de rencontrer au cours de leurs vies sont en général gérées par le biais d'un effort : course, de fuite ou de prédation, combat, adaptation par divers biais à des conditions extrêmes de température ou d'hygrométrie. Ce type d'adaptations peut relever de l'activité thyroïdienne car tout effort physique produit une montée de température, qui doit être régulée : or, c'est l'hypothalamus, sous l'influence de la thyroïde, qui va permettre cette régulation. La gestion de l'effort dépendra ensuite de l'efficacité du système circulatoire et de la résistance mécanique de l'organisme.

#### 3.1.1 Température

Peu de données sont disponibles concernant les capacités de régulation thermiques des animaux domestiques par rapport aux animaux sauvages. Il a cependant été remarqué par certains auteurs que les truites mouchetées ou ombles de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) de génotype sauvage pouvaient endurer des eaux bien plus chaudes que les lots domestiques, quand bien même elles avaient éclos dans les mêmes conditions (PRICE 1984). Bien que cet élément unique ne puisse être généralisé, il correspond aux données que nous avons recueillies dans d'autres domaines et qui sont en faveur d'une adaptabilité médiocre des lignées domestiques. On peut simplement préciser qu'a priori une activité thyroïdienne élevée est en faveur d'une augmentation de la température corporelle : chez le chien, par exemple, une hypothyroïdie se traduit par une température moyenne diminuée. Donc l'aptitude inférieure des truites domestiques à supporter de hautes températures est en faveur d'un manque d'adaptabilité mais n'exclut pas une activité thyroïdienne élevée.

#### 3.1.2 Fonction circulatoire

Des comparaisons morphométriques ont été réalisées sur deux lignées de vison (*Mustela vison*), l'une sauvage et l'autre d'élevage (KRUSKA 1999). De même que dans les études citées auparavant pour le surmulot et les volailles, les animaux des deux lots étaient placés dans les mêmes conditions et, pour pouvoir comparer le poids de différents organes chez les animaux autopsiés, chaque valeur était ramenée à une proportion du poids total de chaque individu. Les

figures 28, 29 et 30 illustrent les valeurs obtenues concernant le cœur et la rate, qui sont deux organes majeurs de régulation de la fonction circulatoire, ainsi que le foie, comme point de comparaison. Les auteurs ont montré que dans cette espèce le cœur et la rate étaient significativement plus petits chez le vison d'élevage : les ensembles de points ne sont pas statistiquement superposables. La réduction de la rate concerne principalement les tissus « rouges », c'est-à-dire les structures de stockage de masses sanguines mobilisables en cas d'urgence. Au contraire, le foie n'apparaissait pas modifié en termes de masse relative.

Figure 28 : Masse relative de la rate chez le vison sauvage (+) et domestiques (□)  
(Kruska 1999)

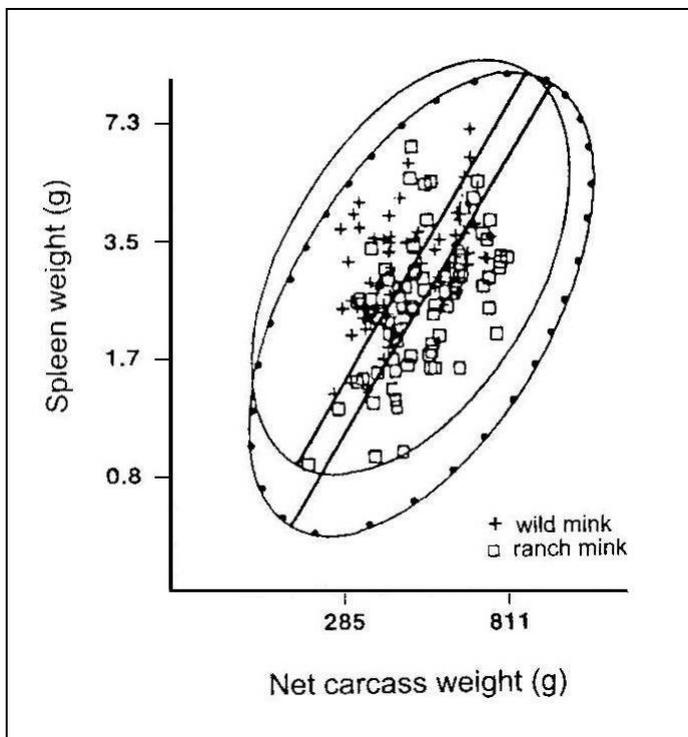


Figure 29 : Masse relative du cœur chez le vison sauvage (+) et domestiques (□) (Kruska 1999).

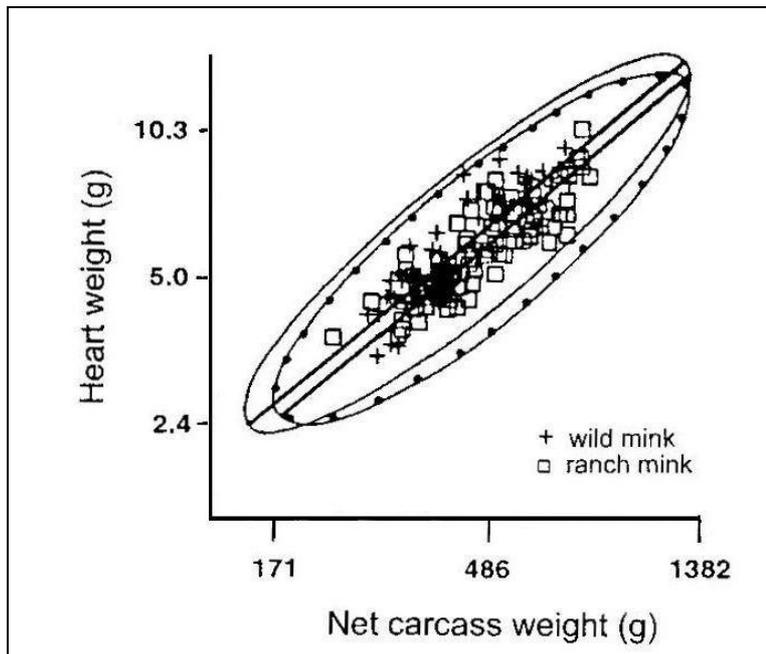
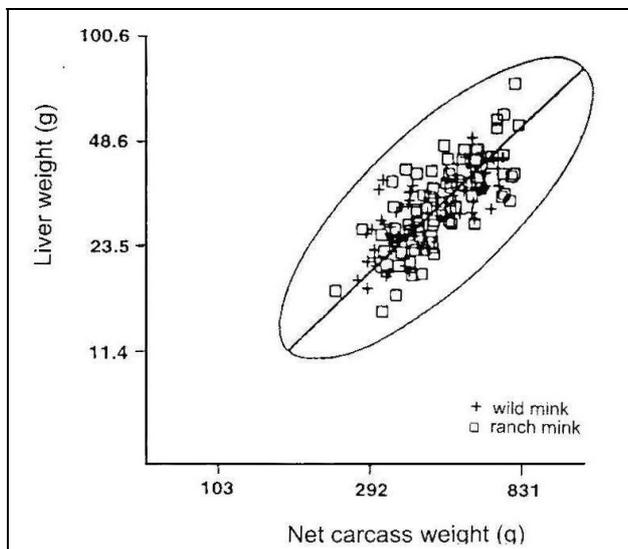


Figure 30 : Masse relative du foie chez le vison sauvage (+) et domestiques (□) (Kruska 1999)



Le cœur et la rate sont les deux organes qui sont le plus mobilisés lors d'un besoin d'accroissement de la fonction circulatoire, ce qui arrive principalement en cas d'effort. Les données obtenues chez le vison suggèrent donc que la domestication, en modifiant la taille du cœur et de la rate, rend ces lignées moins aptes à des efforts physiques. En conséquence on peut supposer que les individus de souche domestique seront moins capables d'éviter par la fuite ou le combat certaines agressions de leur environnement, par exemple la prédation.

### 3.1.3 Particularités osseuses

La résistance mécanique de l'organisme se traduit notamment par celle de sa structure squelettique. Or, des modifications des structures osseuses ont souvent été mises en évidence lors du passage à l'état domestique. On a répertorié en particulier une diminution de taille des cornes, un raccourcissement des mâchoires, des os plus fins, et la mise en place d'une denture moins robuste. Ces particularités peuvent être interprétées comme des conséquences d'une accélération de la croissance, ou encore comme le fruit d'une sélection pour plus de manœuvrabilité. Certains auteurs ont même cru mettre en évidence une structure osseuse différente, spécifique aux animaux domestiques, qui aurait pu permettre de distinguer clairement les restes paléologiques d'animaux sauvages ou au contraire issus d'un troupeau. Une telle possibilité aurait permis de remarquables progrès dans la connaissance de l'histoire de la domestication et des débuts de l'humanité, mais, faute de réelles bases, elle a dû être abandonnée. Il n'en reste pas moins que le squelette plus fin des animaux domestiques les rend moins aptes à gérer des efforts physiques importants.

### 3.2 Données hématologiques

L'impact du stress sur les capacités immunitaires est largement connu : une imprégnation chronique en corticostéroïdes tend à déprimer l'immunité chez les animaux. C'est pourquoi il est intéressant de chercher à déterminer si l'atténuation de l'activité surrénalienne dans les lignées domestiques va de pair avec une amélioration des critères immunitaires, parmi lesquelles la numération et la formule sanguine.

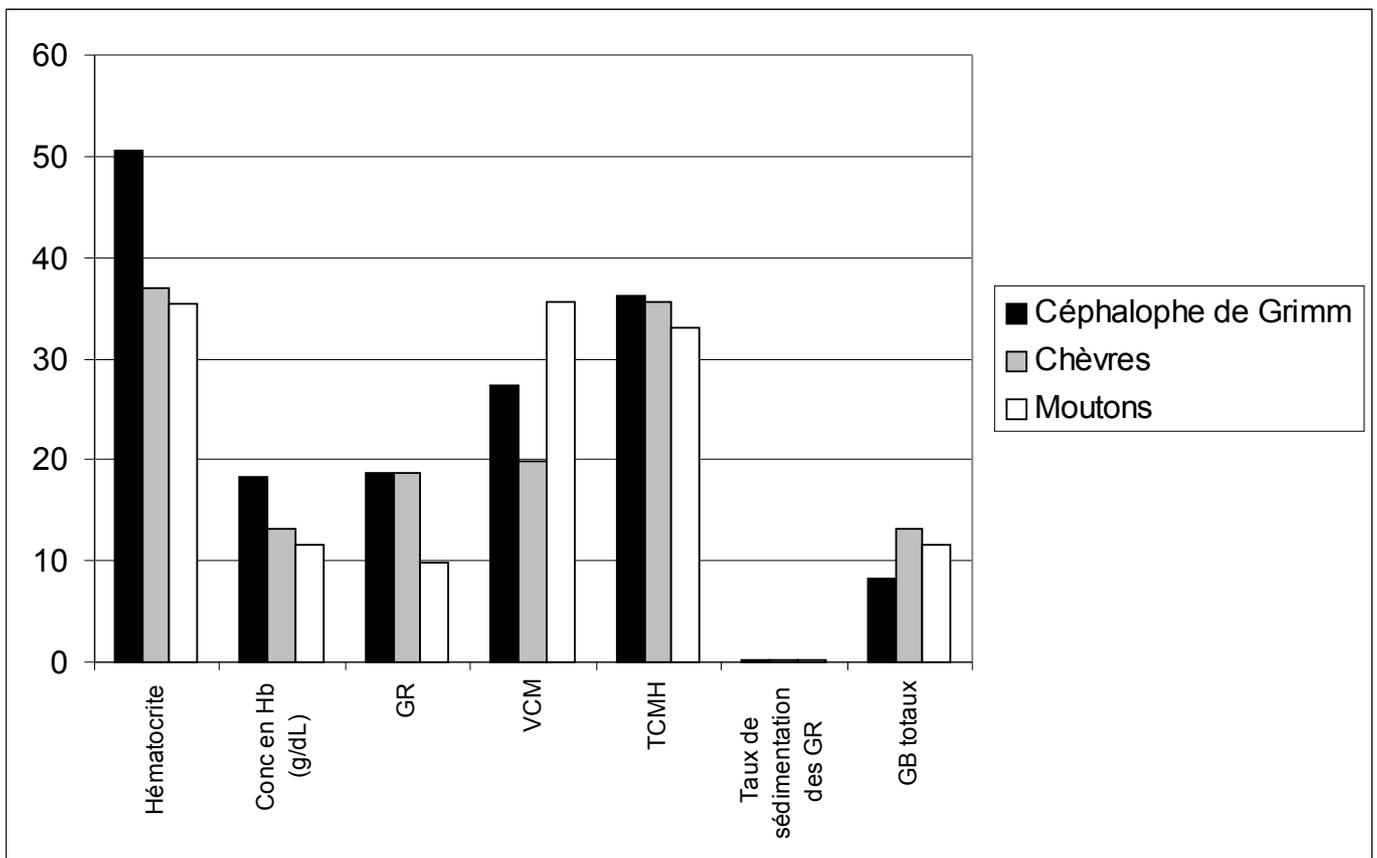
Des mesures hématologiques ont également été réalisées lors du programme de domestication du céphalophe de Grimm (*Sylvicapra grimmia*), un petit ruminant sauvage d'Afrique de l'ouest (TAIWO 2003), et comparées avec les valeurs usuellement rencontrées chez les petits ruminants domestiques (en l'occurrence des moutons et des chèvres ouest-africains). Il faut noter que la comparaison doit être interprétée avec prudence, dans la mesure où les deux groupes d'animaux ne partagent pas des origines très proches. Les résultats sont présentés dans le tableau V et la figure 33. Ils décrivent chez les petits ruminants domestiques une tendance à limiter la part cellulaire du sang, et en particulier celle des hématies. A l'inverse, les céphalophes auraient en moyenne un hématoците plus élevé, ainsi qu'un taux d'hémoglobine sanguin plus haut que les chèvres ou les moutons. Ces résultats sont en accord avec l'idée précédemment émise, selon laquelle les lignées sauvages posséderaient des particularités sanguines et circulatoires qui les rendraient plus aptes à l'effort.

Tableau IV : Valeurs hématologiques comparées du céphalophe de Grimm et de chèvres et de moutons africains (Taiwo 2003)

	Céphalophe de Grimm	Chèvres	Moutons
Hématocrite en%	50,6	36,9	35,5
Conc en Hb (en g/dL)	18,2	13,2	11,7
GR en millions par mm <sup>3</sup>	18,7	18,7	9,9
VGM en microns cube	27,4	19,8	35,6
TCMH en pg	36,1	35,7	33
Taux de sédimentation des GR	0,25	0,13	0,14
GB totaux en milliers par mm <sup>3</sup>	8,2	13,1	11,7

Figure 31 : Profils hématologiques comparés du céphalophe de Grimm et de chèvres et de moutons africains (Taiwo 2003).

Chaque type de valeurs est exprimé dans son unité standard rappelée dans le tableau ci-dessus.



Les éventuelles modifications de formule sanguine qui apparaissent lors d'une expérience de domestication sont répertoriées grâce à des études réalisées chez l'autruche (*Struthio camelus*).

D'autres données visant à évaluer les caractéristiques immunologiques des deux souches ont été recueillies parallèlement (SPINU 1999). Les auteurs ont mis en évidence une augmentation du nombre de globules blancs, ce qui évoque une présence plus intense du système immunitaire au sein de l'organisme. Parmi ces cellules, la part des polynucléaires basophiles et éosinophiles augmentait, aux dépens de celles des phagocytes mononucléés et des lysosomes. Des stimulations des différentes réponses anticorps ont montré que la lignée domestique était capable de produire des pics d'immunoglobuline, surtout des IgM, plus rapidement que les animaux de souche sauvage. La conclusion de l'étude propose l'hypothèse d'une modification liée à la domestication dans l'orientation et l'efficacité des différentes réponses immunitaires : les souches sauvages semblent plus aptes à développer une réponse non spécifique (notamment grâce aux phagocytes), tandis que les souches domestiques seraient dotées d'un matériel plus performant pour les réponses spécifiques (des anticorps par exemple).

Ces données recueillies chez l'autruche concordent avec les observations réalisées chez le surmulot (KRETCHMER 1975). En effet, les structures lymphoïdes apparaissent plus développées pour les lignées domestiques, ce qui soutient l'hypothèse selon laquelle les lignées domestiques posséderaient un système immunitaire plus actif que les lignées sauvages : on retrouve ainsi chez les surmulots sauvages des thymus plus petits, ainsi qu'un nombre inférieur de plaques de Peyer dans l'intestin. On peut remarquer que le développement du thymus est un élément en faveur d'une plus grande efficacité des réponses immunitaires spécifiques.

Il convient cependant de nuancer ces données par quelques remarques sur leurs conditions d'obtention. Dans les deux études citées, les animaux étaient placés dans le même environnement, aussi les différences mises en évidence étaient bien dues à des caractéristiques génétiques. Mais si l'on utilise des animaux sauvages au sens strict (c'est-à-dire d'origine sauvage vivant en milieu sauvage) et que l'on compare leurs formules sanguines à celle d'animaux strictement domestiques, on peut arriver à des conclusions différentes. En effet, ces deux milieux de vie constituent des environnements très différents en termes de risque infectieux. Le milieu domestique est protégé de certains agents et de certains vecteurs, mais par contre il impose une densité de population élevée et des zones d'habitat fixes. Le milieu sauvage, au contraire, est ouvert à tout agent, mais la pression de ces derniers peut être diffusée sur de vastes espaces. Ces différences peuvent avoir un impact majeur sur la situation infectieuse des animaux, et rendre plus complexes les particularités dues à leur origine génétique.

Ainsi, on peut s'interroger sur la portée de l'éosinophilie observée chez les autruches domestiques. Elle est évidemment à mettre en relation avec le degré de parasitisme qui existe chez les animaux domestiques. La prévalence d'un certain nombre de parasitoses semble en effet bien supérieure chez les animaux domestiques que chez leurs homologues sauvages. Mais la relation de cause à effet n'est pas évidente : on peut penser que les animaux domestiques, grâce à une population éosinophile supérieure, arrivent mieux à contrôler une infection parasitaire, et c'est pourquoi beaucoup d'individus de ces lignées sont porteurs des parasites sans subir de troubles graves. Mais inversement, c'est peut-être parce que la pression parasitaire est forte en milieu domestique que les animaux qui y vivent présentent des niveaux en éosinophiles élevés.

Il existe des arguments dans les deux sens. Les valeurs obtenues chez l'autruche montrent une tendance génétique chez les lignées domestiques à produire des éosinophiles. Mais d'autres études

(OKSANEN 1997, FRANTI 1976) associent de façon flagrante le taux de prévalence d'un parasitisme (par exemple, la toxoplasmose) à la vie en milieu domestique. Ainsi, chez une même souche de rennes, des auteurs scandinaves (OKSANEN 1997) ont associé le taux de prévalence de la toxoplasmose au degré de vie domestique (nourriture en corral). De même, chez deux populations de chèvres de même origine, une domestique et l'autre férale, on a mis en évidence des œufs d'*Eimeria* 33 fois plus souvent dans la population domestique que dans la population férale (O'CALLAGHAN 1989). On peut donc supposer que le taux d'éosinophiles plus élevé chez les animaux domestiques est à associer à la fois à une prédisposition génétique et aux conséquences de la vie domestique.

Il est certain en tout cas que la domestication a un impact sur la capacité immunitaire des individus à faire face aux agressions infectieuses ; lorsque ces effets se font sentir depuis longtemps, il arrive que les parasites eux-mêmes s'adaptent. Il existe ainsi des spécificités de parasites aux lignées domestiques de certaines espèces. On peut citer, par exemple, une tique (*Ornithodoros savignyi*) qui a généralement besoin pour survivre d'un grand nombre de versions du gène de la savinigrine, une molécule qui lui permet de contrôler le système hémostatique de ses hôtes (MANS 2003). Chaque version lui permet d'utiliser comme hôte une espèce particulière, aussi en posséder un large choix augmente-t-il ses chances de survie, en multipliant les possibilités d'hôtes utilisables. Or, il existe une lignée de ces tiques qui, contrairement aux autres, n'a pas conservé toutes ces versions, et n'en a gardées que fort peu : cette variété s'est spécialisée dans le parasitisme des animaux domestiques.

Inversement, le retour à la vie sauvage ne modifie guère la formule sanguine des animaux féraux. Des données recueillies sur des populations de chevaux féraux aux Etats-Unis aboutissent à des profils hématologiques équivalents à ceux d'animaux domestiques (ils sont tout à fait comparables aux chevaux dits « de sang »).

### 3.3 Données biochimiques

La plupart des données hématologiques que nous venons de répertorier sont issus de programmes de domestication qui ont pour but de suivre les paramètres de bonne santé et de productivité de différentes espèces. Celle qui a été menée sur le céphalophe de Grimm a également recueilli des données biochimiques concernant cette espèce et ses particularités vis-à-vis des petits ruminants domestiques.

Les concentrations plasmatiques en urée, créatinine, Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, phosphatase alcaline, alanine transférase, cholestérol et triglycérides se sont révélées significativement plus élevée chez le céphalophe que chez les petits ruminants domestiques. Bien qu'elles n'en constituent pas une preuve formelle, ces valeurs suggèrent que la domestication pourrait avoir un impact sur la balance ionique, ainsi que sur le fonctionnement hépatique et rénal.

Un effet de la domestication sur la balance ionique a également été mis en évidence chez le guppy (*Poecilia reticulata*). La régulation de la natrémie chez ce poisson a été évaluée en tenant compte de la particularité de son milieu naturel, l'eau douce, et donc à teneur faible en sodium. Les chercheurs ont cherché à estimer la différence de tolérance à la salinité des individus domestiques

par rapport aux individus de souche sauvage (CHIYOKUBO 1998). Le tableau IV illustre leurs résultats de mesure du temps de survie de différentes lignées de guppy domestiques ou sauvages en eau très salée.

Tableau V : Evaluation de la sensibilité à la salinité de l'eau chez le guppy par mesure du temps de survie (Chiyokubo 1998).

Origine	Populations	Survie moyenne en heures		
				moyennes
Sauvage	O2	non mesurée	5,58	5,58
	I	non mesurée	4,98	4,98
	O1	non mesurée	4,94	4,94
	O	4,90	non mesurée	4,90
Domestique	F	3,93	3,73	3,83
	F22	3,47	4,21	3,84
	SC	3,40	3,69	3,55
	T	3,21	3,95	3,58
	S3	3,16	3,56	3,36
	C	3,11	2,75	2,93
	B	3,06	3,31	3,19
	A	2,91	2,75	2,83
	T1	2,86	2,91	2,89
	M1	2,80	2,80	2,80
	S	2,66	3,01	2,84
	D	2,60	2,44	2,52
	1D1	2,52	2,51	2,52

Il apparaît que les guppys sauvages tolèrent des eaux significativement plus salées que leurs homologues domestiques. Ces différences de résistance et d'efficacité dans les mécanismes de régulation de la natrémie ont un support génétique, comme le montrent les résultats intermédiaires avec hétérosis obtenus lors des croisements des deux lignées.

Les reins et le foie, organes majeurs dans la lutte contre les agressions chimiques puisqu'ils sont responsables de la dégradation et de l'élimination des toxiques, semblent également affecté par la domestication au vu des valeurs biochimiques précédemment évoquées. Elles concordent avec des examens allométriques, réalisés chez le surmulot (KRETCHMER 1975) et qui ont montré que, chez les lignées domestiques, on retrouvait un foie plus petit que chez les lignées sauvages. Cette remarque n'a pas été faite chez le vison comme on a pu le voir sur la figure 31, mais elle concorde avec les observations réalisées lors de tests de résistance à divers poisons (KRETCHMER 1975) chez le rat : les sauvages obtenaient de meilleurs résultats.

### 3.4 Bilan

On a constaté que les souches domestiques présentaient une double tendance. D'une part, une perte d'efficacité dans un certain nombre de mécanismes visant à s'adapter à des agressions non spécifiques : les capacités sanguines et circulatoires limitent les possibilités d'effort, les systèmes de régulation de la balance ionique sont amoindris, le foie perd en capacité de détoxification. Mais, d'autre part, le système immunitaire ressort renforcé de la domestication, en particulier en ce qui concerne ses aspects spécifiques. Dans la mesure où les corticoïdes ont un effet immunodépresseur, il est logique d'observer cette situation dans les lignées domestiques, chez qui l'axe surrénalien est moins actif. Il faut noter que la particularité de l'environnement domestique en termes de pression infectieuse renforce ce développement immunitaire. Mais les modifications persistent cependant dans les populations férales.

## 4. Modifications neurologiques

En passant en revue les différents impacts liés à la domestication sur les grandes fonctions vitales, nous avons cité à plusieurs reprises des modifications comportementales. Cette constatation évidente a conduit certains chercheurs à étudier les supports neurologiques qui pouvaient les provoquer.

### I. 4.1 Observations morphologiques

#### 4.1.1. Organes sensoriels

Les interactions des animaux avec leur environnement, et donc une grande part de leurs comportements, sont largement conditionnées par la perception que ces animaux peuvent avoir de ce qui les entoure. Or, il apparaît que les lignées domestiques de beaucoup d'espèces n'ont pas les mêmes aptitudes visuelles, olfactives ou auditives que leurs équivalents sauvages.

Ainsi, une comparaison histologique des structures rétinienne menées chez des loups et des caniches (HEMMER 1990) a abouti à la conclusion que les chiens présentaient une régression de la partie neuronale de l'organe visuel : le nombre des cellules sensorielles, des ganglions neurovégétatifs ainsi que des fibres du nerf optique est moins élevé chez le chien que chez le loup. Certaines races de chiens montrent même une régression importante de la surface de la zone du tapis sur la rétine. De même, une comparaison porcs/sangliers (HEMMER 1990) a mis en évidence, chez le porc, une perte des performances visuelle à longue distance d'une part et en faible luminosité d'autre part (leurs rétines sont moins riches en bâtonnets). Chez le furet, on observe une taille moyenne des yeux inférieure à celle des putois d'Europe.

Des tests effectués chez le chien montrent le même type de perte d'efficacité en ce qui concerne l'audition (HEMMER 1990) : on observe une diminution de taille de la membrane tympanique et de la bulle auditive, ainsi qu'une perte de sensibilité aux hautes fréquences sonores par rapport au

loup. On a répertorié également une diminution de la bulle auditive chez le chat par rapport au chat sauvage, chez le furet par rapport au putois, et chez le lama par rapport au guanaco.

#### 4.1.2 Structures cérébrales

Ces constatations réalisées sur les organes sensoriels ont conduit les chercheurs à rechercher si elles avaient des équivalents sur la suite des différents tractus sensoriels.

Un examen complet du tractus visuel (EBINGER 1975) a été conduit chez le mouton (*Ovis ammon aries*) et chez le mouflon (*Ovis ammon musimon*). L'auteur a constaté une diminution générale de taille des structures cérébrales visuelles (aire striée, corps géniculé latéral, colliculus supérieur) ainsi que du tractus optique. Les modifications de l'aire striée provoquent une perte en capacité de perception et d'identification des objets, et celles du colliculus supérieur une diminution d'aptitude à l'orientation et à la localisation.

L'olfaction semble concernée par ces pertes d'efficacité puisqu'on a répertorié une diminution de taille des structures cérébrales olfactives chez le vison (KRUSKA 1996). Le bulbe olfactif est aussi diminué chez le porc par rapport au sanglier (KRUSKA 1996). Enfin, les renards de lignée domestique présentent un nerf optique plus petit que celui de leurs homologues sauvages (HEMMER 1990).

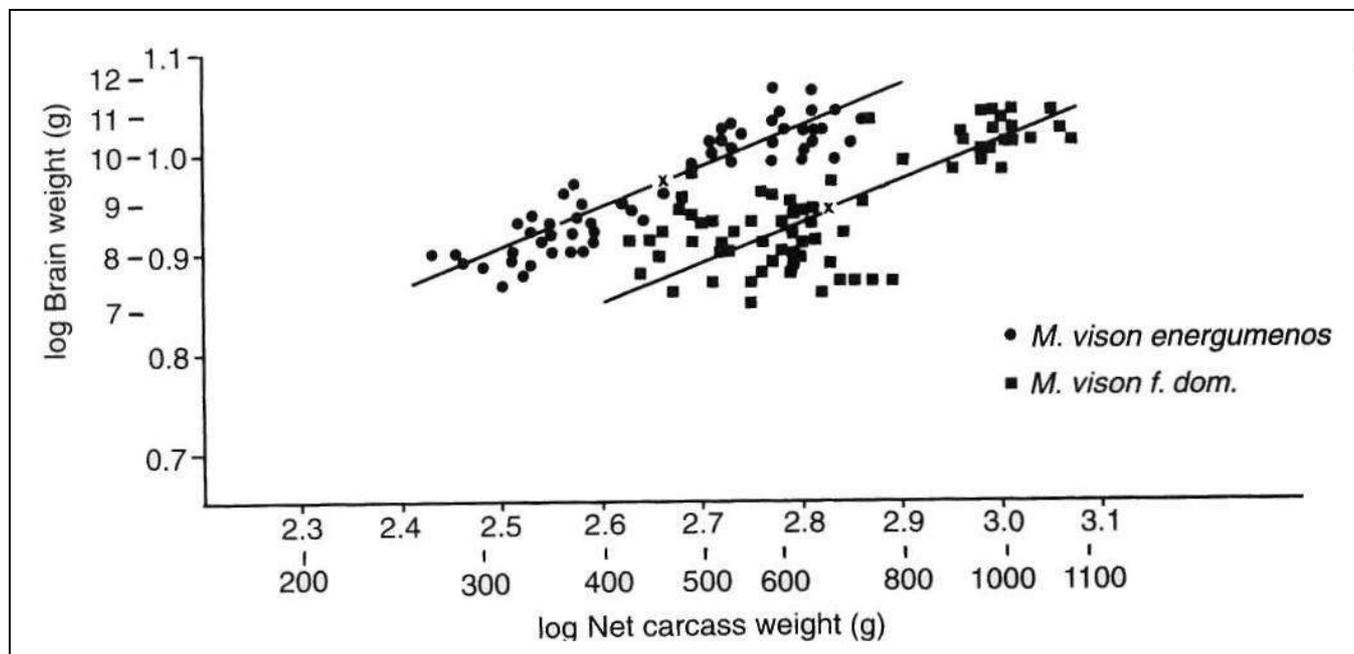
Quant aux structures cérébrales responsables de l'audition, on dispose de données chez le porc montrant une diminution globale de leur taille (KRUSKA 1996).

On constate donc que de très nombreuses informations recueillies chez de multiples espèces convergent pour amener à penser que la domestication provoque une perte d'efficacité dans le recueil et le traitement des données sensorielles. Il faut noter que les fonctions de traitement sont souvent plus déprimées que les fonctions primaires de réception (KRUSKA 1996).

Les diminutions de taille que nous venons d'évoquer ont évidemment été évaluées en fonction de la taille du cerveau de chaque animal. Cette précaution est un gage de rigueur pour interpréter les résultats, mais dans ce cas précis elle est d'autant plus nécessaire que la taille du cerveau elle-même peut varier.

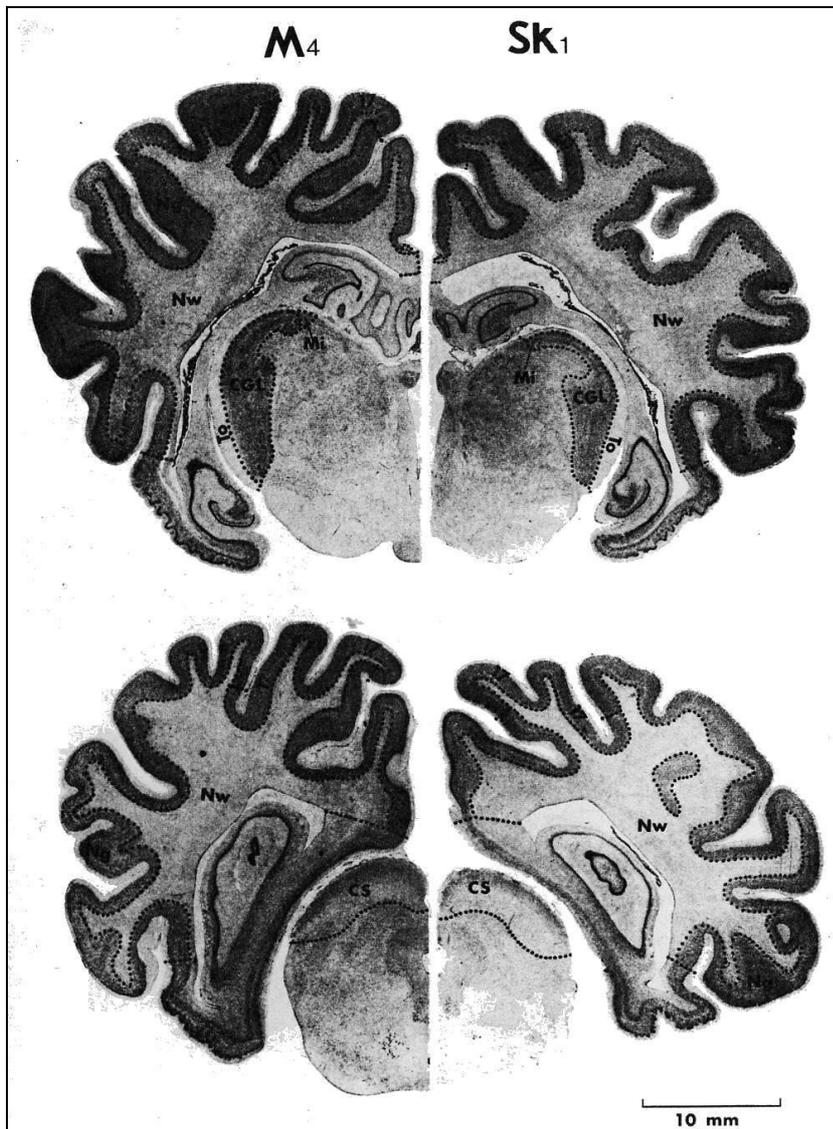
C'est une tendance qui semble en effet se confirmer chez un nombre conséquent d'espèces : la domestication peut provoquer une diminution significative de la taille globale du cerveau. Cela a été montré chez le porc (KRUSKA 1974) par rapport au sanglier, chez le vison de lignée domestique par rapport à la lignée sauvage (KRUSKA 1996), chez le chien par rapport au loup (HEMMER 1990), chez le chat par rapport au chat sauvage d'Europe (HEMMER 1990), chez le cheval par rapport aux Prewalski (HEMMER 1990), chez les ânes par rapport aux onagres (HEMMER 1990), chez le lama par rapport au guanaco (HEMMER 1990), chez le mouton et la chèvre (HEMMER 1990). La figure 32 illustre le même phénomène chez le vison.

Figure 32 : Masse relative de l'encéphale chez le vison d'Amérique (*Mustela vison*) et le vison domestique (Kruska 1996)



Chez des animaux de poids équivalents, comme par exemple le porc domestique et le sanglier, la perte de masse cérébrale ressort à l'observation simple de deux coupes telles que celles qui sont présentées sur la figure 33.

Figure 33 : Coupes transversales d'encéphale de porc et de sanglier (Kruska 1974).  
Les deux coupes M4 correspondent à un sanglier, les coupes Sk1 à un porc domestique.



Plusieurs remarques sont à mentionner en considérant ces résultats. A l'intérieur des lignées étudiées, soit sauvages soit domestiques, des variations existent et leur interprétation n'est pas sans intérêt. Les populations férales qui ont pu être étudiées ont présenté des réductions de taille du cerveau équivalentes à celle des populations domestiques : des données dans ce sens existent chez le porc des Galapagos (KRUSKA 1974), ainsi que chez le mouflon d'Europe (HEMMER 1990), qui est passé par une phase de domestication avant de retourner à la vie sauvage, et dont la taille du cerveau est équivalente à celle des moutons domestiques, mais inférieure à celle des mouflons d'Asie, d'origine strictement sauvage. Par contre, ces populations férales présentent des remaniements de certaines structures cérébrales qui permettent une certaine amélioration des capacités sensorielles par rapport aux lignées strictement domestiques, en particulier les centres de

la vision chez le mouton (EBINGER 1975), ainsi que le bulbe olfactif et les centres acoustiques de la moelle allongée chez le porc des Galapagos (KRUSKA 1974). On peut déduire de ces données l'idée selon laquelle la domestication induit souvent une réduction du volume cérébral, qui persiste même après le retour à la vie sauvage, jointe à une réduction des structures cérébrales de traitement des informations sensorielles qui, elles, sont atténuées par un retour à la vie sauvage.

Certains auteurs ont souligné l'existence d'une particularité le genre taxonomique canin. D'après la taille du cerveau, ils ont pu classer les différentes espèces de ce genre en trois groupes : les loups du nord, au cerveau le plus développé, puis les loups du sud avec certaines races de chiens très modifiées, puis les dingos et les races primitives de chiens. Leur interprétation de cette répartition est la suivante : les populations de chiens sont issues des loups du sud, et leur domestication s'est bien accompagnée d'une réduction de la masse cérébrale ; par la suite, l'élevage des chiens a permis un gain de masse cérébrale qui a permis à certaines races d'atteindre le niveau des loups du sud (HEMMER 1990). On peut remarquer que chez le chat également, des données permettent d'affirmer que la lignée domestique est issue de la population sauvage dotée du plus petit cerveau *Felis ornata* (HEMMER 1990). Ces observations seront à considérer lorsqu'on voudra s'interroger sur l'existence d'une prédisposition à la domestication.

Enfin, l'étude des modifications structurales du cerveau suite à la domestication a montré qu'elle n'affectait pas seulement les zones de traitement des données sensorielles.

Chez plusieurs espèces, notamment les visons, les moutons, les porcs et les chiens (KRUSKA 1974 et 1996), les auteurs ont mis en évidence une diminution de taille de l'hippocampe, responsable des comportements émotionnels. Cette diminution était atténuée par le retour à l'état sauvage (KRUSKA 1974).

Les structures cérébrales motrices sont concernées par le même type de modifications. Chez le vison, on observe assez rapidement une réduction du mésencéphale, en particulier du cervelet et du corps strié inférieur. Ces aires de contrôle des mouvements volontaires rapides sont aussi touchées chez le mouton (EBINGER 1975), ainsi que l'aire gigantopyramidale qui gère les mouvements précis des membres, de la tête, des yeux, de la bouche et de la langue ; le diamètre des tractus moteurs pyramidaux et extrapyramidaux est aussi diminué dans les lignées domestiques de l'espèce ovine.

Pour résumer, l'étude des structures cérébrales a montré qu'on pouvait souvent mettre en relation la domestication avec une réduction persistante du volume cérébral total, associée à des réductions de l'hippocampe et des structures cérébrales sensorielles et motrices qui, elles par contre, peuvent être atténuées chez les populations férales.

#### 4.2 Discussion des conséquences possibles sur les comportements

Les comportements peuvent être évalués selon trois composants essentiels. Tout d'abord, l'observation pure et simple du comportement aboutit à la description du schéma de leur déroulement. Il est nécessaire, dans un second temps, de déterminer les stimuli susceptibles de déclencher le comportement en question et d'essayer d'appréhender le système de perception qui permet aux animaux d'être sensibles à ces stimuli. Enfin, il s'agit de déterminer dans quelle

mesure une augmentation de fréquence des stimuli se traduit par une augmentation d'intensité du comportement (GOLDBERG 2003).

Il n'est plus besoin d'établir l'existence d'un déterminisme génétique des comportements. Leur développement suite à des apprentissages n'est souvent pas possible sans un potentiel de départ lié au bagage génétique et, par conséquent, inhérent à la souche dont l'animal est originaire. C'est pourquoi certains comportements particulièrement stables (soumis à un fort déterminisme génétique) ont pu servir de critères taxonomiques majeurs pour classer des espèces proches. On cherchera dans quelle mesure ces comportements si « ancrés » génétiquement pourront être affectés par la domestication.

Les aspects comportementaux des effets du processus de domestication se révèlent de natures variées. Nous allons répertorier les observations existant dans divers domaines comme les comportements de peur, l'exploration, ou encore divers comportements sociaux comme la communication, la relation à l'homme, la dominance hiérarchique et les comportements de reproduction. Il s'agira alors d'évaluer l'existence d'une modification entre animaux sauvages et animaux domestiques, et sa nature, qualitative, quantitative, affectant la phase appétitive ou plutôt la phase consommatoire.

#### 4.2.1 Peur

Les critères utilisés pour évaluer la peur sont assez simples : on peut répertorier et évaluer l'intensité d'un évitement ou d'une fuite, ou au contraire signaler un comportement inverse, plutôt amical, comme les battements de queue observés chez les renards dits « familiers » (BELYAEV 1975). On peut également s'appuyer sur des mesures physiologiques comme, par exemple, la fréquence cardiaque, qui a été utilisée chez le saumon Atlantique (JOHNSON 2001).

