



JEAN-MARC
LANDRY

LE LOUP

Préface de Baptiste Morizot



delachaux
et niestlé

LE
LOUP

LE LOUP

Préface de Baptiste Morizot

CHARTRE Delachaux et Niestlé

- ❶ L'éditeur nature de référence depuis 1885.
 - ❷ Le fonds éditorial le plus complet en langue française avec plus de 400 ouvrages consacrés à la nature et à l'environnement.
 - ❸ Des auteurs scientifiques et naturalistes reconnus.
 - ❹ Les meilleurs illustrateurs naturalistes, pour la précision et le réalisme.
 - ❺ Des ouvrages spécifiquement adaptés à l'utilisation sur le terrain.
 - ❻ Des contenus actualisés régulièrement pour relayer les avancées scientifiques les plus récentes.
 - ❼ Une démarche éco-responsable pour la conception et la fabrication de nos ouvrages.
 - ❽ Une approche pédagogique qui sensibilise les plus jeunes à l'écologie.
 - ❾ Une réflexion qui éclaire les grands débats sur l'environnement (biodiversité, changement climatique, écosystèmes).
 - ❿ Une implication aux côtés de tous ceux qui œuvrent en faveur de la protection de l'environnement et de la conservation de la biodiversité.
- 📍 Retrouvez-nous sur www.delachauxetniestle.com et sur Facebook

Conception graphique et mise en pages : Fabienne Gabaude
Préparation de copie : Sabine Kuentz et Claire Lemoine
Relecture sur épreuve : Claire Lemoine

ISBN : 978-2-603-02453-9
© Delachaux et Niestlé, Paris, 2017
Dépôt légal : octobre 2017
Photogravure : Turquoise
Achévé d'imprimer : septembre 2017
sur les presses de Gorenjski tisk storitve d.o.o.
Imprimé en Slovénie

Cet ouvrage ne peut être reproduit, même partiellement et sous quelque forme que ce soit (photocopie, décalque, microfilm, duplicateur ou tout autre procédé analogique ou numérique), sans une autorisation écrite de l'éditeur.
Tous droits réservés pour tous pays.

À mon père,
À mon fils.



Remerciements

J'ai notamment acquis mon expérience de terrain grâce aux échanges avec des femmes et des hommes, pour la plupart aussi passionnés que moi : j'exprime ici toute ma gratitude à l'équipe du projet CanOvis (Jean-Luc, Gérard dit GG, Gus, Vincent) et à celles et ceux qui m'ont accompagné dans d'autres projets (Agnès, Claudia), aux nombreux éleveurs et bergers qui m'ont témoigné leur confiance (Bernard, Luc, Alain, Jean-Pierre dit Peppone, Yoan, Geneviève, Christiane pour n'en citer que quelques-uns) ainsi qu'aux anciens techniciens de la protection des troupeaux des DDT et DDTM (Alexandra, Cendrine, Damien, Jérôme, Mathieu, Yannick) et à Anne pour m'avoir ouvert les portes de cette activité professionnelle en France. Un merci tout particulier à toutes les personnes qui ont mis des photographies à ma disposition (Morgane Bricard, Antoine Rezer, Selim Derbent, Yilmaz Orhan, Luiza Vielmi, Gérard Millischer, Anthony Kohler, Nicolas Coussi, Gérard Caratti, Jean Lavergne, Agnès Quain, Olivier Janet, Jean-Luc Borelli, Marcelino Fernandez, Hugues Tennier). Merci encore à Morgane Bricard (parc animalier de Sainte-Croix), qui a réalisé toutes les cartes de distribution du loup. Mes remerciements vont en outre à Dominique Roth, Olivier Lardsky et Alexis Nouailhat pour leurs illustrations. Un merci spécial à Jeanine des

Chavonnes, avec qui j'ai bu tant de cafés et refait le monde à chaque fois que je m'échappais de mon bureau. Merci à Jean-Rémy Chalverat, qui m'envoie les articles de presse concernant le loup depuis de nombreuses années.

Merci également aux auteurs anonymes qui alimentent Wikipédia, facilitant la recherche d'informations et permettant une première approche d'un sujet. Merci aussi à Sci-Hub (sci-hub.cc/) de favoriser l'accès aux publications scientifiques.

La qualité de cet ouvrage ne serait pas ce qu'elle est sans la relecture attentive et la correction pointue du manuscrit par Marie Majkowiez. Un immense merci, Marie !

Merci, cher Baptiste (Morizot), d'avoir accepté de préfacier ce livre.

Ma gratitude va également à toutes celles et tous ceux qui m'ont aidé ou épaulé, personnellement ou professionnellement au fil de mon parcours et ne figurent pas dans cette liste, par manque de place.

Une pensée toute particulière pour mon fils, qui en a eu si souvent marre de voir son père bosser autant.

« Si tu restes ton maître alors qu'autour de toi
Nul n'est resté le sien, et que chacun t'accuse ;
Si tu peux te fier à toi quand tous en doutent,
En faisant cependant sa part juste à leur doute ;
Si tu sais patienter sans laisser ta patience,
Si, sachant qu'on te ment, tu sais ne pas mentir ;
Ou, sachant qu'on te hait, tu sais ne pas haïr ;
[...]
Si tu peux rassembler tout ce que tu conquies
Mettre ce tout en jeu sur un seul coup de dés,
Perdre et recommencer du point d'où tu partis
Sans jamais dire un mot de ce qui fut perdu ;
Si tu peux obliger ton cœur, tes nerfs, ta moelle
À te servir encore quand ils ont cessé d'être,
Si tu restes debout quand tout s'écroule en toi
Sauf une volonté qui sait survivre à tout ;
[...]
Tu seras un Homme, mon fils. »

« If », poème de Rudyard Kipling
issu de *Rewards and Fairies* (1910),
trad. Germaine Bernard-Cherchovsky (1942)

Sommaire

Préface de Baptiste Morizot	9	Des sens adaptés à la vie en meute et à la traque du gibier	91	Facteurs de succès de la prédation	178	La protection des troupeaux	269
Introduction	13	La charpente d'un grand canidé	101	Équilibre prédateurs-proies	179	Et si l'on changeait de point de vue ?	270
D'où vient le loup ?	17	L'anatomie d'un grand prédateur	105	Influence de la prédation par le loup sur diverses populations d'ongulés sauvages	183	Influence des moyens de protection sur le comportement des loups	272
Quelques mots sur la classification des êtres vivants	19	Vivre et chasser en groupe	109	Incidence de la présence du loup sur les autres carnivores	192	Outils de protection des troupeaux	272
Évolution des carnivores terrestres, des canidés et des loups	20	Le loup, « grand » prédateur ?	110	Un régime alimentaire opportuniste	197	L'homme et le loup : entre vénération et détestation	313
Statut du loup dans le monde	49	Un handicap évolutif compensé par la chasse en groupe ?	111	Les besoins quotidiens	198	En Amérique du Nord	314
Compter les loups ?	52	La meute	112	Le régime alimentaire	199	En Europe	318
Estimation du nombre de loups à travers le monde	57	Les lieux de vie du loup	125	Une espèce douée pour la survie	211	En ex-Union soviétique	334
Une espèce capable de s'adapter à tout type d'environnement	71	L'année du loup	138	La dynamique de la population	212	Le retour naturel du loup en France et en Suisse depuis l'Italie	336
Les différentes sous-espèces	72	La dispersion	141	Taux de croissance et de décroissance	214	Mythes, légendes et histoires autour du monde	341
Les écotypes : une nouvelle manière de classer les populations de loups	75	La communication au sein du groupe	145	Les causes de mortalité naturelles	215	Mythes et légendes	342
Les règles de Bergmann et d'Allen et les variations de taille et de poids des loups	79	Un prédateur aux stratégies de chasse multiples	157	Les causes de mortalité indirectement dues à l'homme	222	Histoires de loups	344
Le dimorphisme sexuel	81	L'émergence des patrons moteurs de chasse chez le louveteau	158	À la recherche d'un équilibre	225	Conclusion	355
Le pelage du loup	81	La séquence comportementale de prédation simplifiée	160	Rupture dans l'évolution de la relation prédateurs-proies	226	Pour en savoir plus	356
L'allure d'un coureur de fond	86	La séquence comportementale de prédation décortiquée	162	Loup, pastoralisme et élevage	227	Bibliographie	359
Une empreinte énigmatique	88	Le <i>surplus killing</i> (ou <i>over killing</i>)	166	Loup et chasse	244		
		Stratégies anti-prédateurs	170	Loup et tourisme	250		
		Stratégies de chasse	173	Le loup, un danger pour l'être humain ?	252		



