

THÈSE

Présentée devant l'Université Claude Bernard – Lyon I
Pour l'obtention
du DIPLÔME DE DOCTORAT

présentée et soutenue publiquement le 11 juillet 2000

par
Ludovic SAY

***Système d'Appariement et Succès de reproduction chez le
chat domestique (*Felis catus* L.). Conséquences sur la
distribution de la variabilité génétique.***



Jury	François BONHOMME	
	Jean CLOBERT	Rapporteur
	Jean-Marie LEGAY	Président
	Eugenia NATOLI	
	Nicolas PERRIN	Rapporteur
	Dominique PONTIER	Directeur de thèse

UMR CNRS 5558
Laboratoire de Biométrie, Génétique et Biologie des Populations
Université Claude Bernard – Lyon 1, Bât. 711
43, Bld du 11 Novembre 1918
69622 Villeurbanne

Table des Matières

INTRODUCTION GENERALE	p. 6
PARTIE I: BIOLOGIE DES POPULATIONS DE CHATS: ETAT DES CONNAISSANCES	
1) Fragmentation de l'habitat et disponibilité des ressources	p. 11
2) Densité des populations	p. 12
3) Variabilité de l'organisation sociale et spatiale des populations	p. 13
4) Biologie de la reproduction	p. 15
5) Structure génétique des populations de chats	p. 16
PARTIE II: VARIABILITE DES SYSTEMES D'APPARIEMENT ET SUCCES REPRODUCTEUR DES MALES	
INTRODUCTION	p. 19
CHAPITRE 1: POPULATIONS ETUDIEES	p. 21
CHAPITRE 2: PROTOCOLES D'ETUDE GENERAUX	p. 25
1) Capture des chats	p. 25
2) Observations comportementales	p. 26
3) Utilisation de l'espace	p. 29
4) Analyse génétique	p. 31
CHAPITRE 3: DESCRIPTION ET FONCTIONNEMENT DES DEUX POPULATIONS	p. 35
1) Densités et effectifs	p. 35
2) Sex-ratio et Structure d'âge	p. 37
3) Condition physique des individus	p. 39
4) Structure génétique	p. 42
5) Paramètres démographiques	p. 43
5-1) La production de jeunes	p. 44
5-1-1) La distribution des naissances	p. 44
5-1-2) Age de première reproduction, proportion de femelles reproductrices et taille des portées	p. 45
5-2) Survie apparente	p. 48
5-2-1) Méthode d'estimation de la survie	p. 49
5-2-2) Survie chez l'ensemble des chats de BAC et CR	p. 50
5-2-3) Survie chez les femelles	p. 51
5-2-4) Survie chez les mâles	p. 52
5-3) Dispersion	p. 53
6) Comparaison des deux populations	p. 54

CHAPITRE 4: STRUCTURE SOCIALE D'UNE POPULATION URBAINE: CAS DE LA POPULATION CR	p. 60
1) Méthodes et Résultats	p. 61
1-1) Fréquence des différents groupes de comportements	p. 61
1-2) Hiérarchie de dominance sociale	p. 62
1-3) Dominance et caractéristiques morphologiques	p. 64
1-4) Comportements de marquage	p. 66
1-5) Groupes sociaux	p. 67
2) Discussion	p. 69
CHAPITRE 5: STRUCTURE SPATIALE D'UNE POPULATION URBAINE: CAS DE LA POPULATION CR	p. 73
1) Méthodes	p. 74
2) Résultats	p. 74
2-1) Taille des domaines vitaux	p. 75
2-2) Degré de chevauchement des domaines vitaux	p. 76
3) Discussion	p. 78
CHAPITRE 6: SYSTEME D'APPARIEMENT DANS DEUX POPULATIONS CONTRASTEES DE CHATS	p. 82
1) Méthode et Analyse des résultats	p. 83
2) Résultats	p. 84
3) Discussion	p. 86
CHAPITRE 7: DETERMINISME DU SUCCES REPRODUCTEUR DES MALES DANS LES POPULATIONS DE CHATS	p. 88
1) Méthodes et Analyse des données	p. 90
2) Résultats	p. 92
2-1) comportements de monte à CR	p. 92
2-2) Distribution des femelles réceptives à CR	p. 93
2-3) Taille des testicules et Succès reproducteur	p. 94
2-4) Caractéristiques physiques et Succès reproducteur des mâles	p. 96
2-5) Patrons d'utilisation de l'espace et Succès reproducteur à CR	p. 97
2-6) Dominance et Succès reproducteur à CR	p. 98
2-7) Dominance et Survie juvénile	p. 100
3) Discussion	p. 100
PARTIE III: CONSEQUENCE DU FONCTIONNEMENT DES POPULATIONS DE CHATS SUR LA DISTRIBUTION DE LA VARIABILITE GENETIQUE	
INTRODUCTION	p. 108
CHAPITRE 1: POPULATIONS ETUDIEES, NATURE DES DONNEES ET ANALYSE	p. 111
1) Populations étudiées	p. 111
2) Nature des données	p. 113
3) Analyse des données	p. 114
3-1) A partir des marqueurs de pelage	p. 114

3-2) Apartir des marqueurs microsatellites	p. 116
CHAPITRE 2: VARIABILITE GENETIQUE ENTRE POPULATIONS ET GROUPES SOCIAUX	p. 117
1) Analyse à partir des marqueurs de coloration du pelage	p. 117
1-1) Echelle française	p. 117
1-2) Echelle locale	p. 118
2) Analyse à partir des marqueurs microsatellites	p. 119
2-1) Echelle française	p. 120
2-1) Echelle locale	p. 121
CHAPITRE 3: DISCUSSION	p. 123
DISCUSSION GENERALE	p. 128
BIBLIOGRAPHIE	p. 145
ANNEXES	

LISTE DES TABLEAUX ET FIGURES

- Tableau 1: Exemple de densités dans différents types de milieu
Tableau 2: Exemples de taille de domaines vitaux dans différents milieux
Tableau 3: Locus microsatellites et leurs principales caractéristiques
Tableau 4: Superficie des aires d'étude, effectifs et densités de chats.
Tableau 5: Résultats de l'analyse d'une table de contingence multiple avec pour facteurs: le sexe, le site (urbain ou rural), la session de capture et l'âge des chats
Tableau 6: Valeurs de Fis estimées pour chaque année dans les populations CR et BAC
Tableau 7: Modèles testés dans le cadre de l'analyse de la survie dans les populations BAC et CR
Tableau 8: Modèles testés dans le cadre de l'analyse de la survie chez les femelles dans les populations BAC et CR
Tableau 9: Modèles testés dans le cadre de l'analyse de la survie chez les mâles dans les populations BAC et CR
Tableau 10: Nombre d'heures d'observations comportementales et nombre de chats adultes suivis en temps
Tableau 11: Indices de Landau calculés sur les matrices regroupant les comportements agonistiques
Tableau 12: Indices de Landau calculés sur les matrices regroupant les comportements de soumission
Tableau 13: Nombre d'individus par catégorie sociale selon l'année d'étude
Tableau 14: Qualité corporelle moyenne déterminée pour chaque catégorie sociale pour les années 1996 à 1998.
Tableau 15: Nombre annuel moyen d'interactions amicales par individu entre mâles ainsi qu'entre mâles et femelles en fonction de la classe sociale des mâles.
Tableau 16: Nombre de portées complètes et nombre de chatons capturés chaque année dans les deux populations.
Tableau 17: Fréquence des différents allèles et estimation de l'hétérogénéité génétique et du flux de gènes entre populations.
Tableau 18: Fréquence des différents allèles, estimation de l'hétérogénéité génétique et du flux de gènes entre colonies de chats errants de Lyon
Tableau 19: Fréquence des différents allèles, estimation de l'hétérogénéité génétique et du flux de gènes entre colonies de chats errants de Nancy (notées de A à W)
Tableau 20: Valeurs de Fis (\pm ec. type estimé par jackknife) calculées pour chaque colonie. NMA représente le nombre moyen d'allèles par locus, Hobs. la proportion moyenne (\pm ec.type) d'hétérozygotes et Hat. la proportion moyenne d'hétérozygotes attendue sous un modèle panmictique dans chacune des cinq populations échantillonnées
Tableau 21: Valeurs de Fst calculées pour chaque locus, valeurs globales et écart type.
Tableau 22: Fst (en haut du tableau) et Nm (en bas) entre chaque couple de populations.
Tableau 23: Valeurs de Fis (\pm ec. type estimé par jackknife) calculées pour chaque colonie. NMA représente le nombre moyen d'allèles par locus, Hobs. la proportion moyenne (\pm ec.type) d'hétérozygotes et Hat. la proportion moyenne d'hétérozygotes attendue sous un modèle panmictique dans chacune des 23 colonies échantillonnées.
Tableau 24: Valeurs de Fst et de Fis calculées pour chaque locus, valeurs globales et écart type
Tableau 25: Fst (en haut du tableau) et Nm (en bas) entre chaque couple de populations.
Tableau 26: Mesure de la différenciation génétique à l'intérieur et entre groupes sociaux d'unités sociales dans des populations de mammifères (d'après van Staaden 1995 et Storz 1999).

- Figure 1: Localisation des deux populations étudiées
Figure 2: Plan de l'hôpital de la Croix-Rousse et d'une partie des sous-sols accessibles
Figure 3: Plan du village de Barisey-la-Côte
Figure 4: Parcours réalisé dans l'hôpital pour l'étude spatiale
Figure 5: Exemples de gels pour 3 locus: fca8 en haut à gauche, fca43 en haut à droite et fca96 en bas.
Figure 6: Distribution des effectifs de chats capturés et observés à chaque session de capture à CR et BAC
Figure 7: Proportion de mâles (SR) et proportion de mâles parmi les chats de plus de 1 an (SRA) dans les deux populations CR et BAC
Figure 8: Effectifs moyens par classe d'âge entre 1991 et 1999 à BAC et entre 1993 et 1999 à CR.
Figure 9: Distribution de la masse corporelle des mâles dans les populations CR et BAC en fonction de leur âge
Figure 10: Relation entre le logarithme de la masse corporelle en gramme et le logarithme du volume de la tête en cm^3 pour les femelles (a) et les mâles (b) dans chacune des deux populations CR et BAC.

Figure 11: Distribution des résidus de la droite de régression $\ln(\text{masse corporelle}) = 3.41 + 0.807 \ln(\text{volume tête})$ en fonction des différentes classes d'âge à CR et BAC.

Figure 12: Fréquences des principaux allèles intervenant dans la coloration du pelage pour les différentes sessions de capture déterminées sur les chats présents de plus de 10 mois.

Figure 13: Proportion de jeunes nés chaque mois à CR et BAC

Figure 14: Proportion moyenne de femelles (déterminée en 1992 et 1993 à BAC et entre 1996 et 1998 à CR) au moins une fois en oestrus chaque année en fonction des différentes classes d'âge

Figure 15: Proportion de chatons de notre échantillon engendrés par classe d'âge de femelles (a) et par femelle de chaque classe d'âge (b).

Figure 16: Estimation de la survie des femelles dans les populations CR et BAC

Figure 17: Estimation de la survie des mâles dans la populations CR

Figure 18: Fréquence des différents comportements relevés entre 1996 et 1998 dans la population urbaine CR

Figure 19: Distribution de l'indice de classification I

Figure 20: Cercle des corrélations pour les trois variables âge, poids et taille et projection des individus sur les axes F1 et F2 de l'ACP.

Figure 21: Relation entre le taux de marquage et la position sociale des mâles

Figure 22: Différents types de marquage

Figure 23: Localisation des différents sous-groupe de chats à CR en 1997. Les mâles sont représentés en caractères gras.

Figure 24: Relation entre la taille du domaine vital et le nombre de localisation

Figure 25: Taille moyenne des domaines vitaux en fonction de l'âge, du sexe et de la catégorie sociale des chats

Figure 26: Domaines vitaux de certains mâles et femelles

Figure 27: Distribution du succès reproducteur annuel des mâles.