La plupart des études comportementales réalisées lors d'expériences de domestication sont unanimes sur un point, à savoir une différence de réaction au risque de prédation. Après la simulation chimique d'une attaque, les saumons Atlantique (FLEMING 1997) comme les saumons masu *Oncorhynchus masou* (YAMAMOTO 2003) montraient une divergence significative entre lignée domestique et lignée sauvage concernant le temps passé à couvert entre la fuite et le retour à la nourriture : les poissons domestiques ressortaient de l'abri bien plus vite que leurs homologues sauvages. La truite commune (*Salmo trutta*) domestique, de son côté, sort pour se nourrir le jour malgré la présence d'éventuels prédateurs qu'évitent ses homologues sauvages en se cachant jusqu'à la nuit. De telles réactions évoquant une perte de sensibilité au risque de prédation existent aussi chez les oiseaux (SCHUTZ 2001) : deux lots de poules dont un sauvage (*Gallus gallus*) et un domestique (*Gallus gallus domesticus* type Leghorn) ont été confrontés à des tests de peur pendant leurs repas, notamment à un miroir (stimulus social) et à une figurine de faucon (stimulus de prédation). Contrairement aux individus sauvages, les Leghorn s'alimentaient près du miroir ; de même, leur comportement alimentaire était moins affecté que celui des volailles sauvages par la figurine de faucon. De tels résultats sont confirmés par les observations réalisées en milieu sauvage : des études réalisées pour repeupler certaines terres de chasse en gibier ont montré que

des faisans de Colchide *Phasianus colchicus* nés en captivité et relâchés dans la nature étaient trois fois plus exposés à la prédation que leurs homologues sauvages. (PRICE 1999)

De tous ces éléments, on peut conclure que les animaux domestiques semblent montrer une conservation du comportement de fuite en présence d'un prédateur, mais de façon très atténuée en intensité. Dans les situations que nous venons de citer, cette atténuation pourrait s'expliquer uniquement par une sensibilité augmentée à l'attrait de la nourriture, sous l'action éventuelle de l'hormone de croissance ou d'autres stimulants métaboliques de l'appétit : elle n'implique pas forcément l'influence des modifications neurologiques que nous avons décrites dans les paragraphes précédents. Pour essayer d'évaluer l'impact de ces dernières, on peut s'appuyer sur d'autres tests.

Leur principe est de placer les animaux en situation de danger, grâce à des stimuli évoquant un risque de prédation, mais sans mettre en jeu l'attrait de la nourriture. Par exemple, deux souches de canards, l'une domestique appelée Aylesbury et l'autre sauvage de l'espèce *Anas platyrhynchos* (colvert), ont été placées en lots dans un enclos fragmenté en secteurs dont le plus éloigné du point de départ est muni d'un modèle figurant un prédateur (DESFORGES 1975). Les canards Aylesbury expriment tout d'abord un comportement d'évitement, puis à la fin du premier test, un comportement ambivalent de curiosité et de crainte. La curiosité prend peu à peu le dessus, surtout chez les femelles qui rapidement se déplacent à proximité immédiate du modèle. Les Aylesbury entrent plus volontiers dans le secteur du modèle : ils y pénètrent plus rapidement et y passent plus de temps pendant la durée du test que leurs homologues sauvages. Ces derniers montrent une répugnance forte à s'approcher du modèle, et les quelques animaux à pénétrer dans les secteurs proches y sont visiblement poussés par les tensions et les combats engendrés par la forte densité dans les premiers secteurs.

Plus encore, certains tests ont cherché à évaluer les réactions de peur induites par la capture et la contention. Il s'agit là d'un stimulus particulièrement fort, bien plus puissant que la présence d'un modèle de prédateur. De tels tests d'immobilisation forcée ont été appliqués à des volailles domestiques, et l'on a répertorié chez elles significativement moins de réactions de défense et de fuite que chez les poules de jungle (*Gallus gallus*). Les animaux domestiques tolèrent mieux une intrusion forte dans leur espace personnel que leurs homologues sauvages.

Ces résultats permettent d'affirmer que les animaux domestiques, indépendamment de leurs comportements alimentaires, montrent une perte effective de sensibilité au risque de prédation. Cette perte de sensibilité peut-être expliquée partiellement par le manque d'expérience. Ainsi, chez les canards (DESFORGES 1975), les jeunes se révélaient moins sensibles au danger que les oiseaux plus âgés dans les deux lignées. De même, chez les poissons, une expérience de la prédation modifiait significativement le comportement des animaux de lignée « domestique », avec une réapparition partielle des comportements de fuite et un allongement du délai avant de ressortir de l'abri (YAMAMOTO 2003).

Mais pour essayer d'évaluer dans quelle mesure les différences physiologiques, en particulier neurologiques, des lignées domestiques leur conféraient tout de même une tendance spécifique à se

montrer moins sensibles aux éléments de leur environnement, on a imaginé des tests indépendants du danger de prédation. Les animaux étaient confrontés à une situation anormale mais qui ne faisait pas intervenir une éventuelle expérience du danger de prédation. Par exemple, chez le canard, on a utilisé pour tester le degré de sensibilité à l'environnement et la méfiance éventuellement induite par un élément anormal des aliments présentés sous des formes inhabituelles (DESFORGES 1975). Quelques résultats de cette étude sont présentés dans le tableau VI.

Tableau VI : Réactions de canards domestiques (Aylesbury) et de canards sauvages Colvert devant un aliment inhabituel (d'après Desforges 1975). *Délai en seconde avant l'ingestion des différents types d'aliment.*

Animal	Alimentation normale dans un contenant normal	Alimentation normale dans un récipient en verre	Aliment coloré dans un récipient en verre
Aylesbury 1	112	64	557
Aylesbury 2	61	35	157
Aylesbury 3	27	189	205
Aylesbury 4	41	49	149
Colvert 1	263	1397	pas d'ingestion
Colvert 2	441	1281	pas d'ingestion
Colvert 3	196	1157	pas d'ingestion
Colvert 4	282	907	pas d'ingestion
Colvert 5	140	946	pas d'ingestion

On constate que les canards de lignée domestiques montrent une tendance nette à accepter des éléments anormaux ou inhabituels qui déclenchent, au contraire, une grande méfiance chez les colverts.

De même, lors d'une expérience menée sur le développement du comportement chez le chien et chez le loup, les auteurs ont rencontré bien moins de difficulté à faire accepter le biberon et la nourriture sous diverse forme aux chiots qu'aux louveteaux. Les légères modifications de composition d'un jour à l'autre étaient bien mieux acceptées et lors du sevrage le passage à la viande s'est fait en un jour, au lieu de plusieurs semaines chez les louveteaux. Il s'agissait pourtant de portées confiées sur deux années successives à la même louve adoptive, et élevées dans les mêmes conditions (FRANK 1982).

Ces dernières données sont en faveur d'une influence non négligeable de la diminution des capacités de perception et de traitement des informations sensorielles qui touche les animaux domestiques sur leur sensibilité au risque de prédation et aux modifications de leur environnement.

Ses effets atténuent ceux d'une expérience antérieure de la prédation et s'ajoutent à ceux d'un attrait particulièrement fort des stimuli alimentaires.

#### 4.2.2 Exploration

Ces conclusions suggèrent l'existence de divergences de comportement exploratoire entre lignées domestiques et lignées sauvages. Seulement, la nature de ces divergences n'est pas évidente a priori : une méfiance moindre serait en faveur d'une curiosité et d'une exploration augmentée, alors qu'une perte de sensibilité à l'environnement favoriserait plutôt une atténuation des comportements exploratoires.

Mais les résultats expérimentaux sont unanimes. Chez le cobaye par exemple, le comportement exploratoire est moins développé dans les lignées domestiques: les individus testés dans un parcours ne pénètrent pas dans un passage inconnu avant une heure au moins, alors que les sauvages sont tous passés au bout de 44 minutes. Les auteurs notent même qu'aucun des animaux domestiques ne l'a traversé complètement durant la période de test de 9 heures (KUNZL 2003).

Ces données rejoignent celles qu'on peut recueillir concernant les rats, les porcs et les canards : les sauvages dirigent une plus grande attention à leur environnement que leurs homologues domestiques.

Enfin, chez le chien, on a pu noter des niveaux d'activité inférieurs chez les chiots Malamutes (FRANK 1982) par rapport aux louveteaux, en particulier dans le domaine exploratoire. Les louveteaux étaient actifs une demi-heure pour deux heures de sommeil environ, alors que les chiots dormaient fréquemment 6 à 7 heures d'affilée. Durant leurs quatre premiers mois, les loups passaient la plus grande part de ce temps éveillé à explorer leur environnement, en manipulant, en creusant, en secouant ou en portant les objets. Dans un test de motricité où les animaux étaient placés dans un enclos avec barrières et une source de nourriture, les chiens dévoraient la nourriture et cantonnaient leurs observations aux alentours immédiats du seau de nourriture, alors que les loups n'accordaient qu'un intérêt modéré à la nourriture, mais exploraient chaque mètre carré de l'enclos.

Devant de tels résultats concernant les interactions entre individus et environnement physique (« abiotique »), on s'attend évidemment à observer des modifications marquées des interactions entre l'individu et son environnement biotique (intra et interspécifiques).

#### 4.2.3 Comportements interactifs

##### 4.2.3.1 Communication

L'atténuation de la sensibilité des animaux aux stimuli de l'environnement peut suggérer la possibilité d'une égale atténuation de leurs comportements de communication : s'ils perçoivent les

signaux extérieurs d'une façon moins fine, on pourrait s'interroger sur la nécessité pour eux d'émettre eux-mêmes des messages subtils.

Il existe quelques données allant dans ce sens. Une étude menée chez le chardonneret et le verdier (respectivement *Carduelis carduelis* et *chloris*) s'est attachée à mettre en évidence les différences de signaux sonores qui provoquent une sensation de monotonie dans le chant des chardonnerets domestiques par rapport à celui de leurs homologues sauvages (GUTTINGER 1985). Elle a montré que la différence principale réside dans le degré de variabilité de l'architecture du chant (plus grande chez les chardonnerets sauvages). Les chardonnerets domestiques ont également un répertoire de syllabes plus réduit, particulièrement pauvre en haute fréquence.

Ces comportements sont tout à fait typiques d'espèces. Pour preuve l'expérience de Balaban : il a transplanté des cellules du tube neural d'embryons de cailles dans des embryons de poulets. Les poussins issus des œufs transplantés ont exprimé des chants spécifiques de cailles et leurs hochements de tête (GRANDIN 1998). La simplification du chant des chardonnerets correspond donc bien à un comportement spécifique de la lignée domestique, et non pas à un développement limité de ces comportements sous l'influence du milieu domestique.

Par ailleurs, d'autres études sonores ont été réalisées chez le chien : elles cherchaient à déterminer les différents motifs vocaux utilisés (COHEN 1976) et à évaluer l'éventuel impact des modifications de longueur du tractus vocal dues à la domestication et à la formation de races de tailles et d'aspects divers (RIEDE 1999). Une diversification est évidemment apparue lors de la domestication dans le type de signaux produits : la longueur du tractus vocal influe sur les sons produits. Par ailleurs, on a mis en évidence l'élaboration par les lignées domestiques d'éléments sonores nouveaux pour désigner de nouveaux objets auxquels les animaux se trouvaient confrontés suite à la domestication. Ce dernier résultat doit être considéré avec circonspection, peu de données ne venant l'étayer. Aucun de ces résultats expérimentaux n'était en faveur d'un appauvrissement des possibilités de communication dans les lignées domestiques.

Les études des signaux de communication vocaux sont donc relativement équivoques : l'appauvrissement chez les chardonnerets est contrebalancé par un enrichissement possible chez le chien. De fait, la communication dans le monde animal et particulièrement dans les espèces qui ont subi la domestication est rarement fondée sur des signaux vocaux. Les attitudes et les postures sont plus souvent utilisées. C'est donc ce type de signaux qu'il serait utile d'étudier. Simplement, autant les signaux vocaux sont relativement fixes, ritualisés et à fort déterminisme génétique, autant les postures sont le fruit d'interactions complexes et suivies avec l'environnement. Leur interprétation se révèle donc beaucoup plus délicate.

L'expérience menée sur les Malamutes et les louveteaux est particulièrement riche en données dans ce domaine. Les auteurs ont remarqué que les Malamutes élevés avec des louveteaux ne parvenaient pas à comprendre les signaux sociaux de ces derniers ni des adultes (FRANK 1982). De fait, l'incapacité du mâle malamute à comprendre le jeu de dominance et de soumission des loups s'est même révélé une source de tension constante dans le groupe des adultes. Les actes de soumission ne donnant rien, les loups essayaient des approches plus intrusives. Puisqu'il

continuait à les ignorer, ils essayaient les morsures, à quoi le chien répondait violemment. Au contraire, l'hybride issu du croisement loup x Malamute répondait, lui, parfaitement bien.

Les expressions faciales de menace et de salut sont difficiles à distinguer chez le chien ; les chiens peuvent mordre sans prévenir. Les comportements de dominance du loup se sont désintégrés chez le chien en fragments comportementaux indépendants. Ses signaux de soumission se sont aussi transformés : un chien sur le dos est moins un chien qui se soumet qu'un animal qui cherche à attirer l'attention.

Il semble opportun de noter à quel point les rapports sociaux et la mise en place d'une communication se sont révélés importants pour les loups. Les louveteaux couraient un test de locomotion significativement plus vite lorsqu'ils étaient récompensés par une minute ou deux d'interaction avec un adulte que lorsque la récompense était quelques cuillères de poisson séché. Chez les chiens au contraire, les deux récompenses avaient un attrait équivalent (FRANK 1982).

Cette expérience est donc en faveur d'un appauvrissement de la communication entre individus de souche domestique. Il convient de la nuancer grâce à une étude comportementale très étendue menée chez le cobaye. Contrairement aux cobayes sauvages (qu'ils soient fraîchement capturés ou d'origine sauvage après trente générations en captivité), les cobayes de souche domestique expriment de nombreux comportements socio-positifs (comme le comportement de cour, par exemple), par contre, ils expriment moins de comportements agressifs ou orientés (KUNZL 2003).

#### 4.2.3.2 Hiérarchie, territoire et agressivité

L'étude des signaux de communication entre individus domestiques ou sauvages nous amène à étudier les effets sociaux de la domestication. Ainsi, on a pu observer que quelques espèces montraient une tendance à modifier leur structure sociale lorsqu'elles subissaient la domestication. Certaines, basées sur une structure hiérarchique en milieu sauvage, deviennent territoriales dans le contexte de la domestication (KRETCHMER 1975). Au contraire, chez la souris (*Mus musculus*), l'organisation sociale change, de la territorialité vers ce qui ressemble à une hiérarchie par dominance, lorsque l'espace est suffisamment réduit : l'incapacité des animaux soumis à fuir les dominants peut avoir pour résultat des rapports sociaux plus polarisés que dans la nature (PRICE 1999).

Les structures hiérarchiques dépendent très largement des capacités des individus à exprimer des comportements agonistes au cours desquels seront établis des liens de dominance ou de soumission. Beaucoup de comportements de soumission et de dominance sont contrôlés par des programmes spécifiques. D'ailleurs certains comportements apparaissent même chez les louveteaux dès l'ouverture des yeux. Les petits expriment dès 16 jours des aboiements de menace suite à la violation de leur espace privé, par exemple par l'approche d'une main (FRANK 1982) ; on observe également des montes de dominance à 13 jours, ainsi que des expressions posturales de dominance dès 19 jours (à noter que la signification exacte de tel ou tel geste est souvent plus supposée que prouvée : c'est la combinaison de plusieurs signaux de posture qui est réellement porteuse de sens). Mais l'apprentissage joue un rôle non négligeable dans la mise en place de ces comportements : les louveteaux restent insensibles aux menaces des adultes longtemps après qu'ils

soient eux-mêmes capables d'exprimer les signaux agonistes. Ces signaux sont initiés tôt, mais les replacer dans un contexte correct nécessite un délai d'apprentissage. Cet apprentissage peut avoir lieu et être renouvelé lors des jeux. Pour l'observateur, les jeux agonistes sont caractérisés par quatre critères : ils sont principalement initiés par un comportement d'approche intrusif, les rôles de dominant et de dominé alternent rapidement et apparemment par consentement mutuel, chacun des participants est facilement distrait, ce qui stoppe l'interaction, enfin il règne une ambiance générale de relaxation, une absence de tension dans les attitudes.

Lorsque les signaux sont mal interprétés, les jeux agonistes nécessaires à l'établissement d'une hiérarchie peuvent déraiper et se transformer en agressivité. C'est le cas pendant un court laps de temps au cours du développement des louveteaux : on observe de vraies batailles chez les jeunes de quatre à six semaines. Chez les chiots malamutes, dont on a pu voir qu'ils étaient moins aptes à comprendre les signaux de communication, on peut observer des combats non retenus dès deux semaines. Seules la fourrure et la couche de graisse dont ces chiots sont pourvus ont pu éviter les blessures graves lors de l'expérience (FRANK 1982).

Nous avons déjà eu l'occasion d'évoquer les comportements agressifs et l'impact de la domestication sur leur apparition.

Des résultats obtenus chez les poissons suggéraient que l'agression n'était pas toujours liée à la domestication : le développement de ces comportements n'existait que lorsqu'il présentait un intérêt alimentaire. Dans les conditions usuelles d'élevage, on constate logiquement que la croissance est positivement corrélée à la prise alimentaire et négativement corrélée à l'agressivité qui consomme de l'énergie sans en apporter (RUZZANTE 1994). En fait, l'apparition d'un niveau d'agressivité supérieur chez les lignées domestiques dépend de l'existence d'un lien entre comportement agressif et accès à la nourriture (ROBINSON 1990). En présence d'un excès de nourriture, l'agressivité tend à diminuer chez les domestiques, tandis qu'elle s'accroît plutôt en cas de pénurie. Ainsi chez les alevins de truite argentée (*Oncorhynchus mykiss*), lorsque la densité et les rations alimentaires sont faibles, le comportement agonistique est marqué chez les individus de lignée domestique, mais non chez les alevins sauvages (ROBINSON 1990, BEREJIKIAN 1996).

L'agressivité peut également être développée par sélection volontaire des éleveurs. Chez les mâles White Leghorn, une étude s'est appuyée sur le rang social et le nombre de combats gagnés. Au bout de cinq générations, il y avait une différence marquée entre les lignées sélectionnées et la population témoin (KOHANE 1988).

Une étude comparant les comportements de prédation chez le Beagle, les coyotes et des hybrides (FOX 1976) met en évidence des troncatures de séquence, avec une inhibition ou une intensification des différentes parties du schéma comportemental. Cette conclusion s'accorde sans difficulté avec les précédentes : l'agressivité n'est pas directement liée à la domestication, pour chaque espèce elle augmente ou diminue en fonction de l'intérêt alimentaire de ce comportement.

En dehors de ces contextes particuliers, d'autres données sont disponibles, qui permettent de préciser notre vision du problème.

Ainsi, des surmulots de souche domestique, placés dans un environnement spatial et alimentaire suffisant, montrent un niveau d'agressivité globalement plus bas que celui de leurs homologues

sauvages (PRICE 1999) : les combats sont moins intenses, les signaux de menace rares, la distance d'interaction diminuée. Les rats de laboratoires manquent de certains comportements (BOREMAN 1972) comme de la posture de menace en crawl en dessous, par exemple. L'agression est seulement à demi exprimée, un peu comme chez les femelles ou les jeunes sauvages. Ces éléments peuvent être mis en relation avec l'atténuation des perceptions dont nous avons discuté précédemment.

Mais ces rats de lignée domestique développent, en dehors de toute considération alimentaire, une agressivité marquée vis-à-vis d'un étranger de souche sauvage introduit parmi eux : ils atteignent alors des niveaux d'agressivité comparables aux lignées sauvages, qui vont jusqu'à tuer un étranger introduit dans le groupe. Il faut noter que les rats sauvages, particulièrement intolérants vis-à-vis des étrangers, se montrent moins agressifs envers un nouvel individu de lignée domestique qu'envers un nouvel individu de lignée sauvage.

Pour expliquer cette particularité, certains auteurs considèrent que les animaux domestiques, par conséquent les descendants de ceux qui ont survécu aux premières étapes de la domestication, sont de statut hiérarchique élevé : c'est pourquoi ils s'accordent bien entre eux, mais tolèrent très mal l'intrusion d'un étranger sauvage, donc de plus faible rang. Pour tester ce statut hiérarchique des rats domestiques par rapport à leurs homologues sauvages, certains auteurs ont réalisé un test d'agressivité en réduisant, pour une population mixte, l'accès à l'eau en nombre de points et horaires de disponibilité (BOICE 1972). Il faut noter que les rats domestiques et les rats sauvages ont des besoins en eau équivalents, donc il ne saurait y avoir de biais à ce niveau. Le nombre d'interactions spontanées et d'agressions a alors été mesuré. Il en ressort que les scores de dominances sont en relation avec le poids du corps, donc supérieurs chez les domestiques. Les rats domestiques étaient dominants à la fois dans les interactions spontanées et dans les compétitions. Ce résultat réfute l'a priori selon lequel le rat domestique est plus docile et a perdu sa combativité avec son caractère sauvage. Mais il n'est valable que si l'on considère que dominance et potentiel agressif sont corrélés, ce qui n'est pas prouvé.

En fait, la sélection de sujets peu émotifs favorise des animaux présentant une inhibition de contact effacée. Certains auteurs ont été frappés par les fréquents contacts qu'entretenaient les animaux dans un groupe de rats pies domestiques, alors que chez les rats sauvages ces contacts sont rares. Il faut rester conscient d'un possible biais causé par les conditions d'observation en captivité, car alors le contexte est hiérarchique et non plus territorial comme chez les rats sauvages, mais cette restriction ne semble pas suffisante pour ne pas tenir compte de la différence observée : les rats domestiques sont plus portés aux contacts sociaux. Or, ce sont les animaux les plus haut placés dans la hiérarchie qui engagent le plus d'interactions. C'est ce qui a pu faire penser que les rats sauvages étaient des individus de statut social inférieur aux domestiques. Cette subordination peut être liée à leur activité gonadique diminuée, ou peut-être encore à leur plus petite taille (mais cette dernière hypothèse semble peu fiable, dans la mesure où à l'intérieur des lignées la dominance n'est pas corrélée au poids du corps).

Le développement de comportements agonistiques par les animaux domestiques serait donc lié à un éventuel intérêt alimentaire, ainsi qu'à des particularités hiérarchiques.

#### 4.2.3.3 Relation à l'homme et apprentissage

Au cours de la mise en place de nouvelles structures sociales, lors de la domestication, une nouvelle entité non négligeable doit être introduite dans le système : il s'agit évidemment de la présence humaine. Il apparaît clairement que les animaux de lignée domestique ont une aptitude particulière à tolérer l'Homme et montrent parfois une tendance à l'apprécier. Au contraire, l'expérience menée sur les jeunes canidés a mis en évidence chez les louveteaux une modification du rapport aux humains entre six et huit semaines : l'orientation qui les portait vers eux change, en dépit des heures passées à leur contact. Elle passe d'une acceptation passive à l'indifférence, puis à la tolérance, puis à la méfiance. Ils montrent rapidement une préférence sans équivoque pour leurs congénères, alors que les chiots iront plus volontiers vers l'Homme que vers les loups (FRANK 1982).

Les humains ont souvent mis en place sur leurs animaux domestiques des processus de dressage afin d'exploiter confortablement leurs capacités. Toutes les espèces ne possèdent pas les mêmes, et la domestication peut également exercer sur elles une influence. Pour évaluer cet impact, les capacités cognitives nécessaires à l'apprentissage ont été comparées dans les lignées domestiques et sauvages de plusieurs espèces.

Du fait de la diminution de leurs capacités sensorielles, les animaux domestiques sont considérés comme moins réactifs, moins timides et lors d'un apprentissage moins facilement distraits par un stimulus secondaire. On rapporte ainsi que lors d'expériences menées sur des loups nordiques et des chiens (Boxers, Chow Chows et chiens de traîneau), les loups se montraient capables de résoudre les problèmes en moins d'essais que les chiens, mais dans un délai plus long car il leur fallait plus de temps pour oser s'approcher du matériel de test (HEMMER 1990).

Autrement dit, les capacités cognitives des loups dans la résolution de problème sont supérieures à celles des chiens, mais limitées par un évitement instinctif des objets anormaux. Les loups ont de bien meilleurs résultats que les chiens dans les résolutions de problème, mais ils sont très loin derrière dans les tâches de simple apprentissage. Il semble que le caractère non fonctionnel du comportement à acquérir, face à des stimuli très variés, soit un obstacle à son enregistrement. Un animal sauvage mettra beaucoup de temps à accepter un objet ou un comportement étranger, et ce délai sera nécessaire à nouveau, chaque fois qu'un nouvel objet lui sera présenté. Sur une période de trois mois, des antilopes *Nyala Tragelaphus angasii* ont été entraînées à entrer dans une cage pour être soignées pendant qu'on les nourrissait. Chaque étape du dressage devait être menée lentement et calmement. Tout ce dressage n'a rien changé à la sensibilité des animaux à un stimulus nouveau et soudain. Au contraire, les animaux domestiques montrent généralement une plus grande flexibilité comportementale, une plus grande aptitude à accepter un comportement nouveau et apparemment insensé. Chez les moutons, le même type d'expérience est réalisable en une après-midi seulement. Leur flexibilité comportementale est telle qu'on parvient même à leur enseigner à entrer d'eux-mêmes dans une cage de contention où ils subissent des chocs électriques (GRANDIN 1989).

Par ailleurs, certaines lignées domestiques possèdent un autre avantage en termes d'apprentissage auprès de l'homme : il s'agit d'une aptitude particulière à comprendre ses signaux. L'un des exemples les plus frappants de cette aptitude est le chien. Un test cognitif a été réalisé sur des chiens et des loups, soumis à deux sortes d'épreuves (HARE 2002) : la première évaluait la compréhension des signaux humains, en faisant retrouver à l'animal une récompense cachée et indiquée par un dresseur soit du doigt soit des yeux (trois types d'indices étaient fournis : regarder, pointer et toucher). La seconde mettait en jeu les capacités de mémorisation des animaux pour retrouver la récompense. Les figures 34 et 35 répertorient les résultats obtenus.

Figure 34 : Nombre moyen de réponses correctes pour sept chiens et sept loups au test de compréhension des indications (Hare 2002)

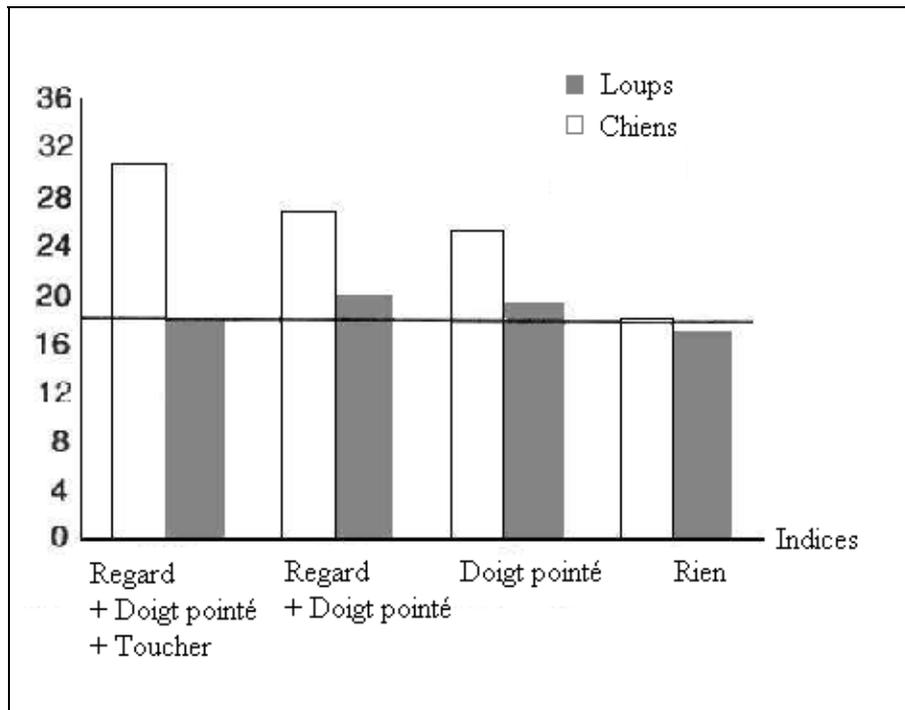
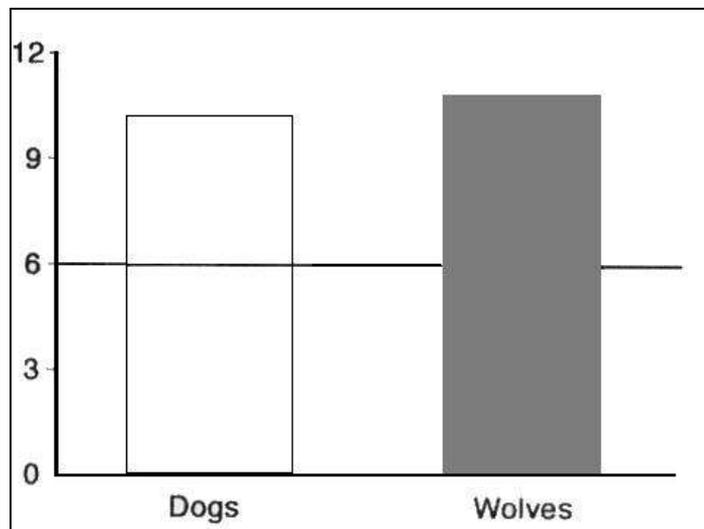


Figure 35 : Nombre moyen de choix correct effectués par les chiens et les loups à la tâche de mémorisation pour retrouver une récompense (Hare 2002)



On constate que, contrairement aux épreuves de mémorisation où les chiens et les loups obtiennent des résultats équivalents, les tests de compréhension des indications montrent une nette supériorité des chiens : ils comprennent mieux les indications fournies par l'homme sur l'emplacement de nourritures dissimulées que des loups élevés par l'homme, et même que des chimpanzés, espèce plus proche de nous mais sauvage.

Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer cette supériorité. La première revenait à attribuer une aptitude particulière aux canidés pour ce type de tâche. Mais dans la mesure où les loups n'étaient guère performants, elle ne peut être validée. Une autre hypothèse attribuait la cause de la réussite des chiens à une expérience acquise aux contacts des humains. Mais des expériences ont montré que des chiots obtenaient des résultats équivalents, et donc que l'apprentissage jouait une faible part dans les qualités de compréhension montrées par les chiens. Les auteurs ont donc conclu à une aptitude particulière des chiens à comprendre les signaux humains découlant d'une sélection spécifique lors du processus de domestication. (HARE 2002).

#### 4.2.3.4 Reproduction

Les modifications sociales ont des répercussions plus spécifiques dans le domaine de la reproduction. Des changements se produisent dans les types d'accouplement : les structures de type couples fixes sont parfois remplacées par des accouplements de proximité (KRETCHMER 1975).

La reproduction semble, avec l'alimentation, constituer une exception à la tendance générale observée dans les autres types de comportements : on n'observe pas d'atténuation des comportements de reproduction, ils s'avèrent au contraire relativement amplifiés. Le dimorphisme sexuel comportemental s'avère plus intense chez les malamutes que chez les loups (FRANK 1982). Les femelles tendent à être plus soumises, moins assurées socialement, et ce dans tous les domaines comportementaux, y compris les relations à l'Homme.

Mais il ne s'agit pas là d'un élément qui viendrait en contradiction avec les données neurologiques évoquant une perte de sensibilité à l'environnement chez les lignées domestiques : ce besoin de signaler fortement le sexe des individus est justement nécessaire pour permettre la reproduction quand bien même les animaux sont moins réceptifs. L'intensité des signaux est augmentée pour surmonter la diminution de la sensibilité générale.

Ainsi il ne faut pas conclure que les modifications sensorielles marquant les animaux domestiques n'ont pas d'impact sur les comportements reproducteurs. Au contraire, ils vont en favorisant l'intensité de la reproduction. Ainsi, les lignées sauvages semblent parfois être sensibles à certaines conditions environnementales biotiques ou abiotiques qui freinent l'apparition des comportements de reproduction. Des tests effectués par exemple chez le canard colvert (*Anas platyrhynchos*) mettent ainsi en évidence un effet de la domestication sur le succès reproductif d'un couple (RIEDE 1999). Les mâles de souche domestique se reproduisent avec un succès égal avec toutes les femelles quelle que soit leur origine, alors que les canards sauvages n'obtiennent un succès reproductif qu'avec des femelles de la même origine qu'eux. Chez le canard noir *Anas rubripes* (CHENG 1979), quand les canards étaient appariés au hasard, moins d'un tiers des paires

s'accouplaient ; quand les animaux étaient regroupés en troupes et qu'ils avaient la possibilité de choisir leur partenaire, une majorité d'entre eux avaient des petits. Des études sur les fuligules à dos blanc (*Aythya valisineria*) ont abouti à la conclusion que les mâles domestiques semblent également être moins sensibles à la nécessité d'un isolement pour la reproduction (PRICE 1999). Il semble donc que la domestication peut également avoir des impacts sur la reproduction en modifiant les comportements sexuels mâles : elle favorise une reproduction plus intense en atténuant leur sensibilité au génotype de la femelle ou à l'environnement, et donc en permettant des saillies efficaces plus nombreuses.

On peut simplement noter une atténuation du comportement paternel chez le chien par rapport au loup. L'intervention humaine a relâché la pression favorisant ces comportements.

#### 4.2.4 Propreté

Un dernier élément comportemental semble affecté par la domestication. On a pu remarquer une différence marquée de comportement entre chiens et loups vis-à-vis des fèces : contrairement aux louveteaux, les chiots montraient une aversion marquée pour leurs excréments (FRANK 1982). Dès que les barrières du nid étaient enlevées, plus aucun d'entre eux ne faisait dans le nid. Ils évitent aussi de marcher dedans.

Les auteurs proposent plusieurs explications pour cette particularité. Ils en attribuent l'origine à un phénomène de sélection lié à la vie confinée. Cette sélection pourrait être artificielle dans la mesure où l'Homme ne souhaite pas contaminer son milieu de vie. Mais elle pourrait aussi avoir été naturelle : les chiens vivant en milieu domestique connaissent des densités de population bien supérieures aux loups, et sont donc plus exposés à d'éventuelles épidémies qu'ils ne pourraient juguler qu'en évitant de contaminer leur habitat.

#### 4.2.5 Bilan

Les observations concernant les effets comportementaux de la domestication peuvent se résumer par une tendance générale à l'atténuation. Les modifications sont donc plus quantitatives que qualitatives, avec des changements qui touchent plutôt les conditions de réalisation que les comportements eux-mêmes. Certains comportements liés se trouvent parfois dissociés.

On répertorie une atténuation générale dans les réactions de peur et de fuite qu'on a mise en relation avec un attrait fort pour la nourriture ainsi qu'avec une sensibilité diminuée à l'environnement. Cette diminution de sensibilité explique également une baisse de l'exploration, une aptitude au dressage, une reproduction moins exigeante, mais provoque parfois des problèmes de communication, susceptibles de troubler la solide hiérarchie qui organise les populations.

Les comportements les plus modifiés sont ceux qui impliquent un coût énergétique élevé, ce sont les plus atténués (GOLDBERG 2003). On peut simplement noter quelques comportements spécifiques aux lignées domestiques. Il s'agit parfois de comportements déviants qui apparaissent

tout en restant rares. Par exemple, une lignée hybride de femelles souris sont connues pour dévorer spécifiquement certains doigts de leurs petits en les nettoyant (KRETCHMER 1975).

#### 4.3 Hypothèse d'une relation physiologique entre couleur des phanères et sensibilité au stress

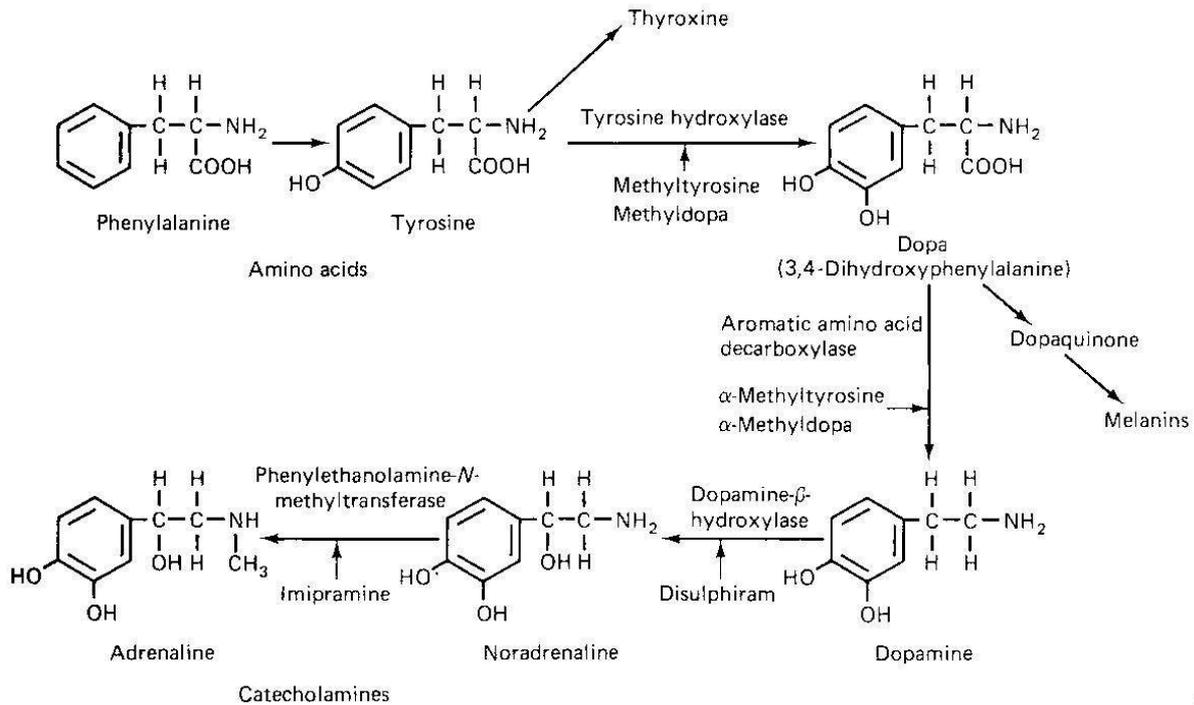
La couleur des phanères est considérée comme une des modifications les plus visibles lors de la domestication. A l'état sauvage, les animaux dotés d'une robe ou de marques singulières ont moins de chance de survivre que leurs congénères, et même dans ce cas ils se reproduisent moins. Au contraire, au sein des populations domestiques, les robes minoritaires survivent et paraissent même favorisées : elles voient leur proportion augmenter. C'est le cas par exemple des robes pies chez les chevaux ou bien encore chez le renard (BELYAEV 1975).

Or, de nombreuses allégations traditionnelles, proverbes ou on-dit, établissent une relation entre couleur des phanères et comportement. C'est ainsi que les personnes dotées d'une chevelure rousse, comme les chevaux à la robe alezane d'ailleurs, ont souvent eu une réputation de nervosité ; on a tât fait de les voir impétueux et prompts à s'emporter. Ce type de considérations superstitieuses est au premier abord susceptible de provoquer la méfiance du scientifique, mais leur persistance et leur diffusion très large ont amené certains auteurs à rechercher l'existence d'une relation physiologique réelle entre couleur des phanères et comportement.

Une hypothèse émise quelquefois (HEMMER 1990) propose d'étudier les voies de synthèse des pigments responsables de la couleur du pelage et celles des neurotransmetteurs. Il se trouve que ces deux voies passent par une étape de biosynthèse commune. En effet, la mélanine, l'un des principaux pigments, provient du métabolisme de la dopaquinone, elle-même un produit de la dopa (3,4-dihydroxyphénylalanine). Mais, comme le montre la figure 36, la dopa est également le précurseur de la dopamine et des catécholamines.

Il est tout à fait possible de considérer qu'une enzyme génétiquement modifiée au cours de la domestication induise des bouleversements sur des deux voies métaboliques : une synthèse préférentielle de mélanine peut diminuer en conséquence la quantité de dopamine produite. On peut aussi imaginer que l'enzyme modifiée aurait une efficacité plus faible à transformer la dopa, et qu'alors les quantités de dopamine et de mélanine produites seraient diminuées toutes les deux. De multiples scénarii sont possibles, tant que cette enzyme n'a pas été clairement mise en évidence.

Figure 36 : Voies métaboliques de synthèse des catécholamines et de la mélanine (Hemmer 1990)



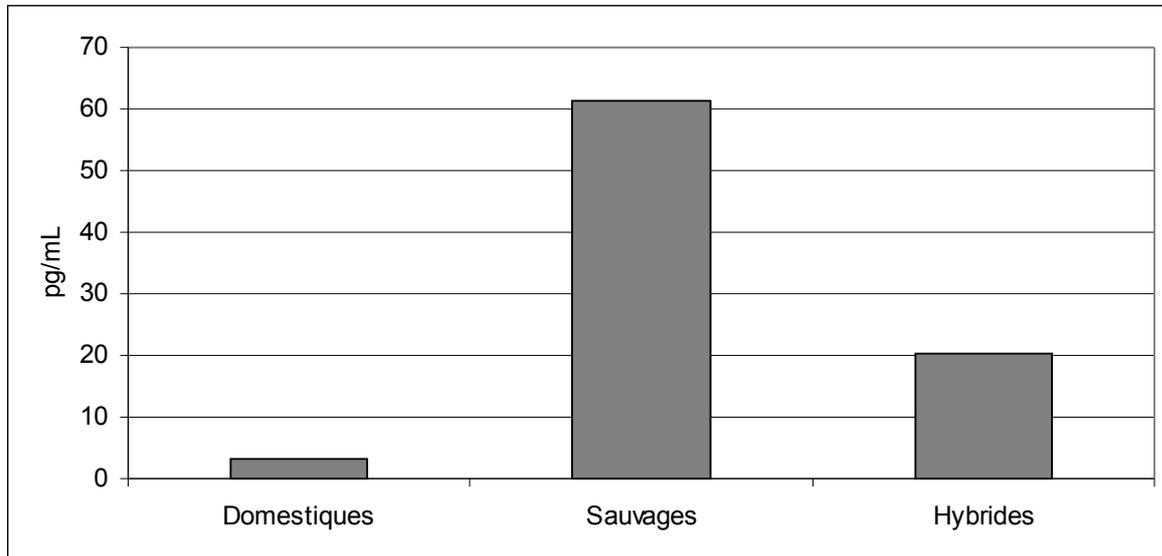
Deux questions se posent pour essayer d'évaluer la crédibilité des hypothèses émises. Tout d'abord, on recherchera des données sur la dopamine pour déterminer si le rôle de ce neurotransmetteur est significatif ou non dans le phénotype comportemental domestique. Puis, on essaiera de répertorier les éléments en faveur d'une liaison nette entre mutation de couleur et modification de comportement.