Préface

Nous vivons une époque ambiguë du point de vue de nos relations avec le vivant. Nous héritons d'une crise écologique systémique, d'une crise de la biodiversité et des modes de production, et face à cet état de fait, la société se partage en deux camps : certains pensent qu'il faut aller plus loin dans le contrôle et l'exploitation du vivant devenu instable du fait de notre propre action (le changement climatique, par exemple); d'autres estiment qu'il est temps de changer d'attitude et de paradigme dans nos relations au monde vivant qui nous entoure et qui nous fonde, de passer d'un rapport de force à des relations plus coopératives. Sous certains aspects, le cas du loup est emblématique de ce débat. Le loup, revenu en France depuis vingt-cinq ans désormais, a déchaîné des conflits intenses et compréhensibles révélant la pluralité des conceptions quant à la place de l'homme dans la nature (sommes-nous des « maîtres et possesseurs » destinés à contrôler les autres vivants de la Terre, ou bien des créatures maudites ayant perdu la pureté de la nature sauvage, ou bien encore des cohabitants voués à vivre en bonne intelligence avec les autres vivants ?). Dernièrement, ces attitudes semblent parfois se radicaliser en autant de postures idéologiques. En dépit des raidissements, beaucoup d'acteurs recherchent désormais de nouvelles voies, des solutions pour penser et agir autrement face à l'enjeu que constitue la présence du grand prédateur.

C'est, il me semble, l'attitude de Jean-Marc Landry. En lisant ses travaux plus anciens, il m'avait paru pertinent de l'imaginer en « diplomate-garou » :

c'est-à-dire diplomate avec les loups, capable de percevoir un peu de leur manière de penser pour parvenir à leur envoyer des messages. Il conçoit ses inventions techniques – comme le collier répulsif qui permettrait à la brebis de « punir le loup » – en se mettant dans la tête du loup lui-même. Ceci se manifeste aussi dans le caractère méthodique de ses analyses lorsqu'il évalue l'efficacité des mesures de protection des troupeaux : il relève de toutes petites différences, insignifiantes pour l'œil humain, mais qui font *toute la différence* pour le loup. Par exemple, à quelle hauteur exactement doivent passer les deux fils électrifiés garnis de *fladry* pour empêcher les loups de passer. Pour comprendre comment un stimulus qui devrait l'effrayer se révèle anodin pour le loup, il faut voir par ses yeux. Il s'agit d'être précis, car le vivant est un tissu de relations subtiles, et non de la matière inerte gouvernée par des rapports de force massifs. C'est avec cette vigilance que Jean-Marc Landry expérimente plusieurs innovations technologiques qui pourraient faciliter la cohabitation. Aucune n'aura l'effet magique de tenir définitivement les loups à distance, mais bien pensées et testées, elles pourront se combiner pour restituer leur pouvoir d'agir aux bergers, et faire baisser la prédation. On est ici bien loin des discours idéologiques qui concluent qu'aucune technique de protection des troupeaux ne fonctionne, *avant même* qu'on ne les ait inventées et vérifiées scientifiquement. Nous avons réussi à envoyer des gens sur la Lune, ne postulons pas *a priori* qu'on ne trouvera jamais de solution pour cohabiter avec des grands canidés...

À la lecture de ses nouveaux travaux, il me semble que Jean-Marc Landry est un diplomate à d'autres niveaux encore : envers les bergers et éleveurs, envers les brebis et les chiens de protection. Cela exige beaucoup de savoir, et une attention aux dimensions cachées du monde vivant. Jean-Marc Landry est à ma connaissance le seul qui entreprend d'examiner l'évolution des canidés sur 40 millions d'années pour expliquer la manière dont le loup multiplie les morsures sur les brebis (ses griffes ayant évolué pour creuser des tanières, elles ne lui permettent pas d'immobiliser ses proies), dans le but de comprendre mieux ces événements traumatisants pour les éleveurs – et qui alimentent les préjugés sur le prétendu « sadisme » du loup.

L'écologie scientifique et l'éthologie contemporaine nous enseignent que pour appréhender et influencer sur le vivant, il est nécessaire de se rendre sensible à ces relations invisibles qui plongent loin dans le passé et régissent les écosystèmes. Pour observer ces relations discrètes, la caméra thermique est un dispositif décisif dans la démarche de Jean-Marc Landry. Dans le cadre du projet CanOvis, il utilise cette technologie pour filmer la nuit. Les résultats de ses recherches indiquent que les relations entre loups, troupeau, chiens de protection et humains sont omniprésentes, l'acte de prédation lui-même n'étant que « la partie émergée de l'iceberg ». La caméra thermique restitue une multitude d'autres interactions, lesquelles sont ordinairement invisibles (entre loups et chiens, loups et brebis). Landry conclut : « C'est dans cette partie "invisible" des relations entre le

prédateur et le système pastoral que se bâtissent les scénarios qui mèneront, ou non, à la prédation, avec plus ou moins de régularité et d'intensité. »

Ces nouvelles données sont susceptibles de bouleverser ce qu'on croyait savoir sur les loups : certaines images spectaculaires capturées par son équipe grâce à la caméra thermique montrent, par exemple, un loup tranquille au beau milieu d'un troupeau de brebis sereines, qui l'examinent de tout près. C'est presque inimaginable selon nos conceptions du loup et des brebis. Et cela ouvre de nouveaux champs de réflexion pour l'éthologie. Comment interpréter l'absence de panique chez les brebis et la placidité du loup ? Faut-il faire l'hypothèse que les brebis n'ont pas une catégorie de « loup » aussi homogène que la nôtre ? Que pour elles, il n'y a pas *le* loup, mais des loups différenciés ? Qu'elles ne sont pas ici aussi « essentialistes » que les humains, c'est-à-dire enclines à projeter massivement sur tout un groupe (ou une race) des traits repérés seulement chez quelques-uns ? Qu'elles ont un rapport plus subtil, plus vigilant à la différence interindividuelle entre les loups (certains sont dangereux, d'autres non), ou même au contexte, le même loup pouvant un jour être un prédateur qu'il faut fuir, et un autre jour un flâneur intéressant sur lequel il suffit de garder un œil ? Des énigmes émergent de ce monde de la nuit révélé par les images. Elles ébranlent ce qu'on croyait savoir des brebis, comme du loup, qui échappe au préjugé du prédateur affamé qu'on imagine instinctivement déterminé par le stimulus « brebis à dévorer aveuglément ». Percer ces mystères nous permettra-t-il d'élaborer des

dispositifs de protection et de cohabitation plus efficaces et mieux ajustés à la complexité du réel ?

Face au vivant, « il ne faut jamais douter de l'invisible », comme dit le forestier et philosophe Aldo Leopold. Mais ne pas en douter ne signifie pas le fantasmer : il s'agit plutôt d'apprendre à enquêter sur cet invisible, à la fois pour le rendre intelligible et rendre notre action plus intelligente.

Jean-Marc Landry est un diplomate entre le monde humain et le monde vivant parce qu'il circule d'un point de vue à l'autre avec un mélange fécond de curiosité confiante d'un côté, et de vigilance critique de l'autre. Il avoue en effet s'être beaucoup instruit auprès des éleveurs et bergers, il se nourrit de leur savoir immémorial, de leur sensibilité à des territoires qu'ils connaissent si bien. Mais il reconnaît aussi qu'il ne prend pas tout ce qu'ils disent pour argent comptant : parfois ils se trompent, ils disent que le loup est passé dans la nuit alors que les caméras thermiques montrent que ce n'est pas le cas.

Pour le dire autrement, il renouvelle la posture du chercheur, qui n'a pas vocation à adouber sans esprit critique tout ce que lui rapportent les acteurs, pas plus qu'à dévaloriser en bloc des savoirs anciens du seul fait qu'ils ne sont pas scientifiquement prouvés. L'art de Jean-Marc Landry sur ce point est de transformer toutes les affirmations sur les loups, toutes les croyances que chaque camp véhicule, en *hypothèses à mettre à l'épreuve*. Ce qui est une manière généreuse et critique de les prendre au sérieux : « D'accord, vous dites ça, je veux bien, non pas le croire, mais le prendre pour hypothèse, et allons voir ensemble sur le terrain désormais. »

Et c'est ce à quoi nous incite ce livre de Jean-Marc Landry, si riche en connaissances et expériences, si attentif aux points de vue de tous. La paix, on le sait, entre humains comme avec les vivants, est coûteuse en intelligence diplomatique. C'est ce choix qui est devant nous.

Baptiste Morizot

Maître de conférences en philosophie,
Aix-Marseille Université.