Figure 28: Distribution du nombre de pères par portée dans chacune des deux populations.

Figure 29: taux de paternité multiple annuel dans les deux populations

Figure 30: Distribution temporelle annuelle des oestrus des femelles à CR.

Figure 31: relation entre la taille des testicules et le succès reproducteur des mâles à CR en fonction de la position sociale

Figure 32: Relation entre la taille des testicules et le succès reproducteur des mâles à BAC

Figure 33: Relation entre le succès reproducteur annuel des mâles de CR et leur qualité phénotypique en fonction de leur position sociale.

Figure 34: Relation entre le succès reproducteur annuel des mâles de BAC et leur qualité phénotypique

Figure 35: Relation entre le nombre de jeunes produits par un mâle et le nombre de femelles incluses dans son domaine vital à CR.

Figure 36: Nombre de moyen de jeunes produit chaque année par un mâle et variance du succès reproducteur à CR.

Figure 37: Relation entre le rang social (déterminé par l'indice de classification I) et le nombre de jeunes engendrés par chacun des mâles.

Figure 38: Nombre de jeunes produits chaque année entre 1996 et 1998 par chacun des mâles étudiés.

Figure 39 : Relation entre la proportion de chatons par portée engendrés par les mâles de haut rang social et le nombre de femelles en oestrus la semaine de leur conception.

Figure 40: localisation des différentes colonies de chats étudiées

Figure 41: Localisation des trois colonies de chats errants LJC, HER et CR dans la ville de Lyon.

Figure 42: Localisation des 23 colonies de chats errants de Nancy

INTRODUCTION GENERALE

Une classification écologique des systèmes de reproduction, définis comme des stratégies comportementales permettant d'obtenir des partenaires sexuels, a été proposée par Emlen & Oring en 1977. Basée à la fois sur la théorie de la sélection sexuelle et les soins parentaux, elle dépend de la capacité pour un sexe (généralement les mâles) à acquérir le plus de partenaires sexuels possibles en s'associant socialement avec eux ou encore en défendant leur accès, ou les ressources qui leur sont nécessaires, contre des mâles rivaux. Les coûts et les bénéfices liés à la monopolisation des ressources par les mâles dépendent alors de la sex-ratio opérationnelle, c'est-à-dire du rapport entre le nombre de mâles et le nombre de femelles prêts à se reproduire (Clutton-Brock & Parker 1992), de la distribution spatiale et temporelle des femelles réceptives (Brown 1964, Bradbury & Vehercamp 1977) et des tactiques de reproduction mises en place par les mâles rivaux (Rubenstein 1980, Maynard Smith 1982). L'ensemble de ces paramètres dépend néanmoins de contraintes environnementales (Emlen & Oring 1977). En fonction de celles-ci, le système d'appariement et les tactiques de reproduction peuvent présenter une grande variabilité à l'intérieur d'une même espèce voire au sein d'une même population (Lott 1984, 1991, Gross 1996). Le Potentiel Environnemental pour la Polygynie, défini par Emlen & Oring (1977), est supposé maximal lorsque la distribution des femelles (ou des ressources qui leur sont nécessaires) n'est pas homogène dans l'espace et dans le temps et lorsque le nombre de femelles réceptives, à un moment donné, est supérieur à celui des mâles sexuellement matures. La compétition intra-sexuelle pour l'accès aux femelles est à l'origine de l'évolution d'un dimorphisme sexuel et de caractères sexuels secondaires (Alexander et al. 1979, Webster 1992). De façon théorique, le résultat d'un conflit entre deux mâles rivaux et/ou l'établissement d'une position sociale devrait dépendre en grande partie de la taille et de la masse corporelle des individus. Ainsi l'accès aux femelles et le succès de reproduction des mâles devraient-ils croître avec l'augmentation de la taille ou de la masse corporelle (Le Boeuf & Reiter 1988) mais également avec l'acquisition d'une position de dominance élevée (Altman 1962). Néanmoins peu de travaux empiriques ont mis en évidence, dans une même population, une telle relation entre la masse corporelle, la position sociale et le succès de reproduction.

En outre, les facilités d'accès aux ressources ainsi que les phénomènes d'exclusion sociale, liés à la compétition entre individus et donc aux relations de dominance, ont des conséquences importantes sur les échanges d'individus et donc des gènes entre populations (Pusey & Packer 1987, Ims & Yoccoz 1996). En effet, les tactiques de reproduction, la structure sociale des populations et les modalités de dispersion des deux sexes ont des conséquences importantes sur la distribution de la variabilité génétique entre les populations et entre les individus à l'intérieur de ces populations (Chesser & Ryman 1986, Chesser 1991 a et b, Sugg & Chesser 1994, Sugg et al. 1996, Chesser 1998). L'analyse des variations spatiales de la structure génétique des populations constitue un moyen d'approche indirect et

comparatif de la variabilité structurale et fonctionnelle mise en évidence chez les mammifères. Pourtant, la nature de ces relations, bien que largement débattue dans la littérature, reste largement inconnue dans la mesure où certaines hypothèses sous-jacentes aux modèles génétiques démiques s'avèrent inadéquates à décrire la complexité des populations de mammifères (Sugg et al. 1996). Le paradigme du dème en tant qu'unité structurale et fonctionnelle élémentaire constitue une question fondamentale. Récemment des efforts de modélisation dans ce sens (Chesser 1991a, b pour une discussion de la notion de dème et de lignée sociale) ont montré certains aspects de ces inadéquations: l'atteinte de valeurs asymptotiques de fixation malgré des structures sociales et d'appariement non aléatoires. Les travaux de Chesser (1991a, b) n'ont cependant été étayés de données empiriques que très rarement. Ils montrent pourtant la nécessité de prendre en compte l'écologie comportementale des espèces pour expliquer les structures génétiques observées.

Le chat domestique constitue un excellent modèle pour aborder ces problématiques. Cette espèce a colonisé des milieux dont les caractéristiques écologiques sont très contrastées, notamment en ce qui concerne la distribution temporelle et spatiale des ressources (nourriture, abris) (Liberg et al. sous presse). Des populations de chats sont présentes dans des milieux aussi différents que les îles sub-antarctiques (Derenne 1976, Pontier et al. 1999), des zones fortement industrialisées (Tabor 1983, Natoli 1985a) ou encore agricole (p.e. Liberg 1981, Pontier 1993, Coleman & Temple 1993, Pontier et al. 1995). En réponse aux variations des conditions du milieu, les chats ont développé des structures sociales et spatiales variées, depuis des individus solitaires qui occupent de vastes territoires à faible densité, jusqu'à la formation de grands groupes sociaux multi-mâles multi-femelles avec des individus occupant de petits domaines vitaux très chevauchants à forte densité (Liberg et al. sous presse pour une synthèse). Les observations comportementales suggèrent, de plus, l'existence d'une variabilité du système d'appariement entre populations (Liberg 1981, Natoli & De Vito 1988, 1991, Pontier 1993, Pontier & Natoli 1996, Yamane et al. 1996).

Le chat apparaissait donc être une espèce particulièrement appropriée à l'étude des facteurs impliqués dans la variabilité des systèmes d'appariement à l'échelle intra-spécifique.

Le travail présenté a deux objectifs. Il s'agira tout d'abord de déterminer **l'influence relative des structures démographiques, de l'organisation sociale et de la distribution spatiale des femelles sur la variabilité du système d'appariement, des tactiques de reproduction et du succès de reproduction des mâles chez une espèce de mammifère, le chat domestique *Felis catus***. Nous montrerons **l'intérêt d'utiliser les marqueurs moléculaires**, d'application encore restreinte dans le cadre de l'étude des systèmes d'appariement chez les mammifères, **en tant que complément indispensable à la biologie comportementale**. Les observations comportementales traditionnellement utilisées se sont révélées de piètres estimateurs du succès de reproduction des mâles (p.e. Birkhead & Møller

1992 chez les oiseaux, Takahata et al. 1999 chez les primates). Elles ne sont pas toujours aisées à réaliser chez les mammifères notamment lorsque ceux-ci sont solitaires, nocturnes ou encore de petite taille. D'autre part, un accouplement entre deux individus ne conduit pas toujours à une descendance et la totalité des accouplements n'est généralement pas observable (Pemberton et al. 1992, Inoue et al. 1993, Inoue 1995). Les méthodes comportementales utilisées pour estimer le succès de reproduction des mâles ne sont donc pas toujours bien adaptées contrairement aux techniques moléculaires récentes qui permettent de déterminer la paternité génétique des individus. Ces nouvelles techniques ont révolutionné l'étude de la reproduction chez les animaux (Birkead & Møller 1992, Reynolds 1996, Hughes 1998). Elles ont notamment mis en évidence l'importance des tactiques de reproduction alternatives mises en place par les mâles subordonnés ou périphériques qui leur permettent de se reproduire malgré une faible fréquence de copulation (p.e. Inoue et al. 1992) tout en évitant les confrontations directes avec les mâles rivaux dominants (Gross 1996), ainsi que le rôle des tactiques de reproduction des femelles dans le déterminisme du succès de reproduction des mâles et de sa variance au sein d'une population (Reynolds 1996).

Nous analyserons ensuite le **niveau de variabilité génétique et sa distribution au sein (échelle micro-géographique) et entre populations de chats (échelle macro-géographique)**. L'acquis dont bénéficie le modèle chat concernant la variabilité des structures de population (organisation sociale, spatiale, dispersion, système d'appariement), justifie d'analyser les données génétiques dans le sens de cette nécessaire évaluation des outils théoriques et statistiques utilisés chez cette espèce, et des résultats obtenus pour d'autres espèces de mammifères. Nous avons donc estimé les indices de fixation à différentes échelles spatiales à partir de deux types de marqueurs génétiques, les marqueurs de coloration du pelage utilisés classiquement chez le chat, et les marqueurs microsatellites mis en oeuvre pour cette étude. Une discussion sera amorcée sur la façon dont l'histoire passée et contemporaine des populations peut-être inférée à partir de la structure génétique des populations, et dans quelle mesure des données de polymorphisme des marqueurs de coloration du pelage peuvent permettre de différencier des scénarios évolutifs alternatifs et à quelle échelle de temps.

PARTIE I :

**BIOLOGIE DES POPULATIONS DE CHATS : ETAT
DES CONNAISSANCES**

Le chat est un mammifère carnivore opportuniste qui a colonisé une large partie du globe. Legay (1986) a estimé les effectifs de chats à plus de 400 millions d'individus dans le monde dont 8 millions en France. Cette espèce a su s'adapter à une grande variété de conditions écologiques et à la modification de son milieu, et plus particulièrement à la fragmentation de l'habitat induite par les activités humaines. La colonisation de différents types de milieu est facilitée d'une part par la fécondité importante de l'espèce (jusqu'à trois portées d'en moyenne 3 à 4 chatons par an; Legay & Pontier 1985, Coleman & Temple 1993), son caractère longévif (jusqu'à 20 ans, Xémar 1997), sa plasticité comportementale (Derenne 1976, Tabor 1983, Pontier 1993, Liberg et al. sous presse) et, d'autre part, par la grande adaptabilité de son régime alimentaire (Hubbs 1951, Marshall 1961, Coman & Bruner 1972, Bayly 1976, Fitzgerald 1988).

1) Fragmentation de l'habitat et disponibilité des ressources

Bien que considéré comme une espèce domestique, le chat peut également vivre à l'état sauvage. Des populations de chats ont ainsi pu se développer dans des régions peu ou pas habitées par l'homme (Derenne 1976, Derenne & Mougín 1976, Bayly 1976, van Aarde 1978, Longquich 1979, Pascal 1980, Jones & Coman 1982a, b, Konecny 1983, Furet 1989). Contrairement aux zones plus peuplées, le paysage, dans ces milieux (p.e. des îles subantarctiques; Pascal 1980), a été peu modifié, et les conditions environnementales sont encore probablement proches de celles du milieu originel du chat. Si les rongeurs représentent alors la principale ressource alimentaire (McMurry & Sperry 1941, Parmalee 1953, Coman & Bruner 1972, Heidemann 1973, George 1974, Iverson 1978, Fitzgerald & Karl 1979, Hart 1980, Panaman 1981, Furet 1989), l'abondance et la facilité d'accès à d'autres proies peut entraîner une modification du régime alimentaire en faveur des lapins *Oryctolagus cuniculus* (Coman & Bruner 1972, Cooper 1977, Jones 1977, Corbett 1979, Jones & Coman 1981, Apps 1983) ou des oiseaux (Derenne 1976, Derenne & Mougín 1976, van Aarde 1980, Fitzgerald & Veitch 1985).