#### 4.3.3 La dopamine dans les lignées domestiques

La dopamine, en tant que précurseur des catécholamines, est un agent essentiel dans les mécanismes de stress. Lorsqu'elle est sécrétée dans le cerveau, elle induit des réactions renforcées et une intensification des activités, en particulier les séquences d'agressions. Une activité dopaminergique augmentée semble conditionner une réduction de la flexibilité comportementale. Tout cela évoque des comportements typiquement sauvages, et on peut supposer qu'en conséquence une diminution de synthèse de la dopamine serait susceptible d'induire des comportements de type domestique.

Pour appuyer ces hypothèses, différentes données expérimentales sont disponibles. Des dosages de dopamine ont été réalisés chez la crevette des quais (*Pandalus danae*), en comparant les valeurs obtenues pour des individus sauvages et pour des individus issus d'une souche domestique de dix générations. Les résultats se sont avérés très significatifs : les crevettes domestiques avaient un niveau de dopamine dans l'hémolymphe équivalent à 5,5% du niveau retrouvé chez les crevettes sauvages (MARLIAVE 1993).

Figure 37 : Taux de dopamine dans l'hémolymphe de la crevette des quais (*Pandalus danae*) (Marliave 1993)



Une expérience menée chez des rats d'Amérique du Nord appelés rats cotonniers hirsutes (*Sigmodon hispidus*) s'est appuyée sur le fait que la sécrétion cérébrale de dopamine est régulée notamment par un circuit neuronal inhibiteur GABAergique (HEMMER 1990). Des rats de lignée sauvage ont donc été traités sur plusieurs mois par du chlordiazepoxide : ce produit favorise la stimulation des récepteurs GABA et induit donc en conséquence un freinage de la sécrétion cérébrale de dopamine. Il s'est avéré que ce traitement provoquait chez les rats sauvages des modifications comportementales tout-à-fait semblables à celles qu'on peut obtenir après plusieurs générations de domestication : réaction de fuite diminuée, diminution des comportements de combat entre animaux étrangers, diminution de la défense du nid par les mères, augmentation de la taille des portées et du poids des jeunes.

Au contraire, l'utilisation d'amphétamines, qui exercent une stimulation synaptique du relargage de dopamine ainsi qu'un blocage de sa recapture, provoque des modifications hormonales et comportementales évoquant les caractéristiques inverses : comme on l'a vu, la stimulation de l'axe corticosurrénalien (sécrétion d'ACTH et de corticoïdes) et l'augmentation d'intensité des perceptions sensorielles évoquent le cas des animaux sauvages.

Tous ces éléments sont en faveur d'un rôle central de la dopamine et de ses mécanismes de régulation inhibiteurs dans le processus de domestication. Une diminution de l'influence cérébrale de ce neurotransmetteur peut être mise en relation avec les changements observés dans les comportements des animaux domestiques et peut-être dans la couleur des phanères. On peut à cette occasion rappeler que l'expérience de domestication menée par Belyaev sur les renards avait mis en évidence une sécrétion de sérotonine augmentée chez les individus « familiers », ce qui implique une réduction du métabolisme dopaminergique (BELYAEV 1975).

#### 4.3.4 Mutations de couleur et tendance au stress

Il est peu probable qu'une seule enzyme soit responsable d'une modification profonde de l'équilibre dopaminergique et puisse ainsi expliquer la mise en place d'un phénotype comportementale aussi particulier que celui que peut induire la domestication. Une étude poussée sur les impacts des mutations de couleur sur le caractère chez le renard *Vulpes vulpes* est au contraire en faveur d'un système complexe impliquant de nombreux gènes et de nombreuses protéines.

Cette étude (KEELER 1970) est partie d'une observation, selon laquelle les renards présentaient des comportements de moins en moins sensibles à l'homme et au stress, liés à des mutations de couleur successives. Il semble que la curiosité naturelle des renards soit limitée par leur crainte de l'observateur ; or, cette crainte apparaît extrêmement puissante pour les renards roux et très atténuée pour certains mutants de couleur, ce qui modifie profondément le comportement obtenu. Plus précisément, le calme des animaux va croissant entre les individus de couleur sauvage, c'est-à-dire rousse, jusqu'aux individus de couleur ambre, en passant par les couleurs argenté et perle. L'étude a d'abord montré que le poids relatif de leurs surrénales décroissait dans le même ordre. C'est un premier résultat physiologique qui lie couleur du pelage et tendance au stress.

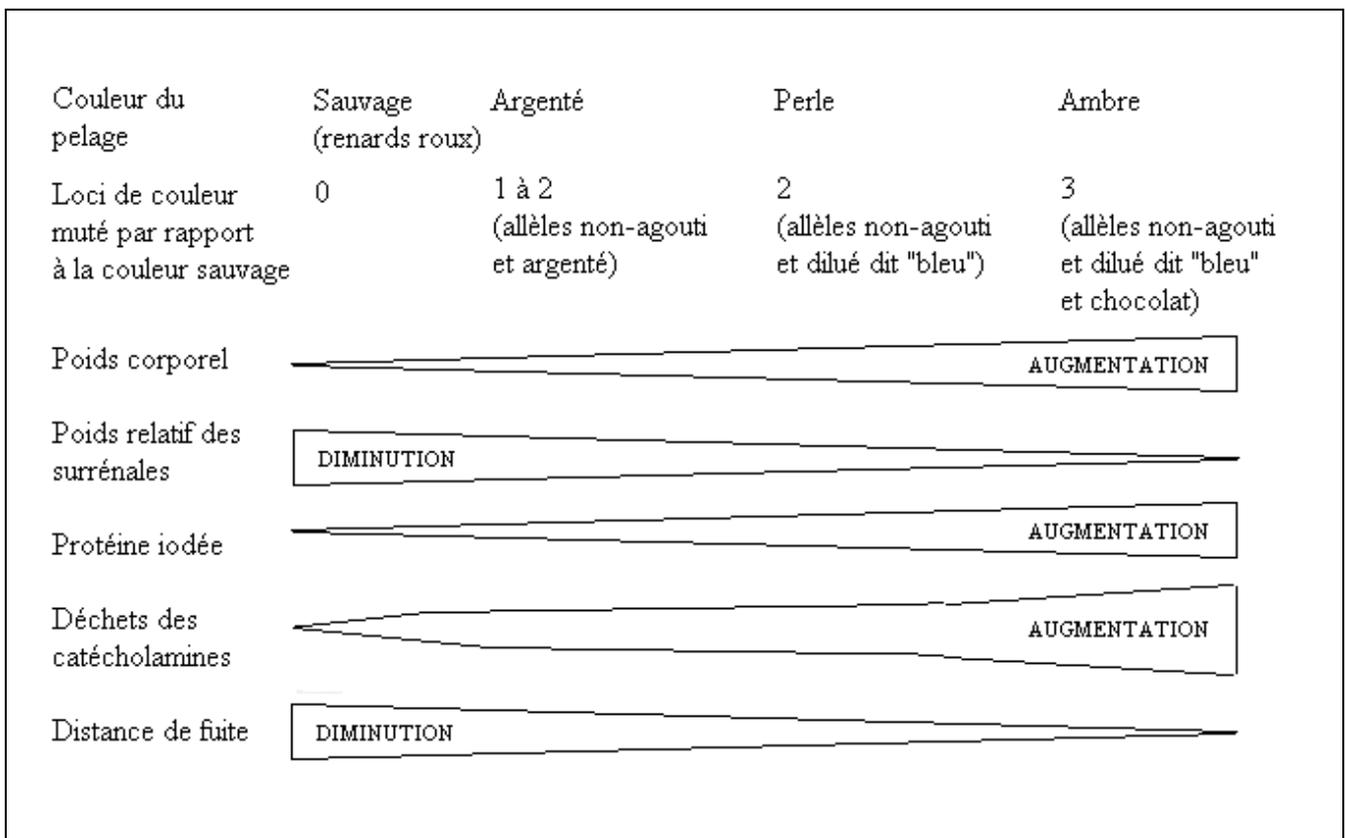
Puis les chercheurs se sont appuyés sur une expérience menée sur les rats et qui avait démontré un impact puissant de la mutation noire (non agouti) sur le comportement de peur des animaux. Cette étude sur les rats avait démontré la base génétique et lié aux mutations de couleur des particularités comportementales en effectuant des tests sur les hybrides : quand un rat sauvage était croisé avec un mutant et le mutant récessif obtenu recroisé avec le parent mutant, on retrouvait exactement la même modification de comportement. Les auteurs ont donc choisi d'effectuer le même type de croisement et de test avec les renards. Seulement, ils ont compliqué le protocole, dans la mesure où chez le renard il n'y a pas une mais trois mutations mises en jeu : la mutation agouti/ non agouti (respectivement A/a), la mutation diluée/ intense ( b/B), et la mutation chocolat/ noir (c/C). Ainsi, le croisement d'un renard roux avec un renard ambre revient à une trihybridation et, en croisant les F1 en backcross avec un renard ambre, on espère obtenir un nombre égal de renards de huit teintes différentes. Les auteurs en ont obtenus 74 dont 9 agouti roux, 6 noirs non agouti, 9 agouti dilués, 6 chocolats agouti, 11 dilués non agouti, 7 chocolat non agouti, 7 dilué chocolat agouti et 8 dilué chocolat non, agouti. Les proportions correspondent approximativement aux résultats attendus et confirment le mode de transmission des allèles de couleur. Tous les renards ont ensuite été testés pour évaluer leur distance d'évitement et la longueur de leur fuite. Les mesures ont fourni des résultats significatifs (5, 75) : les valeurs étaient nettement inférieures pour les animaux ambre par rapport aux animaux roux (de 180 à 5 m). Plus précisément, la distance d'évitement moyenne permettait de classer les animaux : dans l'ordre décroissant on retrouvait les renards roux, les noirs non agouti, les dilués non agouti et les ambre. Certains animaux montraient un caractère particulièrement familier, il s'agissait des double homozygotes

non agouti dilué ainsi que des doubles homozygotes non agouti chocolat. Cette expérience démontre l'influence de certains gènes de couleur dans le développement de phénotypes comportementaux évoquant les animaux domestiques.

A noter que dans l'expérience décrite précédemment, les auteurs ont également évalué grâce au dosage d'une globuline transporteur d'iode le fonctionnement thyroïdien. Nous avons plusieurs fois retrouvé des indices d'une intensification de la fonction thyroïdienne lors d'expérience de domestication et les valeurs obtenues ici viennent confirmer cette théorie.

La figure 38 récapitule les résultats obtenus dans l'étude que nous venons de décrire.

Figure 38 : Modifications du poids vif, de la masse relative des surrénales, d'un indicateur de la fonction thyroïdienne, de la concentration urinaire des produits de la dégradation des catécholamines et de la distance de fuite en fonction de la couleur des animaux (Hemmer 1990)



## 5. Bilan

Les espèces domestiques que nous avons prises en exemples pour tenter de faire ressortir quelques tendances fréquentes dans les effets physiologiques de la domestication sont nombreuses et variées. Il est évident qu'on ne saurait concevoir un profil strict et uniforme pour toutes les lignées domestiques. Parmi tous ces exemples, chaque cas est particulier par certains côtés. Par exemple, les effets supposés de la domestication sur la croissance et la reproduction sont contradictoires chez les volailles. Face à autant de tendances opposées, il apparaît hasardeux de tenter de généraliser la direction et l'intensité des changements phénotypiques sous l'effet de la domestication (PRICE 1984). Il n'était pas question ici d'affirmer avec certitude des lois immuables inhérentes au processus de domestication. Simplement, la revue des différents systèmes étudiés dans cette première partie nous a permis de mettre en lumière des faisceaux d'éléments dont l'ensemble peut décrire le tableau général de ce que peut être un animal domestique.

Il montrera probablement un équilibre des sécrétions endocrines hypophysaires légèrement modifié par rapport à son ou ses homologues sauvages. L'axe corticotrope aura toutes les chances d'être atténué, peu actif, alors que les hormones sexuelles, l'hormone de croissance et l'hormone thyroïdienne atteindront des niveaux élevés. L'action conjointe de ces trois systèmes endocrines pourra permettre une croissance augmentée et une reproduction plus efficace, avec un développement particulier de certains tissus, des portées plus nombreuses et une dissociation entre reproduction et saisons. Par contre, ces supériorités de croissance et de reproduction n'existent nettement que dans un contexte alimentaire et climatique proche des conditions optimales. Dans des conditions difficiles, les individus domestiques semblent se montrer peu adaptables, et perdent rapidement leur avantage. Leur résistance physique apparaît d'ailleurs limitée. Ce dernier point concorde avec leur tendance comportementale à favoriser des attitudes économes en énergie. De fait, l'intensité de la plupart des comportements apparaît diminuée dans les lignées domestiques. Ce dernier point est à mettre en relation avec des modifications neurologiques fréquentes impliquant une perte de sensibilité à l'environnement et une diminution de l'activité dopaminergique chez ces animaux, souvent associée à des mutations de couleur du pelage.

## DEUXIEME PARTIE : MÉCANISMES ÉVOLUTIFS MIS EN JEU

On appelle « variation » l'ensemble des modifications subies par les êtres vivants à partir d'un type considéré comme sauvage, c'est-à-dire le type moyen observé dans une population donnée. C'est précisément ce qu'on cherche à caractériser pour la domestication. Nous avons défini dès les premiers temps de notre étude les animaux issus de la domestication comme les produits d'une transmission héréditaire de caractères, donc d'un bagage génétique, et de l'influence de la vie en milieu domestique, donc de l'environnement captif. Placé hors du contrôle de l'Homme, donc en milieu sauvage, un animal de souche domestique n'atteint pas cet état : comme on l'a dit, il est alors féral, c'est-à-dire qu'un certain nombre de ses caractéristiques, surtout comportementales mais parfois aussi physiques, diffèrent d'un animal pleinement domestique.

La plupart des traits typiquement domestiques que nous venons d'évoquer dans la première partie ont un support génétique, que nous allons essayer d'étudier, mais il importait de bien préciser au préalable que la génétique n'apporte souvent que des prédispositions, et que c'est l'environnement qui tend à les faire s'exprimer plus ou moins.

Les caractères quantitatifs ont plusieurs fois été évoqués dans la partie précédente : beaucoup d'entre eux sont concernés par les effets de la domestication. Ils sont surtout sujets à l'influence du milieu qui module l'action conjuguée de gènes nombreux mais doués chacun d'un effet faible, qu'on appelle « polygènes ». Sous l'influence de l'environnement, ces caractères manifestent une variation à peu près continue. A l'inverse, les caractères qualitatifs dépendent moins des conditions environnementales : ainsi certains comportements comme le flehmen chez le taureau ou la têtée chez les Mammifères sont fixes et innés ; ils sont régulés par des gènes peu nombreux mais d'une grande portée, les gènes majeurs ou « oligogènes ». Dans ce dernier cas, la variation est plutôt discontinue.

### 1. Effets maternels et environnementaux

Contrairement aux comportements innés et fixes qu'on vient de citer en exemple, certains peuvent être modifiés par l'apprentissage : ainsi, au fur et à mesure des années, les rats creusent-ils des terriers qui, s'ils conservent toujours la même configuration, gagnent en efficacité et en qualités techniques, par expérience. Plus encore, certains comportements sont entièrement appris au cours de la vie : c'est le cas par exemple des mouettes qui lancent des huîtres sur les routes pour que les voitures les écrasent. La mère influe sur le développement de son petit, et notamment sur l'émergence de tels comportements, par les conditions de développement fœtales qu'offre son utérus ou son nid ainsi que par le modèle qu'elle fournira au jeune pendant son éducation. Au cours de sa vie, il subira également l'influence du milieu zootechnique où il sera placé et des expériences positives ou négatives auxquelles il devra faire face.

## 1.1 Milieu utérin

Le milieu biochimique de l'utérus n'est pas sans effet sur le développement du jeune. Chez le rat, par exemple, on a démontré une influence marquée du stress lors de la gestation sur les capacités sexuelles des produits mâles de cette portée. Après un pic de stress infligé à la femelle, on a pu mesurer un rapide pic de testostérone dans les fœtus mâles, suivi par des niveaux subnormaux. Par la suite, ces mâles révélaient des signes de démasculinisation. Des résultats comparables ont été obtenus chez les petits de sexe femelle de ces rattes stressées.

Ces résultats ne sont pas sans renvoyer au phénotype domestique, à sa résistance particulière au stress et à l'efficacité de son système reproductif : ils leur sont strictement opposés.

Dans le même ordre d'idée, on a pu observer chez certaines espèces une modification du sex-ratio induite par une pénurie ou une abondance alimentaire lors de la gestation.

Ces résultats, bien que limités, suggèrent fortement une influence du milieu utérin sur le développement. L'atmosphère hormonale in utero peut altérer de façon permanente l'expression des gènes. Certains auteurs ont évoqué la possibilité d'une régulation par méthylation de gènes, liée aux conditions biochimiques où l'embryon se trouve placé.

## 1.2 Contexte zootechnique

Le passage en milieu humain implique des changements dans les ressources, notamment des limitations non négligeables de l'espace physique et psychique qui peuvent mettre l'animal dans l'incapacité d'exprimer totalement certains comportements dont son bagage génétique le rend pourtant capable (PRICE 1999). C'est ainsi que les comportements de creusement de terriers, d'hibernation, de migration ou de recherche d'un microhabitat favorable pour faire face par exemple, à des températures élevées ne sont guère réalisables en captivité. La qualité et le nombre des abris fournis aux animaux en captivité ont un impact considérable sur le développement. En effet, une augmentation de qualité des abris, même à nombre constant, permet de gérer correctement des populations plus denses en réduisant l'incidence des contacts intra et interspécifiques. On a même montré que l'aptitude à l'appivoisement et à la docilité des gerbilles pouvait être influencée par l'agencement physique de leurs cages. Si on leur fournit un accès à un refuge, elles montreront un évitement plus grand des stimuli humains. Au contraire, les gerbilles élevées en cage ouvertes montraient une ouverture des yeux plus rapide, une croissance plus rapide, une maturité sexuelle plus rapidement atteinte et une décroissance marquée de la taille des surrénales.

Le développement d'un animal domestique sera également placé sous la pression de modifications dans le mode de distribution de la nourriture et de l'eau. Les sources de nourriture seront généralement limitées en nombre et rechargées à heures régulières. Ce mode de vie diffère

significativement des conditions du milieu sauvage. Elles favorisent notamment le rassemblement de fortes densités d'animaux en une zone réduite à des horaires précis.

Enfin, le milieu domestique diffère significativement du milieu sauvage par la nature et la concentration des agents pathogènes qu'il renferme. La pression infectieuse que subissent les animaux en captivité est sans commune mesure avec celle qu'ils peuvent connaître en milieu sauvage.

Tous ces éléments favoriseront au cours du développement de chaque individu qui y sera confronté une aptitude à la tolérance de stimuli plutôt associés au danger ou à l'inconfort chez les animaux sauvages.

### 1.3 Expérience de la prédation

La perte de sensibilité au risque de prédation observée chez les saumons et les truites (FLEMING 1997, ALVAREZ 2003) suit le même type de régulation par l'environnement : des truites domestiques qui ont subi l'expérience de la prédation montrent une sensibilité qui se rapproche de celle de leurs homologues sauvages. De même, on a obtenu chez les rats de laboratoire des taux de survie face à des prédateurs aériens et terrestres (furets) équivalents chez les animaux domestiques et chez les individus de souche sauvage élevés en laboratoire, par conséquent soumis au même environnement lors de leur développement et confrontés aux mêmes expériences.

Le développement des animaux vis-à-vis du risque de prédation sera donc modelé en fonction de l'existence d'une prédation dans le milieu de vie, de son type et des animaux concernés. Contrairement au milieu sauvage où les animaux sont parfois capables d'échapper ou d'éviter les prédateurs, la prédation en milieu domestique possède souvent un caractère parfaitement inéluctable (PRICE 1984), et les comportements de fuite ne seront donc pas favorisés.

### 1.4 Exposition à des interactions inter et intra espèces

Il a été montré pour diverses espèces que, lorsque les variations de stimulus sont réduites, les régulations centrales des inhibitions vont favoriser un abaissement des seuils d'inhibitions sensorielles (PRICE 1999). Autrement dit, la sensibilité et la réactivité sont conditionnées par l'intensité des stimulations reçues pendant le développement et les années de vie écoulées.

On retrouve de nombreuses applications de ce principe dans divers domaines comportementaux, notamment l'alimentation et la reproduction. Par exemple, chez le mouton (LYNCH 1987), on a montré que l'acceptation de rations alimentaires particulières (comme, par exemple, certains concentrés) ne pouvait se faire dans de bonnes conditions que si les agneaux étaient témoins de l'acceptation de cette nourriture par leurs mères avant leur sevrage et ce, même si les moutons comme beaucoup d'animaux domestiques montrent globalement une moins grande défiance que leurs homologues sauvages envers toute nourriture nouvelle. De même, on observe une réduction marquée des performances reproductrices chez les mâles de diverses lignées domestiques élevés en lots unisexes à la puberté. Ainsi, les jeunes béliers privés d'expérience hétérosexuelle pendant

la première année de leur vie exprimeront des performances sexuelles réduites à l'âge adulte. De même, le comportement sexuel est affecté chez les porcs mâles élevés en groupes unisexes (PRICE 1999). Inversement, quand les poussins mâles sont élevés en lots hétérosexuels, la fréquence des mâles s'accouplant avec succès augmente de 20% par rapport aux lots témoins (GRANDIN 1998).

Cette exposition nécessaire lors des premiers temps de la vie est bien connue de tous les dresseurs d'animaux. Ainsi, les chiens sont généralement considérés comme très familiers vis-à-vis de l'Homme. Ils en ont l'aptitude génétique. Mais si un jeune chiot est élevé sans voir un seul humain, il montrera à son abord des signes de peur. Il s'agit là d'un processus crucial dans la mise en place du phénotype domestique. L'une des principales spécificités du milieu domestique est en effet la nécessité d'interactions avec les humains et le déroulement d'un processus d'apprivoisement. Il correspond à un phénomène d'apprentissage qui a lieu tout au long de la vie de l'animal. Le caractère apprivoisé n'est pas transmis génétiquement, les jeunes l'acquièrent de leurs parents par association dans l'espace et dans le temps. Son acquisition peut être complétée par accoutumance, conditionnement positif, imitation et cela sans aucun effort nécessaire de la part du soigneur. Il est optimal lorsque la familiarisation à l'Homme est pratiquée pendant les périodes critiques caractéristiques de chaque espèce domestique (KRETCHMER 1975), c'est pourquoi il est utile de les connaître.

La familiarisation joue un rôle clé à la fois dans les phases initiales de la domestication et pour maintenir le caractère domestique à chaque génération. Un animal doit être familiarisé aux humains sans altérer ses préférences sexuelles ou provoquer le rejet de l'animal par sa propre espèce.

### 1.5 Conclusion

On constate donc que, quel que soit le bagage génétique d'un animal, son développement en milieu domestique aura des conséquences. Il favorisera l'émergence d'individus habitués à de fortes densités de population, relativement peu affectés par l'impossibilité d'effectuer certains comportements, peu portés aux attitudes de défense et de fuite, et familiers de l'Homme. Il est important de souligner qu'une influence suffisante du milieu peut donc éventuellement remplacer en partie une prédisposition génétique à présenter un phénotype comportemental domestique. Si, à chaque génération, une population d'individus acquiert le caractère apprivoisé par un contact fréquent et proche avec les humains tôt dans la vie, la nécessité de sélectionner génétiquement des tendances comme une distance de fuite réduite sera diminuée sans affecter la nature du phénotype qui se développe. C'est le cas par exemple pour l'éléphant (PRICE 1984). Son élevage présentant des contraintes lourdes, les peuples qui l'utilisent ont préféré limiter le processus de domestication et recommencer l'apprivoisement à chaque génération.

## 2. Causes génétiques

Le Darwin est l'unité de mesure des taux d'évolution. On le définit en posant que pour un caractère quantitatif,  $d = 1,001$  par millier d'années, c'est-à-dire que sur un millier d'années le caractère considéré aura augmenté d'un millième. On observe que le taux d'évolution est très différent pour un caractère contrôlé par une évolution spontanée, principalement issue d'une pression de sélection naturelle, par rapport à un caractère faisant l'objet d'un intérêt sélectif au sein d'une population domestique. Par exemple, on évalue le taux d'évolution affectant les dents des Equidés à 30 ou 40 millidarwins, tandis que la production par lactation des vaches danoises est d'environ 10 kilodarwins, soit 300 000 fois plus. La composante génétique de la variation induite par la domestication est donc très importante. Nous allons à présent essayer d'analyser les différents mécanismes génétiques qui correspondent à la domestication.

Les modifications génétiques qui sous-tendent le processus de domestication commencent par un petit nombre d'individus qui sont séparés de leurs congénères et placés sous le contrôle de l'Homme. Ces animaux forment un groupe fondateur qui va changer au fur et à mesure des générations, en fonction de la sélection naturelle qui persiste, ainsi que de la sélection artificielle guidée par des raisons économiques, culturelles ou esthétiques (CLUTTON-BROCK 1992).

### II. 2.1 Isolement

Comme on vient de le rappeler, la domestication commence génétiquement par l'isolement d'un groupe. On va décrire les différents types d'isolement mis en jeu, et ils seront récapitulés et illustrés par la figure 39.

#### 2.1.1 Spatial

Même aux premiers stades de la domestication, dès lors que les animaux avaient été capturés, ils ont pu être transportés. Par le biais de la captivité et des mouvements humains, les représentants de certaines espèces ont pu passer des frontières qu'ils n'avaient pas la possibilité de franchir par eux-mêmes (HEMMER 1990).

Il faut préciser que ce type de transport intervient également pour des animaux sauvages qui ont pu s'échapper rapidement, ou qui ont été amenés délibérément, bien plus récemment, pour enrichir le pool génétique des troupeaux natifs. L'Homme peut également permettre l'extension géographique des zones occupées par des espèces sauvages en atténuant certaines contraintes du milieu, par exemple en apportant des suppléments alimentaires (fourrage déposés en forêt pour les hardes de daims). Cette influence humaine n'a alors rien à voir avec le processus de domestication puisqu'elle ne fait pas intervenir de sélection artificielle et n'amène pas sur les animaux les modifications que nous avons pu associer à la domestication.

Mais le transport des animaux a quand même constitué un facteur d'isolement majeur des lignées domestiques, en interposant entre elles et leurs populations d'origine des frontières géographiques importantes, comme des chaînes de montagne ou des mers.

A plus petite échelle, les enclos et les parcs, les grillages et les barrières ont permis un isolement spatial des troupeaux domestiques.

L'isolement spatial ne saurait être considéré comme strict. Les premiers chiens domestiques du Moyen-Orient avaient probablement l'occasion de croiser des populations de loups du Sud.

### 2.1.2 Temporel

Il peut découler de modifications à la fois saisonnières et quotidiennes dans le rythme de vie des animaux. Comme nous l'avons vu, de telles modifications ont bien lieu pour les lignées domestiques. On a notamment évoqué une perte de saisonnalité : les animaux domestiques se dissocient des saisons et peuvent souvent se reproduire soit toute l'année soit plusieurs fois par an. De même, il apparaît que les activités quotidiennes des animaux domestiques sont globalement plus homogènes, plus réparties sur l'ensemble de la journée ; les animaux sauvages, au contraire, montrent des pics situés précisément dans la journée et dévolus spécifiquement à un type d'activité.

L'isolement temporel entre lignées sauvages et lignées domestiques peut s'organiser par deux biais. Tout d'abord, il peut s'agir d'une question de probabilité : un animal domestique qui recherche un partenaire de reproduction à des moments relativement aléatoires a plus de chances de s'accoupler avec un congénère domestique puisque la période où les individus sauvages sont disponibles est très courte. Au contraire, il y aura relativement peu d'animaux domestiques disponibles pendant cette période précise et les sauvages auront alors tendance à se reproduire entre eux. L'isolement temporel peut également dissocier totalement les deux lignées : chez la souris par exemple, on a montré que les souris sauvages avaient un pic d'activité sexuelle le soir, alors que celui des souris domestiques se situait le matin (HEMMER 1990).

### 2.1.3 Social

Basé sur des modifications comportementales, il est d'une importance fondamentale. Comme nous l'avons vu dans la première partie, les animaux domestiques ont profondément transformé leurs comportements sociaux : l'augmentation de la tolérance vis-à-vis de leur environnement vivant s'est accompagnée d'un appauvrissement du répertoire des signaux. Un chien, par exemple, aurait des difficultés à s'insérer dans une meute de loups dont la cohésion dépend de l'équilibre subtil des structures sociales (HEMMER 1990). Plusieurs expériences ont mis ces problèmes de compatibilité en évidence. Sur l'île d'Hawaï, où vivent des troupeaux de moutons féroces, on a procédé à plusieurs lâchers de mouflons. Lorsqu'on libérait un mouflon seul, il rejoignait un troupeau de mouton, mais s'il y avait déjà d'autres mouflons dans le secteur, ils se rassemblaient pour former de petites bandes, isolées des troupeaux de moutons (HEMMER 1990). Une autre expérience intéressante a été menée sur des lapins : une population mixte de lapins sauvages et domestiques avait été créée artificiellement. Elle a fini par se scinder en deux groupes, l'un

purement domestique et l'autre entièrement sauvage à l'exception d'un individu (HEMMER 1990).

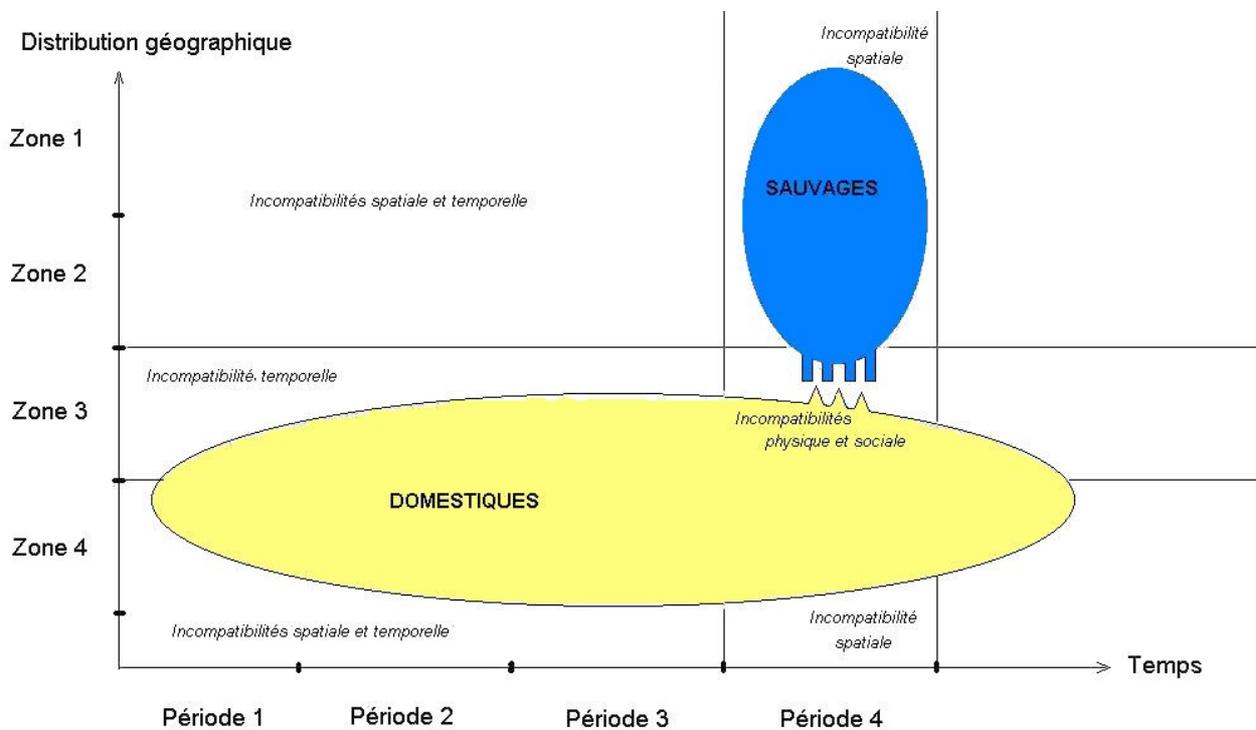
### 2.1.4 Anatomique

Des modifications structurales, morpho-anatomiques, chez les animaux d'une certaine lignée peuvent rendre les accouplements difficiles, voire impossibles, et écarter ainsi la possibilité de reproduction entre cette lignée et la souche d'origine. Une profonde modification de taille peut amener ce résultat : c'est le cas par exemple pour les races de chiens les plus petites.

### 2.1.5 Conclusion

Comme le montre la figure 39, une reproduction entre individus sauvages et domestiques n'est possible que dans une zone réduite, pendant une période étroite. Elle ne concerne donc qu'une fraction de la population. Encore faut-il que dans ce groupe se trouvent des individus présentant les caractéristiques sociales et anatomiques compatibles avec l'autre population.

Figure 39 : Schématisation de l'isolement reproductif



Aucune de ces modifications susceptibles d'isoler les reproductions des lignées domestiques et des lignées sauvages ne semble rédhibitoire. Pour essayer d'évaluer leur effet combiné, les chercheurs se sont appuyés sur les données recueillies chez les mouflons d'Hawaï, ainsi que chez les lapins et les souris placés en population mixtes. Sur vingt souris femelles albinos placées en population mixte, par exemple, dix huit avaient mis bas une portée totalement albinos, ce qui impliquait qu'elles s'étaient accouplées avec un ou des mâles également albinos, et les deux autres avaient mis bas des portées mixtes, ce qui signifiait qu'elle s'étaient accouplées avec au moins un mâle albinos et au moins un mâle sauvage (HEMMER 1990). Ces résultats permettent de calculer un « index d'isolement », c'est-à-dire le rapport entre le taux d'hybrides observé et le taux d'hybrides qu'on aurait retrouvé si les accouplements se produisaient au hasard entre les lignées. Les chercheurs retrouvent en général des valeurs de 0,1 à 0,2 pour ces ratios, ce qui correspond aux résultats obtenus entre deux espèces de mammifères sauvages proches mais distinctes.

Dans la nature, l'exemple des chats, ou encore celui des chiens pariahs du Moyen-Orient qui malgré leur proximité avec les chats sauvages ou les loups du Sud, ne montrent pas de tendance à l'hybridation, confirme ces résultats. L'isolement entre une population domestique et une population sauvage de la même espèce est donc effectif, au point d'amener parfois à remettre en question la nomenclature taxonomique utilisée en commun pour les deux populations. Cet argument dans la mesure où il n'est pas absolu, reste cependant secondaire : les arguments en faveur de la séparation taxonomique des souches sauvages et domestiques sont plutôt centrés sur la spécialisation écologique, et le fait que les deux lignées ne sont pas en compétition.

## 2.2 Mécanismes génétiques liés au prélèvement d'un petit nombre d'animaux

La capture des animaux sauvages qui serviront de base à l'élevage d'un troupeau domestique est rarement, pour des raisons techniques, menée à très grande échelle. C'est ce qui explique qu'en règle générale la taille des populations aux premiers stades de la domestication est réduite. Il s'agit là d'un élément qui favorise des changements évolutifs rapides (BELYAEV 1982) et nous allons étudier par quels biais.

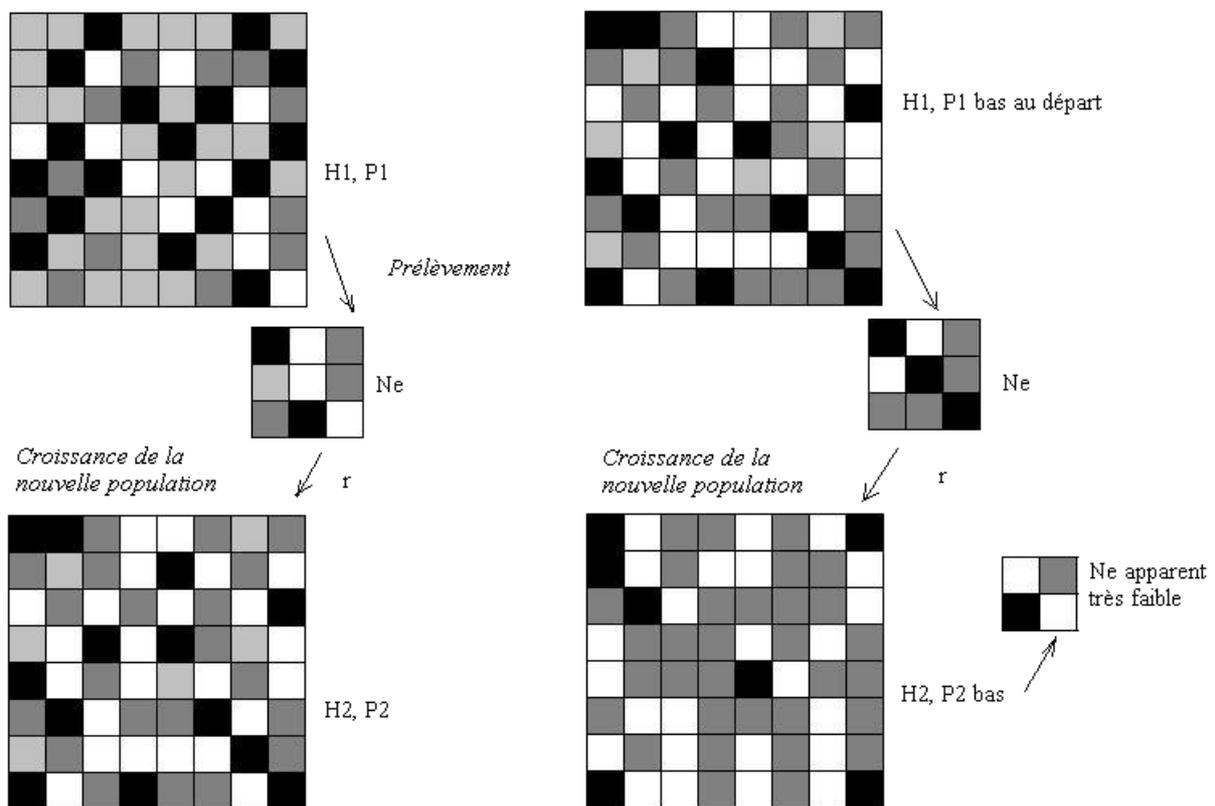
### 2.2.1 Effet fondateur

La population domestique se singularise dès sa constitution : en effet, le prélèvement des animaux au sein de la population sauvage ne se fait pas de façon totalement aléatoire. Il est soumis à des critères de choix plus ou moins conscients, liés à des prédispositions d'espèces ou de variétés. Le prélèvement des animaux provoque aussi une divergence, fortuite cette fois, par le biais d'un effet d'échantillonnage. On peut noter que certains caractères, neutres, sont prélevés en préférence du fait qu'ils sont liés à des caractères favorisant de type prédispositions. On obtient donc lors du prélèvement un échantillon plus pauvre génétiquement que la population de départ.

La notion d'effet fondateur correspond à un goulot d'étranglement dans une population : d'une population nombreuse, on extrait un petit groupe, qui va très rapidement se développer. Ce passage par un goulot d'étranglement peut bouleverser les proportions entre les différents allèles. L'exportation de pur-sang arabes de l'Angleterre vers l'Australie en constitue un exemple célèbre :

le prélèvement des animaux a involontairement favorisé des animaux porteurs d'une anomalie provoquant le CID (complexe d'immunodéficience). L'incidence de cette maladie a été multipliée par cinq dans la nouvelle population à cause de l'effet fondateur (passage de 0,1% à 0,5%). Un tel processus est illustré par la partie gauche de la figure 40 : l'échantillon de population prélevé ne correspond pas aux proportions des différentes couleurs figurant les caractéristiques de la population de départ. La population obtenue à partir de ce prélèvement va donc présenter des proportions différentes.

Figure 40 : Impact de l'effet fondateur sur la structure génétique d'une nouvelle population. ( $H1$  = taux d'hétérozygotie dans la population de départ,  $P1$  = taux de loci polymorphes dans la population de départ.  $H2$  et  $P2$  sont leurs équivalents dans la population obtenue après une croissance de taux  $r$ .  $N_e$  est le nombre d'individus-fondateurs prélevés dans la population de départ).



L'espèce *Dama dama* L., autrement dit les daims qui peuplent les forêts d'Europe, constituent un cas tout à fait particulier illustrant l'impact de l'effet fondateur sur la diversité génétique d'une espèce domestiquée. Cette espèce est de nos jours retournée à l'état sauvage, mais elle est passée par une étape domestique : les Phéniciens l'élevaient en effet en troupeaux dans un but religieux puisque cet animal était utilisé pour des sacrifices. Plusieurs études, en Angleterre, en Allemagne et en Italie, ont mis en évidence chez les daims une pauvreté génétique étonnante compte tenu de

leur diversité phénotypique. Ces études s'intéressaient chacune à une cinquantaine de loci et aboutissaient au calcul des valeurs H et P correspondant au taux d'hétérozygotie (H) et au taux de loci polymorphes (P). Selon les études, les valeurs de H s'échelonnaient de 0 à 0,006, et celles de P de 0 à 0,020 (RANDI 1988). Bien qu'une étude s'élargissant à un nombre plus élevé de loci pourrait sans doute aboutir à des valeurs légèrement supérieures, il s'agit là de résultats particulièrement bas. Ces deux valeurs découlent de trois autres inconnues : le taux de croissance  $r$  de la population depuis sa fondation, le nombre  $N_e$  d'individus fondateurs et la diversité génétique du groupe fondateur. Si l'on considère que la diversité génétique des individus prélevés au départ était normale, alors, pour une vitesse de croissance normale de la population, on obtient un nombre théorique d'individus fondateurs proche de 2. Pour 10 individus fondateurs, les valeurs de H et P sont beaucoup plus élevées et ne sauraient être compatibles avec les résultats de l'étude. On sait que les populations européennes de daims sont issues de petites hardes transportées par les phéniciens par bateaux vers la Sardaigne, l'Espagne et la France. Il n'est donc pas impossible que la population actuelle descende d'un groupe très peu nombreux. Mais qu'un seul couple d'animaux ait repeuplé tout un continent semble hautement improbable, et c'est pourquoi les auteurs ont conclu que la diversité génétique des populations d'origine devait déjà être très basse au départ. En effet, il est possible que les très forts taux d'extinction subis par les populations de daims d'Europe pendant la dernière ère glaciaire aient contribué à diminuer la variabilité génétique des populations sauvages survivantes. Par la suite, la domestication aura provoqué un premier goulot d'étranglement, suivi par un second lors de l'exportation de certains troupeaux vers l'Europe du sud. Ces effets fondateurs successifs ont abouti à la très faible diversité génétique observée dans les populations de daims actuelles. Ce processus est illustré sur la partie droite de la figure 40.