Auteur de *Les Diplomates. Cohabiter avec les loups sur une autre carte du vivant*,
Marseille, Wildproject, 2016.

Introduction

En 2000, lors de la rédaction de mon premier livre sur le loup chez Delachaux et Niestlé, j'avais tenté de faire une synthèse de la littérature scientifique tout en apportant une touche de mon expérience personnelle naissante. Seize ans plus tard, les connaissances sur l'espèce ont énormément évolué et mon expérience de terrain s'est sensiblement étoffée, deux des raisons pour lesquelles j'ai accepté de réécrire entièrement cet ouvrage.

J'ai le sentiment qu'aujourd'hui nous fondons beaucoup trop souvent nos raisonnements et appréciations sur des croyances plutôt que sur des faits. Cette pratique semble se généraliser et se renforcer de manière inquiétante, autant du côté des partisans du loup que de ses détracteurs. Ayant passé le plus clair de mon temps, durant plus de deux décennies, à côtoyer les extrêmes, je ne peux que constater à quel point la méconnaissance de l'espèce est identique de part et d'autre. On imagine le loup bien plus qu'on ne le connaît ! Aussi, dès lors qu'il ne se comporte pas

comme escompté, par exemple s'il s'approche de bâtiments ou se fait surprendre rôdant en ville le soir venu (comme à Bulle, en Suisse, au début de l'hiver 2017), on estime immédiatement qu'il s'agit d'un hybride de chien, d'un individu familiarisé à l'humain ou d'un sujet échappé d'un parc animalier, sous le simple prétexte qu'il n'a pas peur des constructions humaines. Cet imaginaire a des conséquences dramatiques, car il peut mener jusqu'à la condamnation d'une espèce sur des supputations erronées, comme nous le verrons dans les chapitres suivants.

C'est notamment pour cerner cette problématique que j'ai souhaité proposer un ouvrage de référence sur le loup, comme je l'avais fait en 2000. À cet effet, toutes les données, informations et affirmations réunies sont scientifiquement vérifiées et/ou directement issues de ma propre expérience. Pour des raisons de lisibilité du texte, les sources ont été rassemblées dans la bibliographie.

Réécrire le livre que vous avez entre les mains était l'occasion rêvée de faire un point global de la situation en y intégrant les études les plus récentes. J'ai notamment lu beaucoup d'erreurs sur l'origine du loup, que j'ai souhaité retracer complètement depuis l'apparition des premiers mammifères, faisant part des dernières avancées scientifiques sur l'évolution des canidés. Les progrès génétiques sont un outil précieux quand il s'agit de remonter le temps. Ils mettent aussi en

◀ À l'image de ces empreintes, laissées sur la terre argileuse de la Sierra de la Culebra, en Espagne, nous tendons à imaginer ce qu'est le loup, à partir de bien peu de choses. Mon objectif, à travers ce livre, est de vous emmener plus loin, de passer de simples traces à la découverte complète de celui qui les a déposées.

lumière l'existence d'espèces, comme *Canis anthus* confondu jusqu'à présent avec le chacal doré, ou apportent des éclairages nouveaux concernant le loup rouge ou le loup d'Algonquin.

J'ai également toujours souhaité comprendre pour quelles raisons le loup pose autant de problèmes, particulièrement avec l'élevage. Comme nous le verrons, il peut tuer plusieurs proies domestiques lors d'une attaque (*surplus killing*) ou infliger des blessures sévères. Ces deux caractéristiques, issues de son parcours évolutif, constituent la source principale des conflits. En effet, si les loups ne tuaient qu'une proie domestique à la fois et la consommaient entièrement, les dommages engendrés aux troupeaux se verraient réduits de plus des deux tiers et la volonté de l'éradiquer de certains territoires serait probablement moindre. Après plus de quatre ans d'observation nocturne sur le terrain, je vous propose de nouvelles connaissances de la biologie de l'espèce en système pastoral, laquelle semble différer de celle jusqu'alors admise dans la littérature, ainsi qu'un nouveau regard sur la protection des troupeaux basé sur la perception qu'en a le principal intéressé : le loup lui-même.

J'ai aussi entrepris un tour d'horizon du statut du loup à travers le monde et une réactualisation des chiffres. Ce travail a été particulièrement laborieux, car la majorité des données officielles se rapportent à des études qui commencent à dater. J'ai donc dû aller vérifier les sources et rechercher

la plupart des informations pour les mettre à jour autant que possible, ce qui m'a pris un temps considérable.

Lors de la parution du premier livre, certains biologistes commençaient à remettre en question la hiérarchie et le fonctionnement de la meute tels que nous les appréhendions à partir des loups captifs. Les observations permanentes de loups sauvages effectuées sur l'île d'Ellesmere (Arctique, Canada), puis celles de nombreuses meutes évoluant en plein jour dans le parc national de Yellowstone (États-Unis) ont encore augmenté notre compréhension de l'espèce.

Enfin, les recherches approfondies que je mène avec mon équipe depuis 2013, dans le cadre du projet CanOvis¹, nous offrent une perception du loup un peu différente de celle de l'Amérique du Nord. Elles ont également contribué à augmenter nos connaissances sur les comportements de prédation et les stratégies de chasse des loups, que L. D. Mech et ses collègues ont synthétisées dans un livre paru en 2015.

Depuis le début des années 2000, les effectifs de loups ont augmenté dans des environnements fortement dominés par l'être humain, ce qui a engendré un accroissement des conflits avec l'élevage et le questionnement d'une partie de la population et de certains gouvernements quant à

1. Projet de recherche sur le loup dans le système pastoral, www.ipra-landry.com.

la présence de ces prédateurs près des habitations. La proximité de l'espèce avec l'homme suscite toujours de vives craintes. C'est pourquoi j'ai également décidé d'aborder la dangerosité potentielle du loup d'une manière fouillée et objective en faisant un tour du monde des attaques.

En raison du nombre de publications scientifiques à son sujet, il devient difficile de rédiger seul une monographie sur *Canis lupus*. C'est sans doute la raison principale pour laquelle les derniers ouvrages de ce type sont des travaux collectifs. J'ai donc dû faire des choix et il ne m'a pas été possible de creuser tous les thèmes de manière aussi approfondie que je l'aurais souhaité. Par exemple, la protection des troupeaux à elle seule aurait pu faire l'objet d'un livre complet. En revanche, j'ai constitué une liste d'ouvrages et de sites Internet à votre intention (à retrouver en fin d'ouvrage).

Concilier les activités humaines et la présence du loup exige de savoir comment chacun de ces éléments fonctionne. Ceux qui me fréquentent, de près ou de loin, le savent bien : j'ai un besoin viscéral de sentir les choses avec mes tripes. Je suis sans doute l'un des seuls scientifiques à aller vivre en immersion totale sur les alpages, dans les estives, aux côtés des éleveurs et des bergers. Le pastoralisme est un terrain particulier, qui cristallise plus que tout autre les interactions entre le loup et l'homme. Aujourd'hui, si je reste un passionné du loup, je suis aussi un fervent

défenseur de cette forme d'agriculture séculaire et précieuse que j'ai appris à connaître et à aimer. Voir une brebis agoniser à la suite d'une attaque m'est assurément aussi insoutenable que de contempler le cadavre d'un loup braconné.

Scientifique et naturaliste, je n'en demeure pas moins proche du terrain, ma sensibilité pastorale n'étant plus à démontrer. La littérature est certes indispensable, mais rien ne remplace ces vingt ans d'expérience, garants d'une certaine légitimité et dont j'ai souhaité partager la quintessence avec vous. C'est pourquoi j'ai également ajouté des liens Internet donnant accès à des vidéos de nos observations, qui étayaient certains de mes propos.

L'objectif premier de cet ouvrage est de vous fournir, chers lectrices et lecteurs, des connaissances neutres afin de vous permettre de forger votre propre opinion sur le loup, ce qui implique avant toute chose de le présenter comme il est : ni un ange, ni un démon, mais bien un prédateur ayant coévolué aux côtés de ses proies depuis plus de 40 millions d'années et qui doit aujourd'hui continuer de s'adapter pour parvenir à (sur)vivre dans des environnements de plus en plus dominés par l'être humain. Dans le prolongement de ma démarche, je vous invite à rester objectifs, à toujours vérifier les sources des informations reçues et à garder l'esprit ouvert. J'espère sincèrement que vous aurez autant de plaisir à lire ce livre que j'en ai eu à l'écrire.



D'où vient le loup ?