Le développement des activités humaines a eu pour conséquence une fragmentation de l'habitat et a entraîné une modification de la distribution spatiale des ressources. Cette fragmentation de l'habitat et la distribution des ressources qui lui est associée est généralement moins importante dans les zones agricoles que dans les zones urbaines. Cette observation a conduit plusieurs auteurs à distinguer, par souci de simplification, les populations de chats urbaines et les populations de chats rurales (p.e. Liberg et al. sous presse). Néanmoins, certains milieux ruraux peuvent être caractérisés par une fragmentation

extrême de l'habitat et les caractéristiques des populations de chats seront alors comparables à celles observées en milieux urbains (Pontier 1993).

Les nombreux travaux réalisés en milieu rural (p.e. Fagen 1978, Macdonald & Apps 1978, Hall & Pelton 1979, Fitzgerald & Karl 1979, Liberg 1981, Pontier 1993, Coleman & Temple 1993, Pontier et al. 1995) et ceux, moins nombreux, en zones urbaines (Izawa et al. 1982, Tabor 1983, Calhoun & Haspel 1989, Natoli & De Vito 1991, Pontier 1993, Pontier et al. 1995, Yamane et al. 1996, Yamane 1998, Ishida & Shimizu 1998) ont permis de mettre en évidence des différences dans le fonctionnement des populations selon les caractéristiques environnementales et plus particulièrement la disponibilité en nourriture (Calhoun & Haspel 1989) et en abris (Childs 1986).

La distribution spatiale des chats est principalement liée à celle des habitations humaines en milieu rural (Pontier 1993). La majorité des individus, bien que libres de leurs déplacements, ont un propriétaire qui les abrite et les nourrit. Les proies naturelles peuvent également former une partie importante de leur alimentation (Liberg 1984) constituée essentiellement de nombreuses espèces de petite taille (Leyhausen 1979) généralement abondantes et distribuées de façon homogène dans le temps et dans l'espace (Liberg et al. sous presse). Le produit de la chasse revêt une importance beaucoup plus faible (Childs 1986, Calhoun & Haspel 1989) en milieu urbain même s'il peut constituer un apport alimentaire non négligeable dans certaines populations (Page et al. 1992). En milieu urbain, les chats, bien que ne possédant généralement pas de propriétaire, sont en effet totalement dépendants de l'homme pour ce qui est de la nourriture (Pontier 1993, Natoli et al. 1999). Celle-ci est constituée des restes de l'activité humaine (Neville 1983, Izawa et al. 1982, Haspel & Calhoun 1989, 1990, Page et al. 1992), et d'aliments fournis par des amis des chats (Haelewyn 1979, Natoli & De Vito 1988, Haspel & Calhoun 1990, Page et al. 1992). La quantité et la qualité de nourriture sont généralement importantes (Natoli et al. 1999), mais déposée dans des sites très localisés dans l'espace et isolés les uns des autres par un milieu hostile pour les chats (routes, immeubles). Les hôpitaux (Rees 1980, Zaunbrecher & Smith 1993, Courchamp 1996), les sites industriels (Rees 1980, Dards 1983), les parcs et les squares (Neville & Remfry 1984, Natoli 1985a, Haspel & Calhoun 1989), les jardins privés (Rees 1980, Tabor 1983, Neville 1983) et les cimetières (Chagot 1993) sont les principaux lieux colonisés par les chats car ils offrent également aux femelles des abris nécessaires au moment de la mise-bas et de l'élevage des jeunes.

2) Densité des populations

La distribution spatiale des ressources a des conséquences importantes sur les densités locales de chats (Macdonald 1983, Childs 1986, Calhoun & Haspel 1989, Liberg et al. sous

presse). En milieu rural, les densités sont généralement inférieures à 250 chats/km² (Tableau 1). Des densités de plus 250 chats/km² ne se rencontrent qu'en milieu urbain (Liberg et al. sous presse) et peuvent atteindre plus de 1000 chats/km² (Izawa et al. 1982, Izawa 1984, Natoli 1985a et b) (Tableau 1). Ainsi, contrairement au milieu rural où chaque chat (ou éventuellement chaque petit groupe de chats) utilise des ressources distinctes fournies en partie par leur propriétaire, en milieu urbain, les chats forment des groupes multi-mâles multi-femelles d'effectif important et se partagent des ressources, essentiellement alimentaires fournies par les nourrisseurs (Liberg et al. sous presse).

Tableau 1: Exemple de densités dans différents types de milieu

localisation	Densité (individus/ Km ²)	référence
France (urbain)	>4000	Fromont 1997
Israël (urbain)	2300-2800	Mirmovitch 1995
Japon (urbain)	2350	Izawa et al. 1982
Italie (urbain)	>1000	Natoli 1985a
Etats-Unis (urbain)	600-700	Oppenheimer 1980
France (urbain)	610	Chagot 1993
Etats-Unis (urbain)	490	Calhoon & Haspel 1989
Grande-Bretagne (urbain)	300	Dards 1983
Australie (rural)	200	Barrat 1997
France (rural)	130à 240	Pontier et al. 1995
Grande-Bretagne (rural)	30	Panaman 1981
Afrique du Sud (rural)	20	Apps 1983
Ecosse (rural)	19	Corbett 1979
Suisse (rural)	14	Turner & Mertens 1986
Etats-Unis (rural)	6.3	Warner 1985
Grande-Bretagne (rural)	6	Macdonald & Apps 1978
Nouvelle-zélande (rural)	3 à 6	Langham & Porter 1991
Suède (rural)	2.5 à 3.3	Liberg 1981
Italie (rural)	1.4	Genovesi et al. 1995
New-Zeland (rural)	1	Fitzgerald & Karl 1986
Pays-Bas (rural)	0.9	Langeveld & Niewold 1985

3) Variabilité de l'organisation sociale et spatiale des populations

Les patrons d'utilisation de l'espace en milieu rural sont bien documentés. Les chats occupent des domaines vitaux constitués de quelques aires principales reliées entre elles par différents chemins d'accès. La taille de ces domaines vitaux peut atteindre 900 hectares (Macdonald & Apps 1978, Liberg 1981, Jones & Coman 1982b). Les femelles sont philopatriques et forment des groupes matriarcaux (Liberg 1980, 1981, Macdonald et al. 1987) dont la répartition spatiale dépend de celle des habitations humaines (Pontier 1993), alors que les jeunes mâles dispersent vers l'âge de deux ans sous la pression des mâles dominants (Liberg 1980, 1981, Warner 1985). Les mâles adultes sont solitaires et occupent des domaines vitaux exclusifs vis-à-vis des autres mâles (Liberg 1981). Le domaine vital des

femelles est de 3 à 10 fois plus petit que celui des mâles (Rees 1980, Dards 1983, Tabor 1983). Le domaine vital d'un mâle englobe celui de plusieurs femelles ou groupes de femelles (Liberg 1981). Sa taille augmente durant la période de reproduction (Corbett 1979, Fitzgerald & Karl 1986, Liberg et al. sous presse). Les mâles dominants ont des domaines vitaux plus grands que ceux des mâles subordonnés (Liberg 1981, Turner & Mertens 1986, Langham 1992) et sont également capables de contrôler l'accès aux femelles avec lesquelles ils partagent une partie de leurs domaines vitaux (Liberg 1981, Pontier 1993, Pontier & Natoli 1996). La stature, l'âge et la masse corporelle sont des éléments déterminants pour la défense du territoire et de l'accès aux femelles (Liberg 1981). Une sex-ratio déséquilibrée en faveur des femelles (Liberg 1980, Pontier 1984, Pontier et al. 1995) est observée chez les adultes. Ce déséquilibre s'accroît avec l'âge (Pontier 1993). Il est généralement associé à une différence de survie entre les mâles et les femelles : l'espérance de vie est en moyenne de trois ans pour les mâles contre 4 ans pour les femelles (Legay & Pontier 1983, Pontier 1984, Warner 1985). L'explication est à rechercher dans une différence de comportement entre les sexes: les mâles ont plus tendance que les femelles à disperser ou vagabonder. Ils sont alors plus sensibles aux principales causes de mortalité que sont la circulation routière et la chasse (Pontier 1993). En outre, le niveau des effectifs de chats dans les populations rurales est généralement influencé directement par l'homme. Celui-ci élimine une large proportion des portées chaque année (jusqu'à 90% dans certaines populations ; Pontier 1993), et stérilise une partie des adultes (Pontier 1984).

La territorialité observée à faible densité en milieu rural semble évoluer vers un système de hiérarchie de dominance à forte densité en milieu urbain au sein des groupes multi-mâles multi-femelles (Natoli & de Vito 1991). Les patrons d'utilisation de l'espace dans les populations urbaines de chats n'ont fait l'objet que d'un très petit nombre de travaux (Izawa et al. 1982, Tabor 1983, Haspel & Calhoun 1989, Mirmovitch 1995, Ishida & Shimizy 1998). Les domaines vitaux sont plus petits que ceux estimés en milieu rural aussi bien pour les mâles que pour les femelles (Tableau 2) et très chevauchants, y compris entre mâles. La taille moyenne des domaines vitaux des mâles est plus importante que celle des femelles (Rees 1980, Izawa et al. 1982, Tabor 1983, Ishida & Shimizy 1998). Elle augmente également lors de la période de reproduction (Yamane et al. 1994, Izawa 1984). Une sex-ratio équilibrée ou un biais en faveur des mâles dans des populations sont observés (Pontier 1993, Pontier et al. 1995, Yamane et al. 1996). La survie des chats en milieu urbain n'a fait l'objet que d'un très petit nombre de travaux et uniquement à partir de l'observation de la disparition d'individus d'une année à la suivante. La survie juvénile est faible (estimée à 10% par Izawa & Ono 1986 dans une population japonaise et 32% par Courchamp 1996 dans une population française). L'écart entre les taux de survie adulte mâle et femelle ne varie pas avec l'âge (Courchamp 1996 avec 75.11% de survie annuelle pour les femelles contre 82.59% pour les

mâles). Les causes de mortalité sont essentiellement les maladies (notamment le typhus, la panleucopénie féline et le coryza, Darchis 1985, Courchamp 1996) et les accidents dus à la circulation de voitures (Courchamp 1996). Le rôle des caractères physiques et de l'âge dans le déterminisme de la position sociale et des patrons d'utilisation de l'espace n'a pas été étudié.

Tableau 2: Exemples de taille de domaines vitaux dans différents milieux

Population	Densité (chats/Km ²)	taille des domaines vitaux		références
		mâles	femelles	
Jérusalem (urbain)	2300	/	0.27-0.29 ha	Mirmovitch (1995)
Japon (urbain)	2350	0.77±0.14 ha	0.37±0.07 ha	Ishida & Shimizy (1998)
Japon (urbain)	2350	1.85±0.66 ha	1.19±0.58 ha	Izawa et al (1982)
Londre (urbain)	1000	2.6 ha	0.26 ha	Tabor (1983)
Brooklyn (urbain)	488	2.62 ha	1.77 ha	Haspel & Calhoon (1989)
Portsmouth (urbain)	300	8.4 ha	0.8 ha	Dards (1983)
Angleterre (rural)	-	6-8 ha	60-80 ha	Macdonald (1980)
Suisse (rural)	14	7.2 ha	6 ha	Turner & Mertens (1986)
Suisse (rural)	2.5-3.3	200-400 ha	30-40 ha	Liberg (1981)
sud-est de l'Australie (rural)	0.74-2.4	620 ha	170 ha	Jones et Coman (1982b)

4) Biologie de la reproduction

La maturité sexuelle des mâles apparaît entre le 9^{ème} et le 12^{ème} mois (Beaver 1992). Le premier oestrus des femelles se situe généralement entre le 6^{ème} et le 9^{ème} mois (Lambolez 1994) si elles ont atteint le poids de 2.3Kg (Bosse et al. 1990). La femelle est caractérisée par une activité sexuelle polyoestrienne saisonnière qui présente la particularité d'avoir une production d'ovule décalée dans le temps et une ovulation provoquée par le coït (Scott & Lloyd-Jacob 1955, Asdell 1964). Plusieurs accouplements seront donc nécessaires avant la fécondation (Kleiman & Eisenberg 1973).