### 2.2.2 Consanguinité, dérive génétique et perte de variabilité

Dans certaines conditions, on peut considérer qu'une population reste stable génétiquement : son bagage génétique n'est pas modifié par la succession des générations. Ce cas de figure est défini par la loi de Hardy-Weinberg : dans une population en panmixie à l'équilibre, les fréquences des génotypes restent constantes d'une génération à l'autre. Mais cette propriété ne peut être utilisée directement pour analyser le pool génétique des lignées domestiques car les conditions ne sont pas celles que subit un groupe d'animaux domestique : en effet, elles excluent l'endogamie et l'homogamie, comme toute migration significative d'effectif et tout type de sélection.

Or, on définit un accouplement consanguin par la possibilité pour l'individu produit de posséder deux allèles identiques par ascendance, c'est-à-dire deux copies d'un même allèle ancêtre. Il est difficile d'éviter la consanguinité dans une population relativement peu nombreuse et isolée. Immanquablement, des accouplements vont se produire entre individus de même ascendance (PRICE 1984), ce qui revient à pratiquer l'endogamie. De même, il n'est pas rare que les objectifs d'élevage amène à favoriser des croisements entre des individus possédant des caractéristiques similaires, donc qui se ressemblent, et cela revient à pratiquer l'homogamie. Dans ces deux cas, la loi de Hardy-Weinberg n'existe plus, et on observera un changement dans les fréquences génotypiques. On peut préciser que lorsque la sélection naturelle est libre de s'exercer, il a été

montré que la consanguinité n'a pas forcément pour conséquence la généralisation de l'homozygotie. Cependant, dans les populations captives où la sélection naturelle est limitée, la consanguinité va rapidement avoir pour résultat une réduction de la variabilité génétique (PRICE 1984). Il faut noter que si la consanguinité dans le cadre d'une population domestique provoque une diminution de l'hétérozygotie, on observe un maintien des fréquences alléliques (seules les fréquences génotypiques sont modifiées).

L'impact de la consanguinité est évalué par le rapport entre la fréquence d'une anomalie dans la population consanguine et sa fréquence dans une population en panmixie. Il est d'autant plus grand que l'anomalie est rare et que le taux de consanguinité est élevé.

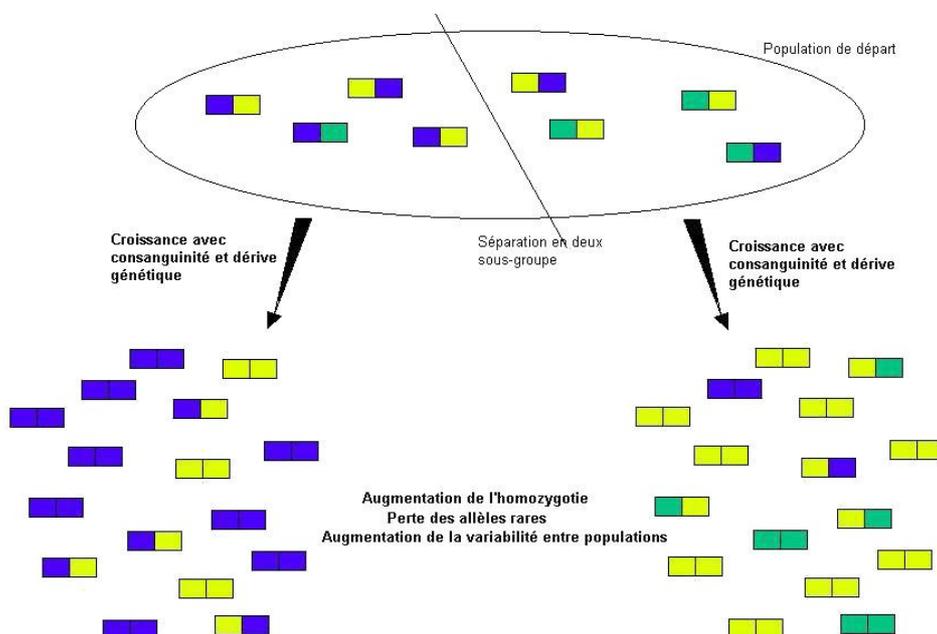
La consanguinité réduit les qualités zootechniques, réduit la variabilité dans la population, augmente la variabilité entre populations, augmente l'homozygotie et révèle des allèles récessifs délétères (KOHANE 1988).

De même, on observe souvent une dérive génétique qui va provoquer un changement de proportion parmi les différents allèles d'un gène. Dans ce contexte, parmi des gènes allèles d'égale valeur sélective, un seul pourra être fixé par le seul fait du hasard (PRICE 1984). Plus une population est petite, plus l'allèle porteur d'une mutation peut être fixé rapidement. Précisément, dans une petite population en régime panmixique, on définit la dérive génétique comme une fluctuation allélique qui aboutit à fixer un des allèles traités. Ce phénomène aléatoire réduit la variabilité génétique en augmentant l'homozygotie et, par ailleurs, il augmente la variabilité entre populations (PRICE 1984).

En conséquence, la dérive génétique peut constituer une cause d'augmentation de la variabilité génétique dans la population domestique lorsque celle-ci est scindée en plusieurs petits groupes isolés : au sein de ceux-ci, l'homozygotie augmente, mais entre eux la diversité augmente aussi.

La figure 41 résume les effets combinés de la dérive génétique et de la consanguinité. On obtient des populations-filles très différentes par la fréquence des allèles, mais présentant la même tendance à l'homozygotie.

Figure 41 : Effets de la consanguinité et de la dérive génétique sur la structure génétique de sous-populations issues d'une même population d'origine



La consanguinité et la dérive génétique semblent donc favoriser un appauvrissement génétique. Cependant, plusieurs éléments sont au contraire en faveur d'un enrichissement.

Dans certains contextes très particuliers, le taux de mutation a été artificiellement augmenté dans les populations domestiques, sous l'effet de l'utilisation de produits mutagènes, dans un but de diversification maximale avant sélection. Mais il ne s'agit là que d'une tentative pour reproduire un phénomène naturel qui a lieu dans les premières phases de la domestication : une intense augmentation de variabilité génétique sous l'effet du stress. Le stress aura quelques effets défavorables à la variabilité génétique : à travers l'élimination sélective de certains génotypes, il pourra constituer un facteur de sélection. Mais, globalement, l'impact du stress est plutôt en faveur d'une augmentation de variabilité génétique. On note en effet que dans des conditions de stress le taux de mutation et de recombinaison est généralement haut. Au cours des premières étapes de domestication, on doit donc attendre des réorganisations génomiques substantielles (BELYAEV 1982). Ainsi, lors de l'expérience de domestication concernant les renards (BELYAEV 1975), les chercheurs ont mis en évidence des modifications caryotypiques, notamment une augmentation du taux de mosaïques et de microchromosomes additionnels. Il existe des exemples dans des espèces variées qui montrent que des populations soumises à une situation de stress répondent par une manifestation plus complète de leur bagage génétique. Ainsi, on peut citer une étude menée chez la souris (BELYAEV 1982). Au départ, la dispersion génétique d'un lot d'animaux a été évaluée : il s'agissait de mâles souris matures de 2 ans. Ces animaux étaient soumis à une situation de stress (logement en espace réduit pendant quelques heures). Des accouplements étaient réalisés 22 jours plus tard, au bout du délai nécessaire à la maturation des spermatozoïdes produits au moment du stress. L'objet du protocole était de comparer la dispersion génétique dans la population obtenue et de la comparer à celle de départ. Chez les petits obtenus, le taux de recombinants était significativement plus haut que dans le groupe témoin. Cet impact du stress sur les cellules germinales n'est pas spécifique : il se retrouve sur d'autres types de cellules en multiplication rapide. N'importe quelle déviation du niveau normal de corticostéroïdes provoque une augmentation aiguë de la fréquence d'aberrations chromosomiques dans les cellules somatiques et germinales, une augmentation des cellules anormales dans la moelle osseuse et d'autres dommages cytologiques. Une illustration naturelle de ce phénomène peut être trouvée dans une espèce de souris du Pérou : ces animaux présentent spontanément une forte sécrétion d'ACTH hypophysaire, d'où un niveau d'hormones du stress augmenté également. C'est ainsi que les chercheurs expliquent le niveau sans précédent de taux de mutations spontanées qu'on peut observer dans cette espèce. Mais l'influence de ce bouillonnement de mutations reste limité : la plupart des mutations sont neutres et stagnent ou disparaissent. Les mutations neutres ponctuelles sont éliminées, tandis que les mutations neutres mais récurrentes se maintiennent à un faible niveau, même après de très nombreuses générations.

La variabilité génétique va augmenter ou diminuer en fonction de différents types de sélection. Une sélection en général provoque plutôt un appauvrissement du pool génétique, plus ou moins lent selon la pression. Mais elle peut aussi amener une diversification, lorsque la population se trouve soumise à des contraintes différentes correspondant à des milieux différents (climats, objectifs de sélection différents). Lorsque seule la sélection naturelle s'exerce, il reste toujours un certain degré de polymorphisme, lié à des mutations récurrentes, et au long délai de fixation des

caractères sélectionnés (aussi appelé « zone de transition »). Il ne faut pas confondre le degré de polymorphisme, c'est-à-dire le taux de gènes qui présentent plusieurs formes alléliques, et le degré d'hétérozygotie qui est le nombre moyen de locus hétérozygotes chez un individu quelconque de la population.

Lors de processus de domestication différents, le prélèvement aura été différent, en particulier la part aléatoire. Mais, parfois, même les critères de choix des animaux auront pu être différents, lorsque les objectifs d'élevage n'étaient pas les mêmes. Le brassage entre ces différentes populations domestiques peut constituer une sorte d'apport extérieur susceptible de restaurer une certaine diversité génétique. Mais cette restauration se fera dans des conditions un peu particulières, révélatrices de l'histoire des populations.

Ainsi, des examens d'ADN réalisés sur des populations de ayus *Plecoglossus altivelis* dans les fermes aquacoles japonaises (IGUCHI 1999) ont mis en évidence dans les six lignées domestiques étudiées des variabilités génétiques considérablement inférieures à celles mesurées dans trois populations sauvages voisines. Certains des échantillons ne montraient même aucune variation. Cette baisse de variabilité était notamment la conséquence d'une diminution significative de variété dans les haplotypes, vraisemblablement liée à la dérive génétique. Cependant, il ne faut pas toujours attribuer les modifications génétiques qu'on peut observer dans les nouvelles populations domestiques à l'effet exclusif de tel ou tel phénomène comme la dérive génétique. On rejoint ici les conclusions d'une autre étude, menée chez *Oreochromis shiranus* (AMBALI 1999). Les auteurs ont mesuré la variabilité génétique sur cinq loci chez quatorze populations de poissons, soit domestiques soit sauvages. Le nombre moyen d'allèles par locus, par exemple, était significativement plus élevé chez les lignées sauvages, et le déclin en diversité était corrélé au temps passé depuis la fondation de chaque population domestique. Cependant, ils ont aussi abouti à la conclusion que la différenciation génétique entre les différentes populations s'expliquait principalement par les différents schémas d'élevage utilisés, notamment par les échanges réalisés entre exploitations, et l'introduction d'individus d'autres lignées. L'intervention humaine sur l'évolution du pool génétique des populations domestiques va donc nettement plus loin que les conséquences du prélèvement, de l'isolement ou de la consanguinité.

### 2.3 Causes liées à différents types de sélection

Un milieu offre toujours des contraintes susceptibles d'imposer une pression de sélection. Elle se traduit par le fait que lorsqu'un génotype possède un avantage, les individus porteurs donnent naissance à plus de descendants. Le génotype en question a donc tendance à se répandre. On évalue ce phénomène par la valeur sélective notée  $W$  : elle traduit le taux de participation d'un génotype donné à la génération suivante. La pression peut être de différente nature, et plus ou moins intense. Dans un environnement de stress, comme la captivité pour des animaux sauvages, elle peut être particulièrement forte : elle peut amplifier les différences génétiques entre individus au point que des caractères quantitatifs peuvent subir une discrimination de type mendélien (KOHANE 1988).

Lorsque des animaux sauvages sont placés en captivité, deux types extrêmes de gestion du cheptel peuvent être opposés. Le premier consiste à essayer de proscrire autant que possible les causes de stress, en particulier en évitant la surpopulation et en essayant d'offrir aux animaux un environnement aussi proche que possible des conditions naturelles. Le deuxième propose de surcharger les enclos au maximum. Dans le premier cas, le stress psychosocial reste normal et on n'attend pas de modification anatomique particulière : il s'agit d'une méthode utilisée dans les zoos bien gérés, et cette situation ne correspond pas à la mise en place de la domestication. C'est la deuxième situation que nous venons d'évoquer qui peut éventuellement déclencher le processus : les animaux sont placés dans un cadre de surpopulation plus ou moins marqué, avec des facteurs environnementaux stressants (alimentation et/ou climat différents, par exemple), et subissent des pressions de sélection marquées.

### 2.3.1 Persistance partielle de la sélection naturelle

Les animaux sélectionnés par l'Homme pour se reproduire ne donnent pas forcément naissance à des descendants. Des causes diverses peuvent expliquer cet échec, notamment des facteurs environnementaux, métaboliques, pathologiques ou sociaux qui sont mis en jeu lors de la sélection naturelle. Un échec reproductif peut résulter d'un stress physique ou psychosocial causé par des facteurs comme une dépression sensorielle et motrice (réduction quantitative et qualitative de l'espace), des incompatibilités sociales, des déficiences alimentaires, du parasitisme et des maladies (PRICE 1984). Ces facteurs se font sentir de façon plus intense sur les premières générations qui y sont confrontées. Inversement, le taux de reproduction un peu plus important des individus les plus tolérants aux contraintes psychiques et physiques va provoquer leur augmentation dans la population (HEMMER 1990).

Le climat garde un impact fort sur les animaux domestiques : ainsi, on retrouve chez plusieurs espèces déplacées suite à la domestication une tendance à adapter de façon similaire leurs corps à la chaleur ou au froid. Les climats chauds favorisent des corps minces, de longues pattes, une couleur claire ; les climats froids, un corps trapu, un épais pelage, des pattes courtes. On peut citer comme exemples les ânes, à l'origine animaux du désert, et qui se sont largement adaptés aux pâturages irlandais ; les chevaux ont en partie subi un processus inverse, depuis l'Europe et l'Asie centrale du Pléistocène, ils sont arrivés jusqu'en Arabie en s'adaptant à ses températures plus chaudes de la façon que nous avons décrite ; l'espèce féline offre également des exemples de ce type d'adaptations des animaux domestiques à de nouveaux climats (CLUTTON-BROCK 1992).

Les échecs reproductifs en milieu domestique peuvent parfois être des conséquences directes des objectifs de la sélection artificielle. Par exemple, chez le lapin, la sélection de la couleur Rex provoque des perturbations métaboliques et endocriniennes qui augmentent la mortalité, écartant ainsi de la reproduction un certain nombre d'individus que l'Homme souhaitait inclure (PRICE 1984).

En dehors des effets secondaires de la sélection artificielle, c'est la sélection naturelle qui garde le contrôle des mécanismes de base de l'évolution génétique d'une population. Son influence dépend des possibilités offertes par l'environnement pour exprimer les caractéristiques biologiques de

l'espèce, et du nombre de générations passées en captivité. Lors des premières générations, son impact dépendra du degré de préadaptation de l'espèce concernée aux conditions dans lesquelles elle est placée : moins elle sera adaptée, plus elle subira la sélection naturelle. On peut citer à ce propos une expérience intéressante (PRICE 1984, d'après SLOAN 1973, thèse non disponible) : des surmulots sauvages ont été soumis à des tests comportementaux visant à évaluer la proximité comportementale de chaque individu avec les rats domestiques. Il s'est avéré que parmi ces rats, ceux qui présentaient le comportement le plus proche de celui des domestiques avaient les meilleurs résultats reproductifs en captivité.

Par la suite, au fur et à mesure que les gènes « favorables » augmentent en proportion, et donc que le degré d'adaptation s'améliore, la pression de la sélection naturelle diminue.

En effet, certains traits essentiels à la survie en milieu sauvage perdent tout intérêt en milieu captif. En conséquence, la variabilité génétique concernant ces caractères va augmenter (PRICE 1984). Ces considérations concernent, par exemple, l'isolement reproductif, la recherche de nourriture et d'abri, ou encore l'évitement des prédateurs. Le relâchement de la pression de sélection naturelle pour ces comportements permet l'augmentation de la diversité génétique pour ces caractères dans la population domestique.

### 2.3.2 Sélection artificielle, consciente et inconsciente

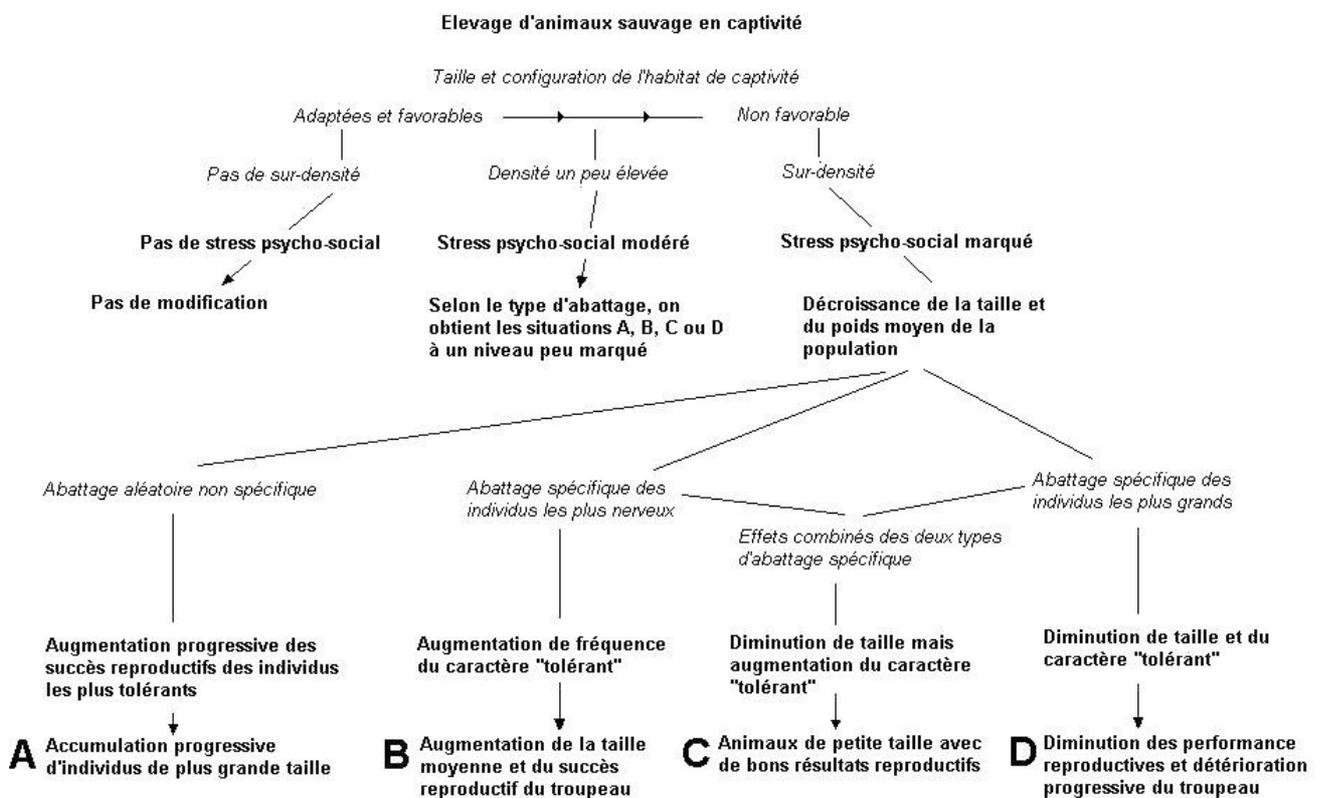
La sélection artificielle est un phénomène génétique unique. Ses effets sur le phénotype des populations qui y sont soumises sont plus rapides et plus profonds que ceux de la sélection naturelle (PRICE 1984).

Elle dépend de critères plus ou moins conscients, plus ou moins réfléchis, souvent subjectifs. Mais on convient qu'elle est généralement orientée par un but : les Hommes sélectionnent les individus censés pouvoir transmettre le phénotype désiré. Ils choisissent les reproducteurs, et la proportion dans laquelle ils vont contribuer à la génération suivante. La sélection artificielle s'exerce principalement sur quelques points : docilité, adaptabilité à l'environnement domestique, caractéristiques d'importance économique, critères pedomorphiques raccourcissant le délai naissance-maturité sexuelle (KRETCHMER 1975). Il est raisonnable de s'attendre à ce que l'intensité de la sélection artificielle pour certaines caractéristiques des animaux domestiques change de temps en temps, dans la mesure où l'intérêt présenté par certains phénotypes change aussi (PRICE 1984). On peut noter à nouveau l'effet important du caractère stressant que présente le milieu domestique aux premiers temps de la domestication : il peut aussi intervenir dans le sens où des conditions extrêmes peuvent provoquer la réalisation de potentiels qui ne sont pas manifestés dans les conditions normales. Le stress peut révéler des variations génétiques entre individus dans la population et ainsi influencer sur l'intensité des sélections, en particulier artificielle.

On peut considérer que c'est bien le mécanisme de sélection artificielle qui fait la spécificité du phénomène de domestication et qui se trouve au centre des mécanismes provoquant la mise en place des modifications que nous avons étudiées en première partie.

Par exemple, plusieurs auteurs ont proposé un schéma d'explication des phases successives de modification subies par la taille moyenne des animaux lors du processus de domestication. Les animaux peuvent d'abord avoir réduit leur croissance à cause de l'appauvrissement de leur ration alimentaire, lié à la fois au manque de savoir-faire et de moyens des Hommes, et à la diminution du temps de pâturage causée par l'enfermement des troupeaux la nuit (CLUTTON-BROCK 1992). Cette première phase de régression correspond souvent à des résultats catastrophiques en reproduction. Il s'agit là des effets d'une pression de sélection naturelle. Mais contrairement aux résultats de reproduction, la régression en taille qui marque les débuts de la domestication peut aussi avoir découlé d'une sélection artificielle (HEMMER 1990). La figure 43 résume les interactions entre les différents processus influant sur la taille des individus.

Figure 42 : Influence des sélections sur la taille des bovins (d'après Hemmer 1990)



Le stress psychosocial élevé découlant de la surpopulation amène rapidement une diminution plus ou moins nette de la taille. Ensuite une double sélection artificielle s'exerce : d'une part, sur les animaux les plus grands, d'autre part sur les animaux les plus nerveux. Les animaux les plus grands sont abattus comme source de viande, et probablement aussi pour des raisons techniques de gestion du troupeau : une grande taille, souvent associée à des attitudes dominantes, rend les bêtes

difficiles à contrôler. De même, les animaux les plus nerveux sont source de problème dans le troupeau ; ils sont également plus susceptibles de s'enfuir ou de se blesser en se débattant. Dans les deux cas, les animaux seront rapidement écartés relativement jeunes de la reproduction, et on verra s'exprimer les effets d'une sélection contre ces deux caractères. Le rapport d'intensité entre les deux sélections artificielles conditionne l'évolution du troupeau en taille et en efficacité reproductive.

Il faut remarquer que, lorsque aucune forme de sélection artificielle n'est pratiquée, les quelques individus les moins sensibles au stress vont avoir de meilleurs reproductifs que les autres, et leur proportion va progressivement augmenter dans le cheptel. Mais cette progression est probablement non significative dans le contexte des premières étapes de la domestication. Par contre, elle existe bel et bien pour les petites populations sauvages temporairement conservées en captivité, par exemple dans le cas des espèces menacées potentiellement élevées pour la sauvegarde et le repeuplement : si vivre en captivité pour quelques générations altère le comportement et les réponses endocrines au stress, alors il pourra être problématique d'utiliser ces animaux pour repeupler les milieux sauvages (AMBALI 1999).

Un autre exemple souvent cité concerne la disparition progressive des cornes, ou leur réduction de taille. Dès les premières étapes de domestication de la chèvre, les cornes des mâles étaient souvent courtes et torsadées, dans une proportion nettement supérieure à celle qu'on peut retrouver dans les troupeaux caprins sauvages. Ce changement peut être le résultat d'une distorsion d'échantillonnage lors du prélèvement des animaux fondateurs, puis des croisements consanguins. Par la suite, ce caractère peut avoir subi la sélection artificielle, dans la mesure où de petites cornes provoquent moins de dommage lors des combats (CLUTTON-BROCK 1992).

Pour résumer, au niveau d'une population, les sélections naturelles et artificielles, la consanguinité et la dérive génétique vont théoriquement réduire la variabilité génétique, parallèlement à la réduction des échanges génétiques entre populations et la limitation de la taille de la population captive. Au contraire, la variabilité génétique va augmenter en conséquence d'une sélection relâchée sur certains caractères, des croisements et de la préservation de nouveaux phénotypes issus de mutations ou de recombinaisons (PRICE 1984).

### 2.3.3 Effets sur la formation et la diffusion de variétés domestiques

Les races primitives sont formées par le croisement de différentes populations issues de l'ancêtre sauvage, via des changements aléatoires dans la fréquence des gènes et à travers l'influence des différents types de sélection. Elles sont apparues en plusieurs zones du globe, à la suite de processus de domestication plus ou moins indépendants selon les espèces, chaque fois à partir d'un petit groupe fondateur indigène. Les races améliorées, qui sont plus facilement définies résultent de mesures d'élevage standard strictes mises en place plus tardivement (HEMMER 1990) et se sont répandues largement dans le monde (CLUTTON-BROCK 1992).

On a pu distinguer clairement ces deux types de variétés chez le mouton en se fondant sur des tests comportementaux mettant en jeu des stimuli induisant la peur (isolation du troupeau, présence d'un homme, changements dans les habitudes alimentaires et spatiales). Les populations testées se sont

répartis en deux groupes distincts, entre races peu spécialisées avec de fortes réactions de peur, et races commerciales très spécialisées, avec des comportements plus variables mais principalement constituées d'animaux plutôt calmes « type domestique ». (LANKIN 1997).

### 2.3.3.1 Un exemple chez le lapin

L'impact de la domestication sur la diversité génétique a été évalué chez différents exemples d'espèces, notamment le lapin. L'une d'elle incluait 189 lapins domestiques issus de 10 populations, ainsi que 45 lapins sauvages issus de 2 populations (PETERKA 1992). La diversité était évaluée à partir de 35 systèmes enzymatiques. Les données obtenues ont permis de calculer les valeurs de P (taux de loci polymorphes) et de H (taux d'hétérozygotie) pour ces populations. La proportion de génotypes homozygotes s'est révélée conforme aux attentes des auteurs, sauf pour un locus, dont les proportions des nombreux allèles se sont trouvées déformées par la taille insuffisante de l'échantillon. Les valeurs de H et P se sont avérées légèrement inférieures à celles qui avaient pu être proposées lors d'études antérieures, et ceci peut s'expliquer par différentes raisons. Tout d'abord, cette étude s'intéressait à un nombre de loci relativement élevé ; or, on retrouve souvent une variabilité plus basse lorsqu'on augmente le nombre de loci inclus dans l'étude parce que les enzymes les plus souvent screenées sont aussi parmi les plus polymorphes. La méthode de calcul utilisée par ces auteurs, à savoir de calculer H et P sur l'ensemble des animaux, sauvages et domestiques ensemble, tend aussi à faire diminuer les valeurs obtenues. Quelques-unes des populations ont présenté des particularités : ainsi, les races de lapins élevés pour la viande, et donc sélectionnés sur des critères quantitatifs comme le taux de croissance ou la fertilité, possèdent un taux d'hétérozygotie plus élevé que la moyenne, car l'hétérozygotie est un facteur d'efficacité accrue sur ces critères. Au contraire, certaines races sélectionnées sur des critères de couleur montrent une variabilité basse, du fait de la longue consanguinité mise en place pour obtenir des individus porteurs de cette couleur rare. On peut noter également la persistance surprenante de certains allèles minoritaires dans des populations ayant subi de longues périodes de consanguinité : on peut l'expliquer par l'hypothèse d'une liaison de ces allèles avec des gènes ou des structures génétiques importants pour la sélection.

A partir des fréquences alléliques, les auteurs calculent les distances génétiques relative et absolue qui séparent les différentes populations. Pour chaque locus d'isoenzyme, l'allèle le plus fréquent est fixé à 100, puis les autres sont caractérisés à partir cette référence. Les résultats obtenus sont répertoriés dans le tableau VII.

Ces valeurs vont ensuite servir à construire des dendrogrammes figurant les relations évolutives entre les différentes populations étudiées. Un premier arbre, sur la figure 43, figure les relations supposées obtenues ainsi. Puis les auteurs ont essayé d'obtenir des graphes les plus réalistes possible, par exemple en générant 100 nouveaux groupes de données omettant à chaque fois au hasard 25% des loci étudiés, dans le but de compenser une trop grande influence de certains loci. Ces corrections statistiques ont permis d'obtenir d'autres arbres, comme celui représenté sur la figure 44. Dans le cas de cette étude, on peut penser que les figures obtenues reflètent une certaine réalité, dans la mesure où les arbres générés à chaque fois montrent une certaine stabilité dans leur structure.

Tableau VII : Distance génétique entre différentes populations de lapins sauvages et domestiques (Peterka 1992)

	RN	ZV	GR	KC	HT	JAP	NZW	WR	LO	ZS	ZWE	STR
RN												
ZV	0,0059											
GR	0,0029	0,0008										
KC	0,0051	0,0050	0,0018									
HT	0,0274	0,0297	0,0257	0,0281								
JAP	0,0300	0,0319	0,0272	0,0243	0,0026							
NZW	0,0039	0,0014	0,0002	0,0047	0,0250	0,0287						
WR	0,0047	0,0037	0,0008	0,0044	0,0244	0,0283	0,0001					
LO	0,0260	0,0354	0,0305	0,0311	0,0052	0,0053	0,0311	0,0329				
ZS	0,0072	0,0006	0,0007	0,0057	0,0274	0,0311	0,0000	0,0006	0,0371			
ZWE	0,0033	0,0058	0,0037	0,0026	0,0305	0,2910	0,0074	0,0082	0,0308	0,0090		
STR	0,0013	0,0048	0,0012	0,0019	0,0240	0,0258	0,0023	0,0014	0,0277	0,0042	0,0030	

Figure 43 : Dendrogramme des différentes lignées de lapins sauvages et domestiques (Peterka 1992).

Les variétés marquées d'un \* sont sauvages, les autres domestiques.

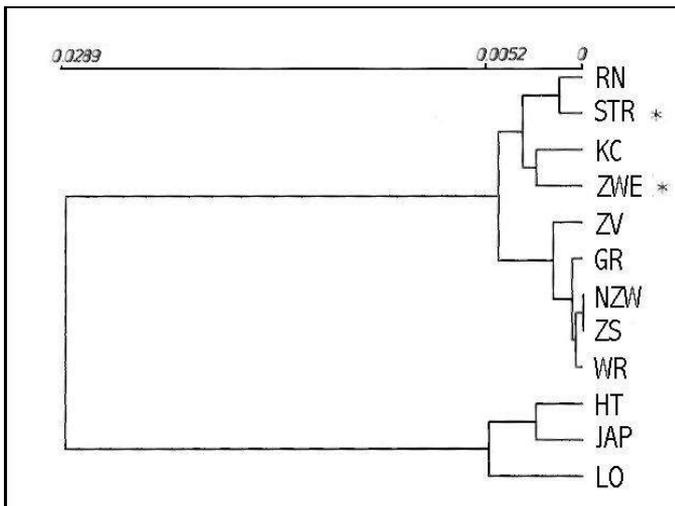
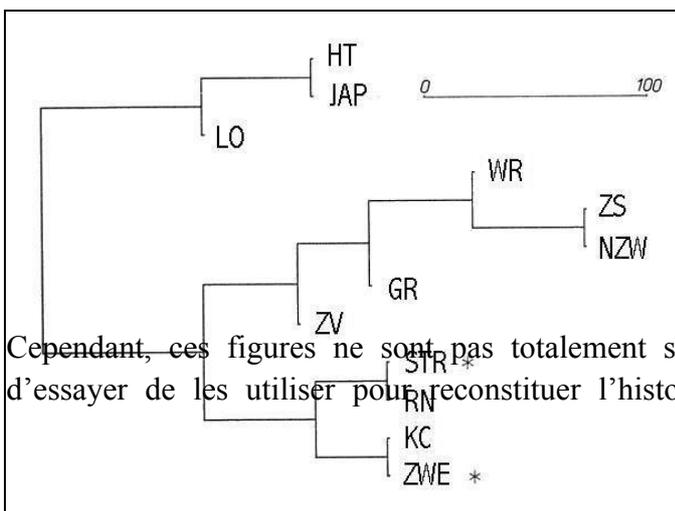


Figure 44 : Dendrogramme des différentes lignées de lapins sauvages et domestiques après correction statistique (Peterka 1992)



Cependant, ces figures ne sont pas totalement satisfaisantes. Tout d'abord, il serait absurde d'essayer de les utiliser pour reconstituer l'histoire génétique de ces populations en termes

chronologiques. En effet, en s'appuyant sur les valeurs usuelles des taux d'évolution subis par des espèces sauvages, on obtient pour les différentes branches des dates de divergence surestimées de façon extrême par rapport à la vraisemblance historique. Non seulement le taux d'évolution est très élevé, mais il est aussi variable selon chaque population. Or, la construction d'un dendrogramme n'a de sens que si les taux d'évolution sont équivalents pour toutes les populations. Dans le cas contraire, des formes proches risquent de se trouver placées dans des groupes différents sur le graphique. Les auteurs signalent qu'il existe des types de schématisation, par exemple les cladogrammes dits « de Hennig », qui permettent de figurer les relations de plusieurs populations même si elles suivent des rythmes d'évolution différents. Mais on ne peut pas les utiliser à des niveaux taxonomiques trop bas, comme c'est le cas dans cette étude qui s'intéresse à des races et des variétés.

### 2.3.3.2 Intérêt de l'ADN mitochondrial

Tous les phénomènes que nous avons décrits produisent des effets conjugués sur l'évolution du bagage génétique des lignées. Cette accumulation d'effets complique l'interprétation des études menées chez les espèces traditionnellement domestiques pour essayer de retrouver le cheminement de leurs histoires. Avec la maturation de la génétique moléculaire des populations durant ces quinze dernières années, les chercheurs disposent pour chaque problème d'outils d'investigation au niveau phylogéographique. De ce point de vue, l'ADN mitochondrial a représenté l'élément génomique le plus informatif pour tenter de décrypter comment, où et approximativement quand ont eu lieu les différentes domestications.

Les Mammifères possèdent grâce au contenu ADN des mitochondries un mode de transmission génétique uniquement maternel, avec une absence de recombinaison. Cette information est soumise à un taux de mutation relativement rapide, surtout dans les séquences de régulation. Du fait de ces particularités, l'ADN mitochondrial procure des informations de valeur sur le processus de domestication.

Tout d'abord, la transmission clonale des haplotypes mitochondriaux sans recombinaison signifie qu'il est possible de discerner un lignage maternel à l'intérieur des populations domestiques (MACHUGH 2001). Une lignée mitochondriale a nécessairement pour point de départ l'entrée d'une femelle sauvage dans le troupeau domestique. Et, par la suite, les séquences qui descendent de différentes captures à partir de différentes variétés sauvages conservent une distinction phylogénique même après mille ans de consanguinité domestique.

Ensuite, le taux de substitution accumulé dans les séquences est lié au temps écoulé depuis le début de la domestication de la lignée étudiée.

Enfin, il semble qu'il y ait une inertie temporelle significative dans la géographie de l'ADN mitochondrial domestique. La grande disparité entre les variances reproductives mâles et femelles dans les conditions d'élevage implique que les lignées maternelles vont montrer une inertie géographique, particulièrement vis-à-vis des introgressions secondaires. Cela suggère que les changements génétiques vont principalement être le fait des mâles (MACHUGH 2001).

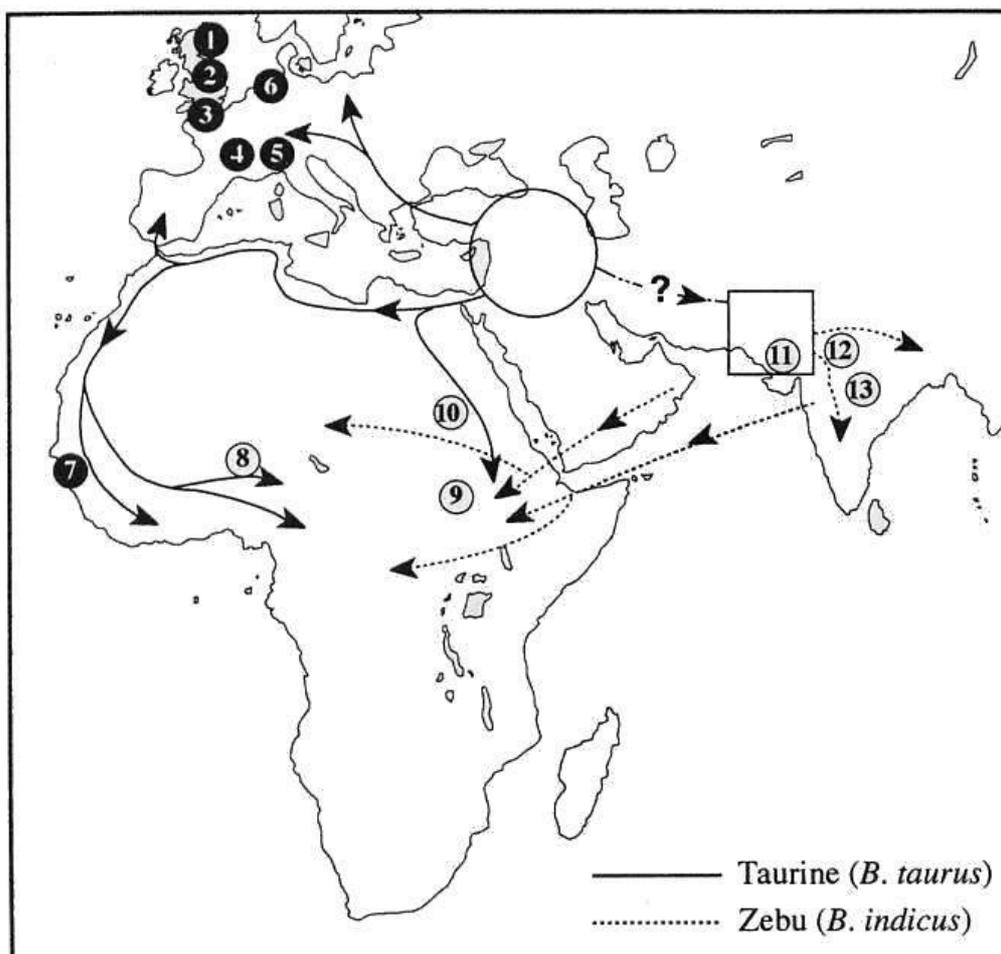
Des données supplémentaires seront peut-être fournies dans l'avenir grâce à l'étude des haplotypes du chromosome Y qui, dans une certaine mesure, constituent un équivalent à l'ADN mitochondrial (MACHUGH 2001).

### 2.3.3.3 Cas particulier des bovins

L'étude des ADN mitochondriaux chez les bovins a permis de remettre en question la vision ancienne de l'histoire des branches domestiques de cette espèce. On considérait que la domestication des bovins avait dû commencer au Moyen-Orient, vers 10000 avant JC, sur des animaux de type taurin (sans bosse). Par la suite, on supposait que des populations avaient diffusé vers l'Afrique et l'Asie, en se transformant progressivement, notamment pour les variétés asiatiques en évoluant vers le type « zébu », avec l'acquisition d'une bosse. Une telle diffusion des populations bovines domestiques est représentée sur la figure 45. Elle a été obtenue en comparant la séquence des ADN mitochondriaux de 13 races bovines dont 4 africaines, 6 européennes et 3 asiatiques.

Figure 45 : Trajets migratoires supposés des bovins à travers l'Asie de l'ouest, l'Europe et l'Afrique (Loftus 1994).

Les origines géographiques des différentes races bovines sont indiquées par des cercles : 1 Aberdeen Angus 2 Hereford 3 Jersey 4 Charolais 5 Simmental 6 Holstein 7 N'Dama 8 White Fulani 9 Kenana 10 Butana 11 Tharparkar 12 Sahiwal 13 Hariana. Le trait en pointillé avec le point d'interrogation représente la migration supposée des premiers bovins taurins domestiqués vers l'Asie.