L'histoire des canidés s'est déroulée indépendamment sur les continents nord-américain et eurasiatique. Le loup d'un aspect similaire à celui que nous lui connaissons aujourd'hui semble être apparu en Eurasie il y a environ 800 000 ans. S'il fait aujourd'hui partie des grands carnivores, il était jadis bien peu de chose face à d'autres prédateurs ! Mieux comprendre d'où il vient, c'est aussi entrevoir comment il fonctionne, notamment lorsqu'il s'attaque à des troupeaux domestiques. Aujourd'hui, toutes les espèces du genre *Canis* sont interfécondes et leur descendance est fertile, ce qui touche aux notions de spéciation et d'hybridation. Alors que la protection du loup est régulièrement remise en cause, ces caractéristiques deviennent un argument récurrent s'agissant de l'éradiquer, comme si l'évolution devait s'arrêter aujourd'hui !

◀ Pour la plupart d'entre nous, le loup reste un animal mystérieux. Pour le comprendre pleinement, il faut remonter dans le temps et partir à la découverte de ses lointains ancêtres, les premiers canidés, apparus il y a plus de 40 millions d'années.

Ce chapitre reprend toute l'évolution du loup depuis l'apparition des premiers mammifères. Ayant constaté que la littérature contenait souvent des erreurs sur l'histoire des canidés (et, par là même, celle du loup), j'ai consacré beaucoup de temps à faire le point sur les connaissances actuelles (notamment grâce à l'avènement de la génétique) et à les rendre accessibles à chacun. Si ce chapitre peut paraître quelque peu complexe à appréhender au premier abord, il vaut la peine de passer par-dessus cette impression initiale car les informations qui s'y trouvent sont essentielles. En effet, pour comprendre le loup et certains de ses comportements, qui parfois nous surprennent (comme, par exemple, le *surplus killing*, qui consiste à tuer plus de proies que nécessaire lors d'une attaque), il faut commencer par se représenter d'où il vient. Par exemple, pourquoi et comment l'évolution l'a doté de certaines spécificités nécessaires à la traque du gibier et à l'endurance sur de longues distances. Et, corollairement, comment les ongulés sauvages ont coévolué pour s'y adapter et éviter de se faire



▲ Le loup est probablement l'espèce qui a suscité en nous le plus de haine et de fascination au cours de l'histoire.

tuer. Depuis des millions d'années, l'impératif de tuer pour vivre et la volonté de ne pas se faire tuer engendrent des adaptations et crée, à long terme, un équilibre entre les prédateurs et les proies. Comme nous le verrons plus en détail par la suite, le loup chasse généralement en faisant fuir ses proies, afin de repérer celles qui auront le moins de chances de lui échapper. On comprend alors aisément que l'avènement de la domestication ait rompu cet équilibre. En effet, l'homme a créé des proies domestiques, donc vulnérables à la prédation. Soucieux de la survie de ces animaux domestiqués, il lui a bien fallu se substituer à l'évolution et développer des techniques de protection de son bétail.

Comme vous allez le découvrir, la classe des mammifères a engendré plusieurs groupes de carnivores, dont certains ont perdu jusqu'à devenir le groupe dominant, alors que d'autres se sont éteints (comme les créodontes ou les amphicyonidés). Tout comme nous, pour arriver jusqu'à aujourd'hui, le loup a derrière lui une longue et passionnante histoire évolutive, semée



▲ L'augmentation de la taille des proies est l'une des conséquences de leur coévolution avec les prédateurs.



▲ Le renard est un cousin éloigné du loup, tous deux appartenant à la famille des canidés.

d'embûches notamment en raison d'indispensables adaptations aux différents changements climatiques. Partons ensemble à sa découverte, de ses origines à nos jours.

Quelques mots sur la classification des êtres vivants

Toutes les espèces animales, végétales et fongiques¹ sont identifiées par un nom binominal latin, selon le système mis en place par le naturaliste suédois Carl von Linné au XVIII^e siècle. L'utilisation de langues « mortes », comme le latin ou le grec ancien, permet en effet à tous les scientifiques du monde d'utiliser un langage commun.

Par exemple, selon cette nomenclature, le loup est nommé *Canis lupus*. Ainsi, aucune autre espèce ne peut recevoir une appellation identique. Si le mot *lupus* indique l'espèce, le mot *Canis* se réfère au genre, c'est-à-dire à un groupe évolutif partageant un ancêtre commun assez proche du point de vue de l'histoire de l'évolution des espèces (temporalité géologique, en millions d'années). Au sein du genre *Canis*, toutes les espèces peuvent se croiser et donner naissance à une descendance fertile².

1. Relatif aux champignons, dont le règne n'apparaîtra dans la classification qu'en 1969 (Whittaker), même s'il avait déjà été suggéré par Jahn & Jahn quarante ans plus tôt.
2. Communément appelée génération F1 lorsqu'il s'agit d'hybrides.

Classification du loup

Règne	Animal : regroupe tous les animaux.
Embranchement	Cordés : possèdent une corde* dorsale, permanente ou seulement pendant l'embryogenèse.
Sous-embranchement	Vertébrés : regroupe les animaux qui ont des vertèbres.
Classe	Mammifères : regroupe les animaux à sang chaud, qui ont généralement des poils sur leur peau (on trouve des vibrisses sur le rostre de certaines espèces de dauphins) et nourrissent leurs petits avec du lait obtenu grâce à des glandes mammaires.
Ordre	Carnivores : regroupe les animaux qui possèdent des carnassières leur permettant de trancher et dépecer la viande. Les canines se sont transformées en crocs. Ils consomment principalement de la chair crue, mais certaines espèces présentent un régime alimentaire plutôt herbivore, comme le panda géant (<i>Ailuropoda melanoleuca</i>), frugivore, comme le binturong (<i>Arctictis binturong</i>) ou omnivore, comme le renard roux (<i>Vulpes vulpes</i>). Ils peuvent être digitigrades (marchent sur les doigts) ou plantigrades (marchent sur la plante des pieds). Cet ordre regroupe 13 familles terrestres et 3 aquatiques.
Famille	Canidés : comporte 13 genres et 35 à 39 espèces, selon les scientifiques.
Genre	<i>Canis</i> : rassemble 8 à 12 espèces, selon les scientifiques.
Espèce	<i>lupus</i> : le loup.

* Tige rigide et élastique, faite de cellules turgescentes, qui représente un premier élément de squelette axial. Les cordés réunissent trois embranchements : les tuniciers (invertébrés marins fixés, comme les ascidies, ou pélagiques, comme les thalies), les céphalocordés (amphioxus) et les vertébrés.

Elles partagent également des comportements similaires hérités de cet ancêtre commun, qui ont évolué (ou non) de manière variable selon les espèces mais restent encore reconnaissables et différenciés de ceux des autres groupes (phylogénie des comportements, voir chapitre « Vivre et chasser en groupe »).

Sur ce même principe de classification, on peut regrouper plusieurs genres qui, à nouveau, présentent des caractéristiques identiques issues d'un ancêtre commun au sein d'une même famille.

Ainsi, les genres *Canis* et *Vulpes*³ font partie de la famille des canidés. Ensuite, certaines familles peuvent être regroupées lorsqu'elles partagent, une fois encore, certaines particularités et un même ancêtre. Par exemple, celle des canidés peut être regroupée avec celle des félidés⁴, qui possèdent également des carnassières (molaires tranchantes, voir plus bas). Ces spécificités permettent de les rassembler dans un même groupe, dénommé ordre par les taxonomistes. Ainsi, canidés et félidés, de même que toutes les familles qui possèdent des carnassières, appartiennent à l'ordre des carnivores. Ces derniers allaitent leurs petits, comme d'autres espèces d'autres ordres (par exemple, les artiodactyles⁵), ce qui les fait se regrouper au sein d'une classe appelée « mammifères ». Tous les mammifères ont une colonne vertébrale. Il en va de même des lézards et des oiseaux (qui pondent des œufs), ce qui permet de les regrouper tous dans une vaste catégorie appelée sous-embranchement des vertébrés.

Cette classification suit l'évolution des espèces en trouvant systématiquement le plus petit dénominateur commun pour former des catégories. Avant l'avènement de la génétique, les scientifiques se basaient uniquement sur l'apparence d'un animal (phénotype) et la paléontologie

3. Nom de genre donné au groupe des renards comme le renard roux (*Vulpes vulpes*).

4. Regroupe la famille des chats (tigre, lion, guépard ou chat domestique).

5. Comme le chamois, le bouquetin, le cerf, le sanglier, le mouton, la chèvre, la vache ou l'orque !

Comparaison des classifications de l'homme, du loup, du chien et du mouton

	Homme	Loup	Chien	Mouton
Règne	Animal	Animal	Animal	Animal
Embranchement	Cordés	Cordés	Cordés	Cordés
Sous-embranchement	Vertébrés	Vertébrés	Vertébrés	Vertébrés
Classe	Mammifères	Mammifères	Mammifères	Mammifères
Ordre	Primates	Carnivores	Carnivores	Artiodactyles
Famille	Hominidés	Canidés	Canidés	Bovidés
Genre	<i>Homo</i>	<i>Canis</i>	<i>Canis</i>	<i>Ovis</i>
Espèce	<i>sapiens</i>	<i>lupus</i>	<i>lupus familiaris</i> ou <i>familiaris</i> *	<i>aries</i>

* Tous les scientifiques ne s'accordent pas sur la spéciation du chien.