Les observations comportementales et physiologiques permettent de distinguer les différentes phases du cycle des femelles (Lambolez 1994, Xémar 1997). L'entrée en oestrus des femelles dépend de la durée du jour et ainsi l'anoestrus d'hiver limite généralement les portées au nombre de deux, exceptionnellement trois (Scott & Lloyd-Jacob 1955, Robinson & Cox 1970, Jones & Coman 1982a). La durée moyenne de l'oestrus est extrêmement variable: 6 à 10 jours avec des extrêmes de 12 heures à 19 jours (Xémar 1997). Après l'intromission (qui dure entre 1 à 2 secondes), lors d'un premier accouplement, la chatte adopte de nouveau un comportement de saillie et pourra de nouveau s'accoupler après 10 à 60 minutes. La cour chez les chats est relativement brève. Un mâle et une femelle sont rarement associés plus de 4 à 5 jours. La femelle réceptive émet des odeurs et adopte des comportements caractéristiques qui permettent aux mâles de la localiser (Muckenhirn 1972). Parmi ces comportements, l'adoption d'une position dite de lordose est essentielle pour que l'accouplement ait lieu. Lors

de la copulation, le mâle mord le cou de la femelle (Leyhaussen 1956). Un accouplement consiste en général à une succession de plusieurs montes avec plusieurs intromissions et éjaculations (Leyhaussen 1956) avec le même ou différents partenaires dans la même journée (Kleiman & Eisenberg 1973, Natoli & De Vito 1991). Lorsque l'accouplement a réussi, la femelle rejette violemment le mâle avant de se rouler sur le sol ou contre des objets puis de faire sa toilette (Leyhaussen 1956).

Les naissances ont lieu sur presque toute l'année avec cependant un pic marqué au printemps en avril suivi d'un second plus diffus en Juin-Juillet (Scott & Lloyd-Jacob 1955, Robinson & Cox 1970, Prescott 1973, Cooper 1977, Jones & Coman 1982a, Yamane et al. 1996) après une durée de gestation moyenne de 63 à 65 jours avec des extrêmes de 56 à 71 jours (Bosse et al. 1990). La chatte met en moyenne au monde 3 à 4 chatons par portée (Nelson et al. 1969, Robinson & Cox 1970, Derenne 1976, van Aarde 1978, Jones & Coman 1982a, Legay & Pontier 1985, Xémar 1997). Le nombre de portées par an et la taille de portée peuvent cependant varier en fonction de l'âge (Legay & Pontier 1985) et des caractéristiques environnementales. La fécondité des femelles pourrait en effet augmenter jusqu'à l'âge de 7 ans puis décroître ensuite (Legay & Pontier 1985). Il semble que la sex-ratio des chats soit équilibrée à la naissance (Nelson et al. 1969, Robinson & Cox 1970, Pontier 1984). La femelle élève seule les chatons (Ewer 1973, Deag et al. 1988). Ces derniers naissent aveugles, incapables d'assurer leur thermorégulation et avec une capacité de mobilité restreinte (Williate 1994). En outre ils auront besoin d'une période d'apprentissage relativement longue avant de pouvoir chasser seuls. Ils sont enfin des chasseurs confirmés vers l'âge de 4 mois (Williate 1994).

5) Structure génétique des populations de chats

Les études de la structure génétique des populations ont principalement utilisé les marqueurs génétiques de la coloration du pelage et de la longueur des poils (p.e. Robinson 1977, Pontier 1993, Ruiz-Garcia 1991, 1994a et b, Pontier et al. 1995, Ruiz-Garcia & Klein 1997), plus rarement des marqueurs enzymatiques (Spencer 1979, O'Brien 1980, Ritte et al. 1980, Allan et al. 1981, van de Weghe et al. 1981, Auer & Bell 1981, Weghe et al. 1981, Brown & Brisbin 1983, Ikemoto et al. 1985, Nozawa et al. 1985, Juneja et al. 1991). L'ensemble des travaux a conclu à l'existence de flux de gène importants et à celle d'un système de reproduction proche de la panmixie (p.e. Ruiz-Garcia 1991, 1994a et b, Ruiz-Garcia & Klein 1997). Néanmoins, que ce soit à une échelle micro ou macro-géographique, les résultats de différenciation génétique observés entre les populations de chats à partir des marqueurs de pelage, montrent des valeurs de *Fst* moins importantes que chez la plupart des

autres mammifères (Ruiz-Garcia 1991). Par exemple, alors que Britton-Davidian et al. (1989) obtient une valeur de F_{st} de 0.278 entre des populations de souris d'îles de la Méditerranée, Ruiz-Garcia (1994a) présente un F_{st} moyen de 0.029 entre populations de chats de 3 îles des Baléares. Chesser (1983) obtient un F_{st} de 0.227 entre colonies d'une même population de chiens de prairie *Cynomys ludovicianus* alors qu'entre colonies de chats de la même ville de Murcia (Espagne), Ruiz-Garcia (1991) rapporte un F_{st} de 0.036. Les transports à longue distance des chats en relation avec l'activité humaine et un système de reproduction proche de la panmixie ont été invoqués pour expliquer l'absence ou la faible différenciation génétique observée à différentes échelles géographiques (Ruiz-Garcia 1991, 1993, 1994a).

En outre, l'analyse de la structure génétique à partir des marqueurs du pelage entre populations de type rural (vie solitaire ou en petit groupe, forte agressivité des mâles, sex-ratio déséquilibrée en faveur des femelles) et de type urbain (vie en grands groupes sociaux multi-mâles multi-femelles, sex-ratio équilibrée, faible agressivité), a montré des variations significatives pour un marqueur, l'allèle orange, dont la fréquence est systématiquement plus forte en milieu rural qu'en milieu urbain (Pontier et al. 1995). Ce résultat a été mis en évidence non seulement dans les populations de chats françaises (Pontier et al. 1995) mais aussi espagnoles (Ruiz-Garcia 1990a et b) ou Russes (Manchenko & Balakiriev 1981). Ce gène de coloration du pelage serait soumis à des pressions sélectives différentes selon les modalités de fonctionnement des populations. Les individus porteurs du génotype orange sont plus lourds (quel que soit l'âge) et seraient plus agressifs que leurs congénères non oranges (Pontier et al. 1995). Cette interprétation a été corroborée récemment à partir d'une étude de risques associés à la transmission du virus d'immunodéficience féline (Pontier et al. 1998). Ce virus se transmet en effet lors de contacts agressifs qui impliquent la morsure. Les individus oranges, mâles et femelles, sont significativement plus souvent infectés par ce virus que les individus non-orange dans les populations, et ce, quel que soit l'âge. L'agressivité et la force physique seraient ainsi favorisées dans les populations de chats rurales, mais seraient contre-sélectionnées dans les populations urbaines. A l'opposé, une différence de fréquence pour les allèles non-agouti et marbré a été observée entre populations rurales et urbaines: les chats porteurs de l'allèle a ou tb, qui seraient plus dociles (Robinson 1987), ont tendance à être plus nombreux en milieu urbain qu'en milieu rural (Metcalfé & Turner 1971, Clark 1976, Blunmenberg 1977, Pontier 1993).

PARTIE II :

**VARIABILITE DES SYSTEMES D'APPARIEMENT ET
SUCES REPRODUCTEUR DES MALES**

INTRODUCTION

En dépit des difficultés associées à la définition et à la mesure de la dominance sociale (Richards 1974, Bernstein 1976, Bernstein 1981, Brain 1981, de Waal & Luttrell 1985, Berdoy et al. 1995), le concept de dominance occupe une position centrale dans l'étude de l'organisation sociale des animaux (van Kreveld 1970, Syme 1974). La dominance sociale est un système de priorité basé sur les résultats d'interactions agressives et de soumission. Les individus dominants peuvent obtenir un meilleur accès à la nourriture (p.e. Barnard & Brown 1982 chez la musaraigne *Sorex araneus*, Cheney et al. 1988 chez le singe vert *Cercopithecus aethiops*) contrairement aux individus dominés (Christian & Davis 1964) qui, en outre peuvent souffrir de stress physiologique (Barnett 1955 chez le rat *Rattus norvegicus*) et d'une survie plus faible (Boice 1969 chez le rat, Cheney et al. 1988 chez le singe vert). Ils peuvent également obtenir un accès prioritaire aux accouplements (p.e. Clutton-Brock et al 1988 chez le cerf *Cervus elaphus*, Adams & Boice 1989 chez le rat, Haley et al. 1994 chez l'éléphant de mer *Mirounga angustirostris*) et obtiennent ainsi un meilleur succès de reproduction (p.e. Parmigiani et al. 1982 chez la souris *Mus musculus*). De par son effet sur le succès de reproduction, la survie et la dispersion (Le Boeuf & Peterson 1969, Wiley 1973, Clutton-Brock et al. 1982), la dominance sociale et les paramètres qui l'affectent occupent donc une place importante dans le cadre plus général de l'étude du fonctionnement des populations. La capacité des mâles à contrôler l'accès aux accouplements dépend également de la distribution spatiale et temporelle des femelles (Emlen & Oring 1977, Clutton-Brock 1989, Ims 1989). La localisation et la taille des domaines vitaux des femelles réceptives déterminent les patrons d'utilisation de l'espace des mâles et leurs tactiques de reproduction (Emlen & Oring 1977, Ostfeld 1990, Komers & Brotherton 1997, Liberg et al. sous presse). Par exemple, Emlen & Oring (1977) prédisent que lorsque les femelles sont agrégées spatialement le potentiel pour la polygynie est important car alors les mâles dominants ont la possibilité de contrôler l'accès à un plus grand nombre de femelles que les autres.

Afin de caractériser et de décrire le système d'appariement du chat domestique (Chapitre 6) ainsi que les facteurs qui influencent le succès de reproduction des mâles (Chapitre 7) nous avons étudié les caractéristiques démographiques de deux populations de chats localisées dans des habitats très différents: une population rurale et une population urbaine de chats errants (Chapitre 3). Les sites d'étude seront présentés dans le premier chapitre et les protocoles de suivi des animaux dans le second. Alors que les populations

rurales de chats domestiques ont fait l'objet de plusieurs études écoéthologiques, les données disponibles sur les populations de chats en milieu urbain sont plus fragmentaires. Dans le troisième et quatrième chapitre nous décrirons l'organisation sociale et les patrons d'utilisation de l'espace dans le cas de la population urbaine.

CHAPITRE 1: POPULATIONS ETUDIEES

La première population est située en milieu urbain dans le quartier de la Croix-Rousse à Lyon et est notée (CR); la seconde réside dans un village du nord de la France: Barisey-la-Côte, et est notée (BAC).