Les nombres figurent les localisations géographiques actuelles approximatives des races étudiées. Les flèches indiquent les trajets de migrations supposés. Le cercle noir marque un des principaux centres de domestication, le Moyen Orient et en particulier la Mésopotamie. Le carré noir figure les premières zones de domestication asiatiques. Le trajet entre les deux est ponctué d'un point d'interrogation dans le sens où cette théorie ancienne d'une migration du Moyen Orient vers l'Asie est remise en question.

En effet, les ADN mitochondriaux ont bouleversé cette conception (LOFTUS 1994). Les techniques de structuration génétiques s'appuient sur l'estimation d'une divergence entre les haplotypes, et la fréquence de chacun dans les populations. Or, les chercheurs ont mis en évidence de très nombreux haplotypes mitochondriaux, variables à l'intérieur de chaque continent, mais absolument dissociés entre le bloc Afrique-Europe et le continent asiatique. Autrement dit, les bovins d'Afrique et d'Europe peuvent, au moins en partie, descendre des mêmes lignées maternelles, mais les bovins d'Asie sont de souche différente. Les dendrogrammes obtenus sont très nettement bipolaires. L'intensité de la divergence entre les deux lignées permet d'évaluer son ancienneté. Selon la valeur de référence (BRADLEY 1996, MACHUGH 2003, LOFTUS 1999, BRUFORD 2003), elle semble comprise entre 200 000 avant JC (valeur minimale basée sur les séquences hypervariables de l'Homme) et 1,04 million d'années avant JC (valeur maximale basée sur les séquences hypervariables du bison). Ces dates sont de toute évidence bien antérieures à la période supposée des débuts de la domestication des bovins. Le tableau VIII récapitule les écarts génétiques et les dates de séparation supposées entre les branches du groupe des bovins.

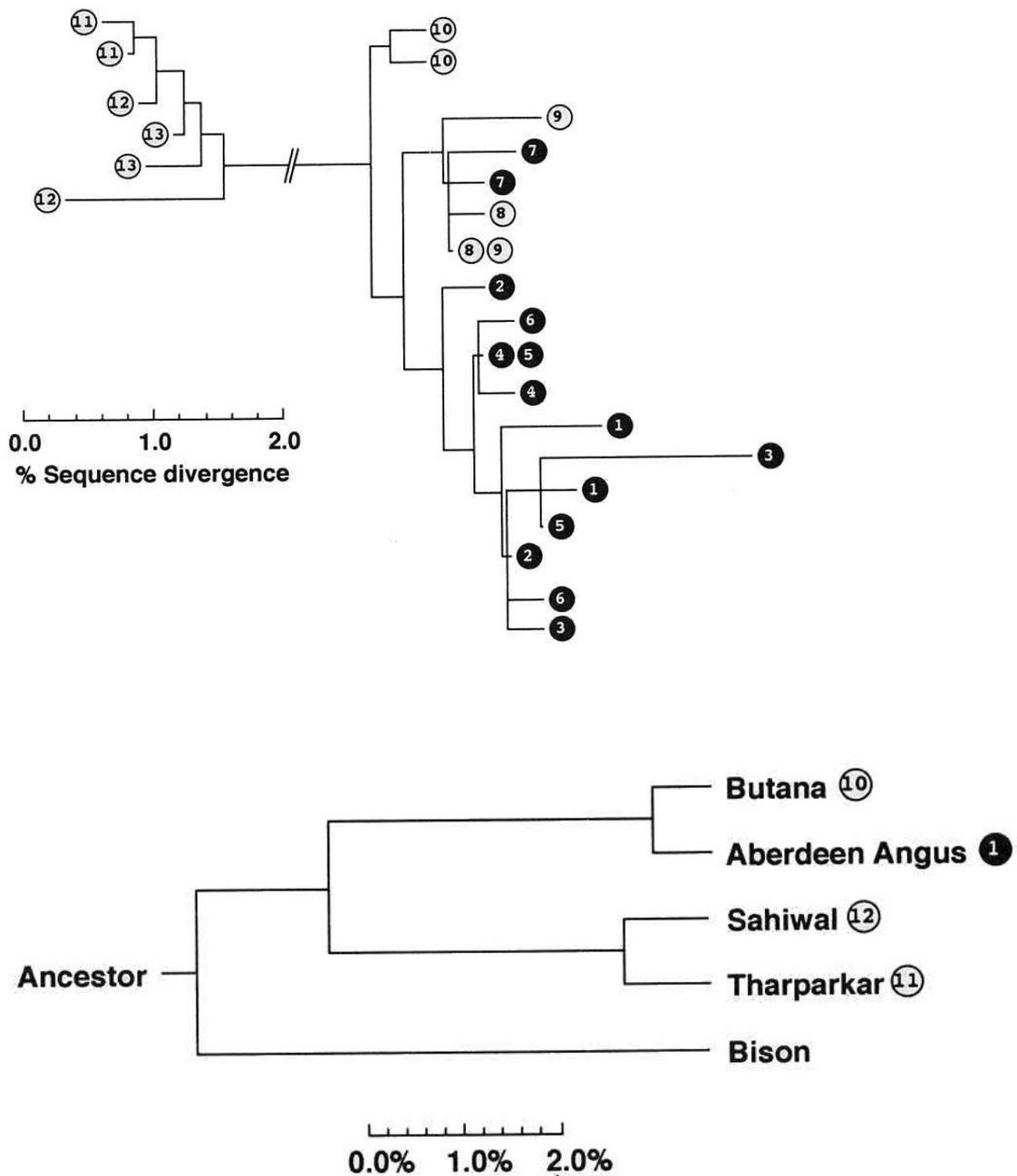
Tableau VIII : Distance génétique et ancienneté de divergence entre lignées bovines (d'après Bradley 1996).

Groupes	Date estimée de la divergence, en années avJC			
	Basée sur le fragment D loop total		Basée sur une partie du fragment D loop	
	Date	Ecart génétique	Date	Ecart génétique
Bison vs. Bos	1000000	0,3009	1000000	0,628
Souches indiennes vs. les autres groupes	275000	0,0827	117000	0,074
Souches africaines vs. Souches européennes	26000	0,0079	22000	0,014

Les écarts génétiques ont permis, de la même façon que cela a pu être fait chez le lapin en utilisant d'autres supports génétiques que l'ADN mitochondrial, de dessiner des arbres phylogénétiques. Un exemple est présenté sur la figure 46.

Figure 46 : Relations phylogéniques entre races bovines européennes, asiatiques et africaines (Loftus 1994).

Les codes numériques correspondent aux mêmes races que sur la figure 46.



Le premier arbre permet de mettre en évidence la séparation des branches en deux groupes : l'un asiatique, l'autre afro-européen. Mais il ne permet pas de figurer à l'échelle la distance qui les sépare, ni d'y placer la branche sauvage constituée par le bison. Pour cela, on peut se référer au second arbre, simplifié puisqu'il se cantonne à une race pour chaque groupe. Comme on a pu le déduire des résultats numériques, il montre une divergence ancienne entre souche domestique et

souche sauvage, puis une divergence plus récente entre souche afro-européenne et souche asiatique, puis une dernière entre souche africaine et souche européenne.

Si l'on voulait concilier les données de l'ADN mitochondrial avec l'hypothèse d'une domestication unique des bovins, il faudrait expliquer la divergence observée soit par des taux d'évolution très hétérogène entre les deux branches, soit par des introgressions à partir d'autres espèces, soit par une perte importante d'ADN mitochondrial de chaque côté. Or, il est peu probable que les taux d'évolution subi par les bovins en Asie soit particulièrement différent de ceux d'Europe ou d'Afrique car ces deux branches sont à peu près équidistantes des autres espèces bovines (bisons ou yaks par exemples). L'étude de l'ADN mitochondrial des bovins banteng, bisons, gaurs et yaks permet d'éliminer l'hypothèse d'une introgression secondaire, dans la mesure où leurs ADN sont plus divergents de *B. indicus* et *B. taurus* que ces deux derniers entre eux. Enfin, l'hypothèse où les populations d'Asie auraient subi une élimination systématique des individus de type taurin et celles d'Europe des individus de type zébu paraît bien improbable : elle ne pourrait s'expliquer que par un goulot d'étranglement sélectif fort, par exemple une épidémie, et n'est soutenue par aucune découverte archéologique allant dans ce sens.

Les ADN mitochondriaux permettent donc de déterminer les grandes divergences des branches domestiques des bovins et de conclure à des événements de domestication multiples, à partir d'espèces bovines qui s'étaient séparées bien avant. Ces domestications se sont produites en Asie pour *B. indicus*, et au Moyen-Orient pour *B. taurus*. Certains auteurs ont évoqué la possibilité d'une domestication également en Afrique. En effet, en mettant à part les individus de type zébu, on arrive à mettre en évidence une divergence entre bovins africains et bovins européens qui pourrait se situer vers 22000 à 26000 avant JC, donc avant la domestication au Moyen Orient. Par ailleurs, quelques données archéologiques vont dans ce sens : les sites de Nabta Playa et Bir Kaseiba, par exemple, montrent des traces d'occupation bovine vers 9000 av JC, alors que ces sites étaient déjà trop désertifiés pour permettre une survie des animaux sans intervention humaine. Il est donc possible qu'une domestication ait eu lieu dans le Sahara de l'Est, trop peu de temps après celle du Moyen-Orient pour en être une conséquence. Une date de 10000 av JC pour estimer le début de la domestication bovine au Moyen Orient paraît vraisemblable : les données archéologiques la situent dans cette période, et les données génétiques le confirment en mettant en évidence les signes d'une forte expansion de la population à cette époque.

Si les données fournies par l'ADN mitochondrial donnent une idée assez claire des divergences entre les continents, leur grande variabilité à l'intérieur de chacun d'eux empêche d'en tirer des informations précises sur l'histoire des variétés. C'est alors qu'on peut utiliser les données recueillies par le séquençage des microsattellites de l'ADN chromosomique. Il met en évidence une proximité de certaines variétés africaines avec *B. indicus*, proximité qui se traduit aussi chez ces animaux par l'existence d'une bosse, donc un aspect de type zébu. Les auteurs expliquent cette particularité par l'introduction de bétail lors des invasions arabes du centre de l'Afrique vers 670 après JC. L'introgression du type zébu aurait été médiée principalement par les mâles, ce qui explique la conservation des haplotypes mitochondriaux de type taurin.

Les études phylogénétiques menées sur le bétail chinois (YU 1999) mettent en évidence le même type de systèmes. D'après les phénotypes observés et le séquençage de gènes d'alloenzymes, les chercheurs ont recherché des ADN mitochondriaux de type taurin, zébu, yak et bali (*B. banteng* et *B. gaurus*). Or, aucun ADN mitochondrial n'a révélé d'ascendance maternelle banteng ou gaur. L'introgession a donc dû être le fait des mâles. Par contre, ils ont trouvé des ADN mitochondriaux yak, et cela est vraisemblable dans la mesure où les femelles hybrides sont fertiles et ont pu être introduites dans les troupeaux.

#### 2.3.3.4 Création des races

De la même façon que l'isolement sous différentes formes a pu permettre la différenciation génétique des populations domestiques, des variétés domestiques peuvent évoluer indépendamment les unes des autres dès lors que leurs reproductions se trouvent dissociées. Cette idée a été exposée par Darwin dès le premier chapitre de l'Origine des Espèces : il propose de se servir du modèle des races domestiques pour étudier l'évolution des espèces.

Une race peut être décrite comme un groupe d'animaux qui a été sélectionné par les Hommes pour posséder des caractéristiques (notamment d'aspect) spécifiques au groupe, uniformes et héréditaires. Les particularités des différentes races, comme celles du groupe domestique dont elles sont issues, dépendent du groupe fondateur, de la consanguinité, de la dérive génétique, ainsi que des sélections naturelles et artificielles. Selon Darwin, il n'y a pas de distinction essentielle entre les espèces et les unités taxonomiques de rang inférieur (variétés, races), les lois régissant leur formation étant les mêmes. Les espèces et les races sont plus ou moins distinctes : plus l'isolement est marqué, plus l'expression « espèce domestique » se justifie. On peut décrire trois degrés d'isolement, qui correspondent à trois statuts taxonomiques possibles. Lorsque l'isolement est faible (échanges possible avec les populations sauvages), on constate que les différences entre la forme élevée et la forme sauvage sont équivalentes à celles qui séparent différentes formes sauvages. Alors, il s'agit de la même forme taxonomique, on ne parle ni d'espèce ni de race pour la forme déviée. Lorsque l'isolement est moyen (échanges rares), on observe que la forme élevée est nettement reconnaissable, et présente même certaines formes inconnues dans la nature. Alors, on parle de « race domestique ». Quand il n'existe plus aucune relation entre la forme élevée et la forme sauvage, voire même quand la forme sauvage est éteinte, que l'isolement reproductif est total, amenant par exemple à une stérilité, alors on peut décrire les deux populations comme deux espèces distinctes. Parmi les différents critères de définition proposés par les ethnozootechniciens, ce ne sont pas la différence d'aspect ni la stérilité des croisements qui font la race, mais la « clôture », autrement dit le degré d'isolement.

#### 2.4 Mise en jeu d'un autre mécanisme : le processus de néoténie

Jusqu'à présent, nous avons passé en revue les mécanismes génétiques d'évolution de base : isolement, consanguinité, dérive génétique et sélection peuvent chacun à leur échelle participer aux effets de la domestication sur le bagage génétique des lignées domestiques. Mais on ne saurait affirmer qu'ils suffisent à expliquer en totalité l'impact du processus.

#### 2.4.1 Évaluation des rythmes évolutifs

En effet, des chercheurs ont essayé d'évaluer le rythme évolutif permis par la conjonction des mécanismes que nous venons de citer, et de le comparer à la variation effective inhérente à la domestication. Ils ont réalisé des expériences de sélection en laboratoire pour simuler différents systèmes, et ont abouti à la conclusion qu'on ne peut interpréter la variation génétique provoquée par la domestication qu'en acceptant l'hypothèse selon laquelle les divergences sont essentiellement dues à des gènes majeurs, relativement peu nombreux mais à l'origine d'effets généraux (KOHANE 1988).

Autrement dit, la domestication fait intervenir les mécanismes génétiques que nous avons cités, mais avec une cible particulière : quelques gènes essentiels doués d'un champ d'action large.

Cette modification ciblée de quelques gènes à effets généraux n'est pas spécifique à la domestication : c'est un phénomène qui est mis en jeu à plusieurs reprises dans l'évolution des espèces, à chaque fois que des conditions de milieu contraignent certaines populations à des adaptations très rapides et à un changement de milieu brutal.

Pour comprendre dans quelle mesure ces gènes sont capables d'avoir des actions multiples et largement réparties dans l'organisme, il faut rappeler que l'action des gènes n'est pas fixe : il existe entre eux de nombreux types d'interaction qui modulent leur expression et en conséquence le résultat obtenu au niveau phénotypique.

#### 2.4.2 Polymérie, épistasie, pléiotropie et sélection de gènes liés

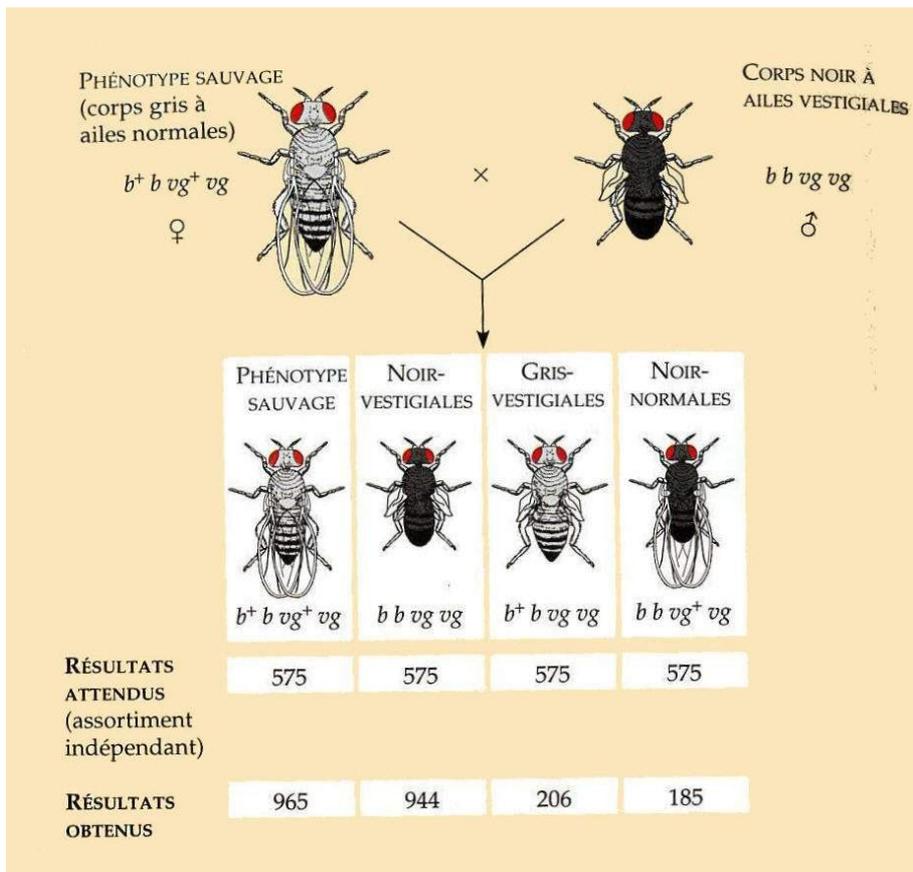
Pour bien appréhender les supports génétiques du processus de domestication, comme tous ceux qui permettent l'évolution, il est fondamental de ne pas envisager la ségrégation des gènes comme une série de phénomènes indépendants.

Les observations expérimentales sont là pour nous le rappeler. De multiples associations de caractères se retrouvent lors de l'élevage des différentes espèces domestiques. Ainsi, des spécificités comportementales sont associées chez les bovins au type culard, ou non-culard, et on observe avec une intensité moindre ces spécificités chez les animaux hétérozygotes culards (NEWMAN 1994). L'expérience de domestication menée sur les renards (BELYAEV 1975) et dont nous avons déjà parlé à plusieurs reprises offre un bon exemple pour évoquer l'existence des interactions géniques et de leur impact au cours de la domestication. La sélection était menée par les auteurs sur des caractéristiques comportementales en faveur d'une grande familiarité avec l'Homme. Par ailleurs, aucune sélection n'était mise en place sur la couleur du pelage. Et pourtant les auteurs ont constaté que le nombre d'animaux pies était bien supérieur à celui qu'on pouvait attendre d'un simple relâchement de la sélection naturelle contre cette couleur de robe, ou encore d'une mutation spontanée qui diffuserait. Ils ont donc conclu que l'allèle pie pour le pelage était sélectionné en même temps que les caractéristiques comportementales recherchées. Inversement, lorsque c'était la couleur du pelage qui servait de point de départ, on obtenait les comportements correspondants. Une liaison génétique existe donc clairement entre les deux.

Ces exemples ne sont pas isolés : en pratique, peu d'allèles sont favorisés ou éliminés de façon indépendante. Les gènes subissent plusieurs types d'interactions, et les allèles qu'ils portent suivent des évolutions étroitement liées. Ces interactions peuvent être spatiales ou fonctionnelles.

On parle de « gènes liés » lorsque deux gènes ont tendance à exprimer préférentiellement certaines associations d'allèles. Comme l'illustre la figure 47 (CAMPBELL 1995), cette association est due à une liaison spatiale entre les deux gènes, qui seront ségrégués préférentiellement ensemble du fait de leur proximité géographique.

Figure 47 : Exemples de gènes liés chez la drosophile (Campbell 1995)



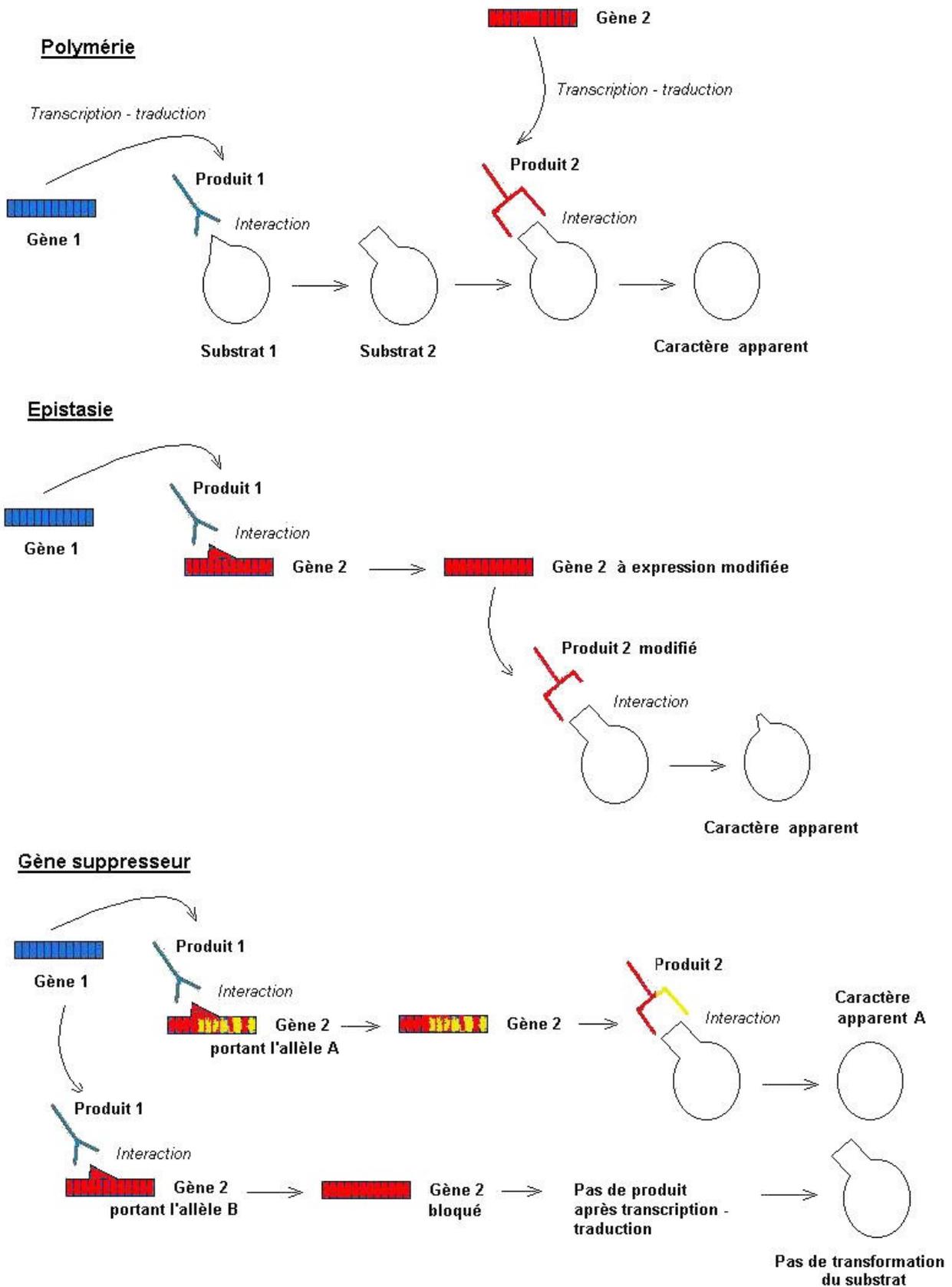
Pour deux gènes liés porteurs de deux allèles chacun, on obtient deux types majoritaires de descendants seulement, et non pas quatre. Plus les gènes sont éloignés, plus on a de possibilité de crossing-over lors de la méiose, c'est ce qui permet d'utiliser la fréquence des recombinants pour calculer la distance relative qui sépare les gènes.

D'autres types d'interactions, fonctionnelles celles-ci, existent entre les gènes. Certains caractères nécessitent pour leur expression l'intervention successive de plusieurs gènes : on parle alors de polymérie. Un schéma illustre ce mécanisme sur la figure 48.

Le terme d'épistasie est plutôt utilisé pour décrire le cas où un gène modifie l'expression phénotypique d'un autre ; les gènes « suppresseurs » en sont un cas particulier, ils bloquent spécifiquement l'expression d'un allèle porté par un autre gène. C'est ce qui est illustré par la figure 48.

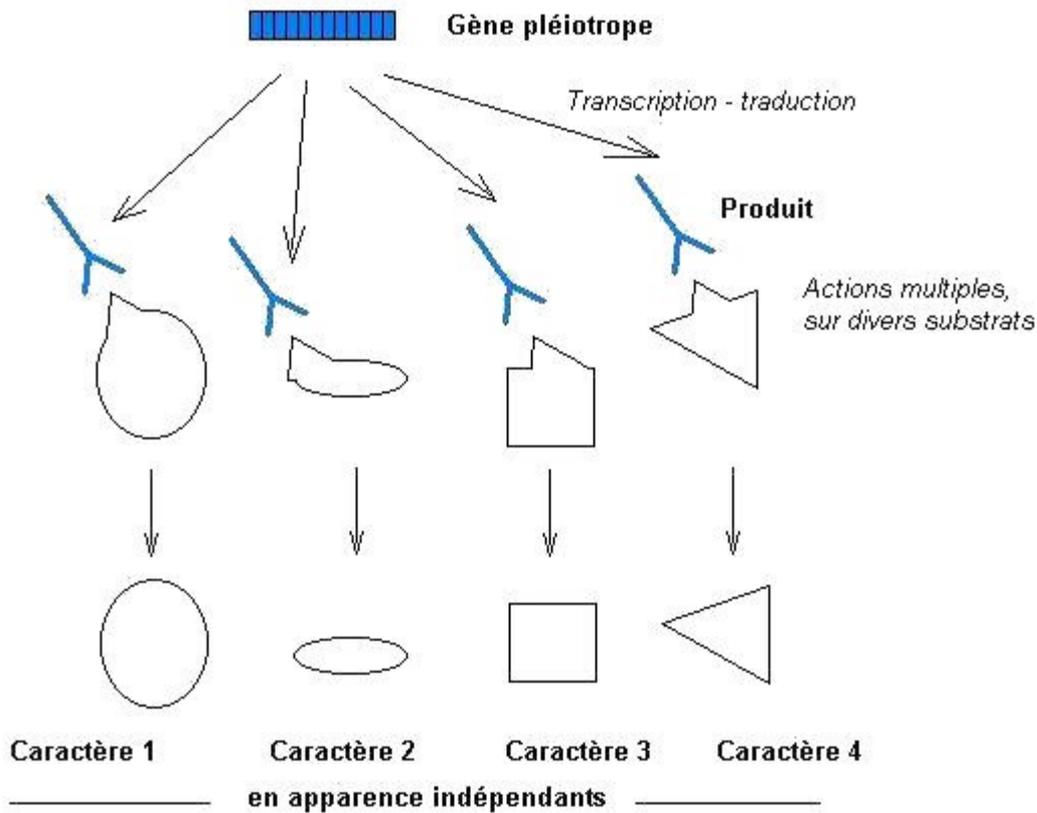
Chez les volailles, par exemple, le gène *dw* (*dwarf*) a été utilisé chez les races de volailles de chair qui rencontraient des problèmes de reproduction importants : il diminue l'incidence des œufs défectueux et augmente la production d'œufs dans ces lignées. Mais on a montré que pour d'autres lignées, il n'a pas les mêmes effets : son expression phénotypique dépend du bagage génétique de la population (KOHANE 1988). De même, la sélection du pelage argenté (donc du caractère « dilué ») chez le renard a résulté en l'apparition de renards platine, au nez blanc, alors que dans les populations non sélectionnées l'allèle produit seulement des taches blanches sur les pattes des animaux (PRICE 1984). Cette modification découle d'une augmentation de l'expressivité de l'allèle mutant lorsqu'il est associé à d'autres caractères sélectionnés.

Figure 48 : Interactions géniques



Nous avons décrit jusque là des interactions pour lesquelles plusieurs gènes aboutissent à l'expression d'un caractère. Au contraire, un gène unique peut avoir des répercussions sur l'expression de plusieurs caractères : il s'agit alors de pléiotropie et ce phénomène est illustré par la figure 49.

Figure 49 : Pléiotropie



On décrit donc sous ce terme de pléiotropie l'action d'un gène qui intervient dans plusieurs caractères biochimiques, et gère plusieurs caractères apparemment indépendants.

Il s'agit là d'une explication intéressante à la liaison génétique que nous avons pu observer entre comportement et couleur du pelage chez le renard, par exemple. En effet, on constate que les gènes de couleur sont souvent pléiotropes : ils agissent sur d'autres caractères. Le comportement est affecté, mais pas uniquement : des liens existent également entre couleur du pelage, couleur des yeux et structures neurologiques de la vision, structures neurologiques de l'audition, et parfois même épaisseur des os, hypertrophie des fibres musculaires et hématoïèse. Nous avons proposé pour expliquer l'un de ces liens la possibilité d'une mutation enzymatique intervenant dans un réseau métabolique commun entre mélanine et dopamine. Mais, plus globalement, les

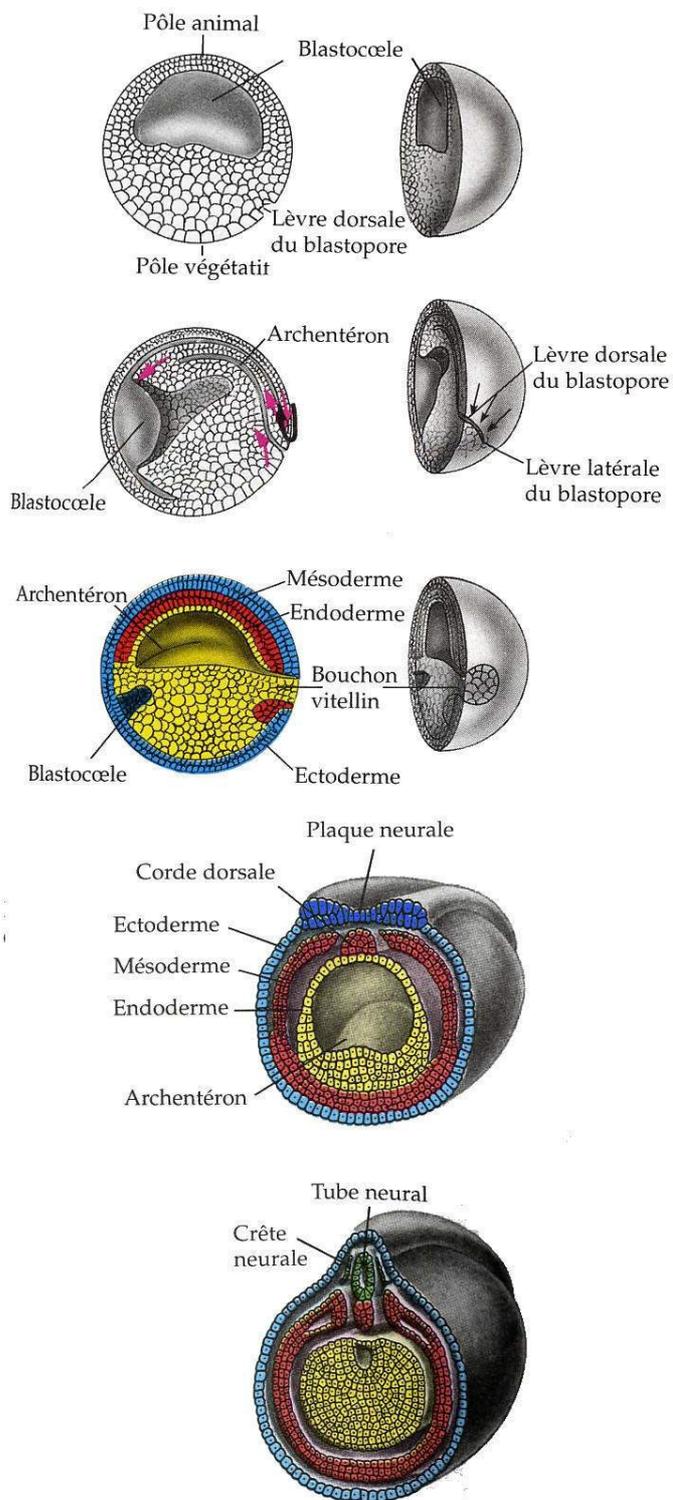
répercussions multiples que nous venons de citer évoquent une modification profonde et générale des structures issues de l'ectoderme embryonnaire.

En effet, les cellules portant les pigments cutanés proviennent des crêtes neurales, dont est également issu le système nerveux. La figure 50 (CAMPBELL 1995) montre les différentes phases du développement où ces tissus sont encore imbriqués en structures communes.

Pour certaines maladies associant des troubles neurologiques comme la surdité à une coloration bleue de l'iris, certains auteurs ont évoqué le rôle d'un gène de développement contrôlant les cellules de l'ectoderme neural. Mais aucun résultat probant n'est réellement disponible. Plusieurs autres études ont tenté des expériences de knock-out sur des gènes candidats pour expliquer des modifications comportementales et physiques profondes, comme une agressivité décuplée, ou une disparition des aptitudes maternelles. Mais les résultats sont à prendre avec beaucoup de précautions (GRANDIN 1998). Il est difficile de déterminer l'existence d'une pléiotropie : la nature des gènes candidats, leur mode d'interaction exact et l'influence sur les résultats observés des effets de milieu nécessitent pour être correctement évalués la mise en place d'un protocole extrêmement complexe et rigoureux.

Quoi qu'il en soit, il semble bien que les modifications physiologiques liées au processus de domestication n'aient pu avoir lieu aussi vite si les mécanismes génétiques que nous avons cités n'avaient pas concerné principalement des gènes aux effets généraux interagissant entre eux. Or, d'après les effets observés, ces gènes semblent intervenir principalement dans le contrôle génétique du développement embryonnaire.

Figure 50 : Relation ontogénique entre cellules nerveuses et cellules dermiques (Campbell 1995).  
*Exemple de la gastrulation et de la neurulation du Xénope.*



### 2.4.3 Gènes de développement

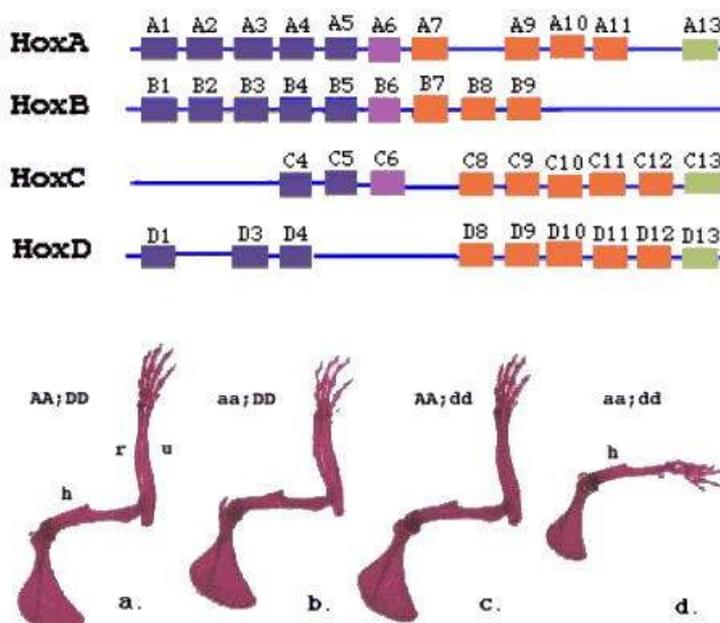
Le développement est dirigé par des gènes. Mais il s'agit là d'une affirmation incomplète. Les gènes sont les bases de l'hérédité et le début de toutes les fonctions biologiques, mais le développement a une origine plutôt épigénétique : la majeure partie de son déroulement découle d'interactions entre différents produits protéiques des gènes et l'environnement.

L'expression des gènes est extrêmement régulée (dans le temps et dans l'espace), et c'est la cascade des produits de ces gènes qui est responsable d'un développement correct. Au niveau le plus bas, les gènes effecteurs sont des gènes spécifiques de cellules ou de tissus qui effectuent les schémas basiques de développement. Les gènes régulateurs, ou facteurs de régulation transcriptionnels, contrôlent les gènes effecteurs. Ces gènes régulateurs ne sont pas tous connus, mais certains d'entre eux le sont assez bien, par exemple les gènes Hox ou homéotiques. Ils sont courts, environ 180 paires de bases, très peu variables, et rassemblés en clusters sur les chromosomes. On appelle ces clusters des homéobox : elles constituent en quelque sorte les mélangeurs à l'origine du développement. Les gènes Hox ont pour rôle de fournir des informations de position pendant le développement grâce à leurs schémas d'expression dans l'espace et dans le temps. Les concentrations des différents allèles hox dans les homéobox changent l'expression d'autres gènes, et notamment la succession de leur expression, ce qui détermine la nature et la taille des structures construites pendant le développement. La figure 51 (KRAKAUER 2004) montre ainsi comment certains allèles mutants portés par les gènes hox chez la souris provoquent des différences majeures de morphologie du membre postérieur.

Certaines mutations dans les gènes Hox peuvent purement et simplement provoquer la disparition d'une structure : son développement est omis lors de l'embryogénèse. On parle alors de réversion. C'est le cas par exemple pour la clavicule chez de nombreux Mammifères.

Figure 51 : Gènes Hox chez la souris (Krakauer 2004)

Mutations dans les gènes Hox, effets sur le développement des membres postérieurs chez la Souris



Des changements dans les niveaux d'expression des gènes hox ont pour résultat des modifications morphologiques, par exemple le degré de développement d'une caractéristique préexistante. Or, les duplications de gènes sont relativement fréquentes lors des divisions cellulaires. Lorsqu'elles s'appliquent aux gènes hox, les effets combinés d'un plus grand nombre de gènes transcrits peuvent modifier la taille d'une partie du corps. C'est de ce processus que sont issus les homéoboxs : chez les Vertébrés, on en compte quatre.

Les gènes dupliqués peuvent ensuite subir des mutations différentes, et acquérir chacun une fonction spécifique, et c'est ainsi que des modifications profondes de l'organisation du développement des organismes peuvent avoir lieu en peu de temps à l'échelle de l'évolution, comme c'est le cas lors de la domestication.

#### 2.4.4 Intérêt de la néoténie

Quelques modifications particulières de la séquence du développement ont été décrites sous le nom général d'hétérochronie. Ce terme désigne un glissement dans le processus de développement. On en connaît deux types : la pédomorphose produira un adulte montrant des caractéristiques juvéniles, tandis que l'hypermorphose est provoquée par la poursuite du développement d'un organe après le moment normal de son arrêt. La pédomorphose, qu'on rencontre plus fréquemment que son opposé chez les vertébrés, produit soit des jeunes géants (on parle alors de néoténie) soit de petits adultes (il s'agit de progénèse, comme par exemple chez la salamandre arbre).

Or, dans notre étude des effets de la domestication, nous avons mis en évidence un faisceau d'éléments typiquement juvéniles chez les adultes domestiques par rapport à leurs homologues sauvages. De fait, même si le mécanisme qui la sous-tend n'est pas totalement décrypté, la néoténie est le processus le plus reconnu dans le mode de mise en place du caractère domestique. En effet, tous les animaux domestiques montrent à des degrés divers une certaine rétention de caractéristiques juvéniles, qui s'explique au moins en partie par la sélection d'animaux dociles, aux réactions lentes et doués d'une perception amoindrie de leur environnement. Le critère sélectif déterminant semble être tout simplement la docilité, qui implique deux composantes : une aptitude à répondre à différents stimuli, d'une part, et une plasticité comportementale suffisante pour permettre les réponses attendues, qui seront renforcées, d'autre part. La facilité avec laquelle les animaux domestiques peuvent être entraînés à exécuter différentes tâches reflète un haut degré de docilité par rapport au caractère très stéréotypé des adultes sauvages (PRICE 1984). Les particularités du milieu domestique, où les ressources en nourriture et en eau sont garanties, réduit considérablement les avantages d'un potentiel agressif, et relâche donc la pression naturelle en faveur du développement de caractères agressifs et adultes.

Certaines précautions sont nécessaires, et on ne doit pas attribuer à la néoténie l'origine de toutes les modifications issues de la domestication qui peuvent lui correspondre. Une fausse néoténie peut être provoquée par l'abattage précoce de certains animaux domestiques, par exemple les bovins : une bonne part des troupeaux est souvent constituée de bêtes jeunes, qui n'ont pas encore complètement atteint leur niveau de maturité. Elles peuvent donc montrer un comportement en

moyenne plus typique des jeunes que les troupeaux sauvages, alors qu'en fait elles seraient capables d'atteindre un niveau de développement totalement adulte si on les laissait vivre suffisamment longtemps.

Mais ces précautions limitent assez peu le nombre d'observations qui reflètent l'impact de la néoténie sur les animaux domestiques. En particulier, on en retrouve de nombreuses traces chez le chien, qui n'est pas abattu précocement et chez qui par conséquent ce ne sont pas des artefacts.

Contrairement aux louveteaux, qui aboient et jappent relativement souvent, les loups adultes aboient rarement. Les aboiements fréquents des chiens adultes constituent un bon exemple de comportement néoténique accompagnant la domestication (PRICE 1999). Il en va de même pour les pertes d'inhibitions d'interactions et l'augmentation de fréquence des réponses de soumission telles que les gémissements. Les aboiements des chiens, qui sont des caractères juvéniles conservés à l'âge adulte et ont donc été sélectionné avec les autres caractères néoténiques, ont pu être spécifiquement renforcés par l'Homme pour bénéficier de leurs qualités de gardiens, d'autant plus que la sélection naturelle qui favorise les capacités de silence chez les prédateurs sauvages était relâchée.