(science qui étudie les fossiles) pour voir comment l'anatomie des espèces avait évolué au cours du temps. Aujourd'hui, la génétique (science qui étudie l'hérédité et les gènes) permet une classification plus fine et plus précise, puisque l'on s'intéresse directement au génome.

Évolution des carnivores terrestres, des canidés et des loups⁶

Apparition des premiers mammifères

Les premiers mammifères – issus de reptiles mammaliens – apparurent voici plus de 220 Ma⁷, alors que régnaient les dinosauriens. De la taille de petites musaraignes, ils se déplaçaient avec agilité dans les arbres et les fourrés. Ils allaient devoir leur réussite à une protection accrue de leur descendance (placenta, allaitement, sociabilité), à une plus grande résistance aux intempéries (fourrure, homéothermie), à l'accroissement du volume de leur cerveau et à une meilleure utilisation de la nourriture grâce au développement de dents à couronnes complexes, permettant une mastication et une digestion plus rapides,

6. Informations principalement tirées de X. Wang et R. H. Tedford, Dogs : *Their Fossil Relatives and Evolutionary History*, 2008.

7. Abréviation pour millions d'années.

Les trois groupes de mammifères

Il existe trois groupes de mammifères :

- les **mammifères placentaires**, qui ont développé un placenta* et allaitent leurs petits par des glandes mammaires débouchant sur des trayons (appelés « mamelons » chez la femme) ;
- les **mammifères marsupiaux** (du grec *marsipos*, qui signifie « sac »), qui possèdent un placenta rudimentaire et donnent naissance à une « larve » marsupiale, laquelle migre généralement dans une poche (le marsupium) pour s'accrocher à une mamelle qui se dilatera dans sa bouche, créant ainsi une fusion des épithéliums (buccal et mammaire) persistant jusqu'au stade juvénile. Les marsupiaux vivent principalement en Australie. Seul l'opossum de Virginie (*Didelphis virginiana*) évolue en Amérique du Nord. Ce groupe comprenait plusieurs espèces carnivores, dont la plupart se sont éteintes**. Il reste aujourd'hui deux espèces de carnivores

marsupiaux : le diable de Tasmanie (*Sarcophilus harrisii*) et le chat marsupial (*Dasyurus maculatus*) ;

- les **mammifères monotrèmes**, qui sont ovipares c'est-à-dire qui pondent des œufs, mais allaitent leurs petits, comme par exemple l'ornithorynque. Ils ne possèdent pas de glandes mammaires ni de trayons, mais des glandes sudoripares transformées qui sécrètent le lait directement sur les poils léchés ensuite par les petits. Les monotrèmes sont aussi dotés de caractéristiques de reptiles et d'oiseaux, comme la présence d'un cloaque et une ceinture scapulaire à quatre os. Il s'agit du seul des trois groupes qui ne comprend aucun carnivore.

* Le placenta est un organe qui entoure le fœtus et l'isole de l'utérus, tout en permettant les échanges dont il a besoin pour vivre (oxygène, nutriments, évacuation des déchets, etc.).

** Comme le thylacine (*Thylacinus cynocephalus*).

indispensables à l'apparition de l'homéothermie⁸ qui nécessite davantage d'énergie. Tous les mammifères possèdent une ceinture scapulaire à deux os (les omoplates), une mandibule formée d'un seul os (le dentaire), trois osselets dans l'oreille moyenne, des poils et des mamelles.

8. L'homéothermie est « la caractéristique des espèces animales (oiseaux, mammifères) dont le milieu intérieur (sang et lymphe) conserve une température constante, quelle que soit la température du milieu extérieur, dans de très larges limites » (Larousse).



▲ Observer les reptiles de la lignée mammalienne permet de constater le passage progressif de la mandibule reptilienne, constituée de plusieurs os, à la mandibule mammalienne constituée d'un seul os, le dentaire (les trois autres ayant migré dans l'oreille moyenne pour former l'enclume, le marteau et l'étrier). Ici, une mandibule de loup.

Les premiers mammifères « carnivores » étaient surtout de petits animaux – des micro-mammifères – qui chassaient plutôt des insectes, bien que certaines espèces aient pu atteindre la taille d'un chien et chasser de petits dinosaures. Leur dentition était encore peu différenciée.

Carnivore et carnivore

Le terme « carnivore » – dérivé des deux mots latins *carnis* (viande) et *vovare* (dévorer) – peut prêter à confusion car il désigne à la fois un type de régime alimentaire et un ordre (taxonomie). Ainsi, l'orque (cétacé) ou le crocodile (crocodilien) présentent un régime carnivore mais n'appartiennent pas à l'ordre des carnivores. On utilise également les termes « hypercarnivore » pour désigner un régime alimentaire composé principalement de chair animale et « hypocarnivore » pour indiquer un régime plus diversifié, mais comprenant toutefois de la viande en proportions variables. Pour éviter toute ambiguïté, j'utiliserai l'expression « carnivores vrais » pour désigner les ancêtres des espèces appartenant à l'ordre des carnivores.



▲ Au cours de l'évolution, la 4^e prémolaire supérieure et la 1^{re} molaire inférieure se sont transformées en dents tranchantes : les carnassières.



▲ La denture des différents carnivores a évolué de diverses manières, ce qui contribue à pouvoir les identifier lorsque l'on n'en retrouve que des restes. Par exemple, la carnassière inférieure du loup, que l'on voit ici, est plus tranchante que celle du chacal.

Les carnivores vrais possèdent tous une caractéristique commune, à savoir la présence de quatre carnassières : une par demi-mâchoire. Il s'agit d'une évolution de la dentition non spécialisée des premiers « mangeurs de chair », résultant de la transformation de la 4^e prémolaire supérieure et de la 1^{re} molaire inférieure en dents tranchantes. Si les premiers carnivores conservent des molaires à l'arrière des carnassières, qui leur permettent de mastiquer et de broyer la nourriture ainsi que de briser de gros os, l'évolution tendra vers une diminution du nombre des dents, essentiellement les molaires. Les canidés présentent aujourd'hui la forme la plus conservatrice, avec 42 dents (à quelques exceptions près ; voir plus bas), et les félidés la forme la plus évoluée, avec 28 à 30 dents.

Les carnassières sont très sensibles aux facteurs évolutifs et varient selon les régimes alimentaires et les espèces. Leur morphologie constitue donc un reflet fidèle de la parenté des espèces entre elles et permet de retracer leur évolution à partir d'un ancêtre commun. Par exemple, la carnassière inférieure du loup (et du chien) se différencie de celle du chacal par l'atténuation de l'une de ses cuspidés⁹, ce qui augmente l'effet coupant de la dent quand elle s'oppose à la carnassière supérieure.

9. Une cuspidé est l'une des pointes de la dent. La canine est monocuspidée, les prémolaires et les carnassières généralement bicuspidées et les molaires multicuspidées.

En revanche, le chacal, le loup et le chien possèdent des dents plus massives que les renards.

Les premiers carnivores vrais étaient de petite taille, et probablement arboricoles si l'on se réfère à certaines de leurs particularités morphologiques comme le scaphoïde et le lunaire (os du poignet) qui ne sont pas soudés, contrairement à ceux des carnivores actuels (adaptation à la course), et à la présence de griffes acérées, vraisemblablement rétractiles (particularité conservée chez les félidés et perdue chez les canidés).