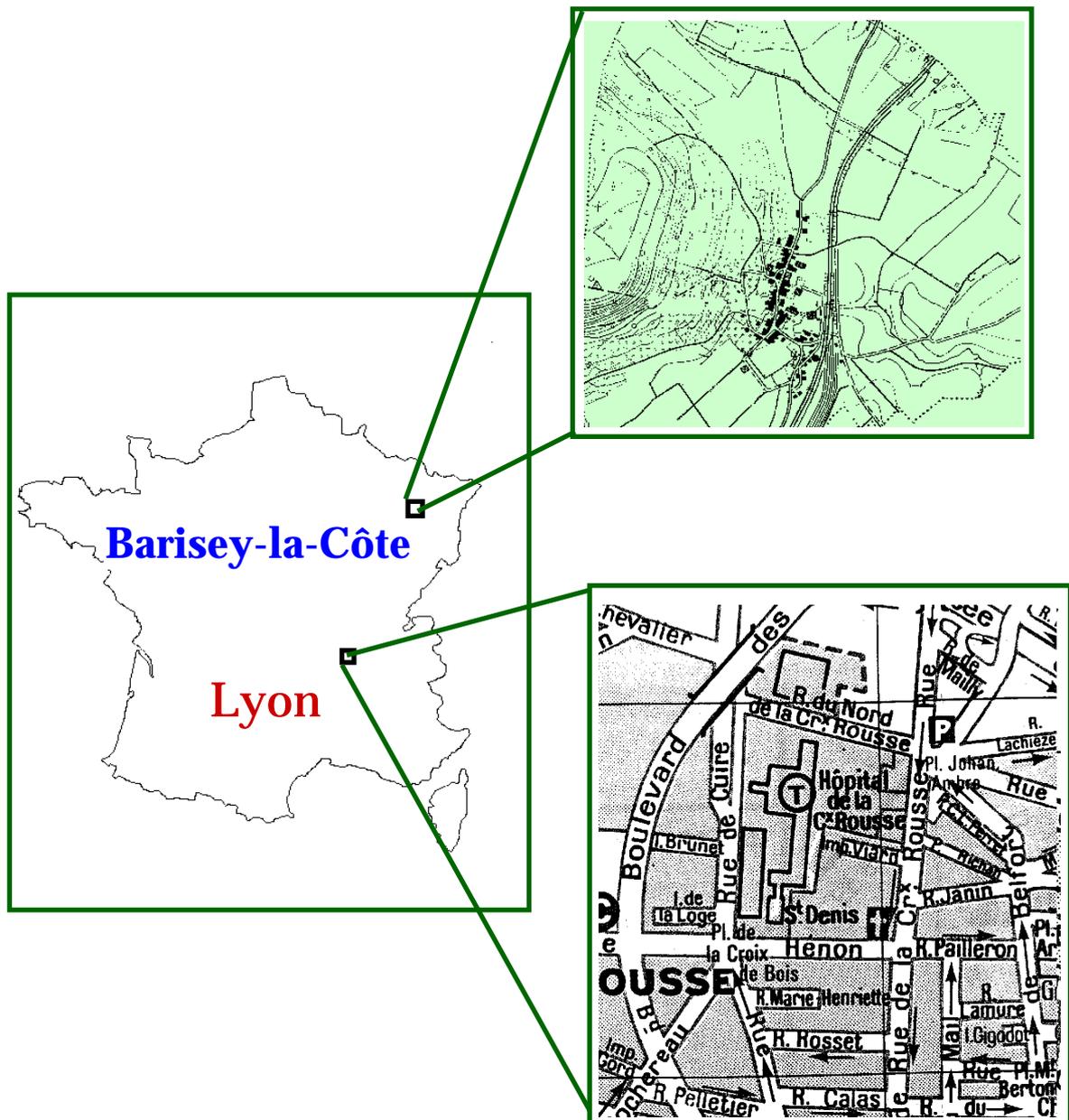


Figure 1: Localisation des deux populations étudiées

La population CR, constituée de chats errants sans propriétaire, vit dans le parc et les sous-sols d'un hôpital. Cet hôpital a été construit en 1861, et couvre un espace de 7.2 hectares dans le quartier de la Croix-Rousse à Lyon (Figure 1). Ce site offre de nombreux abris utilisés comme refuge, lieu de repos ou de mise-bas. Il abrite notamment un vaste réseau de galeries souterraines peu fréquentées par le personnel de l'hôpital ainsi que des espaces buissonneux qui couvrent environ 5% de sa surface (Figure 2). Bien qu'il existe quelques cas de dépôts non contrôlés, les chats de cette population partagent la nourriture distribuée en abondance à raison de une à deux fois par jour par le personnel de l'hôpital. Elle se compose des restes des repas des pensionnaires de l'hôpital agrémentés parfois d'aliments pour chats. Des individus ont également été observés en train de chasser, et des restes d'oiseaux et de rongeurs ont été découverts dans les sous-sols (pigeons *Columbia livia*, martinets *Apus afinis*, rats *Rattus norvegicus* et souris *Mus musculus*). Néanmoins, le produit de cette chasse ne semble constituer qu'une petite fraction du bol alimentaire des chats dans cette population. La nourriture est déposée dans 4 cabanes construites à cet effet (B, C, D, E) et, depuis 1996, en un lieu nommé " palettes " (A). Chaque site reçoit une quantité identique de nourriture. Ils diffèrent néanmoins par la proximité d'abris disponibles et l'intensité des passages humains. De l'eau est également disponible en permanence au niveau des sites de nourrissage et d'une fontaine. Le site le plus proche offrant également abris et nourriture est distant de l'hôpital de 1,5km. Il est cependant séparé du parc de l'hôpital par un ensemble d'immeubles et de routes à forte circulation, inhospitalières pour les chats.

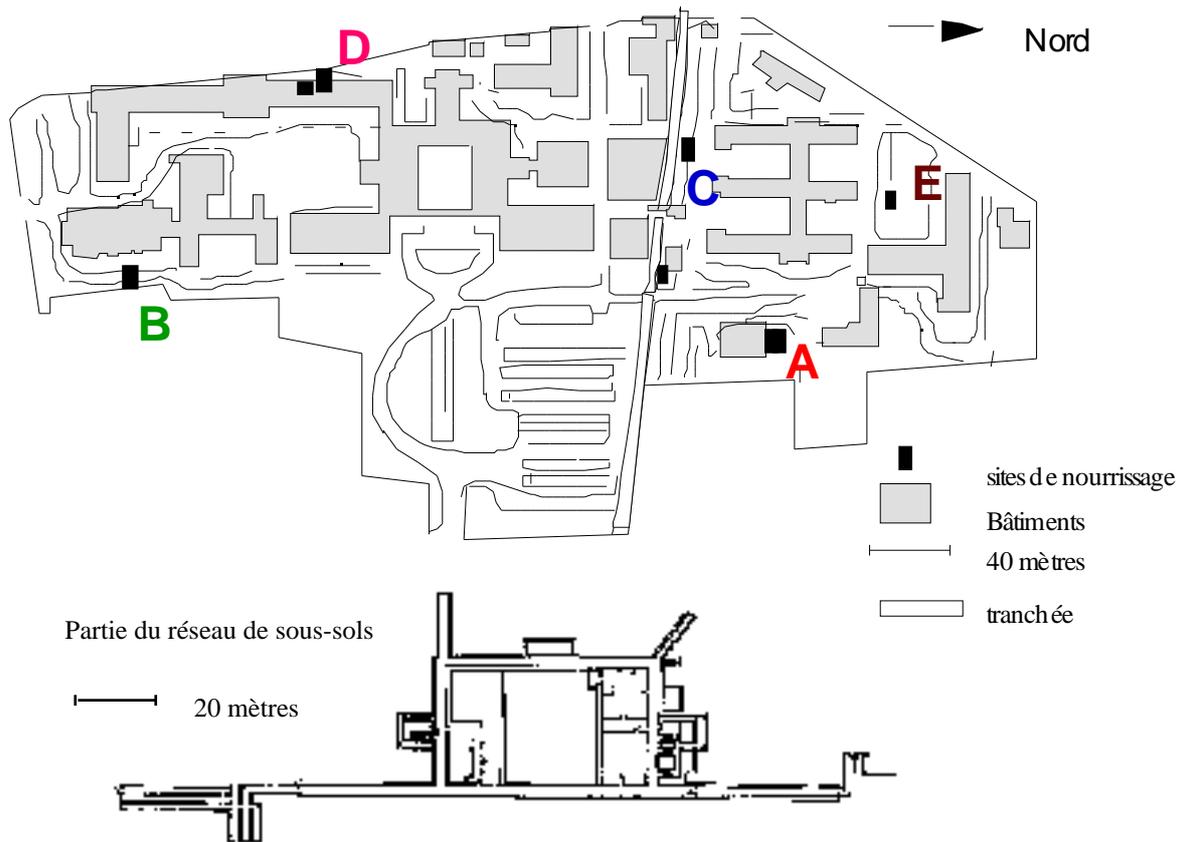
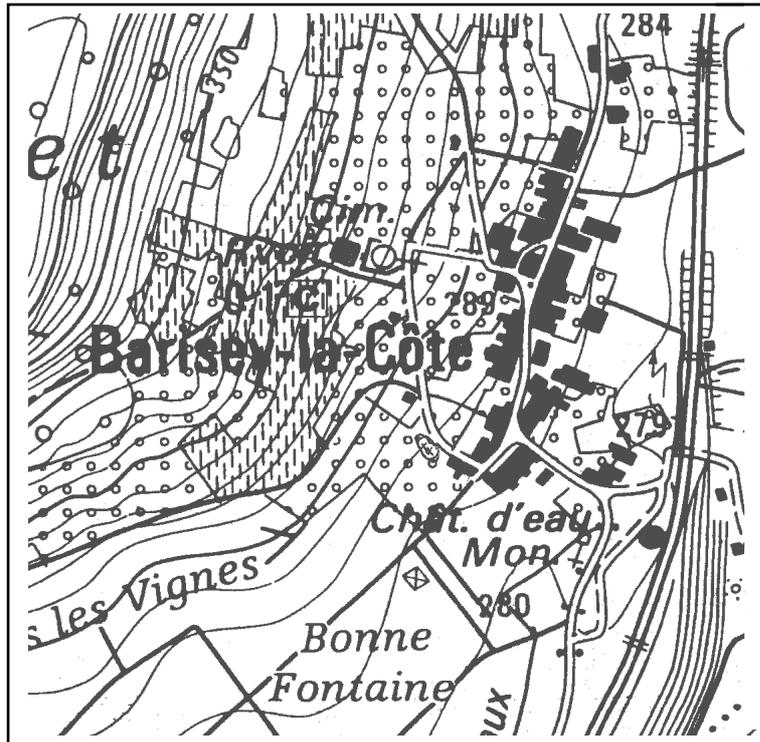


Figure 2: Plan de l'hôpital de la Croix-Rousse et d'une partie des sous-sols accessibles

La deuxième population est constituée par les chats qui résident dans le village de Barisey-la-Côte (Figure 1). Ce village de 158 habitants du nord-est de la France est situé à 16 kilomètres de Toul dans la Meurthe et Moselle (Figure 3). La majorité des chats possède un propriétaire et chaque individu ou petit groupe d'individus (jusqu'à 6 chats) abrités par le même propriétaire montrent une préférence claire pour une habitation humaine dans laquelle ils trouvent nourriture et abris qu'ils ne partagent pas avec les chats voisins. Le village est isolé des villages alentour, distants en moyenne de trois kilomètres, par des champs et des bois que les chats parcourent régulièrement et dans lesquels ils attrapent des petits rongeurs (mulots *Apodemus sp* et campagnols *Microtus sp*). Les chats, bien qu'appartenant à un propriétaire, sont considérés comme errants, à l'exception des chats stérilisés (stérilisation chirurgicale ou chimique) ou confinés dans la maison des propriétaires. Ils sont gardés par les propriétaires pour lutter contre la prolifération des rongeurs.



↑
Nord

■ habitations

—|
100 mètres

Figure 3: Plan du village de Barisey-la-Côte

CHAPITRE 2 : PROTOCOLES D'ETUDE GENERAUX

1) Capture des chats

La première session de capture des chats de la population CR a eu lieu en 1993, avec un total de 14 sessions au mois de septembre 1999. Les pressions de capture n'ont cependant véritablement été standardisées qu'après 1995. En effet, les chats ont été attrapés durant 3 périodes de 3 jours en 1993 (du 12 au 14 janvier, du 7 au 9 avril et du 6 au 10 décembre), 1 période de 4 jours en 1994 et 2 périodes respectivement de 7 et 9 jours en 1995 (du 18 au 23 février et du 18 au 25 Août). Depuis 1996, 2 sessions de capture de 9 jours ont lieu chaque année en avril et en septembre. Le nombre de pièges utilisés a également augmenté au cours de l'étude, il est de 27 depuis 1995.