Les caractères juvéniles ne sont pas seulement comportementaux, mais également physiques. Ces traits sont particulièrement frappants chez certaines races de chiens où ils ont été amplifiés. La figure 52 présente ainsi des jeunes et des adultes à la fois chez le loup et chez le chien. On constate que chez le louveteau comme chez le chiot on peut observer une mâchoire courte par rapport à la taille de la tête, donc une forme du crâne plus ronde, des yeux plus grands, des poils fins. On retrouve ces caractéristiques chez beaucoup de chiens adultes, alors qu'elles s'effacent chez le loup. De fait, il semble que chez les jeunes la différence soit déjà visible, avec des traits typiquement fœtaux. Lors de l'expérience menée sur les louveteaux et les chiots malamutes élevés par une louve adoptive (FRANK 1982), les soigneurs ont même présenté les chiots à plusieurs reprises à des vétérinaires car leur aspect, comparé à celui des louveteaux, leur semblait anormal, et ils craignaient qu'ils soient atteints d'hydrocéphalisme, de chondrodysplasie ou des deux.

Figure 52 : Caractères néoténiques chez le chien

<p>Louveteaux : crânes ronds, nez court, grands yeux, poils fins corps compact</p> 	<p>Loups : nez allongé, yeux plus petits en proportion, poil plus dur, corps longiligne</p> 
<p>Chiots : crânes ronds, nez court, grands yeux, poils fins corps compact</p> 	<p>Chiens : conservation du nez à tendance courte, des poils fins, des grands yeux, corps compact (variable selon les races)</p> 

Parmi dix races de chiens, dont le Berger Allemand, le Husky, le Cocker, le Bouledogue et certains terriers, une étude a conclu que les races qui avaient conservé le plus de comportements sociaux du loup étaient celles qui ressemblaient le plus au loup par leur aspect physique (PRICE 1999). Mais ce lien ne saurait être considéré comme arithmétique. Les adaptations néoténiques ne concernent pas de façon homogène le physique et le comportement de chaque espèce : certaines se sont « néoténisées » plus par leur aspect que par leurs attitudes, et réciproquement.

### **3. Bilan**

Bien que les facteurs d'isolement reproductif ne soient pas absolument incontournables, on constate dans les populations domestiques le déroulement de processus génétiques particuliers. Le génotype domestique est issu des effets combinés de la sélection artificielle, notamment pour une plus grande docilité, d'un processus de néoténie, qui favorise le maintien à l'âge adulte de caractéristiques comportementales juvéniles et donc plus contrôlables, et d'une persistance de la sélection naturelle, qui dans un contexte de surpopulation, favorise le développement de comportements sociaux originaux, plus adaptés.

Parmi les populations domestiques, on observe une perte primaire de diversité, notamment à cause de l'effet fondateur, de la consanguinité, de la dérive génétique et des effets des sélections naturelles et artificielles qui tendent à éliminer certains allèles peu favorables. Mais la diversité est par ailleurs augmentée par le brassage entre populations domestiques d'origines différentes, et la sélection de mutations dont le nombre tend à augmenter sous l'effet du stress lors des premières phases de domestication.

Ces mécanismes génétiques sont fondamentaux tout au long du processus de domestication, ils en constituent la singularité. Cependant, l'environnement joue un rôle indispensable dans l'apparition du phénotype domestique : des facteurs hormonaux in utero, puis zootechniques, climatiques et infectieux jouent un rôle non négligeable. Si l'on veut obtenir des populations réellement domestiques, le processus d'apprivoisement et la familiarisation à l'environnement captif doivent avoir lieu à chaque génération, pour chaque individu.



## TROISIEME PARTIE : PLACE DE LA DOMESTICATION DANS L'ÉVOLUTION

### 1. Définir la domestication

Il s'agit à présent d'exploiter toutes les données que nous avons pu rassembler dans les parties précédentes pour essayer de proposer des éléments de réponse aux diverses questions posées en introduction. Autrement dit, les éléments physiologiques, comportementaux et génétiques répertoriés jusqu'ici devront servir à dessiner le portrait global du phénotype domestique. Evidemment, les points évoqués ne pourront pas tous prétendre à un caractère nécessaire et, encore moins, suffisant. C'est l'ensemble d'entre eux qui constituera une définition de ce que peut être un animal domestique. Les mécanismes qui permettent le développement d'un tel animal font partie de la définition : nous avons évoqué, par exemple, le cas de l'éléphant, le phénotype obtenu semble bien domestique, mais dans la mesure où certaines phases du processus ne sont pas réalisées (en particulier la sélection et l'élevage des jeunes en captivité pour réaliser la familiarisation), il ne doit pas correspondre totalement aux critères que nous allons choisir. Jusqu'à présent, nous avons mené notre réflexion en optant aussi souvent que possible pour un point de vue interne à la domestication, en fait pour un point de vue plutôt animal. Mais en discutant les aspects spécifiques au problème de la définition, nous serons amenés à tenir compte de données et d'idées humaines, subissant l'influence des différentes cultures du monde. Ce sont là des éléments qui en fin de compte font partie de la définition de la domestication puisque la vision que les Hommes peuvent avoir d'une chose sur laquelle ils ont prise influe nécessairement sur son évolution.

#### 1.1 Une définition synthétique

Il semble opportun d'appuyer notre définition sur les deux principaux mécanismes qui permettent le développement du phénotype domestique. Il est le résultat de l'action conjuguée, d'une part, de bouleversements génétiques qui se produisent sur des générations et, d'autre part, de l'expérience acquise par chaque individu captif au cours de son ontogénie (PRICE 1999). Ces processus ont un caractère relativement continu, aussi est-il important de fixer un critère qui marque la fin de leur action, ou du moins le niveau au bout duquel elle a été suffisante pour justifier du terme d'animal domestique.

Le processus génétique aboutit à une diminution du taux d'hétérozygotie, et l'étude de l'ensemble des marqueurs génétiques aboutit à des résultats évoquant un goulot d'étranglement : un appauvrissement de la diversité, suivi par une croissance rapide de la population, avec une consanguinité non négligeable. La domestication est achevée quand la nouvelle population est isolée de l'espèce sauvage et que son élevage, l'organisation de son territoire et la fourniture de son alimentation est totalement sous le contrôle de l'homme (CLUTTON-BROCK 1992), qui a alors la possibilité de réitérer sur chaque individu une familiarisation particulière, qu'on a parfois appelée « apprivoisement ».

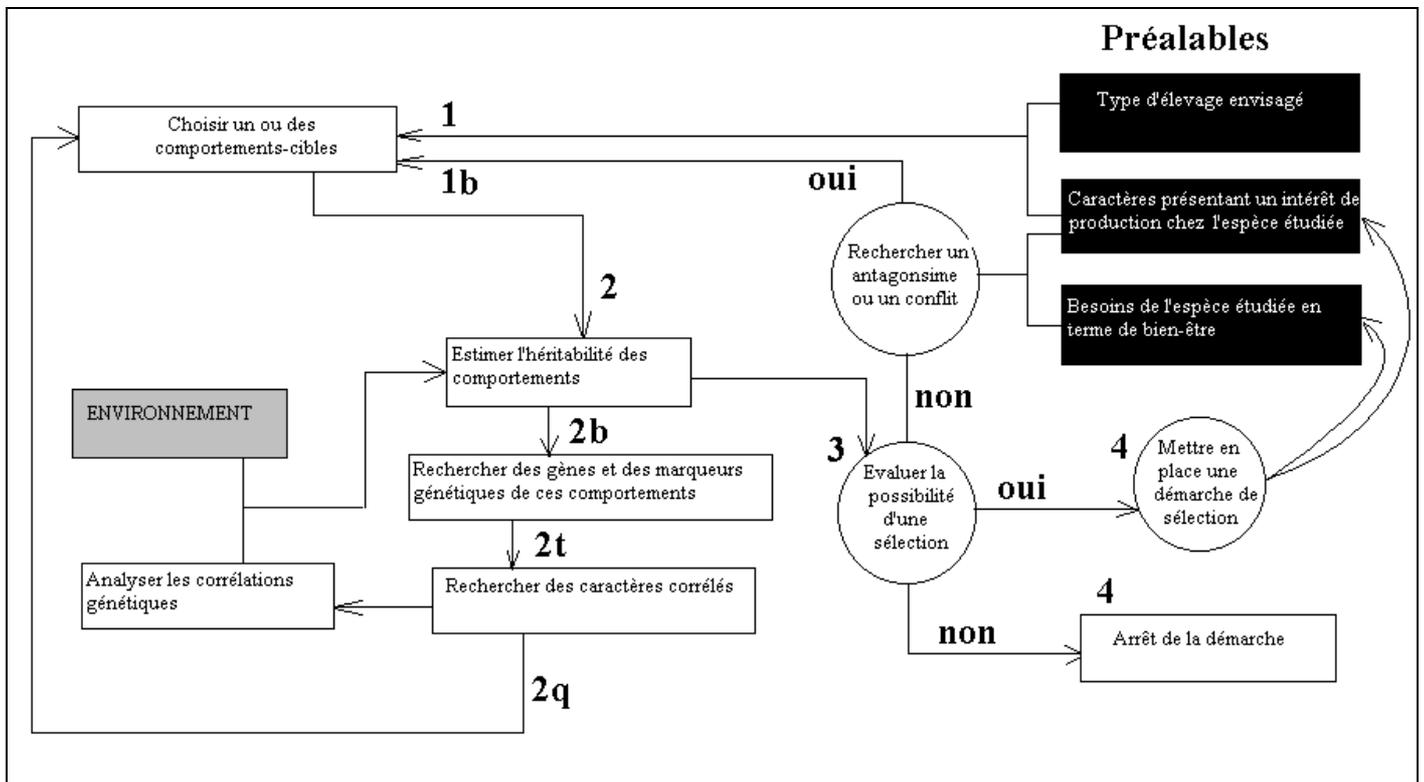
## 1.2 Apprivoisement et domestication

L'apprivoisement des animaux est le processus par lequel la tendance d'un animal particulier à fuir l'Homme est graduellement éliminée (KRETCHMER 1975). C'est un des premiers pas vers la domestication. Cependant, bien que ces deux termes correspondent à des processus proches, il existe entre eux une différence cruciale, un élément qui les rend presque contradictoire. En effet, l'apprivoisement s'applique à n'importe quel animal, de souche domestique ou de souche sauvage, en faisant référence à sa tendance première à fuir l'Homme, et qui est peu à peu effacée en usant de différents types de contraintes. Ces contraintes ne sont pas nécessairement violentes, on peut utiliser la force, mais aussi la ruse. Au contraire, lors de la domestication, il n'existe pas de tendance naturelle à fuir l'Homme, les animaux de souche domestique ont dans leur bagage génétique une aptitude à l'apprécier et, dès leur plus jeune âge, recherchent sa compagnie. Il n'y a pas de contrainte à imposer, il s'agit seulement d'empêcher qu'un isolement accidentel ne bloque la familiarisation naturelle des animaux domestiques à l'Homme.

Malgré cette contradiction, l'apprivoisement est bien nécessaire à la domestication, dans ses premières phases. Il faudra ensuite faire passer la population prélevée en milieu sauvage et apprivoisée vers une niche écologique incluse dans un environnement artificiel ou altéré. Le passage du temps est indispensable dans le processus de domestication puisque c'est un processus évolutif résultant d'une modification des équilibres entre pressions de sélection.

Ce processus, qui s'est fait spontanément lors des domestications anciennes, est assez bien connu, aujourd'hui. C'est pourquoi on peut pratiquer des domestications, et obtenir un résultat valable pour ce terme, en mettant en place un protocole de sélection sur des critères comportementaux. Certaines données concernant l'espèce cible sont nécessaires au départ. La figure 53 illustre les informations à établir avant et pendant le processus de sélection. Ils comprennent notamment des critères de bien être spécifiques à l'espèce : c'est la principale difficulté qu'on rencontre pour reproduire consciemment et rapidement le processus de domestication. Nous reviendrons sur la difficulté de l'évaluation du bien être animal, car c'est une question importante pour discuter de la domestication, et de la façon qu'a l'Homme de gérer d'autres espèces animales. Mais pour le présent, il nous faut nous concentrer sur le passage de l'état captif voire éventuellement apprivoisé à l'état domestique en suivant un protocole de sélection comportementale. La première phase nécessite de mettre en parallèle le type d'élevage envisagé ainsi que les nécessités de production avec les besoins de l'espèce en terme de bien être. On en déduit les traits de caractères qui conviennent pour rendre ces deux groupes de contraintes compatibles, et qui seront donc l'objet d'une éventuelle sélection. Dans un second temps, il faut évaluer l'héritabilité de ces comportements, autrement dit la part du génétique par rapport à l'environnement. La connaissance de leur support génétique, ou de celui de certains caractères qui s'avèrent liés au comportement recherché, et qui pourront donc servir de marqueurs, sera alors utile. La sélection peut alors commencer (NEWMAN 1994).

Figure 53 : Proposition de protocole de sélection pour des caractères comportementaux



C'est par ce type de schéma sélectif qu'on aboutit à une véritable domestication, qui implique l'exploitation et la sélection par l'Homme de la tendance naturelle d'une espèce animale à venir à lui et à tolérer son milieu de vie sans contradiction avec son propre bien être. Le critère d'utilité et de production fait partie intégrante de la définition, mais il faut préciser que, dans les premières phases, il peut être remis en cause et remplacé par un critère religieux (les premiers animaux domestiques ont pu être déifiés (DENIS 2003) dans certaines cultures).

### 1.3 L'animal domestique défini par des spécificités physiologiques et comportementales

Nous avons exprimé, dès le début de notre étude, l'objectif de mettre en évidence certains caractères qui pourraient servir de guide à un archéologue ou à un zoologue pour déterminer si un animal pouvait être ou non considéré comme domestique. L'aspect extérieur sera remarquable sur trois points principaux : des couleurs variables (souvent liées à la sélection comportementale), un aspect juvénile voire fœtaloïde conservé en partie à l'état adulte, des traits morphologiques lié à un intérêt de production (musculature développée sans intérêt locomoteur, mamelle développée, par exemple). Les données de l'anatomie pathologique, si elles sont disponibles, pourront mettre en

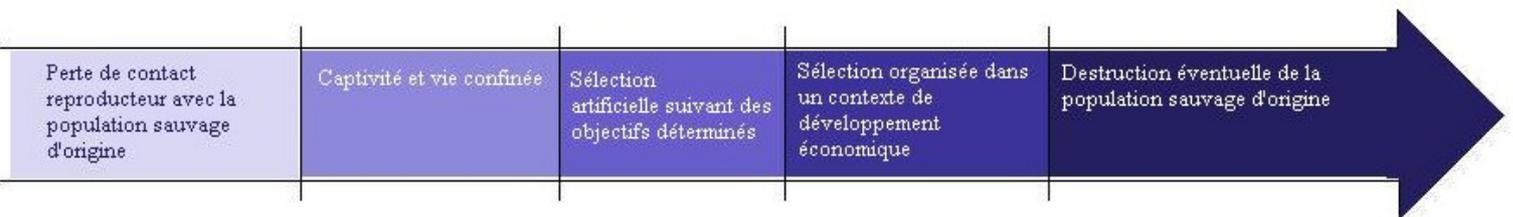
évidence une ossature plus fine et une diminution de la masse relative des surrénales, du cerveau, du cœur, de la rate, alors qu'au contraire le thymus et les intestins pourront être plus particulièrement développés. Sur animaux vivants, il sera possible d'effectuer quelques mesures biochimiques, notamment un profil de sécrétion de GH, d'hormones sexuelles ou de corticostéroïdes, qui seront respectivement plus hauts pour les deux premiers et plus bas pour les troisièmes dans le cas d'un animal domestique. Une étude comportementale pourra révéler une perte de sensibilité à l'environnement, que ce soit dans la saisonnalisation de la reproduction et de la mue, ou dans les comportements de méfiance vis-à-vis d'un prédateur ou d'un simple élément anormal de l'environnement.

#### 1.4 Degrés de domestication

Pour n'importe quelle population captive, la proximité au phénotype domestique peut être évaluée sur une échelle relative basée sur le degré d'adaptation aux circonstances environnementales auxquelles les animaux sont les plus susceptibles d'être confrontés.

Cependant, deux situations se distinguent clairement et correspondent à deux stades du processus. La première est généralement désignée sous le terme de « pastoralisme carnivore ». C'est, par exemple, le cas des populations traditionnelles dans le peuple lapon : les groupes suivent les troupeaux de rennes et en retirent ce dont ils ont besoin. L'exemple des Indiens d'Amérique et du bison est encore un peu moins avancé dans le processus : les Indiens ne suivaient pas les bisons lors des migrations, ils attendaient simplement leur passage. Ce premier stade établit un lien économique et culturel fort entre une espèce animale et une population humaine ; c'est une première étape pour amorcer une domestication, mais lorsque c'est véritablement le cas le processus se poursuit. Il franchit alors plusieurs autres étapes, moins distinctes, qui sont liées à la mise en place progressive d'une sélection artificielle et d'un élevage contrôlé. La figure 54 illustre cette progression.

Figure 54 : Stades de domestication



On a pu séparer ces étapes en cinq paliers (KRETCHMER 1975). Le premier concerne l'isolement : les animaux concernés par le processus ne doivent plus être mélangés au reste de la

population source pour la reproduction. Mais ceci n'implique pas qu'ils vivent en captivité. Ce sera l'étape suivante : les animaux sont plongés en milieu confinés et proche de l'Homme. Les processus d'adaptations inhérents aux situations de stress auront pu s'amorcer dès la première phase, voire avant même un contact direct avec l'Homme, mais ils se feront particulièrement sentir lors de cette étape. Le groupe d'animaux sera alors l'objet d'une sélection naturelle intense, ainsi que d'une sélection artificielle primitive, plus ou moins inconsciente. Les débuts réels de la sélection artificielle constituent la quatrième étape : les objectifs sont définis et économiques, l'Homme recherche certaines caractéristiques et organise des croisements, parfois même avec d'autres populations domestiques. Enfin, les dernières phases concernent des élevages très organisés, avec des développements planifiés à long terme, en parallèle avec la destruction éventuelle des homologues sauvages de la lignée.

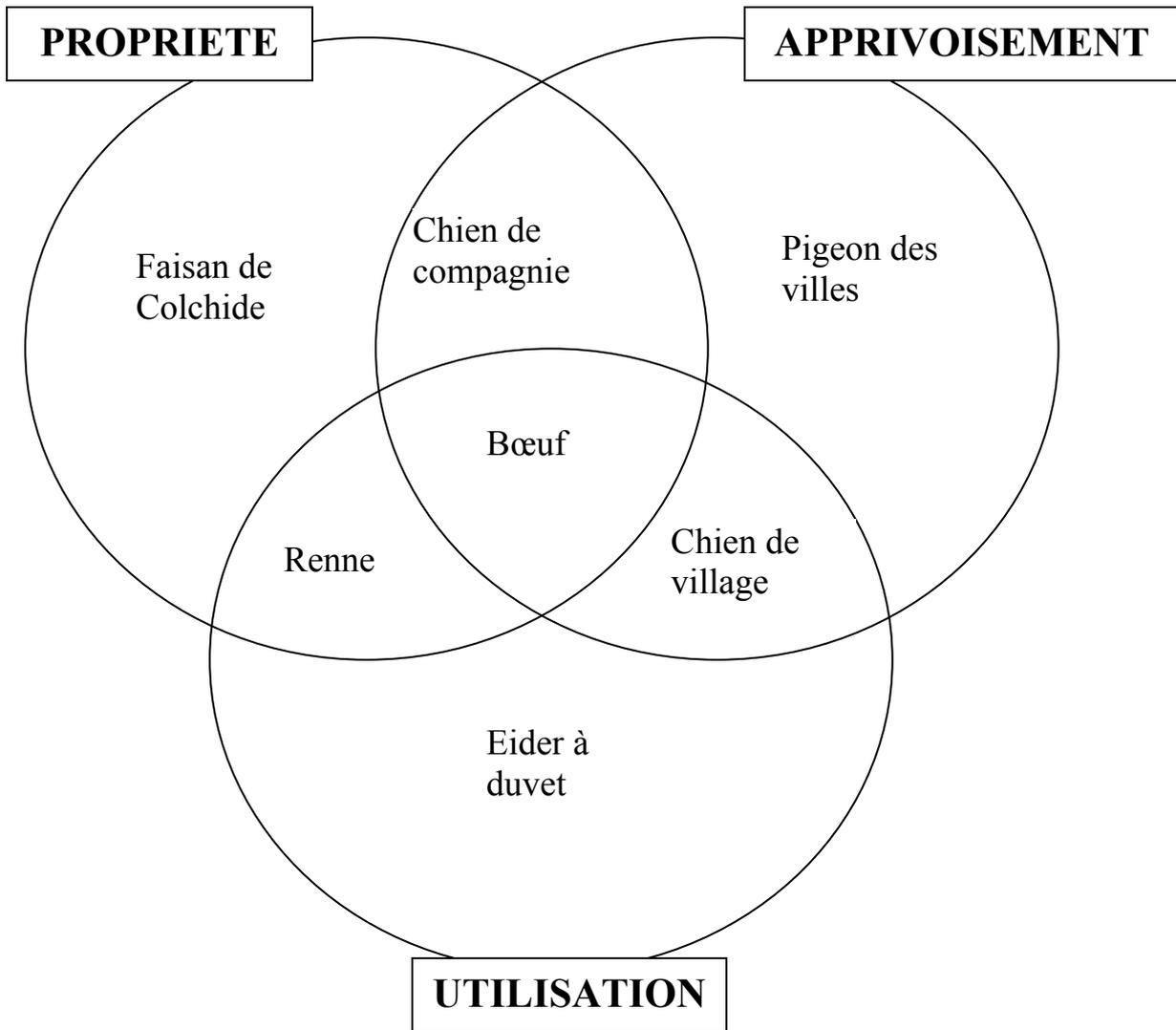
### 1.5 Aspects légaux de la domestication

Comme on vient de le décrire, la domestication implique l'introduction progressive des animaux dans le groupe humain. Certains auteurs ont même proposé de faire correspondre la réalisation de la domestication à cette entrée dans la structure sociale : le processus culturel de domestication commencerait donc quand les animaux sont incorporés dans la structure sociale de la communauté humaine et deviennent objets de propriété, héritage, achat et échange (CLUTTON-BROCK 1992). Les premiers stades sont faciles à définir, mais plus le processus avance, et plus cette imbrication des deux populations est forte, à tel point que l'animal domestique a nécessité la création d'un statut dans les sociétés humaines. Le cas le plus extrême est celui de l'animal de compagnie qui atteint dans certains groupes familiaux le même niveau social que ses membres humains. Il va sans dire que le statut des animaux domestiques peut varier considérablement d'une civilisation à l'autre, et que les subtilités à l'intérieur même de chaque culture ne manquent pas. Aussi, dans les usages, s'est-on souvent borné à attribuer le qualificatif de domestique à tout ce qui est élevé par l'Homme, pour englober les différentes phases et paliers que nous venons de citer. C'est l'orientation suivie par la législation française, bien que des débats soient en cours à ce sujet. Ils sont essentiels pour pouvoir statuer sur les cas de mauvais traitements ou encore sur l'autorisation de certaines pratiques traditionnelles comme la corrida. Pour le moment, la loi définit l'animal domestique par défaut, en posant que les espèces non domestiques sont celles qui n'ont pas subi de modification par sélection de la part de l'Homme (article R. 213-5 du code rural). Cette situation peut étonner d'autant plus que races et variétés, concepts évidemment domestiques, sont, eux, clairement définis (décret ministériel du 14/06/69).

Les différentes situations où peuvent se trouver placés des animaux auxquels on pourrait accoler le qualificatif de domestique sont nombreuses et complexes. SIGAUT (1988) a proposé de les organiser selon trois axes : le point de vue juridique (propriété / non propriété), le point de vue pratique (utilisation productive / non utilisation) et le point de vue comportemental (apprivoisement / non apprivoisement). Ces trois critères embrassent, à l'évidence, un champ qui va bien au-delà du statut domestique. Pour en rendre compte, nous avons réalisé la figure 55 où

nous avons placé quelques espèces d'après leur situation par rapport aux trois points de vue de SIGAUT.

Figure 55 : Triple aspect de la domestication (d'après Sigaut 1988)



A la confluence des trois cercles, se trouve le bœuf, position valable, plus largement, pour tout ce qu'on appelle bétail : il s'agirait là de l'état domestique dans sa forme la plus accomplie. Dans un mouvement centrifuge, on peut s'en éloigner en abandonnant l'un des trois points de vue positifs. On note alors que l'on peut opposer deux formes de l'espèce canine, l'une n'ayant plus de vocation à faire l'objet d'une utilisation productive (en admettant que la compagnie n'est pas une utilisation productive, ce qui se discute), l'autre n'ayant plus de propriétaire mais restant utile comme

détritivore et gardienne d'une communauté humaine qui la reconnaît comme telle. Quant au renne, une partie de sa population continue à vivre dans un état indiscutablement sauvage, ce qui n'empêche pas son appropriation par les lapons qui attestent celle-ci par des marquages. Il est assez facile de se convaincre que ces populations sont encore de statut domestique. Par contre, à la périphérie du schéma, figurent trois espèces qui ne se caractérisent plus que par un point de vue positif : l'eider à duvet n'est exploité que sous la forme d'une "cueillette", le faisan n'est que la propriété de celui qui va exploiter la chasse et le pigeon des villes n'est qu'un animal familier. Aucune de ces espèces n'est regardée comme véritablement domestique. Le statut domestique d'une espèce pourrait donc être relié à la coexistence d'au moins deux critères la caractérisant parmi trois possibles : propriété, utilisation productive et apprivoisement.

#### 1.6 Place de l'animal domestique dans le monde dit « naturel »

S'il est complexe d'essayer de définir le statut de l'animal domestique dans les sociétés humaines, cela l'est plus encore de le définir dans le monde naturel. En effet, l'intervention de l'Homme semble être un critère rédhibitoire qui suffit à invalider le caractère naturel d'un animal ou d'un processus. Cette constatation peut nous frapper, nous qui tentons justement d'étudier la domestication comme n'importe quel autre processus évolutif affectant des espèces animales. Et pourtant, pendant des années, les biologistes qui travaillaient sur des espèces domestiques ont eu une place un peu particulière, en marge de la « vraie » nature, presque de la « vraie » vie.

Cette place particulière a eu pour effet de provoquer un débat intense pour essayer d'établir une taxonomie des espèces ou des variétés domestiques. L'isolement reproductif existe, mais n'est pas insurmontable : des croisements sont possibles et donnent parfois des individus fertiles. Cependant, la rareté de ces croisements dans le cadre naturel, et sa cause première qui réside dans la séparation marquée des niches écologiques occupées respectivement par les branches domestiques et sauvages, ont pu justifier l'attribution d'un nom d'espèce différente pour chacune des branches (CLUTTON-BROCK 1992).

De fait, ces deux positions correspondent à deux points de vue sur le statut des espèces domestiques dans la nature. Ils ont coexisté, pour un résultat plus ou moins équivalent : on a pu considérer que les espèces domestiques étaient des écotypes locaux d'espèces sauvages, autrement dit des avatars sans valeur réellement significative de la « vraie » espèce ; au contraire, on a pu proposer de les voir comme des formes tout à fait différentes, mais extérieures à la nature, presque indépendantes des processus de la vie « spontanée ». Il est pourtant discutable de retirer tout caractère spontané à des processus dès lors que l'Homme intervient dans leur déroulement. Les processus évolutifs sont poussés par différentes formes de pressions et de contraintes. Dans la nature, il s'agit du climat, des prédateurs, des ressources en nourriture. Chacun de ces facteurs a un équivalent dans le cadre domestique. Le facteur déterminant dans le processus de domestication est le remplacement des facteurs génétiques et environnementaux qui conditionnent naturellement le choix des partenaires sexuels par la sélection humaine. Ce n'est qu'une forme d'évolution particulière si l'on considère l'Homme comme faisant partie de la Nature (HEMMER 1990).

Après tout, l'existence d'une vie animale naturelle en milieu domestique peut avoir lieu tout à fait spontanément : c'est le cas des espèces commensales, comme par exemple la souris. Alors, un

grand nombre des traits physiologiques et comportementaux qui définissent les espèces domestiques existent déjà. Quand on passe au niveau domestique, c'est-à-dire quand l'Homme est cette fois le partenaire actif de sélection (HEMMER 1990), on observe simplement une perte de sensibilité à l'environnement encore un peu accentuée.

Il apparaît donc que des données culturelles exercent une influence majeure sur la perception qu'ont les Hommes de la domestication, et par conséquent sur leur façon de l'étudier et de la gérer. Pour affiner notre proposition de définition de ce processus, il serait utile de consacrer quelque temps à examiner quelles ont pu être ces influences culturelles.

## **2. La domestication dans l'histoire de l'Homme : données géographiques, chronologiques et culturelles.**

### 2.1 Archéologie de la domestication : centres et périodes

Les figures 56 et 57 présentent des données générales concernant les centres de domestication de quelques espèces, ainsi que les périodes concernées. Ces périodes sont relativement larges, dans la mesure où les évaluations fournies lors des différentes études, et qui sont fondées sur des expérimentations diverses, proposent en conclusion des dates relativement différentes. Pour englober la période complète de la domestication d'une espèce dans tous les centres concernés, il faut donc proposer des intervalles de quelques milliers d'années.

Ainsi, on constate que les principales domestications ont eu lieu au Moyen Orient, (principalement en Mésopotamie, mais aussi en Turquie, en Mer Noire, à Chypre, en Egypte) et en Asie (Chine, et vallée de l'Indus au Pakistan). Cependant, il existe quelques exemples d'espèces domestiquées en Europe (lapin) et en Amérique (dinde, lama, cobaye). Les centres apparaissent relativement nombreux. Leur indépendance biologique est considérée comme avérée. Par contre, l'indépendance anthropologique reste difficile à prouver.

Figure 56 : Centres de domestication dans le monde pour quelques espèces

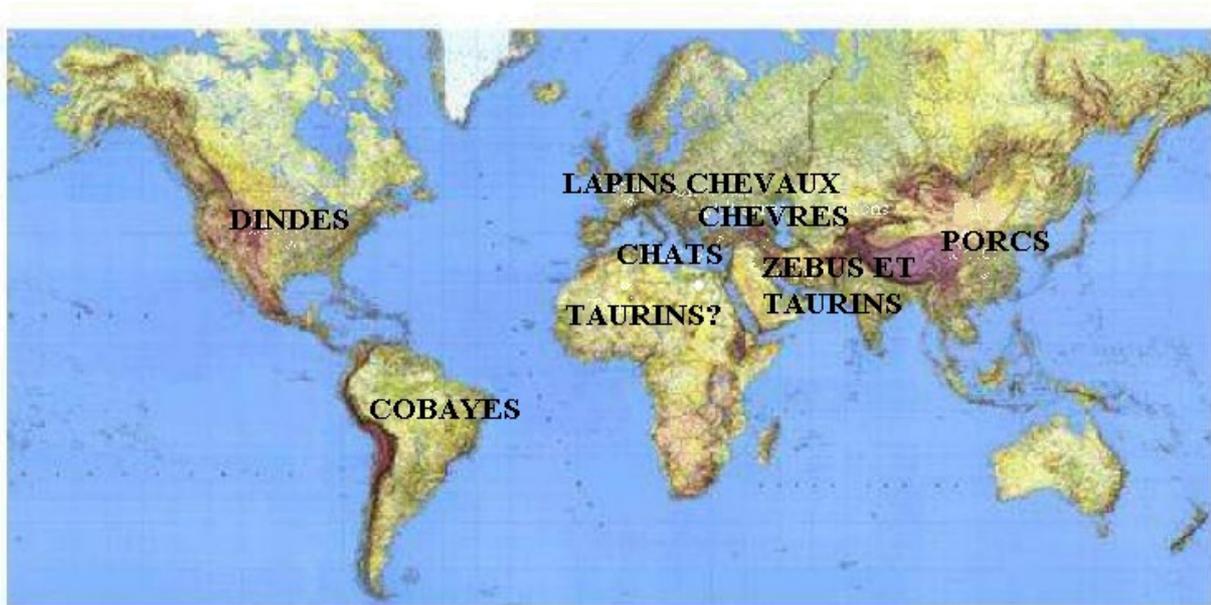
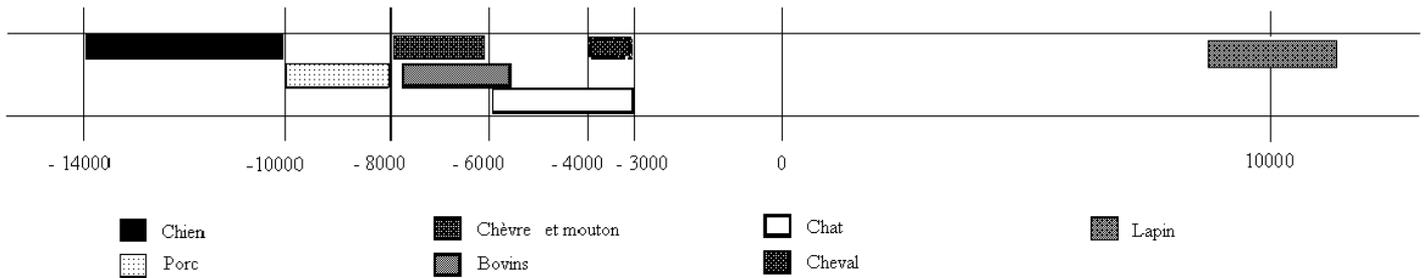


Figure 57 : Périodes de domestication dans le monde pour quelques espèces



On considère généralement que les domestications ont commencé environ 15000 ans avant JC. Le chien a été le premier animal domestiqué, puis ont suivi les animaux de production, porc, chèvre, bovins, entre 10000 et 6000 avant JC.

Les processus successifs de domestication ne se sont pas arrêtés à la fin de la préhistoire. Par exemple, le chat relève d'une domestication de l'époque antique (Egypte ancienne). La domestication du lapin a eu lieu en Europe au Moyen Age. Les processus de domestication sont donc toujours possibles, pourvu qu'ils soient consacrés à une espèce adaptée.

## 2.2 Visions culturelles de la domestication

### 2.2.1 Point de vue des cultures qui n'ont pas pratiqué la domestication

Certaines civilisations ou cultures humaines ne sont pas entrées dans un processus de domestication. L'apprivoisement existe parfois à un niveau limité, mais les phases successives que nous avons évoquées dans les paragraphes précédents n'ont pas été franchies. Certaines influences climatiques ont été évoquées, en particulier la thèse selon laquelle les milieux tropicaux et l'abondance de nourriture qu'ils fournissent n'étaient pas suffisamment propices au développement d'un besoin susceptible de mener à une domestication animale ou même végétale. Mais ces théories sont actuellement peu suivies (VIGNE 2003) et les chercheurs s'accordent plus sur des facteurs anthropologiques inhérents au stade de développement culturel.

Des sociétés humaines qui vivent sans espèces animales domestiques se retrouvent dans plusieurs zones du monde, principalement l'Afrique tropicale (pygmées) et méridionale (bushmen), l'Amérique amazonienne (Guaranis, Tupis, Yanomamis) et l'Australie (aborigènes). Ce sont généralement des groupes de chasseurs-cueilleurs. On constate que dans ces sociétés le rapport hiérarchique entre hommes et animaux n'existe pratiquement pas : ils ont plutôt une vision égalitaire entre les deux, ce qui ne permet évidemment pas la mise en place des relations sociales dont nous avons parlé. Ainsi, les chasseurs après avoir tué leurs proies pratiquent auprès d'elles des rites d'excuse et d'explication, pour éviter des représailles éventuelles du groupe des animaux. L'apprivoisement lorsqu'il existe est alors exclusivement réservé aux animaux statutaires (c'est-à-dire qui confèrent à leurs propriétaires un statut plus élevé dans la société) ou de compagnie ; il s'agit souvent de formes « de compensation », qu'on entretient pour qu'elles intercèdent, dans le même but de pardon pour l'abattage d'autres représentants de leurs espèces (DIGARD 2003).

On constate que l'influence des visions culturelles de l'animal peut être déterminante pour l'existence ou le développement de la domestication. Le rôle de l'Homme dans sa mise en place reste déterminant : il peut la refuser.

Cependant, il serait illusoire de s'attacher longtemps aux civilisations qui ne pratiquent pas la domestication lorsque c'est ce phénomène que l'on cherche à étudier. Biologiquement parlant, elles ne représentent pas le courant principal de l'évolution, leur existence seule peut être significative. C'est plutôt dans les influences culturelles des civilisations fondées précisément sur la domestication qu'on trouvera les éléments que nous recherchons.

### 2.2.2 Langue et littérature : images de la domestication

Pour évaluer la vision traditionnelle de l'animal domestique dans les cultures occidentales, par exemple, et dans la nôtre en particulier, il peut être intéressant de s'appuyer sur les expressions et les citations qui émaillent notre langue. C'est ainsi qu'a été menée une étude particulièrement riche qui s'attachait à répertorier dans le patois normand les expressions relatives aux animaux, en particulier domestiques par rapport aux sauvages (BELLON 2003). Le même travail a été prolongé en vieux français.

Les résultats sont d'autant plus intéressants qu'ils sont paradoxaux. En effet, alors que notre culture s'est développée grâce à l'agriculture et à l'élevage, et en dépit du fait que ces deux activités aient fait vivre une grande partie de la population pendant des centaines d'années, les expressions relatives aux animaux domestiques sont en majorité péjoratives.

Ainsi, 32% des données recueillies concernaient des animaux domestiques, sachant que l'abeille, dont le statut domestique ou sauvage reste discutable, était décomptée à part, pour vingt autres pour cent. Les animaux domestiques les plus souvent cités étaient le porc, le chien et le chat et, paradoxalement ces animaux domestiques étaient envisagés sous des aspects évoquant la sauvagerie : la sexualité, les poils, le désordre, la saleté, l'ensauvagement.

Le chien et le porc apportent souvent un caractère dépréciateur à l'objet auquel ils sont associés : on peut citer par exemple l'églantier, décrit sous le nom de rose des chiens ou de rose à cochon pour le rabaisser par rapport au rosier. Même en évoquant les qualités des chiens par exemple, les expressions le mettent en scène justement dans les conditions où il en est dépourvu. Ainsi, « caleux comme un quien d'cu'é », c'est-à-dire fainçant comme un chien de curé, qui n'accomplit pas de travail de garde ou de berger. « Noble comme les quatre quartiers d'un chien » est évidemment ironique.

Ce caractère péjoratif associé au chien est retrouvé dans d'autres langues et d'autres cultures (islam par exemple, ou encore langue anglaise, notamment avec « bitch », les connotations sexuelles et injurieuses de la chienne se trouvant en français aussi). La louve, au contraire, a une image de mère généreuse comme le suggère le mythe de la fondation de Rome.

Une comparaison du chien et du loup dans les occurrences d'expression en vieux français montre le premier comme symbole d'un état de domesticité négative, de dépendance, un gardien mais pas très courageux, son existence est synonyme d'une vie pénible ; le second est un personnage sauvage, solitaire, expérimenté, habile, rusé. Ainsi, les expressions sont révélatrices d'un assujettissement et d'une infériorité pour l'un, et d'une valorisation pour l'autre.

Les autres animaux participent à des expressions de nature différente, rarement des expressions caractérisant une valeur ou une non-valeur, des qualités ou des défauts. Aussi, la tendance que nous venons de décrire se retrouve-t-elle moins. Le bétail, par exemple, est plutôt décrit par un très large éventail de termes techniques, presque jamais péjoratifs. Le cheval, également, est relativement valorisé, en particulier en association avec sa valeur militaire qui lui a conféré un caractère noble par excellence. Mais on constate que, dans ce cadre, le caractère domestique n'est plus en cause, ce n'est pas lui qui confère la qualité.

On déduit de toutes ces données que malgré l'importance de la domestication pour notre culture, elle n'est pas synonyme de qualité. Sa dépréciation du caractère domestique est essentiellement liée à la soumission qu'elle implique.

Par ailleurs, on peut considérer quelques citations ou références bibliographiques un peu plus tardives, et même à vocation scientifique. On constate que les premiers zoologistes, comme les dictionnaires du dix-neuvième siècle, continuent de propager cette vision négative de la domestication. Ainsi, Linné se dit « dégoûté » par les espèces cultivées (DIGARD 2003). De même, Buffon décrit la « domesticité » comme un facteur de « dégénération » (BELLON 2003).

Cette idée selon laquelle une espèce sauvage, en devenant domestique, perdrait en qualité et deviendrait une sorte de monstre dégénéré a bizarrement été citée et re-citée à de très nombreuses reprises et l'est encore aujourd'hui. Le dictionnaire de l'Académie française de 1835 donnait la définition suivante au terme de « domesticité » : « Se dit aussi en parlant des animaux qu'on parvient à apprivoiser par opposition à ceux qui demeurent à l'état sauvage. La plupart des animaux dégénèrent dans l'état de domesticité. »

Le dictionnaire Littré quant à lui définit le même mot comme « L'état de dépendance, de servitude dans lequel vivent, relativement à l'homme, les animaux qu'il entretient et modifie pour ses besoins ou ses plaisirs. » Enfin, le Nouveau Dictionnaire de la Langue Française, douzième édition de 1848 par Noël et Chapsal donne à l'adjectif « domestique » le commentaire suivant : « Se dit des animaux par opposition à la liberté pour laquelle la nature les avait créés » (BELLON 2003).

Les traditions culturelles dans les sociétés occidentales donnent donc de la domestication une image négative fondée sur trois critères : un animal domestique est répugnant par sa soumission et son caractère dépendant, il apparaît comme biologiquement dégénéré et il n'est plus conforme à son état « normal » qui est le fait de la Nature.

### 2.2.3 Domestication, la théorie de la dégénérescence et de l'exploitation abusive

Dans la mesure où de telles influences culturelles sont susceptibles de modifier profondément les définitions de la domestication qu'on peut proposer, il convient d'examiner les tenants et les aboutissants pour essayer que la nôtre, qu'on a voulu centrée sur l'animal et relativement indépendante des a priori humains, n'en subissent pas trop les conséquences.