Les créodontes

Au cours de l'évolution, plusieurs voies évolutives de carnivores sont apparues, puis se sont éteintes. L'exemple le plus connu est celui des



▲ Les créodontes présentaient jusqu'à trois carnassières par demi-mâchoire, comme on le constate sur ce crâne (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

créodontes, apparus au Paléocène (-66 à -55 Ma), qui régnèrent en maîtres pendant 20 Ma. Ces carnivores possédaient jusqu'à trois carnassières par demi-mâchoire, soit douze au total ! Mais leurs molaires avaient disparu. Cette particularité eut une incidence majeure sur leur évolution, comme nous le verrons un peu plus loin. Les créodontes possédaient un crâne assez allongé, avec une crête sagittale¹⁰ importante sur laquelle venait s'insérer un muscle temporal très puissant. Ils se développèrent jusqu'à -35 Ma, formant des espèces à l'aspect de canidés, d'ours, d'hyènes ou de félidés réparties en deux familles : les oxyaenidés et les hyénodontidés. On retrouvait les créodontes en Europe, en Asie du Sud, en Afrique, puis, plus tardivement, en Amérique du Nord. Ils commencèrent à disparaître il y a 30 Ma, à la suite du refroidissement de l'hémisphère Nord. Il est probable que leurs dents, trop spécialisées, ne leur aient pas permis de s'adapter à un régime alimentaire plus varié, contrairement aux carnivores vrais. Les créodontes ayant occupé le sommet de la chaîne alimentaire pendant des millions d'années, cela a probablement « forcé » les carnivores vrais à conserver une dentition adaptée à un régime alimentaire plus varié et à exploiter plus de niches écologiques. Il existe aujourd'hui 98 genres de carnivores, alors qu'à leur apogée, les créodontes n'en comptaient que 45.

Apparition des premiers carnivores vrais

Jusqu'en 2015¹¹, les paléontologistes pensaient pouvoir retracer l'histoire des carnivores vrais jusqu'au Crétacé supérieur (-75 à -65 Ma) grâce à un petit mammifère d'Amérique du Nord nommé *Cimolestes cerberoïdes*. Pas plus grand qu'un écureuil, il chassait les insectes au pied des dinosaures et s'attaquait probablement occasionnellement à des petits vertébrés, les tuant par une série de petites morsures comme le ferait de nos

10. Crête osseuse courant le long de la ligne médiane du crâne.
11. Voir Fox R. C., 2015.

Les amphicyonidés : branche évolutive éteinte de carnivores primitifs

Les amphicyonidés apparurent au Miocène (-45 Ma). Ils possédaient des carnassières. D'abord digitigrades (marchant sur les doigts), ils évoluèrent d'un type « canidé » vers un type « ursidé » en devenant plantigrades, ce qui les rapprocherait des ours dont ils ne sont pas pour autant les ancêtres. Au cours de l'évolution, ils devinrent hypercarnivores et leur taille augmenta. Ils se trouvèrent probablement en compétition avec les canidés (hypocarnivores pour leur part, leur régime alimentaire se composant essentiellement de viande - à raison d'environ 70 % - mais pouvant également comporter des végétaux, champignons et fruits). L'extinction des amphicyonidés, chasseurs à l'affût, plantigrades aux membres courts, pourrait être due au fait que les canidés étaient digitigrades (et couraient donc plus vite). Ils disparurent vers la fin du Miocène (-8 Ma).



▲ Mandibule d'*Amphicyon* ssp. (32 Ma), sur laquelle on peut constater la présence d'une carnassière.

jours une genette. Ses 4^{es} prémolaires supérieures et 1^{res} molaires inférieures s'étaient élargies pour former ce que l'on a longtemps pensé être un semblant de carnassières, encore peu efficaces. Ses 3^{es} molaires supérieures avaient déjà régressé au point de disparaître. Toutefois, une étude a démontré que *Cimolestes cerberoïdes* présentait plutôt une dentition de broyeur. Sur les cinq espèces ayant été classées dans le genre *Cimolestes*, seules deux en font vraiment partie. Les trois autres,

dont *Cimolestes cerberoïdes*, appartiendraient à trois genres distincts. Aucune des cinq espèces précitées ne serait toutefois à l'origine de l'ordre des carnivores, les modifications de leur dentition n'étant



▲ Fossile de miacidé, datant d'environ 50 Ma, découvert à Messel (Allemagne).

pas la première forme évolutive des carnassières.

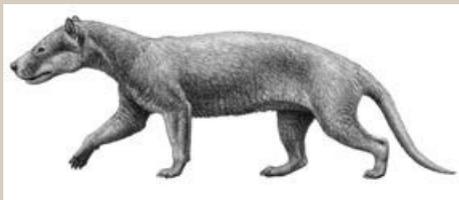
Il faudra attendre le début du Paléocène (-65 Ma) pour trouver des fossiles de mammifères présentant 4 carnassières bien développées. Ils appartiennent à la famille des viverravidés, mais n'ont aucun signe supplémentaire de parenté avec les autres carnivores. On les retrouve d'abord en Amérique du Nord, d'où ils essaimeront en Asie et en Europe, avant de disparaître. Ces premiers carnivores présentaient également la particularité d'avoir perdu la 3^e molaire, caractéristique que l'on retrouvera plus tard chez les félinés.

Carnivores marsupiaux

Les borhyéniés : carnivores marsupiaux d'Amérique du Sud

Au Paléocène (-65 Ma), le continent sud-américain était encore séparé du continent nord-américain et isolé des carnivores, ce qui a permis à des marsupiaux de s'y développer sans concurrence. C'est ainsi que la famille des borhyéniés y est devenue celle des prédateurs les plus évolués. Ils présentaient un crâne large, un cou long et des membres assez courts, comme les loups, ce qui laisse suggérer qu'ils occupaient également des habitats très variés. Ils possédaient une dentition assez semblable à celle des hyènes, d'où leur nom latin. C'est la formation de l'isthme de Panamá (bande de terre longue de 2 000 km, pour une largeur variant de 30 à 300 km), au Miocène moyen (-15 à -13 Ma), qui aurait permis le passage des prédateurs placentaires*. Pour une raison inconnue, ce passage ne s'est effectué

* Voir Montes C. et al., 2015. Middle Miocene Closure of the Central American Seaway, *Science*, 348 : 226-229.

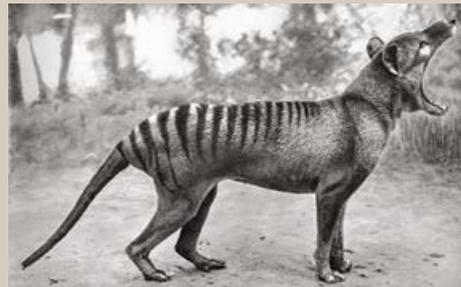


▲ *Boryaena tuberata* était un carnivore marsupial vivant en Amérique du Sud. Il mesurait 36 cm au garrot et présentait une grosse tête par rapport à la taille de son corps.

que 10 Ma plus tard, les prédateurs placentaires supplantant les prédateurs marsupiaux probablement moins adaptés à un refroidissement du climat.

Les thylaciniés : carnivores marsupiaux d'Australie

Les thylaciniés sont apparus à l'Oligocène tardif (-25 Ma) en Australie. Ils constituent un exemple d'évolution convergente intéressant, puisque leur dentition s'est adaptée à un régime carnivore avec la présence de carnassières. Le dernier représentant de cette lignée est le loup de Tasmanie (*Thylacinus cynocephalus*), exterminé par les colons européens et considéré comme éteint depuis 1936 après la mort du dernier spécimen au zoo de Hobart, en Tasmanie.



▲ Le loup de Tasmanie est un bon exemple de ce à quoi peuvent conduire les croyances. Le fait qu'on l'ait estimé responsable de dégâts dans les troupeaux ovins a grandement contribué à son extermination. Une étude effectuée rétroactivement sur des mâchoires par des chercheurs australiens a démontré qu'elles ne lui auraient pas permis de s'attaquer à des proies d'une telle taille.

L'histoire des carnivores vrais semble ne débuter véritablement qu'à la fin du Paléocène et au début de l'Éocène (-60 à -50 Ma), parallèlement à celle des créodontes (voir plus haut), avec l'apparition des miacidés en Amérique du Nord et en Europe, puis en Asie. Ces derniers possédaient encore la 3^e molaire sur le maxillaire et la mandibule, et leurs os scaphoïde et lunaire (os du poignet) n'étaient pas soudés, ce qui laisse penser qu'ils pouvaient encore grimper aux arbres.

Deux lignées de miacidés sont à l'origine de tous les carnivores vrais modernes : les vulpavines et les viverrines. Les premiers, qui ressemblaient à la martre, occupaient l'Amérique du Nord et sont à l'origine de la branche évolutive des canidés (20 Ma plus tard) et de celle des pinnipèdes. Les seconds, qui avaient plutôt l'aspect de la genette et chassaient des petits vertébrés, vivaient en Eurasie et sont à l'origine de la branche des félinés et de celle des viverridés. Ces deux branches évolutives parallèles portent parfois le nom de « canoïdes » et « féloïdes ».

Évolution des canidés depuis quarante millions d'années

Les canidés sont apparus il y a 40 Ma. Pas moins de 214 espèces ont été décrites, dont 83 % ont aujourd'hui disparu !