Dans le cas de la population de BAC, une partie des individus est capturée au cours d'une session annuelle d'une durée d'une semaine au mois d'août ou de septembre depuis 1991. La majorité des chats sont également suivis par enquête auprès des propriétaires.

Les chats sont capturés à l'aide de pièges en métal galvanisés ou en bois. Ils sont attirés par la nourriture déposée sur un socle amovible ou un crochet. Lorsqu'ils marchent sur le socle ou tirent sur le crochet, le mécanisme de fermeture des portes se déclenche.

Les chats capturés sont transférés dans une boîte de contention ou dans un sac en toile de jute. Ils sont anesthésiés à l'aide d'un mélange de chlorhydrate de kétamine (Imalgène 1000, Rhône Mérieux) et d'acépromazine (Vétranquil 5,5%, Sanofi) à raison respectivement de 15mg/Kg et de 0,5mg/Kg. Une fiche signalétique comprenant différentes informations (âge, lien de parenté, couleur et dessin de la robe, sexe, etc...) est établie pour chaque individu lors de sa première capture. Un transpondeur TROVAN est injecté sous la peau, un collier de couleur numéroté est ajusté au cou du chat et des photographies sont prises pour faciliter sa reconnaissance lors des observations comportementales ultérieures. Un prélèvement de sang est effectué sur les chats de plus de trois mois pour une étude de l'épidémiologie de différents virus (Courchamp 1996, Fromont 1997). Quatre à cinq touffes de poils sont prélevées sur les flancs de l'animal. Elles sont conservées au sec dans des enveloppes individuelles sur lesquelles sont notés le nom, le numéro d'identification, le numéro de transpondeur, le sexe du chat et la date de prélèvement. Les poils seront utilisés lors de l'analyse génétique de la population à l'aide d'outils moléculaires. Lorsque l'individu est capturé une nouvelle fois, une autre fiche est établie. Elle résume l'ensemble des prélèvements réalisés ainsi que les

différentes mesures morphométriques (le poids du chat, la largeur, la longueur et la hauteur de la tête, la taille des canines et des prémolaires, la longueur et la largeur des testicules pour les mâles ainsi que la condition physique (codé 1 pour un chat particulièrement maigre, 2 et 3 pour un état d'engraissement respectivement moyen et bon) et l'état pathologique de l'individu (codée 1 pour un chat qui présente des traces d'infections (p.e. ganglions lymphatiques enflés) ou de blessures, 2 pour un état pathologique intermédiaire et 3 pour un examen clinique satisfaisant). Enfin cette fiche comprend un ensemble d'informations complémentaires tel que le lieu de capture, la réaction à l'anesthésie, la présence de parasites externes, de plaies ou encore le fait que, dans le cas d'une femelle, celle-ci soit ou non gestante ou allaitante. Depuis le début de l'étude jusqu'au mois d'Avril 1999, 407 chats ont été recensés à CR et 250 au mois de Septembre 1998 à BAC (Annexe 1).

2) Observations comportementales

Les données comportementales ont été récoltées annuellement entre 1996 et 1998 et, à l'exception des comportements sexuels, en dehors des périodes d'œstrus des femelles et de prise de nourriture afin de déterminer les relations de dominance entre les chats en absence de stimuli externes. Le protocole employé est le suivi d'un animal focal (Altman 1974). Un individu, préalablement déterminé de façon à ce que tous les individus soient observés durant un même nombre d'heures réparties à différents moments de la journée, est observé pendant une période d'au maximum deux heures consécutives. L'ensemble des comportements du chat focal (comportements de marquage, de monte, de soumission, agonistiques et amicaux, Natoli & De Vito 1991) (Boîte 1) est instantanément enregistré ainsi que l'identité des individus avec lesquels l'animal focal interagit. Cette méthode, qui reste la plus adaptée aux études comportementales (Martin & Bateson 1993), est cependant difficile à mettre en œuvre en conditions naturelles. Les nombreux abris disponibles pour les chats dans le parc de l'hôpital (sous-sols, végétation, voitures) et le dérangement fréquent des chats par les mouvements du personnel et des visiteurs de l'hôpital, rendent souvent impossible un suivi de deux heures consécutives. Chaque animal n'ayant pas été suivi sur une période de temps totalement identique, le nombre de chaque type de comportement a été corrigé par le temps d'observation de chaque individu focal.

<i>Comportements potentiellement de marquage</i>
A- Dépôt de fèces couvert ou non couvert B- Uriner C- Projection d'urine D- Fausse projection d'urine E- Gratter avec les pattes arrières F- Griffier un objet G- Se rouler sur le sol H- Se frotter les maxillaires inférieurs sur un objet I- Se frotter la tête contre un objet J- Se frotter le corps contre un objet
<i>Comportements agonistiques</i>
A- Agression 1) prendre une posture menaçante a- Erissement des poils b- Fait le dos rond c- Cambre son corps d- Flexion du cou e- redresse la tête f- plaque les oreilles en arrière 2) Menaces a- Donner un coup de patte b- Poursuite c- Agression vocale 3) Duel vocal sans contact 4) Duel réel avec contact 5) Morsure B- Soumission 1) S'accroupir avec les oreilles plaquées en arrière 2) Éviter la rencontre 3) Capituler 4) S'enfuir 5) Souffler C- Interférence Placer son corps entre deux animaux en train de s'accoupler ou monter le mâle qui monte la femelle.
<i>Comportements amicaux</i>
1) Contact nez à nez entre deux individus 2) Queue dressée 3) Se frotter contre un autre individu 4) Contact passif 5) Toiletter un autre individu
<i>Comportements sexuels</i>
A- Monte sans intromission B- Monte avec intromission

Boîte 1: Les différents types de comportement enregistrés

L'ensemble des comportements de soumission et l'ensemble des comportements agonistiques ont respectivement été résumés dans des matrices afin de mettre en évidence le caractère potentiellement linéaire de la hiérarchie de dominance chez les mâles et les femelles pris ensemble et séparément (Martin & Bateson 1993). Pour cela, nous avons utilisé l'indice de Landau (Lehner 1979) :

$$h = \frac{12}{n^3 - n} \sum_{a=1}^n Va - \frac{1}{2}(n-1)^2$$

où n est le nombre total de chats étudiés et Va le nombre d'individus que domine le chat "a". Cet indice varie entre 0 et 1. Lorsqu'il tend vers 1, il traduit l'existence d'une hiérarchie de dominance linéaire.

Le rang social des mâles et des femelles a également été déterminé annuellement sur la base de l'indice I (Martin & Bateson 1993) calculé à partir des comportements de soumission ou des comportements agonistiques :

$$I = Na / (Na + Nb) * 100$$

Na est le nombre de fois (par unité de temps d'observation) où un chat se soumet à l'animal pour lequel on calcule l'indice I (ou le nombre de rencontres agonistiques remportées) et Nb le nombre de soumissions de ce chat à un autre (ou le nombre de rencontres agonistiques perdues) (Martin & Bateson 1993). La valeur de cet indice a ensuite été corrigée par la proportion d'individus de la population avec lesquelles le chat a interagi.

L'identification et la composition des groupes d'individus entretenant des relations préférentielles ont été recherchées dans la population urbaine CR en 1997. En complément du protocole comportemental défini précédemment, toutes les minutes, les chats présents à moins de 5 mètres de l'animal focal ont été identifiés afin d'établir une matrice de proximité. La proportion de temps passé à moins de 5 mètres pour chaque couple de chats est déterminée par un indice Ip (Martin & Bateson 1993):

$$Ip = Nab / (Na + Nb - Nab)$$

où Na est le temps durant lequel l'individu a été observé, Nb le temps durant lequel l'individu b a été observé et Nab le temps durant lequel les chats a et b ont été à moins de 5 mètres l'un de l'autre. Cet indice varie de 0 à 1. Lorsqu'il est égal à 1 les individus a et b sont toujours

observés ensemble. Lorsqu'il est proche de 0 les individus a et b ne sont jamais observés à moins de 5 mètres l'un de l'autre.

Une matrice de proximité entre les chats pour l'année 1997 a été construite à partir des valeurs de l'indice I_p . Elle comprend 46 chats adultes (21 femelles et 25 mâles). Les individus ont ensuite été regroupés selon leur proportion de temps passé à moins de 5 mètres les uns des autres. Pour cela nous avons utilisé un algorithme de classification UPGMA (Sneath & Sokal 1973). La mesure de distance utilisée pour ce classement est alors la valeur $P=1-I_p$ obtenue pour chaque couple d'individus. La validité de la topologie des branches a été confirmée à la suite d'une procédure de 1000 re-échantillonnages selon la méthode dite de Jackknife. Les chats classés ensemble dans plus de 60% des re-échantillonnages sont alors considérés comme faisant partie du même groupe social.

3) Utilisation de l'espace

Les chats de la population sont reconnaissables individuellement grâce à la couleur et aux dessins de leur pelage mais aussi grâce aux colliers de différentes couleurs qui leurs sont posés au moment des captures. Pour rendre compte de l'utilisation de l'espace par les chats de CR, nous avons mis en place un transect qui couvre la quasi-totalité de la surface de l'hôpital (Figure 4). Ce circuit immuable d'environ 25 minutes est réalisé régulièrement à différents moments de la journée entre 1996 et 1998. Les chats rencontrés sont identifiés et précisément localisés sur un plan. D'autres informations sont également notées: conditions climatiques, date, heure et activité du chat. Les relevés sont regroupés dans une base de données (voir Courchamp 1996 pour plus de détails). Nous n'avons pas spécifiquement testé l'auto-corrélation de nos observations, mais chaque relevé était séparé par une période de cinq heures au minimum afin d'éviter toute dépendance entre les relevés successifs. L'occupation de l'espace par les individus sera caractérisée par deux mesures : la surface du domaine vital et le degré de chevauchement entre deux domaines vitaux. Bien que de nombreuses méthodes soient disponibles pour estimer la surface des domaines vitaux individuels (p.e. Larkin & Halkin 1994), la surface des domaines vitaux a été estimée, dans cette étude, par la méthode des polygones convexes minimum (Mohr & Stumpff 1966). Cette méthode consiste à relier les points extrêmes et à définir la surface du polygone ainsi formé. Elle reste la plus utilisée, bien qu'elle conduise à une surestimation de la taille des domaines vitaux en donnant un poids important aux points éloignés et en ne tenant généralement pas compte des zones non utilisées

par l'animal à l'intérieur du polygone dessiné (voir Loison 1995, Baubet 1998). La justification du choix de cette méthode est biologique: dans la population CR, les chats parcourent l'ensemble de leur domaine vital et n'utilisent pas simplement quelques aires distinctes successivement. Toutefois, afin d'obtenir une estimation de la taille des domaines vitaux des chats de CR plus satisfaisante, nous avons éliminé 5% des localisations (il s'agit des points les plus éloignés du centre d'activité calculé par la moyenne harmonique de l'ensemble des localisations). La proportion moyenne commune du domaine vital de chaque paire de chats adultes (plus de 10 mois) a également été déterminée. Les calculs ont été réalisés avec le logiciel RANGE V (Kenward 1990). La surface et le pourcentage de chevauchement des domaines vitaux ont été estimés uniquement pour des individus pour lesquels nous disposons de plus de 50 localisations. Seule une très légère augmentation de la surface du domaine vital (inférieure à 5%) a été observée après 50 localisations pour la majorité des chats. Cependant dans certains cas, la taille du domaine vital augmentait avec encore après 50 points jusqu'à 15%. Afin de vérifier que ce choix ne modifie pas les résultats, nous avons effectué une régression entre la surface du domaine vital estimée et le nombre de points (voir Larter & Gates 1994 dans 1995 pour une approche similaire). Si l'augmentation du nombre de points au-delà de 50 ne modifie pas l'estimation de la taille du domaine vital, aucune corrélation ne doit être observée.