#### 2.2.3.1 Données évoquant une dégénérescence

Les observations sur lesquelles s'appuient les biologistes qui décrivent la domestication comme une dégénérescence sont liées de façon très proche avec les particularités physiologiques et comportementales que nous avons décrites dans la première partie. Mais leur portée dépend très largement du parti pris qu'on peut avoir de cibler ou non les tendances les plus extrêmes, qui existent assurément.

Ainsi, on ne compte plus en médecine vétérinaire les tares liées à la sélection de certaines particularités morphologiques des animaux domestiques, dont le chien : on observe, par exemple, des problèmes respiratoires chez les chiens brachycéphales, des problèmes de hanches chez les grands chiens, ou encore une tendance à l'hydrocéphalie chez les chiens de très petite taille. De même, chez la dinde, une sélection à long terme destinée à augmenter les pectoraux des oiseaux a abouti à la production de mâles incapables de s'accoupler (NEWMAN 1994).

Ces dysfonctionnements sont liés à la fois au type d'élevage, qui implique une reproduction relativement intensive et consanguine susceptible de faire apparaître des tares récessives, et au mode de vie domestique. En effet, celle-ci implique une perte de possibilités d'expression de

certains comportements que nous avons déjà cités (recherche de nourriture et d'abri, isolement reproductif, évitement des prédateurs). Parallèlement, l'hyperdensité y est fréquente, et tend à faire exprimer des comportements particuliers et néfastes. Ainsi, on peut citer beaucoup d'exemples de comportements déviants chez le poulet (arrachage de plumes), chez la dinde (sexualité des mâles déviée vers des objets plutôt que vers les femelles) (KRETCHMER 1975), ou encore chez le porc (cannibalisme des porcelets).

Ces éléments ont été résumés par cette double constatation : la domestication est susceptible de causer une désintégration alarmante des caractéristiques comportementales les plus précieuses, et une exagération tout aussi alarmante des moins souhaitables. Suite aux résultats obtenus sur ses renards sélectionnés, Belyaev a tiré des conclusions similaires (BELYAEV 1975 et 1982) : il a décrit ses observations comme un développement progressif parmi les renards familiers de troubles neurologiques et d'altérations du comportement. Il conclut que la sélection pour un comportement amical, en amenant des modifications profondes, hormonales et comportementales, provoque l'émergence de nouvelles formes en déstabilisant l'ontogenèse créée originellement par une sélection stabilisante, naturelle. C'est le concept de la « sélection déstabilisante » ou « sélection du déséquilibre » qui, selon lui, caractérise la domestication.

### 2.2.3.2 Mal-être des animaux domestiques

Cette vision déstabilisante, voire destructrice de la domestication a servi de base à l'argumentation de groupes de pensées qui réproouvent de ce fait la pratique de l'élevage. Leurs idées, qui prêtent largement à controverse, peuvent être passées en revue pour orienter notre discussion sur la domestication.

Ces détracteurs se fondent sur deux points principaux : le premier s'attache à la « destruction » par l'Homme d'une espèce naturelle en équilibre. En soi, ils s'opposent à ce « gâchis » d'espèce. Ils l'attribuent à un développement intensif des élevages qui se produit trop rapidement, plus rapidement que les adaptations génétiques des populations (COPPINGER 1983).

Par ailleurs, ils avancent que, non contente de déstabiliser une espèce, la domestication a pour effet de faire souffrir chacun des animaux concernés : il s'agit là de défendre le bien-être animal en refusant unilatéralement la captivité et la domestication. Bien sûr, la législation actuelle ne nie pas la possibilité de dérive des modes d'élevage susceptibles de nuire au bien-être animal, et a prévu des limites pour essayer de le protéger. La difficulté réside dans la détermination des besoins réels des animaux, sans subir trop d'influence de notre point de vue humain. Pour cela, il a été décidé de contrôler les « cinq libertés » : pas de faim, de soif ou de malnutrition ; nécessité d'un abri et d'une aire de repos ; pas de douleur, de blessure ou de maladie ; liberté d'exprimer un comportement normal d'espèce ; pas de peur ni de détresse. Une liste d'indicateurs a été définie, à savoir l'espérance de vie, le succès reproductif, les changements de poids, l'incidence des maladies, la fréquence cardiaque, des mesures des fonctions surrénaliennes et de l'efficacité du système immunitaire, l'évaluation des comportements (NEWMAN 1994).

Mais les détracteurs les plus extrêmes de la domestication et de l'élevage refusent d'accorder un quelconque crédit à ce système. Tout d'abord, ils soutiennent que les animaux, privés de leur liberté et de leurs activités traditionnelles, sont condamnés à l'ennui, qui constitue une souffrance inacceptable. Par ailleurs ils n'admettent pas que l'homme soit celui qui décide quelles conditions

sont acceptables pour les animaux et quel niveau d'inconfort des derniers doivent endurer à cause des besoins et des priorités humaines (COPPINGER 1983).

L'avis d'experts tels que les éthologues, les vétérinaires ou les experts médicaux ne leur semble pas suffisant, même si leur travail a quelques aspects positifs tels que l'augmentation de la résistance aux maladies, une production supérieure nécessitant moins d'animaux ou une meilleure connaissance des besoins de chaque espèce (COPPINGER 1983). En effet, les conséquences des biotechnologies ont aussi des côtés néfastes comme nous avons pu le suggérer précédemment, notamment la prolifération d'animaux défectueux génétiquement et la perte de diversité génétique. De fait, certains courants extrémistes considèrent que les experts en bien-être animal sont « des hypocrites car ils cautionnent l'assassinat en masse d'animaux pour la consommation humaine à la simple condition que les animaux soient traités aussi humainement que possible » (BUDIANSKY 1994). Les vétérinaires et les chercheurs en médecine seraient tout autant à blâmer car ils permettent par leurs travaux le fonctionnement et le maintien de ce système. La figure 58 illustre par exemple des techniques mises en place pour contrebalancer certains comportements déviants et qui sont source de souffrance pour l'animal.

Figure 58 : Pratiques contraires au bien-être liées à la domestication : coupe des dents et de la queue chez le porcelet



Ces constatations provoquent la colère de certains défenseurs des droits des animaux, qui refusent en bloc tout un système de valeurs qui leur est lié de près ou de loin, et l'on peut lire des diatribes virulentes selon laquelle la domestication reviendrait à un emprisonnement de la vie dans un environnement non naturel. Elle ferait partie d'une dérive générale qui soumet la vie au système industriel et subordonne les droits individuels et l'autonomie à des objectifs d'efficacité et de productivité en faisant de l'animal un artefact humain (BUDIANSKY 1994). Cette vision a pu être

exprimée de la façon suivante : « La domestication est l'une des voies empruntée par l'Homme pour transformer en fonction de ses besoins, le monde et en particulier le monde vivant » (BUDIANSKY 1994). Elever des animaux devrait alors être pratiquement considéré comme un crime, un crime contre le règne animal et contre des choses fort diverses, depuis le Droit en général jusqu'à la Nature en passant par notre Mère la Terre, les peuples indigènes, l'environnement, les progrès spirituels, la démocratie inter espèces et la biodiversité (sic).

### 2.2.3.3. Destruction du monde sauvage

Il est évident que, de ce point de vue, la domestication est un élément néfaste pour l'ensemble du monde animal dans le sens où elle a permis le développement d'un système qui détruit un grand nombre des espèces qui n'en font pas partie.

Tableau IX : Disparitions récentes d'espèces (Liste Rouge, Union Internationale pour la Conservation de la Nature)

Classe	Esp. éteintes	Eteintes à l'état sauvage	Sous-total	En voie d'extinction	Menacées	Vulnérables	Sous-Total
MAMMALIA	73	4	77	162	352	587	1101
AVES	129	4	133	179	345	689	1213
REPTILIA	21	1	22	64	79	161	304
AMPHIBIA	34	1	35	413	729	628	1770
CEPHALASPIDOMORPHI	0	0	0	0	1	2	3
ELASMOBRANCHII	0	0	0	9	19	38	66
HOLOCEPHALI	0	0	0	0	0	0	0
ACTINOPTERYGII	81	12	93	161	140	429	730
SARCOPTERYGII	0	0	0	1	0	0	1
ECHINOIDEA	0	0	0	0	0	0	0
ARACHNIDA	0	0	0	0	1	9	10
CHILOPODA	0	0	0	0	0	1	1
CRUSTACEA	7	1	8	56	79	294	429
INSECTA	59	1	60	47	120	392	559
MEROSTOMATA	0	0	0	0	0	0	0
ONYCHOPHORA	0	0	0	3	2	4	9
HIRUDINOIDEA	0	0	0	0	0	0	0
OLIGOCHAETA	1	0	1	1	0	4	5
POLYCHAETA	0	0	0	1	0	0	1
BIVALVIA	31	0	31	52	28	16	96
GASTROPODA	260	12	272	213	193	472	878
ENOPLA	0	0	0	0	0	2	2
TURBELLARIA	1	0	1	0	0	0	0
ANTHOZOA	0	0	0	0	0	2	2
<b>TOTAL</b>	<b>697</b>	<b>36</b>	<b>733</b>	<b>1362</b>	<b>2088</b>	<b>3730</b>	<b>7180</b>

Le tableau IX présente un bilan numérique des extinctions récentes d'espèces dans l'ensemble du monde animal. L'UICN en cite près de sept cents. Ces statistiques concernent toutes les disparitions d'espèces avérées depuis le début des recherches, les premières répertoriées pouvant

dater du dix-septième siècle. Or, on considère qu'une espèce de Mammifère disparaît spontanément, sans intervention de l'Homme, tous les 140 ans (COPPINGER 1983). En trois siècles et demi, le tableau en répertorie 73, ce qui correspond à une tous les cinq ans.

Pour les détracteurs du système domestique, ces extinctions sont des exemples de la destruction par l'Homme de l'environnement qui jusque là convenait à ces espèces. Ils considèrent que l'Homme est à l'origine de milliers d'extinctions qui auraient pu être évitées si l'humanité avait fait preuve d'un peu plus d'attention et d'effort moral. Ces courants de pensées mettent sur le même plan le développement de l'élevage et des dégradations directes de l'environnement comme la chasse et la pêche de gigantesques quantités d'animaux, la pollution et l'abandon de déchets toxiques. C'est un point de vue qu'on pourrait appeler « environnementalisme ». Il affirme que si l'humanité persiste à agir de façon égoïste et à se fonder sur des raisonnements à court terme, la dégradation de l'environnement va se terminer par un cataclysme contre-nature.

On retrouve dans ces propos et dans ce qu'implique un tel point de vue le présupposé récurrent que nous avons vu dans les paragraphes précédents et qui complique tellement la tâche du biologiste qui voit intervenir l'homme dans l'objet de son étude : « la Nature- vraie, donc sauvage – est sereine et parfaite, alors que tout ce que l'Homme touche est artificiel, pollué, voire détruit. » Il serait intéressant de remettre volontairement ce présupposé en cause, et de s'affranchir autant que possible des influences de notre culture, pour examiner un autre point de vue. Par opposition à l'« environnementalisme », qui attribue l'évolution actuelle des espèces à l'influence essentielle des volontés parfois irresponsables de l'Homme, il a été appelé « évolutionnisme ».

### **3. Le point de vue évolutionniste**

Ce point de vue s'appuie sur un certain nombre de données concernant le déroulement des domestications traditionnelles qu'il semble utile de rappeler ici.

#### **3.1. Les débuts de la domestication**

##### **3.1.1 Le besoin humain**

Le premier sine qua non pour une domestication réussie est un besoin de l'Homme qui ne peut être satisfait que par le contrôle, la protection et l'élevage d'une population animale.

Les besoins peuvent être alimentaires, vestimentaires mais aussi religieux (cela a pu être le cas pour le poulet et la dinde) ou encore mécanique (force de portage ou de traction). Le chat et le furet correspondent probablement au besoin de défendre les maisons et les greniers des rongeurs (VIGNE 2003).

Mais le besoin seul est insuffisant : les Indiens d'Amérique, par exemple, n'ont jamais domestiqué le bison à cause de leur vie nomade et de leur incapacité à conserver suffisamment de fourrage pour les faire survivre tout l'hiver. Des raisons technologiques peuvent constituer donc des

barrières. Comme on l'a vu pour les peuples chasseurs-cueilleurs, l'obstacle peut également être de nature culturelle.

Pour résumer en quelques mots, il faut un besoin humain pour que la domestication ait pleinement lieu, mais ce besoin n'a pas forcément été un besoin alimentaire, avec un objectif agricole. Le besoin spirituel a pu avoir un impact tout aussi fort. Si le besoin humain est nécessaire, il faut noter qu'on n'en conclut pas pour autant qu'il est suffisant.

### 3.1.2 Des prédispositions nécessaires

Les chercheurs qui se sont intéressés à l'histoire des domestications ont remarqué que même à l'âge moderne où les mécanismes sont relativement maîtrisés, le développement de nouvelles espèces domestiques semble retardé par une tendance à préférer quelques espèces, dont l'importance sur Terre augmente (PRICE 1984).

Le nombre relativement réduit d'espèces concernées par la domestication par rapport à la quantité d'espèces existantes peut intriguer, et l'on peut se demander si le facteur limitant est humain (les besoins de l'espèce humaine en nouvelles espèces domestiques pouvant être réduits) ou si seules certaines espèces sauvages possèdent les prédispositions nécessaires pour être domestiquées.

Pour répondre à cette question, il faut faire la synthèse de plusieurs sources de données. Tout d'abord, l'archéologie a montré l'existence de tentatives de domestication s'étant soldées par des échecs. On peut citer par exemple des essais en Amérique du Nord sur des ours et des rats-laveurs, ou encore sur des gazelles, des ibexs et des hyènes en Egypte. Cela démontre que l'intention humaine, si elle est nécessaire, ne suffit pas : des prédispositions à être domestiqués sont indispensables chez les animaux. C'est le paradoxe du commencement, le comportement domestique est ce qui rend la domestication possible.

On a montré que le besoin humain était nécessaire, ainsi que des prédispositions animales. Quelques données expérimentales viennent nuancer cette conclusion. Ainsi, une étude menée sur seize espèces et sous-espèces de petits Félidés (CAMERON-BEAUMONT 2002) a visé à rechercher parmi toutes ces branches l'existence d'une prédisposition importante à la domestication, à savoir la familiarité à l'Homme. Elle a constaté que ce caractère était largement répandu à travers de tout le taxon des petits Félidés, et n'était pas spécialement concentré dans les espèces les plus proches du chat domestique. La domestication de *Felis ornata* parmi les félidés est donc plus probablement le résultat de circonstances géographiques, historiques et culturelles (notamment sa présence dans le royaume de Haute Egypte), plus que la conséquence d'une aptitude particulière de cette espèce à l'appivoisement.

On est donc amené à conclure qu'un processus de domestication ne peut être amorcé que s'il est poussé par un besoin humain, dans des circonstances culturelles adéquates, et qu'il concerne une espèce animale présentant des prédispositions pour entrer dans ce processus.

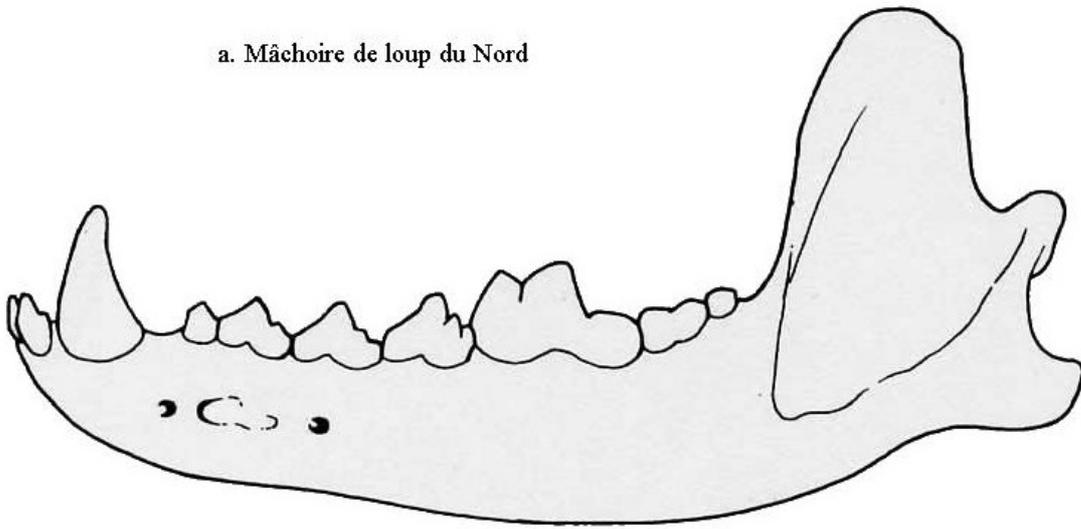
Beaucoup de chercheurs se sont attachés à déterminer quelles sortes de prédispositions facilitaient la domestication.

Les observations réalisées lors de l'étude des conséquences de la domestication sur les structures cérébrales mettent en évidence une particularité : la domestication s'est de préférence produite sur des variétés ou des sous-espèces peu évoluées, peu spécialisées. On peut citer l'exemple des chiens issus des loups du sud, celui des chats issus des chats du nord-est africain, et celui des porcs qui descendent de formes primitives de sangliers dont on ne trouve plus de représentants que dans certaines îles d'Indonésie (*Sus celebensis* ou sanglier des Célèbes). La progression lente de ces populations primitives, chez lesquelles peu de changements se sont produits depuis près d'un demi million d'années, apparaît dans chacun de ces cas comme une pré-adaptation à la domestication. Pour certains auteurs, il semble évident que ce caractère peu spécialisé, plutôt polyvalent, correspond à des formes néoténiques. Ils s'appuient sur des observations archéologiques, en particulier des restes osseux. La taille du crâne est souvent mesurée, et l'on constate que les populations qui ont servi de source aux premiers animaux domestiques montraient déjà une taille de crâne inférieure à celle des souches restées sauvages de nos jours. De même, l'ossature plus fine typique des animaux néoténiques est retrouvée dans ces populations peu spécialisées. Ainsi, comme on peut le voir sur la figure 59, les mâchoires des loups du Sud présentent, à un certain degré, les caractères spécifiques des chiens : des carnassières réduites en taille ou encore un processus coronoïde plus découpé.

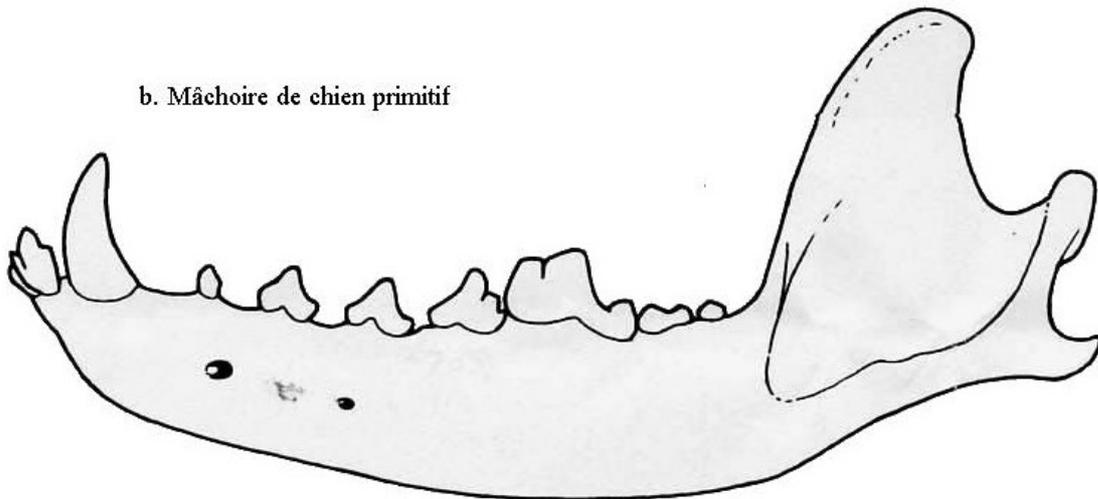
Bien qu'on ne puisse le prouver de façon rigoureuse, il faut donc envisager la possibilité que les premiers animaux domestiques aient déjà été néoténiques. Le processus de domestication aurait alors été permis par leur comportement plus familier, plus susceptible d'être synchronisé avec ceux d'autres espèces et leur tendance spontanée à réclamer des soins.

Figure 59 : Mâchoires de loups du Sud, de loups du Nord et de chiens (Hemmer 1990)

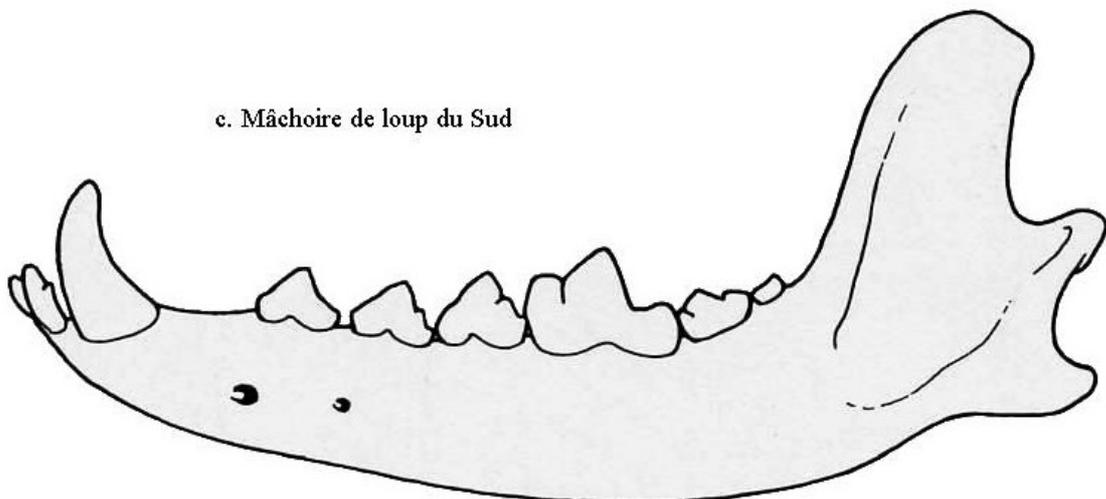
a. Mâchoire de loup du Nord



b. Mâchoire de chien primitif



c. Mâchoire de loup du Sud



Les caractéristiques physiques que nous venons d'évoquer (taille du crâne, épaisseur de l'ossature) ne sont pas à proprement parler des prédispositions à la domestication. Elles le sont uniquement dans la mesure où elles sont liées à des particularités comportementales qui, elles, trouvent une application directe lors des premières étapes de la domestication. De fait, la plupart des prédispositions décisives seront effectivement comportementales, et elles ont été étudiées en détail. Le tableau X les récapitule intégralement (PRICE 1999). Il faut cependant citer quelques particularités physiologiques qui peuvent en sus favoriser la domestication. On peut citer par exemple la résistance aux effets néfastes de la consanguinité, notamment la perte d'efficacité reproductive, et la sensibilité alimentaire (les espèces exigeant un régime spécifique sont moins aptes que les omnivores à être domestiquées). Ces préadaptations sont devenues un peu moins importantes de nos jours, du fait du développement de techniques de remplacement (IA, transferts d'embryons, meilleur rationnement, sevrage artificiel des jeunes). De nouvelles espèces peuvent donc se développer en captivité plus rapidement et plus économiquement.

Tableau X : Prédispositions comportementales à la domestication (d'après Price 1984)

	Caractéristiques favorables	Caractéristiques défavorables
Structure du groupe	Grands groupes sociaux	Petits groupes familiaux
	Structure hiérarchique	Structure territoriale
	Mâles liés à chaque groupe de femelles	Mâles en groupes séparés des femelles
Comportement sexuel	Accouplement opportuniste	Monogamie
	Mâles dominant les femelles	Nécessité d'un apaisement des femelles par les mâles
	Signaux sexuels médiés par les mouvements ou les postures	Signaux sexuels médiés par les couleurs ou les caractéristiques morphologiques
Interactions parents-petits	Période critique « d' imprégnation »	Appartenance d'espèce acquise par le biais de caractéristiques d'espèce
	Femelles acceptant d'autres jeunes rapidement après la parturition ou l'éclosion	Acceptation des jeunes fondée sur des critères d'espèces
	Jeunes précoces	Jeunes à développement lent
Réaction à l'Homme	Distance de fuite courte	Distance de fuite importante
	Réactivité faible à l'Homme ou à des changements brutaux de l'environnement	Facilement perturbés par l'Homme ou des changements brutaux de l'environnement
	Adaptable à des conditions environnementales très diverses	Nécessité d'un habitat spécifique
Autres caractéristiques comportementales	Agilité limitée	Agilité développée

La domestication s'avère donc plus facile lorsque l'espèce concernée possède déjà une structure sociale adaptée, à savoir des groupes nombreux, avec une structure hiérarchique, où chaque mâle vit entouré de ses femelles ; au contraire, les groupes familiaux et territoriaux où les mâles vivent à part conviennent peu. Le comportement sexuel est important : les espèces polygames où les mâles dominent les femelles et où les partenaires communiquent par postures ou par gestes sont plus adaptées que les espèces monogames, sans dominance marquée d'un sexe sur l'autre, et dont la communication est basée sur l'aspect, notamment les couleurs ou la morphologie. Le développement des jeunes est crucial : ils doivent avoir une période « d'imprégnation » (exposition à des stimuli intraspécifiques), être précoces ; les espèces aux jeunes tardifs, avec une reconnaissance mère-jeune basée sur des caractéristiques d'espèces sont peu domesticables. Le degré de familiarité à l'Homme est également déterminant : les animaux doivent être peu réactifs à l'environnement et ne montrer que des réactions de fuite limitée. De même, une agilité limitée et une facilité d'adaptation à un nouvel environnement seront des atouts pour la domestication plus que des exigences précises et spécialisées dans ces domaines.

Il nous faut relativiser cette liste quelque peu uniforme et globaliste de prédispositions. En fait, le degré de préadaptation à la domestication d'une espèce dépend largement de la plasticité de son développement, et des possibilités offertes par l'environnement pour le développement et l'expression de schémas comportementaux compatibles avec les contraintes de gestion d'élevage (PRICE 1999). Il importe peu que l'environnement en captivité ressemble à l'environnement sauvage, l'important est de savoir à quel point l'environnement en captivité convient au comportement de l'espèce animale en question. En fait, le nombre de préadaptations nécessaires à la domestication devra varier en fonction inverse de l'écart séparant l'environnement captif de l'environnement sauvage (climat, structure physique, dynamique sociale et système de gestion d'élevage). Il dépend de la capacité des animaux à s'adapter grâce à des processus ontogéniques et évolutifs.

### 3.1.3 Apparition de ces prédispositions

Dans le nord de l'Europe et de l'Asie, la succession des périodes glaciaires du Pléistocène, c'est-à-dire entre un million et dix mille ans avant notre ère, a provoqué de larges extinctions chez les espèces peu adaptées au froid. A chaque réchauffement, les régions libérées étaient recolonisées à partir des populations résiduelles qui avaient persisté dans les régions les moins froides, principalement sur les côtes méditerranéennes et en Asie centrale. Ces populations étaient exposées à une pression de sélection considérable qui a accéléré leur évolution. Au contraire, les régions du Moyen-Orient et de l'Asie du Sud ont connu un environnement bien plus stable durant cette période. Les populations qui vivaient là n'avaient pas à s'adapter rapidement à des conditions extrêmes, et elles étaient de plus relativement isolées de leurs homologues du nord par des barrières géographiques comme la mer Noire, le Caucase, la mer Caspienne, ainsi que les montagnes et les déserts d'Asie centrale. Ainsi, les formes du Moyen Orient pouvaient rester stables alors que des changements évolutifs marqués avaient lieu dans le nord (HEMMER 1990).

C'est ainsi qu'après l'Age glaciaire, un important réservoir de grands animaux peu évolués s'était rassemblé au Moyen-Orient, des animaux qui avaient suivi une voie différente de leurs homologues spécialisés du Nord, et qui s'étaient néoténisés. Ce réservoir peut avoir permis une grande phase de domestication. Cela expliquerait même que les régions où s'étaient réfugiées ces espèces du Néogène tardif et du Pléistocène soient finalement devenues les premiers centres de domestication.

### 3.1.4 Le présupposé de l'initiative humaine remis en question

Les évolutionnistes ont une interprétation particulière de la domestication, dans le sens où ils proposent une alternative à l'unique moteur que serait l'intention humaine, pour lui adjoindre, à un degré qui reste à définir, un rôle actif des espèces animales : la domestication serait alors l'exploitation par les animaux eux-mêmes d'une niche écologique, préparée ou non par l'homme (NEWMAN 1994).

Cette théorie a pu être inspirée par l'exemple des espèces commensales. Les souris de maison, par exemple, se sont installées partout sur Terre à la suite de l'Homme et ce malgré ses efforts pour s'en débarrasser. On peut fort bien imaginer les loups fouillant les déchets de viande, les bovins et les ovins pâturant dans les champs, les chats envahissant les greniers à la suite des souris. Les animaux ont pu profiter de la gigantesque source de nourriture que constituait l'environnement humain, dès qu'il s'est constitué en village (BUDIANSKY 1994). Ils peuvent exploiter les déchets, et les humains en produisent beaucoup. Parasiter les villages devait être rentable pour les loups du sud par exemple. Dans un second temps, et seulement dans un second temps, l'Homme est intervenu pour faire passer de premier stade de cohabitation aux étapes suivantes vers la domestication. En effet, ils trouvaient avantage à la présence des loups. Par exemple, dans la mesure où les déchets pourrissants sont source de maladies, les chiens devenaient plus un atout qu'une nuisance en les mangeant.

Un tel scénario correspond aux données recueillies lors des études génétiques. Chez le chien, par exemple, une étude menée sur l'ADN mitochondrial de 67 races de chiens et de loups de 27 localités indique que les chiens peuvent avoir divergé des loups il y a environ 100 000 ans (SAVOLAINEN 2002). Par ailleurs, la plus ancienne preuve connue de domestication est une tombe commune à un homme et un chien-loup, située à Ein Mallaha et datée aux environs de 14000 ans avant notre ère. Les loups qui ont donné naissance aux chiens étaient donc issus d'une population spécifique, séparée des autres longtemps auparavant, ce qui leur a permis de développer des particularités génétiques (et non des spécialisations, puisque la néoténie consiste au contraire en une déspecialisation des adultes) qui les rendaient aptes à s'approcher des villages pour profiter des ressources en déchets qu'ils contenaient.

Cette théorie de l'initiative animale, si elle concorde avec les données génétiques, n'en est pas prouvée pour autant. Elle est simplement possible. Cependant, deux arguments existent en sa faveur.

Le premier remet en cause une certaine tendance humaine à revendiquer l'origine de tous les processus qui semblent un peu complexes. Dans ce point de vue subjectif et quelque peu arrogant, la Nature seule ne peut produire que des choses simples. La domestication est un processus trop organisé, trop « pensé » pour n'avoir pas été conçu par les Hommes. Nous avons trop tendance à accepter sans réfléchir l'idée que la domestication ait été inventée par notre espèce tout autant que la maîtrise du feu, la sidérurgie et la machine à vapeur. Pourtant, bien d'autres systèmes destinés à un bénéfice mutuel existent dans la Nature, et certains sont très complexes, avec des adaptations poussées de chacun des partenaires. Ce serait une erreur de croire aveuglément qu'il est besoin d'une volonté et d'une source d'intelligence extérieure pour expliquer l'évolution naturelle des relations de mutualité telles que la domestication (BUDIANSKY 1994).

Par ailleurs, beaucoup d'auteurs semblent s'accorder sur l'impossibilité pour les Hommes de deviner dès les premières phases du processus les potentialités de production permises par la domestication, l'agriculture et l'élevage. Ils n'étaient pas en mesure avant que le processus soit déjà très avancé de s'apercevoir de sa rentabilité par rapport au système de chasse et de pêche. Le même phénomène a dû se produire pour le travail des métaux : faire l'hypothèse d'une vision à ce point en avance dans l'avenir ce serait comme prêter « des prétentions métallurgistes aux néanderthaliens d'Arcy-sur-Cure qui collectionnaient les pyrites » (VIGNE 2003). Cet argument est renforcé par l'étude de la mise en place des relations et du rapprochement social entre Hommes et animaux que nous avons déjà commenté : elle tend à conclure que la domestication a eu lieu bien avant que les potentiels économiques des animaux en agriculture ne soient découverts (KRETCHMER 1975).

Il est donc possible d'envisager sérieusement un rôle actif de l'animal, peut-être primordial, dans le rapprochement de l'homme et des espèces animales au début de la domestication. Mais il faut bien distinguer alors, à l'intérieur du processus d'appropriation, la domestication qui est, en un sens, une mutation naturelle où les animaux ont pu avoir un rôle moteur, et l'exploitation, qui est le résultat d'une entreprise organisée et opportuniste, qui n'est plus que le fait des Hommes (VIGNE 2003).

### 3.1.5 Prédispositions et effets de la domestication du côté de l'Homme

Quelques auteurs se sont hasardés à comparer les prédispositions à la domestication ainsi que ses effets qui peuvent exister chez les animaux, autrement dit tout ce que nous avons étudié jusqu'ici, à des observations similaires qu'on peut réaliser chez l'Homme. Cela reviendrait à mettre sur le même plan les Hommes et les autres espèces qui participent au système domestique. Il va sans dire qu'une telle idée ne saurait aboutir véritablement car des différences majeures existent. Cependant, les parallèles qui existent sont intéressants.

### 3.1.5.1 L'Homme, un animal prédisposé à la domestication ?

Quelques traits physiologiques et ontogéniques de l'Homme évoquent le processus de domestication, notamment dans trois domaines.

Tout d'abord, l'Homme est un animal néoténique. Les effets de cette modification de la chronologie du développement interviennent à plusieurs niveaux. La croissance cérébrale est retardée et se poursuit bien après la naissance : ainsi, alors qu'elle est réalisée à 70% chez le chimpanzé nouveau-né, pour se terminer à 6 mois, elle n'atteint que 23% d'achèvement à la naissance chez l'Homme, pour se terminer environ 23 ans plus tard. Des conséquences de la néoténie chez l'Homme sont visibles également dans sa structure squelettique. Par exemple, l'axe de la tête qui, chez tous les Mammifères, se trouve au départ dans le prolongement de la colonne vertébrale bascule chez beaucoup d'animaux à la fin du développement embryonnaire pour éviter que les yeux ne soient orientés vers le sol lors de la marche à quatre pattes ; chez l'Homme, on observe une conservation de l'angle fœtale, en accord avec la marche debout. De même, on retrouve chez l'Homme d'autres traits fœtaux comme un cou long et mince, un visage plat, de petites dents apparaissant tard, de petites arcades sourcilières et une non rotation du gros orteil. Ainsi, la néoténie affecte l'Homme comme les espèces domestiques ; cela les rend tout particulièrement aptes à se familiariser les uns aux autres et à nouer des relations inter-espèces : l'Homme conserve son instinct exploratoire, très développé, et les animaux adoptent des comportements de soumission et d'attachement.

Une conséquence de cet état de fait réside dans le caractère non-spécialisé de l'Homme. C'est d'ailleurs un de ses atouts évolutifs. Mais il fait également de lui un organisme peu apte à survivre seul. L'Homme est dépendant des animaux domestiques presque autant qu'ils le sont de lui.

Enfin, certains auteurs ont mis en parallèle le développement des animaux domestiques et celui de l'Homme urbain : ce type de vie tend à favoriser des comportements comme une faible agression, une forte hiérarchisation (mesurée par la richesse matérielle plutôt que par les combats) et une aptitude à supporter le stress de la sur-densité (KRETCHMER 1975).

### 3.1.5.2 Des débuts douloureux

Si l'Homme présentait apparemment quelques similitudes avec les animaux qui ont avec lui participé au système domestique, l'un des arguments les plus percutants des auteurs en faveur de l'initiative humaine résidait dans le fait que les débuts de la domestication ont provoqué des conditions de vie particulièrement difficiles ainsi que des pertes nombreuses pour les animaux, alors qu'elle a permis d'améliorer le confort des Hommes.

Et pourtant, les restes archéologiques des structures humaines de cette époque ne concordent pas avec ce tableau tranché. Le développement de l'agriculture n'a pas forcément rendu la vie des Hommes plus facile. Ainsi, on a observé parallèlement à la domestication une augmentation de la malnutrition, des maladies, des blessures et une diminution de l'espérance de vie (COHEN 1984 et 1989). Le triomphe de l'agriculture a été rendu possible finalement par la force du nombre car la

vie agricole rendait possible la survie de populations plus nombreuses, mais la qualité de vie s'en est trouvée diminuée. Le travail était plus dur, l'alimentation de qualité inférieure et les épidémies étaient favorisées par la vie sédentaire et les hautes densités de population.

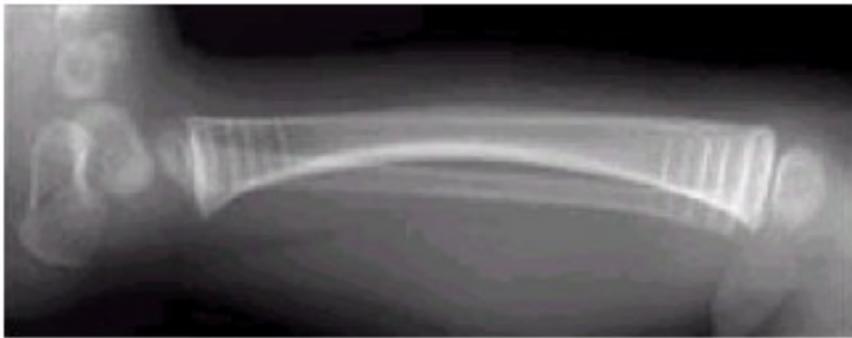
La fréquence des infections dans les premières populations agricoles peut être évaluée grâce aux lésions retrouvées sur les squelettes datant de cette époque. Ces lésions sont liées à des étiologies infectieuses, mais pas forcément spécifiques d'une maladie (périostite et ostéomyélite).

Des études menées en Europe et en Iran ont mis en évidence dans les populations de fermiers du Néolithique des lésions de ce type de façon plus fréquente et plus sérieuse que dans les populations de chasseurs-cueilleurs qui les avaient précédées. Les lésions sont principalement révélatrices d'infection gastro-intestinales, et parfois de tuberculose, de tréponémose et de salmonellose (maladies mises en évidence sur des momies du Pérou). D'autres études menées sur des populations du Nouveau Monde passées également d'une vie de chasseurs-cueilleurs à une vie agricole confirment cette tendance. Parfois, on observe une diminution légère des signes d'infections dans les tout premiers temps de la sédentarisation, les groupes transitionnels semblant relativement épargnés, puis une recrudescence marquée.

Le même type d'étude a permis de répertorier des lésions squelettiques évocatrices de malnutrition, en particulier de l'hyperostose porotique et du gibra orbitali, qui se traduisent par une porosité augmentée du crâne et en particulier des orbites et qui est une conséquence d'anémie sévère et prolongée. Elle peut aussi avoir une origine génétique ou parasitaire, mais d'autres éléments semblent indiquer des troubles alimentaires. L'examen de l'épaisseur corticale des os longs fournit parfois des données évoquant des carences (une carence en calcium tend à augmenter l'épaisseur corticale par exemple). La mesure de la hauteur de la base du crâne, ainsi que celle de la profondeur de l'inlet pelvien, révélateur d'une bonne qualité de croissance, montrent un déclin entre le Paléolithique et le Néolithique. La taille et la stature de certains squelettes adultes retrouvés montrent une diminution, mais en l'absence de signes de stress, cette réduction peut être la conséquence de la sélection de petits individus. Cette sélection elle-même peut avoir eu lieu sous la pression d'une limitation alimentaire, les survivants ne montrant pas de signes de stress étant justement les plus petits individus. Ce type d'adaptation est équivalent à celui que nous avons observé chez les animaux domestiques. L'indicateur squelettique de malnutrition le plus fiable est l'hypoplasie de l'émail dentaire. Elle révèle chez les adultes des interruptions de leur croissance. Ce type de lésions a été mis en évidence de façon plus fréquente et plus sévère chez les premiers fermiers que chez les chasseurs-cueilleurs. De même, on en a retrouvé sur des dents de lait d'enfants, ce qui traduit des épisodes de stress prénatal, et donc une santé médiocre des mères. De manière a priori étrange, l'autre indicateur dentaire d'arrêts de croissance, à savoir l'existence de lignes de Harris, illustrée sur la figure 60, semblerait en faveur d'une proportion inverse : on en retrouve plus souvent chez les chasseurs-cueilleurs que chez les fermiers du Néolithique. Mais cette contradiction peut s'expliquer dans la mesure où ces deux indicateurs sont liés à deux types de stress différents. Les lignes de Harris se forment lors de périodes de disette courtes et régulières, tandis que l'hypoplasie de l'émail dentaire apparaît lors de famines plus irrégulières et plus sévères, par exemple lors de la destruction des récoltes d'une année ou lors d'épidémies

importantes. De fait, les lignes de Harris indiquent plutôt la phase de croissance compensatrice qui suit un arrêt de croissance : leur absence peut donc refléter l'absence de cette phase d'accélération. Ainsi, une expérience menée sur un lot de singes Rhésus carencés en protéines a montré une diminution dans le développement de lignes de Harris.

Figure 60 : Lignes de Harris chez un enfant malnutri



Tous ces éléments sont assez sérieusement en faveur d'une malnutrition généralisée des populations agricoles lors des débuts de la domestication.

Le stress physique ressenti par les populations du Néolithique peut être évalué par les lésions d'arthrite, les blessures et la résistance générale des squelettes datant de cette époque. Les comparaisons de ces critères entre fermiers et chasseurs-cueilleurs aboutissent à des conclusions mitigées. Globalement, ce sont les derniers qui semblent le plus touchés par les lésions. Il est vrai que les blessures et les lésions d'arthrite découlent le plus souvent d'épisodes de stress brutal, en pics, qui correspondent plus à l'activité des chasseurs. Cependant, les données paléologiques recueillies en Inde font état d'une plus grande résistance squelettique dans les premières populations agricoles, ce qui peut s'expliquer par une plus grande demande fonctionnelle (emplacement d'attachement des muscles plus grands). Et paradoxalement, les taux de trauma semblent augmenter lors du passage à l'agriculture. On peut interpréter cette observation en rappelant que l'agriculture, la sédentarité impliquent la territorialité, donc augmentent les risques d'affrontement, d'autant plus que la densité de population augmente également.