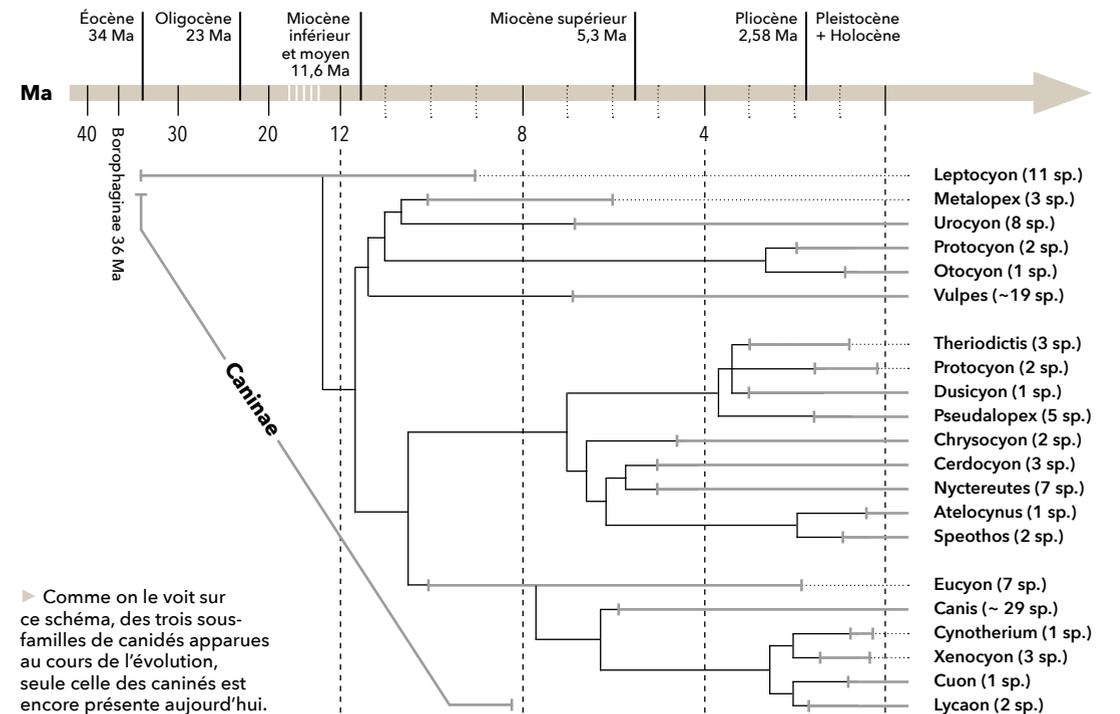
Plusieurs voies évolutives ont donné naissance à trois sous-familles, la première étant à l'origine des deux autres :

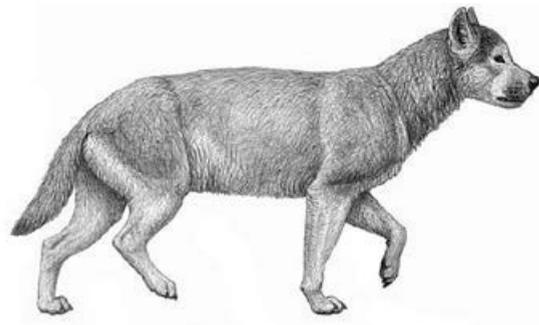
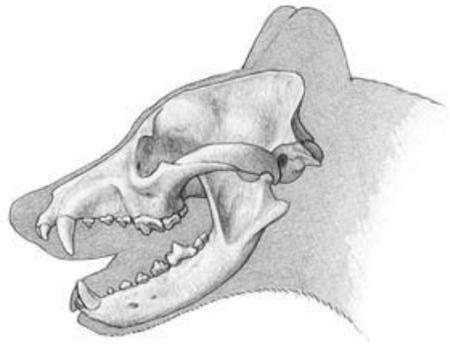
- la sous-famille des hesperocyoninés ;
- la sous-famille des borophaginés ;
- la sous-famille des caninés.

Toutes trois se sont côtoyées au cours de l'évolution, mais seule celle des caninés existe encore aujourd'hui.

Les hesperocyoninés

Les hesperocyoninés ont évolué à partir d'un groupe archaïque de la famille des miacidés. Des espèces du genre *Miacis* donnèrent progressivement naissance à l'une des caractéristiques





▲ Les plus grands canidés ayant existé étaient issus du genre *Borophagus*, aujourd'hui disparu. Ici, *Borophagus diversidens*, d'une taille d'environ 62 cm au garrot.



▲ *Osbornodon fricki* fut l'un des premiers canidés à atteindre une taille lui permettant de s'attaquer à des proies plus grandes que lui.

des canidés, soit une bulle tympanique osseuse dont la fonction est de protéger les trois osselets de l'oreille moyenne (l'enclume, le marteau et l'étrier). Le premier genre présentant cette particularité fut *Prohesperocyon* (*cyon* signifie « chien » en grec), petit carnivore ne pesant pas plus de 1 kilo. Les hesperocyoninés présentaient déjà les caractéristiques de la dentition des canidés, avec des carnassières développées et des molaires étroites sur le maxillaire. Ils possédaient encore cinq doigts, bien que le pouce et l'orteil aient commencé à régresser, ce qui semble indiquer qu'ils avaient adopté une posture semi-digitigrade. La présence de griffes acérées suggère qu'ils pouvaient encore grimper aux arbres. Leur anatomie (queue longue et pattes courtes) leur permettait de se faufiler facilement sur le sol à la recherche de nourriture dans

la litière forestière, comme les petits rongeurs et les lagomorphes¹². Ce mode d'alimentation les contraignait à de nombreux déplacements, d'où une adaptation de leurs membres, qui devinrent plus fins, diminuant au fil des générations leur habilité à grimper.

Plusieurs genres sont connus des paléontologistes, *Hesperocyon* (– 37 Ma) étant le plus représenté. Il donnera naissance à *Archeocyon pavidus*, petit carnivore de moins de 2 kilos, et à *Leptocyon*, eux-mêmes à l'origine des deux autres sous-familles de canidés, respectivement les borophaginés et les caninés.

Le genre *Mesocyon*¹³ (– 34 à – 21 Ma), comprenant des carnivores de petite taille (6 à 7 kilos), donnera naissance à des formes transitoires, comme *Cynodesmus* (ou *Sunkahetanka*, selon la nouvelle terminologie), anciennement considéré à l'origine des canidés modernes, ou *Enhydrocyon*¹⁴ (– 29 à – 21 Ma). Ce dernier, d'un poids pouvant atteindre une dizaine de kilos, représente un pas important dans l'évolution des canidés. En effet, ses carnassières sont devenues plus tranchantes (notamment le talonide¹⁵) et robustes, lui permettant de broyer des os et d'accéder pour la première

12. Lièvres, lapins et pikas.

13. Du latin *meso* qui signifie « moyen », et du grec *cyon* (« chien »).

14. Du nom de la loutre de mer (*Enhydra lutris*), qui fait référence ici à la forme du crâne de l'animal, ressemblant à celle de la loutre.

15. Partie plate de la dent, située en contrebas des parties acérées. Chez le loup actuel, le talonide de la carnassière supérieure a disparu au profit d'une partie tranchante.

Il est conservé sur les carnassières inférieures.



▲ La structure dentaire du loup lui permet de casser de gros os : le talonide, que l'on reconnaît à sa forme de bassinnet, est encore présent sur la carnassière inférieure (image de gauche). Par contre, il a disparu sur la carnassière supérieure au profit d'une partie tranchante (image de droite, sur laquelle on remarque que c'est sur la première molaire du maxillaire que se situe un talonide similaire).

fois à la moelle des os longs. La taille des molaires, situées à l'arrière des carnassières, a diminué.

Vers – 21 Ma, une nouvelle étape décisive dans l'évolution des canidés fut franchie, avec l'apparition d'*Osbornodon fricki*, qui atteignit une taille critique suffisamment élevée pour lui permettre de s'attaquer à des proies plus grandes que lui (soit une vingtaine de kilos). Ce prédateur vécut en Amérique du Nord jusqu'à – 15 Ma et fut l'un des derniers représentants des hesperocyoninés.