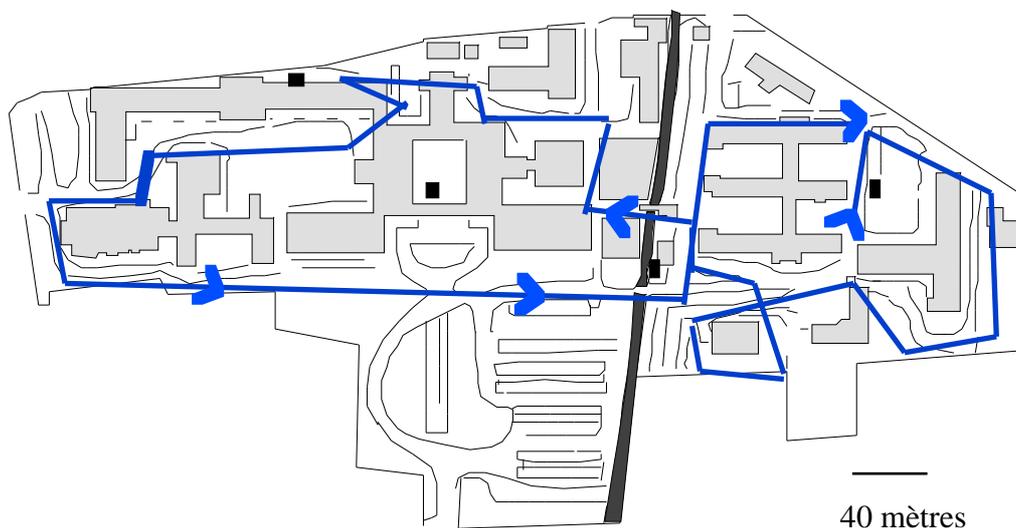


Figure 4: Parcours réalisé dans l'hôpital pour l'étude spatiale

4) Analyse génétique

Les deux populations CR et BAC sont caractérisées, au niveau génétique, par la distribution des fréquences des allèles responsables de la coloration et la longueur des poils du pelage des chats. La paternité des individus est déterminée à l'aide de marqueurs microsatellites. Le caractère panmictique des deux populations est estimé à l'aide des deux types de marqueurs génétiques.

Les marqueurs de pelage

La coloration du poil chez le chat est due à la synthèse de deux pigments, l'eumélanine de couleur noire et la phaéomélanine de couleur fauve. Un premier système de pigmentation va déterminer la couleur du poil et un second les dessins de la robe. Le phénotype sauvage agouti (robe fauve avec des rayures fines noires et parallèles) peut être modifié par des mutations qui affectent soit la couleur de la robe, soit la forme des dessins (Robinson 1977). Les 7 locus analysés et pour lesquels nous avons déterminé les fréquences des allèles mutants sont le locus O responsable de la coloration orange de la robe [2 allèles O et +] lié au sexe, et les locus autosomaux A, T, D, S, W et L. Le locus A code pour la couleur agouti [deux allèles A (agouti) et a (noir)]; le locus T code pour les dessins de la robe [deux allèles principaux dans nos régions: tb (marbrures) et t+(rayures fines)]; le locus de la dilution D [2 allèles: D et d (dilution)]; le locus L code pour la longueur des poils [2 allèles: L (poils courts) et l (poils longs)]; le locus de panachure S code pour la proportion de blanc dans la robe [2 allèles: S (présence de blanc) et s (absence de blanc)] et le locus W code pour une robe entièrement blanche [2 allèles W (blanc) et w (coloration normale)]. Néanmoins, les locus L et S s'expriment de manière quantitative et le déterminisme (nombre d'allèles impliqués) n'est pas connu précisément (Robinson 1977).

Le locus responsable de la coloration orange du pelage est le seul qui soit lié au chromosome sexuel X et les deux allèles sont codominants. Il permet ainsi de tester le modèle de Hardy-Weinberg en comparant, à l'aide d'un test de χ^2 , les effectifs d'homozygotes et d'hétérozygotes attendus sous ce modèle théorique et ceux observés dans la population. Si la population est panmictique pour le locus orange, on suppose alors qu'elle l'est également pour les autres locus et les fréquences des allèles seront déduites des fréquences des génotypes. Le locus responsable de la panachure (S) a également été utilisé pour l'étude du modèle de l'équilibre de Hardy-Weinberg (p.e. Ruiz-Garcia 1997). Il s'agit néanmoins d'un allèle qui

s'exprime de manière quantitative. La détermination du pourcentage de blanc dans la robe peut varier d'un observateur à l'autre. Nous avons choisi de ne pas utiliser ce locus pour cette raison.

Les microsatellites

Huit locus polymorphes microsatellites de motif (CA)_n (Menotti-Raymond & O'Brien 1995) et 1 locus de motif (GT)_n (Menotti-Raymond, communication personnelle) isolés chez le chat domestique appelés fca8, fca23, fca37, fca43, fca45, fca77, fca78, fca90 et fca96 ont été utilisés lors de notre étude (Tableau 3). A chaque locus, un individu est caractérisé par deux bandes ou deux courbes (deux allèles) si le chat est hétérozygote au locus considéré ou par une seule bande ou courbe (allèle) s'il est homozygote à ce locus (Figure 5). Les différents allèles portés par le chat à chaque locus constituent le typage de l'individu, c'est-à-dire son génotype pour les locus considérés ou encore son empreinte génétique. L'héritabilité Mendélienne des allèles de ces locus a été vérifiée sur des populations de chats de laboratoire de pedigree connu et la présence d'allèles nuls n'a pas été mise en évidence (Menotti-Raymond, communication personnelle).

Tableau 3: Locus microsatellites et leurs principales caractéristiques

<i>locus</i>	<i>microsatellite</i>	<i>pb</i>	<i>paire d'amorce (5' à 3')</i>	<i>Nombre cycles</i>	<i>T°C recombinaison</i>
fca 8	(CA) ₂₄	144	ACTGTAAATTTCTGAGCTGGCC TGACAGACTGTTCTGGGTATGG	35	58
fca 23	(CA) ₁₇	148	CAGTTCCTTTTTCTCAAGATTGC GCAACTCTTAATCAAGATTCCATT	30	58
fca 37	(GT) ₁₈	145	AAAGATGCTGGAGAGGCAAA AGGGCTGTTTCATTCCCTGG	30	58
fca 43	(CA) ₁₇	130	GAGCCACCCTAGCACATATACC AGACGGGATTGCATGAAAAG	30	55
fca 45	(CA) ₁₅	143	TGAAGAAAAGAATCAGGCTGTG GTATGAGCATCTCTGTGTTCGTG	35	58
fca 77	(CA) ₂₀	150	GGCACCTATAACTACCAGTGTGA ATCTCTGGGGAAATAAATTTTGG	30	55
fca 78	(CA) ₁₉	199	TGAACTGAAGTCAGATGCTTAACC CGGAATCAGCTATTTTACGG	30	55
fca 90	(CA) ₁₇	113	ATCAAAAGTCTTGAAGAGCATGG TGTTAGCTCATGTTTCATGTGTCC	35	58
fca 96	(CA) ₁₇	213	CACGCCAAACTCTATGCTGA CAATGTGCCGTCCAAGAAC	35	56

L'ADN génomique de 15 à 20 bulbes situés à la base des poils est extrait dans un milieu contenant 150µl de Chelex à 5%, 15µl l de tampon d'extraction (pH=8, 0.1M EDTA, 0.05M Tris HCL, 1% SDS) et 7µl l de protéinase K à 20mg/ml dans un tube eppendorf de 1.5ml. Ce mélange est incubé à 56°C pendant 4-5 heures. Le Chelex, une résine chélatrice des ions bivalents, inhibe l'action des Dnases cellulaires mises en contact de l'ADN suite à la destruction des parois cellulaires sous la double action du choc thermique et de la protéinase K. L'extrait obtenu est centrifugé à 12000g pendant 2-3mn. Le surnageant est récupéré et mélangé à 100µl d'une solution de Chelex à 10% dans un eppendorf de 1.5ml. Le tout est incubé pendant 20mn à 72°C puis centrifugé de nouveau 2-3mn à 12000g. Le surnageant est stocké dans un nouveau tube eppendorf de 1.5ml à -20°C.

L'amplification a été réalisée sur un thermo-cycleur Perkin Elmer 9600. Le volume final de réaction est de 20µl contenant 0.3µl de chacune des deux solutions à 10mM (Genset) d'amorces flanquantes. Une de ces amorces locus spécifique est marquée avec un pigment fluorescent en 5'. Le mélange réactionnel contient également 1.6µl de dNTP (2mM de chacun des nucléotides, Pharmacia Biotech), 2µl de tampon Buffer 10X (GibcoBRL), 1µl de MgCl₂ à 50mM (GibcoBRL), 0.2µl de DNA polymérase à 5U/ml (GibcoBRL) et 7µl de la solution d'ADN extrait.

Les cycles d'amplifications sont précédés d'une étape de dénaturation de l'ADN à 94°C pendant 3mn. L'amplification sélective par PCR de l'ADN microsatellite est réalisée au cours d'une succession de 30 à 35 cycles suivant les locus avec une température de dénaturation de 94°C pendant 45s, des températures de recombinaison de 55 à 58 °C pendant 45s et une température d'élongation de 72°C pendant 45s. Le dernier cycle est suivi d'une étape à 72°C durant 3mn.

Six µl du produit de PCR, 2µl d'une solution de marqueur de taille (100pb et 300pb) à 5fmol/ml (Promega) et 4µl de Loading dye (Promega) sont déposés sur un gel dénaturant de 25ml d'acrylamide à 6% de 5mm d'épaisseur. La migration est réalisée sur un séquenceur automatique Pharmacia à une température de 45°C.

La lecture des gels, leur analyse, ainsi que la détermination automatique de la taille des différents allèles sont réalisées à l'aide du logiciel Fragment Manager grâce à l'utilisation des marqueurs de tailles internes (100 et 300pb) et au dépôt sur le gel de marqueurs de tailles externes sur des pistes séparées (50-100-150-200-250-300-350-400-450-500pb, Promega).