L'espérance de vie n'est pas facile à évaluer, dans la mesure où les squelettes retrouvés ne donnent pas forcément une image représentative des populations étudiées. Les traditions d'inhumation, en

particulier, tendent parfois à augmenter la part des adultes parmi les morts. De plus, les proportions observées peuvent découler non seulement des décès, mais aussi des changements dans la fertilité ou dans le taux de croissance des populations. Cependant la majorité des études citées font état d'une diminution de l'espérance de vie avec l'adoption de l'agriculture sur les côtes Méditerranéennes ainsi qu'en Inde. Cette diminution affectait tous les âges, aussi bien les enfants que les jeunes en croissance ou les adultes.

A noter que, pour chaque critère, ce sont les groupes transitionnels les plus atteints. Par la suite, les troubles de malnutrition, la diminution de taille ou la baisse d'espérance de vie tendent à s'améliorer. Ceci dit, il reste que l'augmentation de population dans les premiers groupes agricoles s'est accomplie non pas dans les meilleures conditions, mais en dépit de problèmes de malnutrition majeurs ayant donné lieu à une diminution de l'espérance de vie des enfants et des adultes. L'espèce humaine a donc, tout comme les espèces domestiques, subi une forte pression de sélection lors des débuts de la sédentarisation, correspondant en quelque sorte à sa période de « domestication ».

### 3.1.5.3 Bilan

L'Homme présente donc certaines similitudes avec les caractères évoquant la domestication chez les animaux. On peut remarquer en passant que ces caractères, des modifications du rythme de développement et des adaptations comportementales, sont ceux qui ont pu servir à justifier l'application de l'adjectif « dégénéré » aux espèces domestiques.

Seulement on ne saurait affirmer que l'Homme a lui-même subi le processus de domestication, puisque la sélection artificielle, élément majeur, ne lui est pas appliquée. Il apparaît que le concept de la domestication humaine est une idée trop vague pour être d'une quelconque valeur scientifique (PRICE 1984).

Par contre, il semble qu'on peut vraiment discuter l'idée selon laquelle les Hommes sont forcément à l'origine de la domestication : s'ils n'ont pas pu dans les premiers temps l'associer à un bilan positif, il a donc bien fallu que la domestication s'amorce malgré eux.

## 3.2 Une nouvelle définition du concept d'adaptation

### 3.2.1 Une extinction massive d'espèces

Les évolutionnistes ne remettent pas en cause le nombre d'extinctions d'espèces répertoriées depuis quelques siècles, ni son caractère particulièrement élevé. Ils conviennent sans restriction que la disparition massive de certaines espèces sauvages de nos jours doit être suivie avec attention, en particulier si elle est liée à des pollutions à grande échelle et à la dégradation par les industries ou par les déchets de la qualité de l'air et de l'eau. C'est un indicateur qui peut permettre d'alerter l'opinion publique et les politiques, de façon à limiter autant que possible les effets dévastateurs des folies anti-écologiques commises chaque jour. Par ailleurs, ils ne nient pas non plus l'existence d'abus dans la gestion des animaux domestiques eux-mêmes, et la nécessité d'un débat sur le bien être animal. Mais ils le relativisent en remarquant que ce sont les populations

humaines citadines qui ont tendance à confondre élevage et maltraitance, et qui ont du mal à concilier soin et respect des animaux avec un objectif final de consommation.

Cependant, ils se démarquent en proposant d'envisager autrement l'accélération des extinctions, et de la replacer dans un contexte évolutif où l'Homme ne tiendrait pas seul le premier rôle. Ils comparent l'époque actuelle à ce qui a pu se produire à la fin de l'ère Mésozoïque qui a vu la disparition des grands reptiles, pour laisser place au développement des Mammifères et des Oiseaux. Les évolutionnistes rappellent que c'est tout un processus, durant la période glaciaire du Pléistocène qui s'est étendue sur près d'un million d'années, qui a amené certains animaux à devenir progressivement interdépendants. Cette interdépendance a finalement pris la forme de la domestication, organisée autour de l'Homme. Les évolutionnistes décrivent cette organisation d'espèces comme « l'alliance domestique », une voie évolutive originale choisie par un groupe d'espèces. C'est dans ce contexte, dans le rapport entre les succès évolutifs respectifs de l'alliance domestique et des animaux sauvages spécialisés, que les évolutionnistes proposent d'envisager les extinctions actuelles qui, selon eux, pourraient se chiffrer en milliers voire en millions d'espèces d'ici quelques siècles.

Si l'humanité a une part de responsabilité dans l'extinction actuelle des espèces sauvages, elle n'en est pas la seule cause. Cette responsabilité n'est d'ailleurs pas forcément volontaire : elle peut être due à notre seule présence, notre seul nombre et aux nécessités de notre survie, plutôt qu'à des folies qu'une régulation morale pourrait éviter. Une vision correcte de ce processus évolutif dans lequel nous jouons un rôle nous aiderait à agir plus raisonnablement et à minimiser les dommages sur l'environnement, mais les évolutionnistes pensent qu'ils seront globalement inévitables. Les extinctions à venir ne signifieront pas forcément la mort de la Nature, mais pourront déboucher sur un équilibre nouveau. D'autres extinctions massives d'espèces ont déjà eu lieu de façon régulière et répétée, et l'évolution a toujours proposé des solutions nouvelles.

Les évolutionnistes rappellent et soulignent que, s'ils ont acquis une conscience et la capacité d'évaluer les conséquences futures de leurs actes pour prendre des décisions, les humains ne sont pas sortis du système de l'évolution. Ils en sont des acteurs, et s'ils peuvent orienter certains aspects dans un sens ou dans l'autre, la maîtrise du déroulement des choses leur échappe totalement (COPPINGER 1983, BUDIANSKY 1994).

En effet, ils reportent la cause principale des extinctions non plus sur des actions directes de l'Homme sur les espèces ou sur l'environnement, mais sur un simple effet de masse. Pour eux, plus que les dérives anti-écologiques, c'est le succès retentissant des espèces domestiques végétales et animales qui est le principal agent des extinctions.

Les chiffres rapportés pour décrire cette biomasse ont une grande portée. Ainsi, vers 1860, on évalue à 5% la proportion de la biomasse des animaux terrestres représentée par les animaux domestiques ; cette proportion est passée à 10% en 1940, 20% en 1980 et on prévoit qu'elle atteindra 40% en 2020 et se trouvera aux environs de 60% en 2050.

Ce succès découle d'un phénomène comparable à la symbiose par un certain nombre de points, il a simplement été amplifié et raffiné par l'action volontaire de l'Homme. Pour les évolutionnistes, la

symbiose est un phénomène naturel et celle qui a lieu dans le cadre de la domestication ne l'est pas moins sous prétexte qu'elle fait intervenir l'Homme : on ne saurait donc affirmer qu'il s'agit d'une invention artificielle qui ruine la Nature. En somme, ils font passer de l'Homme à la Nature la responsabilité des extinctions d'espèces actuelles et du succès inverse de l'alliance domestique, tout comme elle est supposée être à l'origine des premières néoténies. Il s'agit pour eux d'un bouleversement, d'une modification de rapport de force entre voies évolutives, qu'ils appellent « la domestication de l'évolution » (BUDIANSKY 1994).

### 3.2.2 De nouvelles espèces « adaptées »

Pour les évolutionnistes, cette différence flagrante de progression entre les deux voies évolutives nécessite de revoir totalement la conception qu'on peut avoir de ce qu'est une espèce « adaptée ». Certains d'entre eux affirment nettement que le sens que la communauté scientifique donne à cet adjectif a 15 000 ans de retard.

Ainsi, une espèce « adaptée » reste le plus souvent une espèce que des caractères spécialisés, qui correspondent exactement et spécifiquement à un environnement, rendent la plus performante dans cet environnement précis, de telle sorte qu'elle conquiert totalement la niche écologique, qu'elle l'exploite de façon optimale, alors qu'elle ne pourrait obtenir de bons résultats dans un autre environnement.

C'est par rapport à ce modèle que les espèces domestiques ont souvent été considérées comme dégénérées par les biologistes. Nous avons déjà évoqué ce débat, et il semble que parler de dégénérescence lors de la domestication soit infondé. En effet, les comportements qui semblent avoir disparu ont souvent été conservés en réalité : seuls les seuils d'inhibition ou d'expression ont été modifiés. De plus, ils l'ont été en majorité lors d'un processus évolutif normal, avant l'intervention de l'Homme. La notion de dégénérescence a donc bien peu de sens de ce point de vue.

Par ailleurs, les espèces domestiques sont considérées comme particulièrement peu « adaptées » dans le sens où des individus placés seuls en milieu sauvage n'ont guère de chances de survivre longtemps. Mais l'exemple de toutes les populations férales montre que cela n'est pas impossible. De plus, si les animaux domestiques nécessitent de l'aide à presque toutes les étapes de leur développement, ils possèdent en revanche d'autres talents, des talents écologiques développés qui les rendent aptes à la coopération : une fécondité élevée, des taux de croissance augmentés, et parfois un esprit exploratoire et des capacités d'apprentissage très développés. Il semble particulièrement paradoxal de concevoir une symbiose entre des espèces qui sont des prédateurs les uns des autres, ou encore des compétiteurs naturels. Et pourtant la domestication supprime entre eux la territorialité, les agressions de dominance et les autres types de compétitions inter-adultes. Curieusement, dans un monde naturel de stress, de violence et de compétition, la Nature a conçu une solution de survie basée sur la coopération (COPPINGER 1983, BUDIANSKY 1994).

Le concept d'adaptabilité est généralement conçu dans un cadre naturel. Cependant, si l'on considère la proportion de l'espace habitable terrestre qui correspond à ce type d'environnement, il

devient évident qu'il sera bientôt temps de remettre en question ce référentiel : l'environnement le plus courant tend à devenir le contexte domestique, à proximité de l'Homme. Par conséquent, la nature de l'espèce « adaptée » doit évoluer en conséquence (PRICE 1984).

On constate que les critères d'environnement, de comportement et de croissance en nombre qui définissent les espèces dites adaptées tendent à correspondre de plus en plus aux espèces domestiques, néoténiques, non spécialisées, coopératrices et familières de l'Homme. C'est le sauvage qui paradoxalement paraît mal adapté. Les plus spécialisés survivent encore, mais l'interdépendance entre espèce est une nouvelle stratégie qui redéfinit le concept d'adaptation.

### 3.2.3 Perspectives

Nous avons décrit une tendance macroévolutive dans laquelle la sélection ontogénique, en milieu sauvage pendant ces deux derniers millions d'années, puis en milieu domestique durant les derniers 10 000 ans ont produit les effets suivants : des changements drastiques dans la morphologie et le comportement de beaucoup d'espèces, un bouleversement massif des relations écologiques entre espèces et une probable extinction de masse des formes les plus conservatrices qui ne peuvent s'accommoder de ces relations écologiques redéfinies.

Selon le point de vue évolutionniste, la domestication se révèle être une nouvelle stratégie de sélection ontogénique qui n'exploite plus les ressources de l'environnement par le biais traditionnel de formes hautement spécialisées dont chacune occupe sa propre niche. Le succès marqué de cette interdépendance entre quelques espèces néoténiques qui redéfinit la relation prédateur-proie en vient à menacer les autres systèmes puisque ces quelques espèces ont acquis la possibilité d'occuper un nombre très important de niches écologiques.

Ce cas de figure n'avait pas été envisagé par Darwin dans son principe de divergence et de diversité, car il présupposait que l'environnement conserverait une stabilité et ne subirait quasiment que des modifications progressives favorisant la divergence de nombreuses formes très spécialisées.

L'espèce humaine a pour particularité d'être consciente. Dans le cas contraire, si elle ne l'était pas plus que les autres espèces de l'alliance domestique, le processus se poursuivrait de plus en plus rapidement, et les espèces sauvages spécialisées deviendraient de moins en moins nombreuses. Seulement, il se trouve que l'Homme est conscient, apte à réaliser quel genre de processus est en marche, et capable d'intervenir dans un sens ou dans l'autre.

Certains chercheurs, ainsi que des organismes de protection de la nature, ont proposé et mettent en place des systèmes d'élevage d'animaux sauvages en captivité, dans le but de préserver une population susceptible d'être réintroduite en milieu sauvage pour enrichir les groupes sauvages persistants. Mais nous avons vu que, même en l'absence d'une volonté humaine et d'une sélection naturelle, certains processus inhérents à la domestication avaient lieu, en particulier la sélection des animaux les moins sensibles au stress et donc les plus aptes à se reproduire dans un environnement captif. La protection du pool génétique sera donc difficile dans ces conditions. Par

la suite, ces changements peuvent réduire la capacité des animaux à survivre en milieu sauvage, même en tenant compte de la nécessité d'un conditionnement au milieu sauvage avant la libération (PRICE 1984). Le problème réside dans la contradiction entre les deux objectifs principaux de ce système : maximiser la reproduction pour obtenir plus d'individus, et minimiser la domestication pour éviter les modifications.

Certains évolutionnistes ont affirmé qu'il n'existait que peu de chances pour les espèces typiquement sauvages de survivre à très long terme. On peut résumer leur position ainsi « Hors de la domestication, point de salut ». Ils proposent alors de pousser autant d'espèces sauvages que possible à évoluer vers un type domestique. Ils ne vont pas jusqu'à préconiser une domestication complète avec un élevage planifié en captivité. Mais ils posent certaines questions. Le Pygargue à tête blanche (*Haliaeetus leucocephalus*), symbole des Etats-Unis, leur a servi d'exemple : cet animal était en voie de disparition, et les seules colonies en progression sont celles qui ont modifié leur mode de vie pour se rapprocher des villes et se nourrir dans les décharges.

Les évolutionnistes suggèrent que vu les modifications rapides de l'environnement terrestre, colonisés de plus en plus intensivement par les membres du système domestique, des modifications génétiques ponctuelles et progressives seraient insuffisantes : seules des adaptations néoténiques pourraient leur permettre de survivre et de trouver leur place dans le nouvel environnement. Ces théories soulèvent de nombreuses questions qui restent sans réponse. « Faut-il aider de petits groupes d'espèces sauvages à évoluer vers des formes néoténiques donc plus adaptées ? C'est là une intrusion délibérée dans le fonctionnement de la nature. Mais est-ce plus immoral que les intrusions que nous commettons déjà dans le but de maintenir les espèces sauvages dans leurs formes actuelles ? Vaut-il mieux les laisser disparaître que de les aider à s'adapter ? Vaut-il mieux un pygargue mort qu'un pygargue se nourrissant d'ordures ? » (BUDIANSKY 1994). De toute façon, il serait illusoire de penser que toutes les espèces sont capables de développer les prédispositions à la domestication que nous avons pu étudier. Les animaux qui occupent des territoires très étendus en milieu sauvage, par exemple, sont considérés comme des espèces ne pouvant tolérer la captivité qu'à de très faibles densités de population. Ceci n'est pas forcément vrai cependant, dans la mesure où ces grands territoires peuvent être liés à une faible densité de ressources en nourriture ou en eaux dans la nature (PRICE 1984). Alors, il serait possible de tenter l'expérience même avec ces espèces.

Il est délicat de se faire une opinion dans la mesure où les considérations traditionnelles semblent ne pas offrir de solution parfaite à long terme, tandis que les propos des évolutionnistes bouleversent et remettent en cause des idées très anciennes et très ancrées, y compris notre vision même de l'animal. Il est vrai qu'il serait peut-être absurde de déterminer l'attitude de l'Homme dans le bouleversement évolutif qui s'amorce en se fondant sur la vision quelque peu naïve et romantique que les hommes du dix-neuvième siècle avaient de ce qu'un animal sauvage souhaite ou ne souhaite pas.



## CONCLUSION

De nombreux points biologiques et philosophiques restent en suspens à l'issue de ce travail de synthèse sur le processus de domestication considéré d'un point de vue animal. Il apparaît relativement clairement qu'il ne s'agit pas d'une invention technique réalisée par l'Homme et pour l'Homme, mais bien d'un processus biologique à part entière, doué de très larges répercussions sur l'ensemble du monde vivant actuel et probablement à venir. Le degré d'intervention de l'Homme n'est pas constant, il varie fréquemment en fonction de l'espèce, du type d'élevage concerné, et même du moment considéré au cours du processus de domestication : ainsi l'intervention humaine est déterminante lors des stades d'exploitation systématique, alors qu'elle a pu être pratiquement involontaire dans les premiers âges de domestication. De l'existence de ces nombreux cas de figures découlent les difficultés de définition rencontrées lors de l'étude du processus.

Les données expérimentales considérées lors de notre étude ont cependant permis de dégager quelques axes principaux pour caractériser les tendances évolutives exprimées par les animaux domestiques dans leur ensemble, et ainsi appuyer les discussions. La domestication implique des mécanismes génétiques particuliers, en combinant les effets de sélections artificielles, ceux de la sélection naturelle ainsi que des modifications évolutives de fond telles que la néoténie. La diversité génétique des populations domestiques reflète ces modifications : elle est souvent marquée par un appauvrissement découlant de l'effet fondateur, de la consanguinité, de la dérive génétique et des sélections, puis amplifiée dans un second temps par les brassages zootechniques et la sélection de mutants. Ces mécanismes génétiques, dont beaucoup se sont produits de façon spontanée à l'origine, sont de mieux en mieux connus, ce qui permet de réaliser de nos jours, et volontairement cette fois, de nouvelles domestications. Le processus est donc toujours possible de nos jours, si ce n'est que l'intervention consciente de l'Homme prend alors une place beaucoup plus déterminante, et peut précipiter les différentes étapes. Le caractère actuel de la domestication reste de toute façon indéniable, dans la mesure où les mécanismes d'appivoisement et de familiarisation à l'environnement captif sont indispensables à chaque génération d'animaux, même pour les espèces traditionnellement domestiques.

Les mécanismes qui sous-tendent la mise en place de l'état domestique en constituent déjà une définition assez précise. Les données factuelles recueillies au cours de l'étude permettent de l'enrichir. Elles soulignent la présence récurrente chez beaucoup d'espèces domestiques, mêmes issus de taxons fort éloignés, de traits communs. On peut citer notamment une diminution de l'influence des systèmes dopaminergiques et corticotropes, provoquant ainsi une perte de sensibilité à l'environnement et au stress. Les systèmes endocrines stimulant la croissance et l'efficacité de la reproduction seront inversement souvent plus développés chez des populations domestiques que chez leurs homologues sauvages. Les comportements des animaux sont également très révélateurs de l'origine domestique des individus, en relevant souvent d'un principe d'économie d'énergie et d'efficacité de production. Ce portait-type de « l'animal domestique » ne saurait être considéré comme constant, reproductible, et en tout point nécessaire pour utiliser ce terme : chaque espèce a développé ses particularités en fonction de son histoire et des nécessités

de son utilisation. Mais il correspond à ce qu'on pouvait espérer obtenir lors de cette étude, qui visait à apporter un support concret aux discussions sur le sujet, ainsi qu'à souligner les interrogations qui persistent et qui mériteraient à leur tour une approche expérimentale.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALVAREZ D, NICIEZA AG. Predator avoidance behaviour in wild and hatchery-reared brown trout : the role of experience and domestication. *Journ. Fish Biol.* 2003, **63**, 1565-1577.
- AMBALI AJD, DOYLE RW, COOK DI. Genetic changes in *Oreochromis shiranus* (Trewavas) associated with the early stages of national aquaculture development in Malawi. *Aquacult. Res.* 1999, **30**(8), 579.
- ANDERSSON M, NORDIN E, JENSEN P. Domestication effect on foraging strategies in fowl. *Appl. An. Behav. Sci.* 2001, **72**, 51-62.
- ARAD Z, MARDER J. Comparison of the productive performances of the Sinaï fowl, the white leghorn and their crossbreds : study under natural desert conditions. *Brit. Poult. Sci.* 1982, **23**, 333-338.
- BELLON R. Domestication et lexicographie : le couple sauvage / domestique dans quelques dictionnaires du XVIIème siècle. *Ethnozoot.* 2003, **71**, 111-119.
- BELYAEV DK, BORODIN PM. The influence of stress on variation and its role in evolution. *Biol. Zentralblatt.* 1982, **100**, 705-714.
- BELYAEV DK, TRUT LN. Some genetic and endocrine effects of selection for domestication in silver foxes. In : FOX MW, The Wild Canids. *Van Nostrand Reinhold Compan.* New York, 1975, 508 p.
- BEREJIKIAN BA, MATHEWS SB, QUINN TP. Effects of hatchery and wild ancestry and rearing environment on the development of agonistic behavior in stellhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) fry. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996, **53**, 2004-2014.
- BLOTTNER S, FRANZ C, ROHLER M, ZINKE O, STUERMER IW. Higher testicular activity in laboratory gerbils compared to wild Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journ. Zool.* 2000, **250**, 461-466.
- BOICE R. Some behavioural tests of domestication in Norway rats. *Behaviour.* 1972, **42**, 198-231.
- BOREMAN J, PRICE EO. Social dominance in wild and domestic Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Anim. Behav.* 1972, **20**, 534-542.
- BRADLEY DG, MACHUGH DE, CUNNINGHAM P, LOFTUS RT. Mitochondrial diversity and the origins of African and European cattle. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1996, **93**, 5131-5135.
- BRUFORD MW, BRADLEY DG, LUIKART G. DNA markers reveal the complexity of livestock domestication. *Nat. Rev. Genet.* 2003, **4**, 900-910.
- BUDIANSKY S. A special relationship : the coevolution of human beings and domesticated animals. *JAVMA* 1994, **204**(3), 365-368.
- CAMERON-BEAUMONT C, LOWE SE, BRADSHAW JWS. Evidence suggesting preadaptation to domestication throughout the small Felidae. *Biol. Journ. Linnean Soc.* 2002, **75**(3), 361-366.
- CAMPBELL NA. In *Biologie. De Boeck Université, Bruxelles.* 1995, 1190 p.
- CHENG KM, SHOFFNER RN, PHILLIPS RE, LEE FB. Mate preference in wild and domesticated (game-farm) mallards : pairing success. *Anim. Behav.* 1979, **27**, 417-425.
- CHIYOKUBO T, SHIKANO T, NAKAJIMA M, FUJIO Y. Genetic features of salinity tolerance in wild and domestic guppies (*Poecilia reticulata*). *Aquacult.* 1998, **167**, 339-348.
- CLARK BR, PRICE EO. Sexual maturation and fecundity of wild and domestic Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Journ. Repro. Fert.* 1981, **63**, 215-220.

- CLAUS R, BINGEL A, HOFACKER S, WEILER U. Twenty-four hour profiles of growth hormone (GH) concentrations in mature female and entire male domestic pigs in comparison with mature wild boars (*Sus scrofa* L.). *Livestock Prod. Sci.* 1990, **25**(3), 247-255.
- CLUTTON-BROCK J. The process of domestication. *Mammal Rev.* 1992, **22**(2), 79-85.
- COHEN JA, FOX MW. Vocalizations in wild canids and possible effects of domestication. *Behav. Proc.* 1976, **1**(1), 77-92.
- COHEN MN, ARMELAGOS GJ. Paleopathology at the origins of agriculture. *Acad. Press. Orlando* 1984, 624 p.
- COHEN MN. Health and the rise of civilization. *Yale Univ. Press.* New Haven, 1989, 262 p.
- COPPINGER RP, SMITH CK. The domestication of evolution. *Envir. Conserv.* 1983, **10**(4), 283-292.
- DENIS B. La conception zoologique classique de la domestication : présentation générale. *Ethnozoot.* 2003, **71**, 3-9.
- DESFORGES MF, WOOD-GUSH DGM. A behavioural comparison of domestic and mallards ducks ; habituations and flight reactions. *Anim. Behav.* 1975, **23**, 692-697.
- DIGARD JP. La domestication animale revisitée par l'anthropologie. *Ethnozoot.* 2003, **71**, 33-44.
- DUPONT-NIVET M, MALLARD J, BONNET JC, BLANC JM. Evolution of genetic variability in a population of the edible snail, *Helix aspersa* Müller, undergoing domestication and short-term selection. *Heredity* 2001, **87**(2), 129-135.
- EBINGER P. A cytoarchitectonic volumetric comparison of the area gigantopyramidalis in wild and domestic sheep. *Anat. Embryol.* 1975, **147**, 167-175.
- EBINGER P. Quantitative investigations of visual brain structures in wild and domestic sheep. *Anat. Embryol.* 1975, **146**, 313-323.
- EINUM S, FLEMING IA. Genetic divergence and interactions in the wild among native, farmed and hybrid Atlantic salmon. *Journ. Fish Biol.* 1997, **50**(3), 634-651.
- FLEMING A, EINUM S. Experimental tests of genetic divergence of farmed from wild Atlantic salmon due to domestication. *ICES J. Marine Science* 1997, **54**, 1051-1063.
- FLEMING IA, AGUSTSSON T, FINSTAD B, JOHNSON JI, BJORNSSON BT. Effects of domestication on growth physiology and endocrinology of Atlantic salmon. (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Sci.* 2002, **59**, 1323-1330.
- FOX MW. Effects of domestication on prey catching and killing in beagles, coyotes and F2 hybrids. *Anim. Ethol.* 1976, **2**(2), 123-140.
- FRANK H, GIALDINI FRANK M. The effects of domestication on canine social development and behavior. *Applied Anim. Ethol.* 1982, **8**, 507-525.
- FRANTI CE, RIEMANN HP, BEHYMER DE, SUTHER D, HOWARTH JA RUPPANNER R. Prevalence of *Toxoplasma gondii* antibodies in wild and domestic animals in Northern California. *J. Am. Vet. Med. Ass.* 1976, **169**(9), 901-906.
- GOLDBERG J. Domestication et comportement. *Ethnozoot.* 2003, **71**, 25-31.
- GRANDIN T, DEESING MJ. Genetics and the behavior of domestic animals. *Academic Press. San Diego*, 1998, 356 p.
- GRANDIN T. Voluntary acceptance of restraint by sheep. *Appl. An. Behav. Sci.* 1989, **23**, 257-261.

- GUSTAFSSON M, JENSEN P, DE JONGE FH, SHUURMAN T. Domestication effects on foraging strategies in pigs (*Sus scrofa*). *Appl. An. Behav. Sci.* 1999, **62**, 305-317.
- GUTTINGER HR. Consequences of domestication on the song structures in the canary. *Behav.* 1985, **94**, 254-278.
- HAASE E. Comparison of reproductive biological parameters in male wolves and domestic dogs. *Z. Saugetierkunde*, 2000, **65**, 257-570.
- HALE EB. Domestication and the evolution of behaviour. In: HAFEZ ESE. The behaviour of domestic animals. *Ed. Baillière, Tindall et Cassell, Londres.* 1969. 22-42.
- HARE B, BROWN M, WILLIAMSON C, TOMASELLO M. The domestication of social cognition in dogs. *Sci.* 2002, **298**, 1634-1636.
- HEMMER H. Domestication. The decline of environmental appreciation. *Cambridge University Press.* Cambridge, 1990, 208 p.
- HORRELL I. The characterisation of suckling in wild boar. *Appl. An. Behav. Sci.* 1997, **53**, 271-277.
- IGUCHI K, WATANABE K, NISHIDA M. Reduced mitochondrial DNA variation in hatchery populations of ayu (*Plecoglossus altivelis*) cultured for multiple generations. *Aquacult.* 1999, **178**, 235-243.
- JACKSON S, DIAMOND J. Metabolic and digestive responses to artificial selection in chickens. *Evolut.* 1996, **50**(4), 1638-1650.
- JOHNSSON JI, HOJESJO J, FLEMING IA. Behavioural and heat responses to predation risk in wild and domesticated Atlantic salmon. *Can. Journ. Fish. Aquat. Sci.* 2001, **58**(4), 788-794.
- JOHNSSON JI, PETERSSON E, JONSSON E, BJORNSSON BT, JARVI T. Domestication and growth hormone alter antipredator behavior and growth patterns in juvenile brown trout, *Salmo trutta*. *Can. J. Fish. Sci.* 1996, **53**, 1546-1554.
- KEELER C, MELLINGER T, FROMM E, WADE L. Melanin, adrenalin and the legacy of fear. *Journ. Hered.* 1970, **61**, 81-88.
- KOHANE MJ, PARSONS PA. Domestication : evolutionary change under stress. *Evol. Biol.* 1988, 31-48.
- KRAKAUER DC. Cours sur l'évolution. 2004. Center for systeme biology, Institute for Advanced Study.
- KRETCHMER KR, FOX MW. Effects of domestication on animal behaviour. *Vet. Rec.* 1975, **1**, 102-108.
- KRUSKA D, ROHRS M. Comparative-quantitative investigations on brains of feral pigs from the Galapagos Islands and of European domestic pigs. *Zeit. Anat. Entwickl. –Gesch.* 1974, **144**, 61-73.
- KRUSKA D, SCHREIBER A. Comparative morphometrical and biochemical-genetic investigations in wild and ranch mink (*Mustela vison*, Carnivora : Mammalia). *Acta Theriologica* 1999, **44**(4) 377-392.
- KRUSKA D. The effect of domestication on brain size and composition in the mink (*Mustela vison*). *J. Zool.* 1996, **239**, 645-661.
- KUNZL C, KAISER S, MEIER E, SACHSER N. Is a wild mammal kept and reared in captivity still a wild animal? *Hormon. Behav.* 2003, **43**, 187-196.
- LANKIN V. Factors of diversity of domestic behaviour in sheep. *Génét. Sél. Evol.* 1997, **29**, 73-92.

- LEY DH, MORRIS RE, SMALLWOOD JE, LOOMIS MR. Mortality of chicks and decreased fertility and hatchability of eggs from a captive breeding pair of ostriches. *Journ. Am. Vet. Med. Assoc.* 1986, **189**(9), 1124-1126.
- LOFTUS RT, ERTUGRUL O, HARBA AH, ELBARODY MAA, MACHUGH DE, PARK SDE et al. A microsatellite survey of cattle from a centre of origin : the Near East. *Molec. Ecol.* 1999, **8**(12), 2015.
- LOFTUS RT, MACHUGH DE, BRADLEY DG, SHARP PM. Evidence for two independent domestications of cattle. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1994, **91**, 2757-2761.
- LYNCH JJ, BELL AK. The transmission from generation to generation in sheep of the learned behaviour for eating grain supplements. *Austral. Vet. Journ.* 1987, **64**(9), 291-292.
- MACHUGH DE, BRADLEY DG. Livestock genetic origins : goats buck the trend. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2001, **98**(10), 5382-5384.
- MACHUGH DE, SHRIVER MD, LOFTUS RT, CUNNINGHAM P, BRADLEY DG. Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of taurine and zebu cattle (*Bos Taurus* and *Bos indicus*). *Journ. Hered.* 2003, **94**(3), 243-250.
- MALMKVIST J, HOUBAK B, HANSEN SW. Mating time and litter size in farm mink selected for confident or timid behaviour. *An. Sci.* 1997, **65**, 521-525.
- MANS BJ, LOUW AI, NEITZ AW. The influence of tick behavior, biotope and host specificity on concerted evolution of the platelet aggregation inhibitor savignygrin, from the soft tick *Ornithodoros savignyi*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 2003, **33**(6), 623-629.
- MARLIAVE JB, GERGITS WF, AOTA S. F10 Pandalid shrimp : sex determination ; DNA and dopamine as indicators of domestication ; and outcrossing for wild pigment pattern. *Zoo Biol.* 1993, **12**, 435-451.
- MCLEAN JE, BENTZEN P, QUINN TP. Differential reproductive success of sympatric, naturally spawning hatchery and wild steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) through the adult stage. *Can. Journ. Fish. Aquat. Sci.* 2003, **60**(4), 433-440.
- NEWMAN S. Quantitative and molecular genetic effects on animal well-being : adaptative mechanisms. *J. Anim. Sci.* 1994, **72**, 1641-1653.
- NICHOLS CR, ROBINSON CAF, CHENG KM. Influence of domestication on fecundity and reproductive behaviour of Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Gib. Faune. Sauv.* 1992, **9**, 743-755.
- NOBLE RC, SPEAKE BK, MCCARTNEY R, FOGGIN CM, DEEMING DC. Yolk lipids and their fatty acids in the wild and captive ostrich (*Struthio camelus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 1996, **113B**(4), 753-756.
- O'CALLAGHAN MG. Coccidia of domestic and feral goats in South Australia. *Vet. Parasit.* 1989, **30**(4), 267-272.
- OKSANEN A, ASBAKK K, NIEMINEN M, NORBERG H, NAREAHO A. Antibodies against *Toxoplasma gondii* in Fennoscandian reindeer – association with the degree of domestication. *Parasit. Internat.* 1997, **46**, 255-261.
- PEREZ JE, CONLEY AJ, DIETER JA, SANZ-ORTEGA J, LASLEY BL. Studies on the origin of ovarian interstitial tissue and the incidence of endometrial hyperplasia in domestic and feral cats. *Gen. Compar. Endocr.* 1999, **116**, 10-20.
- PETERKA M, HARTL GB. Biochemical-genetic variation and differentiation in wild and domestic rabbits. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 1992, **30**, 129-141.

- PIEDRAFITA J, RUIZ DE LA TORRE JL, QUINTANILLA R, MANTECA X. Variation in gestation length as breeding season advances in Bruna dels Pirineus beef cattle breed. *Ann. Zootech.* 2000, **49**, 353-356.
- PLOTKA ED, VEVEA DN, EAGLE TC, SINIFF DB, TESTER JR. Ovarian function in captive feral mares. *J. Wildlife Diseases* 1989, **25**(4), 574-579.
- PRICE EO. Behavioral aspects of animal domestication. *Quart. Rev. Biol.* 1984, **59**(1), 1-32.
- PRICE EO. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Appl. An. Behav. Sci* 1999, **65**, 245-271.
- PRICE EO. Sexual behaviour and reproductive competition in male wild and domestic Norway rats. *Anim. Behav.* 1980, **28**, 657-667.
- RANDI E, APOLLONIO M. Low biochemical variability in European fallow deer (*Dama dama* L.) : natural bottlenecks and the effect of domestication. *Hered.* 1988, **61**, 405-410.
- RAUSHENBAKH YO, PRASOLOVA LA. The disturbance of adaptative rhythm of seasonal changes during domestication of animals in the USSR. *J. Interdiscipl. Cycl. Research.* 1973, **4**(4), 369-377.
- REALE D, BOUSSES P, PISANU B, CHAPUIS JL. Biannual reproductive cycle in the Kerguelen feral sheep population. *Journ. Mammalogy* 2000, **81**(1), 169-178.
- RIEDE T, FITCH T. Vocal tract length and acoustic of vocalization in the domestic dog (*Canis familiaris*). *Journ. Experim. Biol.* 1999, **202**, 2859-2867.
- ROBERT S, DANCOSSE J, DALLAIRE A. Some observations on the role of environment and genetics in behaviour of wild and domestic forms of *Sus scrofa* (European wild boars and domestic pigs). *Appl. An. Behav. Sci.* 1987, **17**, 253-262.
- ROBINSON BW, DOYLE RW. Phenotypic correlations among behaviour and growth variables in tilapia : implications for domestication selection. *Aquacult.* 1990, **85**(1-4), 177-186
- RUZZANTE DE. Domestication effects on aggressive and schooling behavior in fish. *Aquacult.* 1994, **120**(1-2), 1-24.
- SAVOLAINEN P., ZHANG Y, LUO J, LUNDEBERG J, LEITNER T. Genetic evidence for an east asian origin of domestic dogs. *Science*, 2002, 298, 1610-1613.
- SCHUTZ KE, FORKMAN B, JENSEN P. Domestication effects on foraging strategy, social behaviour and different fear responses : a comparison between the red junglefowl (*Gallus gallus*) and a modern layer strain. *Appl. An. Behav. Sci.* 2001, **74**, 1-14.
- SETCHELL BP. Domestication and reproduction. *Anim. Repro. Sci.* 1992, **28**(1-4), 195-202
- SIGAUT F. Critique de la notion de domestication. *L'homme.* 1988, **108**, 59-71.. 2003, **71**, 3-9.
- SJOGREN K, LIU JL, BLAD K, SKIRTIC S, VIDAL O, WALLENIUS V and al. Liver-derived IGF-1 is the principal source of IGF-1 in the blood, but is not required for postnatal body growth in mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1999, **96**, 7088-7092.
- SOLOMON MB, EASTRIDGE JS. Occurrence of giant fibers in muscles from wild pigs native to the United States. *Meat Sci.* 1987, **20**(1), 75-81.
- SPINKA M, ILLEMANN G, DE JONGE F, ANDERSSON M, SHUURMAN T, JENSEN P. Dimensions of maternal behaviour characteristics in domestic and wild x domestic crossbred sows. *Appl. An. Behav. Sci.* 2000, **70**, 99-114.

- SPINU M, SPINU O, DEGEN AA. Haematological and immunological variables in a domesticated and wild subspecies of ostrich (*Struthio camelus*). *British Poult. Sci.* 1999, **40**, 613-618.
- SZENTKUTI L, BRUNS J. Motoneurons of *M. semitendinosus* in domestic and wild pigs : a horseradish peroxidase and cord-survey study. *Anat. Embryol.* 1983, **167**, 213-228.
- TAIWO VO, OGUNSANMI AO. Haematology, plasma, whole blood and erythrocyte biochemical values of clinically healthy captive-reared grey duiker (*Sylvicapra grimmia*) and West African dwarf sheep and goats in Ibadan, Nigeria. *Israel Journ. Vet. Med* 2003, **58**(1).
- TRUT LN. Sex ratio in silver foxes : effects of domestication and the star gene. *Theor. Appl. Genet.* 1996, **92**(1), 109-115.
- VIGNE JD. Où, quand, pourquoi a-t-on domestiqué ? Le point des connaissances. *Ethnozoot.* 2003, **71**, 11-14.
- WEILER U, APPELL HJ, KREMSER M, HOFACKER S, CLAUS R. Consequences of selection on muscle composition : a comparative study on gracilis muscle in wild and domestic pigs. *Anat. Histol. Embryol.* 1995, **24**, 77-80.
- YAMAMOTO T, REINHARDT UG. Dominance and predator avoidance in domesticated and wild masu salmon *Oncorhynchus masou*. *Fish. Sci.* 2003, **69**(1), 88.
- YU Y, NIE L, HE ZQ, WEN JK, JIAN CS, ZHANG YP. Mitochondrial DNA variation in cattle of South China : origin and introgression. *An. Genet.* 1999, **30**, 245-250.

# **EFFETS ET IMPLICATIONS DE LA DOMESTICATION : DEVENIR UNE ESPECE DOMESTIQUE, UNE STRATÉGIE ÉVOLUTIVE ORIGINALE.**

FAISANT Marianne

## Résumé :

La domestication a eu de très larges répercussions au sein de nombreuses sociétés humaines, en affectant en particulier une grande part de l'approvisionnement en ressources alimentaires, en ressources vestimentaires, ainsi que les loisirs et le cadre de vie. De ce fait, les études à ce sujet ne manquent pas. Mais elles sont souvent ponctuelles et centrées sur l'histoire de l'Homme ou sur ses besoins zootechniques. L'auteur propose ici une synthèse des données expérimentales existant sur les conséquences de la domestication pour les espèces animales concernées. Il fait ainsi un bilan des impacts anatomiques, neurologiques, hormonaux, comportementaux et pathologiques du processus de domestication sur les populations qui suivent cette voie évolutive. Les mécanismes génétiques et environnementaux qui président à l'apparition de ces variétés domestiques sont ensuite analysés, ce qui conduit à des propositions de définition de ce que peut être un animal domestique. Le bilan de cette étude permet de discuter le rôle de l'Homme dans le courant macroévolutif que constitue la domestication : celui qu'il a joué dans les premiers âges de l'agriculture, celui qu'il joue à présent pour les espèces élevées intensivement et pour les nouvelles espèces domestiques, et celui qu'il est susceptible de jouer dans les années et les siècles à venir face aux extinctions massives d'espèces sauvages submergées par la biomasse domestique.

## Mots clés :

Domestication

Evolution

Adaptation

Néoténie

Sélection

## Jury :

Président : Mr.

Directeur : Mr. Courreau

Assesseur : Mr Deputte

## Adresse de l'auteur :

Mlle FAISANT Marianne

16 rue Vandrezanne

75013 Paris

# **DOMESTICATION EFFECTS AND IMPLICATIONS: BECOMING A DOMESTIC SPECIES, AN ORIGINAL STRATEGY OF EVOLUTION**

FAISANT Marianne

## Summary :

Domestication repercussions are very important for numerous human societies, affecting especially food and clothing resources, leisure and life environment. That is why so many studies about the subject are available. But they are often selective and centred on human history, or on human zootechnical needs. The author offers here a synthesis of existing experimental data about domestication consequences for concerned animal species. He assesses the anatomical, neurological, hormonal, behavioral or pathological effects that domestication process induces on animal populations who follow this way of evolution. Genetic and environmental mechanisms involved in the development of these domestic varieties will be studied thereafter, leading to proposals of definition of what a domestic animal can be.

The report of this study leads us to discuss the role of human beings in the macroevolutive tide represented by domestication: the role they played during the first ages of agriculture, the role they play currently for intensively bred and for new domestic species, and the role they ought to play in the upcoming years and centuries faced with massive extinctions of wild species overwhelmed by the domestic biomass.

## Keywords :

Domestication

Evolution

Adaptation

Neoteny

Selection

## Jury :

President : Mr.

Director : Mr. Courreau

Assessor : Mr Deputte

## Author's address :

Mlle FAISANT Marianne

16 rue Vandrezanne

75013 Paris