Les borophaginés

Les borophaginés apparaissent à l'Oligocène (– 32 Ma) à partir d'*Archeocyon*. Ils étaient pourvus de deux cuspidés additionnelles sur la carnassière du dentaire et d'une cuspide supplémentaire sur celle du maxillaire, offrant aux carnassières l'avantage de pouvoir également broyer la nourriture. Chez les espèces du genre *Epicyon*, la 4^e prémolaire s'était développée d'une manière beaucoup plus massive, permettant une pression importante sur une zone très restreinte, qui s'avérait d'une efficacité redoutable pour casser des os. Tous les borophaginés, dont le genre *Borophagus*¹⁶, conserveront cette caractéristique. Ce genre a également donné naissance aux plus grands canidés de l'évolution, certains pouvant atteindre la taille d'un ours brun. Toutefois, pendant 17 Ma

16. Carnivores d'une taille comparable à celle des loups actuels (20 à 40 kg).

(– 34 à – 17 Ma), les borophaginés furent plutôt hypocarnivores (omnivores) et de taille modeste, car probablement concurrencés par les hesperocyoninés, plutôt hypercarnivores. Ce n'est qu'à la fin du Miocène (– 16 à – 9 Ma), avec l'apparition d'espèces du genre *Tomarctus*, de taille plus imposante (14 à 18 kilos), que les borophaginés deviendront les prédateurs par excellence. Ayant ainsi occupé toutes les niches écologiques de l'Amérique du Nord, ils furent les carnivores les plus abondants pendant des millions d'années.

Pendant longtemps, le genre *Tomarctus* fut considéré à l'origine du genre *Canis*, tous deux présentant un talonide plat en forme de bassinnet sur la première molaire du dentaire. Des études approfondies ont cependant démontré que cette caractéristique existait déjà chez l'ancêtre commun des borophaginés et du genre *Canis* et que les deux genres étaient finalement assez éloignés. Le genre *Tomarctus* et, avec lui, la sous-famille des borophaginés, s'est éteint au Pléistocène (il y a moins de 3 Ma), après 30 Ma d'existence. Les derniers représentants des borophaginés ont probablement côtoyé les premières formes de loups actuels.

Les caninés

La sous-famille des caninés est la seule qui soit encore présente aujourd'hui. Son origine est commune à celle des borophaginés et remonte à l'Oligocène (– 32 Ma; voir ci-dessus). Cette



▲ Le renard polaire (ici, un jeune) possède une mâchoire profonde qui lui permet de capturer des lièvres arctiques pratiquement aussi grands que lui.

sous-famille est restée strictement confinée en Amérique du Nord durant les deux tiers de son existence, isolée du continent eurasiatique et de l'Amérique centrale et du Sud, et très longtemps à l'ombre des deux autres sous-familles (jusqu'à environ - 12 Ma). Le passage des caninés sur le Vieux Continent, alors que les hesperocyoninés ont disparu et que les borophaginés sont sur le déclin, aura une importance capitale sur l'évolution des canidés et celle de l'homme. Sans leur présence, le chien n'existerait pas et nous ne serions pas ce que nous sommes aujourd'hui.

Les premiers membres de la sous-famille des caninés (donc, comme nous l'avons vu, les lointains ancêtres des canidés actuels) furent plusieurs espèces du genre *Leptocyon*. Il s'agissait de carnivores de la taille d'un renard, qui ressemblaient encore à certains borophaginés, mais dont la dentition était plutôt adaptée à capturer de petites proies agiles ou à consommer des fruits.



▲ Au cours de l'évolution du loup, la partie tranchante de la carnassière, appelée « entoconide », s'est particulièrement développée.

Ces derniers ont donné naissance¹⁷ à deux lignées :
– celle des Vulpini, dont est issu le genre *Vulpes* (qui comprend différentes espèces de renards);
– celle des Canini, dont est issu le genre *Canis* (qui regroupe, entre autres, le loup, le dhole et le chien, voir aussi plus bas).

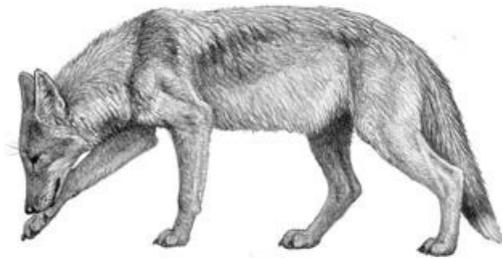
Les Vulpini ont continué d'évoluer dans la capture de petites proies, tout en maintenant un régime omnivore. Toutefois, certaines espèces, comme le renard polaire (*Vulpes lagopus*), ont conservé une mâchoire plus profonde et puissante (rappelant celle des borophaginés), qui leur permet d'attraper des lièvres arctiques (*Lepus arcticus*) presque aussi grands qu'eux. Il y a environ 10 Ma, le genre *Vulpes* a côtoyé deux nouveaux genres : *Metalopex*, aujourd'hui éteint, et *Urocyon*, dont le renard gris¹⁸ (*Urocyon cinereoargenteus*) reste l'unique représentant actuel.

Les Canini, pour leur part, ont continué d'évoluer vers la capture de proies plus grandes.

À cette époque (- 10 Ma), on vit apparaître une extension de la cavité nasale dans l'os frontal (derrière les cornets nasaux), qui semblait corrélée à l'élargissement de certaines dents. Comme elle est moins prononcée chez les caninés de petite taille, il pourrait également s'agir d'une adaptation

17. Il y a environ 12 Ma.

18. Ce dernier, qui vit dans le sud des États-Unis et en Amérique centrale, présente certainement encore les mêmes mœurs que les espèces du genre *Hesperocyon*. Il s'agit par ailleurs du seul renard faisant partie d'un autre genre que *Vulpes* et de l'un des seuls canidés (avec le chien viverrin; *Nyctereutes procyonoides*) qui ait conservé l'aptitude à grimper aux arbres !



▲ *Eucyon davisi*, considéré comme l'ancêtre du genre *Canis*. Apparu en Amérique du Nord, il a colonisé l'Eurasie et, bien plus tard, l'Amérique du Sud.



◀ Le renard crabier est la seule espèce encore présente du genre *Cerdocyon*, qui descend des premiers canidés d'Amérique du Nord passés en Amérique du Sud il y a 3 Ma.



▲ Le dhole, que l'on ne trouve plus qu'en Asie du Sud, a également vécu en Amérique du Nord (au sud des glaciations du Quaternaire).



◀ L'étude de crânes fossilisés (notamment la forme des carnassières et des molaires) permet aux paléontologues de déterminer l'espèce. Ici, un crâne de loup découvert dans la grotte du Lazaret (Alpes-Maritimes, France).

permettant d'encaisser les chocs lors de morsures de préhension et de mise à mort infligées à des proies de taille identique ou plus imposante que celle du prédateur.

Des modifications de la denture¹⁹ firent leur apparition, comme deux pointes sur le talonide des deux carnassières du dentaire, qui offraient une meilleure capacité de mastication en plus du découpage de la chair, encore améliorée par l'élargissement du talonide de la 1^{re} molaire du maxillaire et le développement de l'entoconide²⁰ (partie acérée de la dent). La molaire ressemblait ainsi à une carnassière à une pointe, avec une partie relativement plate à sa base. Ces adaptations ont permis aux caninés de faire face aux modifications environnementales (refroidissement du climat et apparition des glaciations du Quaternaire).

Il y a environ 8 Ma, l'apparition d'une large bande de terre (due à la baisse des eaux) au niveau de l'actuel détroit de Béring donna lieu à des échanges de faune entre les continents nord-américain et eurasiatique. *Eucyon davisi*, présent en Amérique du Nord, a ainsi colonisé l'Asie, puis l'Europe, et, bien plus tard, l'Amérique du Sud. En effet, l'isthme de Panamá, qui relie

19. Dont certaines caractéristiques sont partagées par les borophaginés.

20. Chaque pointe des molaires ou des carnassières porte un nom différent selon sa position sur la dent. L'entoconide est le nom donné à la pointe qui se situe sur la partie postérieure de la dent, du côté de la joue.

les continents nord-américain et sud-américain, s'est formé durant la même période géologique. Toutefois, pour des raisons inconnues, les caninés ont commencé à coloniser l'Amérique du Sud il y a seulement 3 Ma, bien que l'isthme ait été formé depuis plusieurs millions d'années. On peut constater encore aujourd'hui des résultats de ces migrations. Par exemple, même si la pression de sélection a fait évoluer leurs phénotypes de manière différente, le chien viverrin, originaire d'Asie de l'Est, et le renard crabier (*Cerdocyon thous*²¹), confiné en Amérique du Sud, sont restés génétiquement proches, malgré leur éloignement géographique, parce qu'ils partageaient un ancêtre commun vivant en Amérique du Nord à la fin du Miocène. Il y a environ 6 Ma, le climat commença à se refroidir, annonçant les glaciations du Pliocène

21. Unique espèce du genre *Cerdocyon* encore vivante.