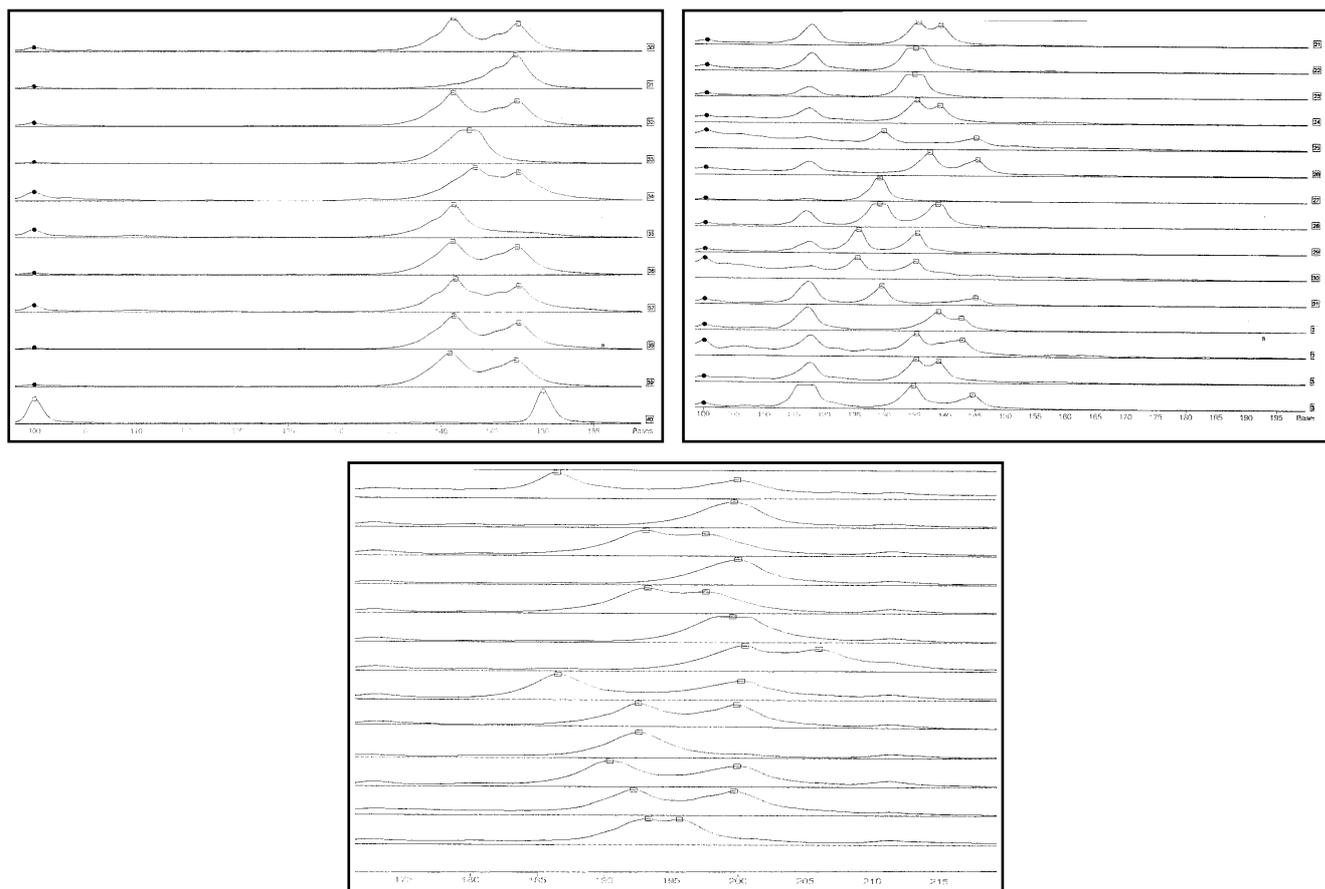


Figure 5: Exemples de gels pour 3 locus: fca8 en haut à gauche, fca43 en haut à droite et fca96 en bas. Les allèles sont représentés par des carrés, les marqueurs de taille internes et externes par des ronds. En bas de chaque graphique est indiquée la taille des différents allèles.

L'information obtenue à l'aide de ces 9 locus microsatellites a été utilisée pour déterminer la paternité génétique des chatons recueillis dans les deux populations. La mère est identifiée par observations comportementales. La comparaison du génotype, déterminé à l'aide des marqueurs moléculaires, des femelles avec celui des jeunes permet en outre de confirmer les observations comportementales. Connaissant le génotype de la mère et du chaton, l'identité du père est déterminée par exclusion successive des génotypes des pères non compatibles.

L'analyse statistique des résultats obtenus avec les microsatellites (notamment le test du déséquilibre de liaison entre locus, le test de panmixie, l'estimation des valeurs de *Fis* et des paramètres de polymorphisme ou encore la détermination des fréquences des différents allèles), ainsi que les logiciels utilisés, sont décrits dans la troisième partie de ce travail qui a pour objectif l'étude de la variabilité génétique entre populations et colonies de chats errants.

CHAPITRE 3 : DESCRIPTION ET FONCTIONNEMENT DES DEUX POPULATIONS

1) Densités et effectifs

Déterminer l'effectif d'une population s'avère souvent complexe chez de nombreux mammifères (p.e. Gaillard 1988). Les méthodes de dénombrement directes ou indirectes conduisent souvent à des estimations divergentes de densité (voir par exemple Toigo 1998).

Les relations commensales entre l'homme et le chat, la facilité d'observation des individus, la taille généralement réduite des colonies bien localisées dans l'espace, le polymorphisme de pelage important de la robe sont autant de facteurs qui permettent un dénombrement efficace des chats dans les milieux anthropisés. C'est pourquoi nous avons choisi d'estimer la taille des populations de chats de BAC et CR par un dénombrement exhaustif des chats observés et/ou capturés au moment des sessions de captures. Celui-ci est facilité par le suivi régulier, tout au long des années 1993 à 1998 à CR, et par l'appartenance des chats à un propriétaire à BAC.

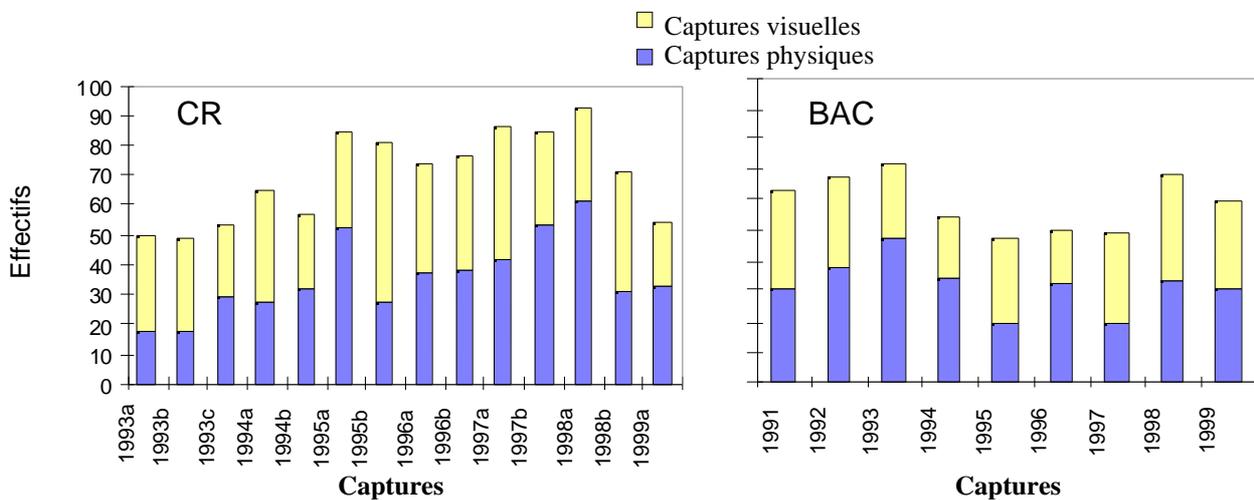


Figure 6: Distribution des effectifs de chats capturés et observés à chaque session de capture à CR et BAC

La population urbaine CR est composée en moyenne de 70 ± 4 chats (Figure 6). Le nombre de chats observés varie d'une session de capture à l'autre ($\chi^2 = 77.62$, ddl= 13, $P < 0.0001$). Le résultat est encore similaire si la première année (captures échelonnées sur trois jours contre 7 puis 10 jours pour les années suivantes) n'est pas prise en compte ($\chi^2 = 40.05$,

ddl= 10, P<0.0001). La variabilité temporelle des effectifs de chats à CR est due à la présence plus ou moins importante de chatons selon les sessions de capture. En effet, le nombre de chats âgés de plus de un an ne varie pas d'une capture à l'autre ($\chi^2 = 15.26$, ddl= 10, P=0.12).

Le nombre de chats observés est stable d'une année à l'autre à BAC, que les juvéniles soient ($\chi^2 = 9.62$, ddl= 8, P= 0.29 ; Figure 6) ou non ($\chi^2 = 9.83$, ddl= 8, P= 0.28) pris en compte. Cette population rurale regroupe un nombre de chats (59±3) légèrement inférieure à celui observé à CR (t=1.98, ddl=21, P=0.06). La principale différence entre les deux populations concerne néanmoins la densité puisque celle-ci est environ 5 fois supérieure à CR si seules les zones utilisées par les chats sont prises en compte et plus de 60 fois supérieure sur l'ensemble de l'aire d'étude (Tableau 4).

Tableau 4: Superficie des aires d'étude, effectifs et densités de chats. Les effectifs et les densités sont donnés sous la forme de valeurs moyennes déterminées entre 1995 et 1998 pour la population urbaine (CR) et entre 1991 et 1998 pour la population rurale (BAC). ¹: d'après Pontier et al. 1995; ²: d'après Courchamp 1996.

Population	Superficie de l'aire d'étude (km ²)	Superficie favorable aux chats	nombre de chats	densité dans l'aire d'étude (km ²)	densité dans la zone favorable (km ²)
CR	0.072	0.037 ¹	70±4	972±55	1892±108
BAC	3.86	0.23 ²	59±3	15.3±0.8	256±13

A chaque session de capture, en moyenne, 50±4% (*sauf précision, les moyennes seront toujours données ± erreur standard*) des chats sont capturés à CR, soit un taux de capture annuel de 76±10%, étant donné, qu'à l'exception de l'année 1994, au moins deux sessions de capture ont été réalisées chaque année. Entre 1996 et 1998, tous les individus de la population de CR ont été capturés au moins une fois. Le taux de capture annuel est de 53±4% dans la population rural BAC.

Parmi les chats qui composent ces deux populations, 19±2% des individus ont été stérilisés par leur propriétaire à BAC et 4.57±0.1% des chats de CR sont des animaux castrés qui ont réussi à s'établir dans la population. Ces chats ne participant pas à la reproduction, la stérilisation affectant à la fois les comportements sociaux, l'utilisation de l'espace et la survie des individus, les chats stérilisés seront éliminés de la suite de nos analyses.

2) Sex-ratio et Structure d'âge

Le dimorphisme de taille et les caractères sexuels secondaires (Liberg 1981, Pontier et al. 1995) permettent de déterminer le sexe d'un individu par observation. Les mâles sont, en moyenne, une fois et demi plus lourds et se comportent différemment (Liberg 1981, Pontier et al. 1995). Le sexe des chats est confirmé lors la capture physique. Pourtant, le sexe de $1.1 \pm 0.75\%$ et $4.5 \pm 0.41\%$ des chats observés et/ou capturés à chaque session de capture, respectivement à BAC et CR, n'a pu être déterminé. Il s'agit de chatons âgés de quelques heures, pour lesquels la détermination du sexe était incertaine, que nous n'avons pas revu à l'état adulte.

La sex-ratio varie de 36.17% à 47.02% de mâles (moyenne: $42.65 \pm 1.53\%$) et de 45.07% à 56.36% (moyenne: $48.41 \pm 2.25\%$) respectivement à BAC et CR (Figure 7). La sex-ratio des chats adultes et subadultes (chats de un an ou plus) est en moyenne de $43.75 \pm 4.02\%$ pour CR et de $38.99 \pm 2.14\%$ pour BAC (Figure 7).

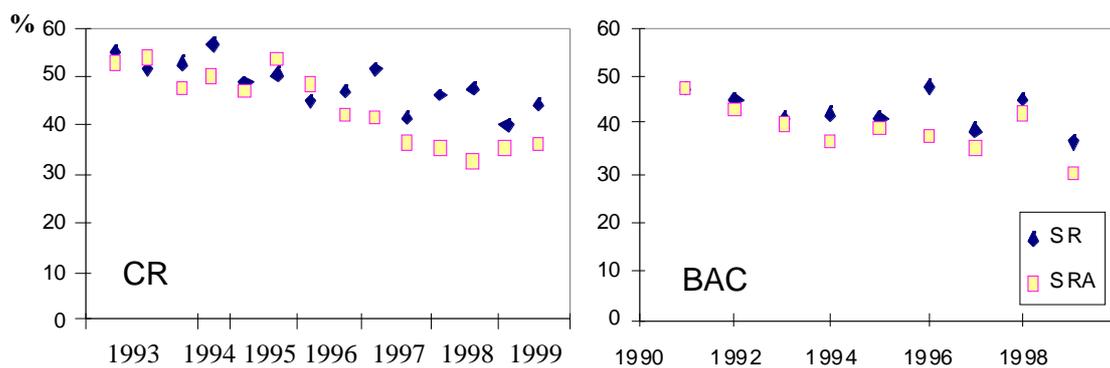


Figure 7: Proportion de mâles (SR) et proportion de mâles parmi les chats de plus de 1 an (SRA) dans les deux populations CR et BAC

Le mois et l'année de naissance de 84% des chats de la population CR sont connus précisément. Dans le cas de la population BAC, l'âge de 81% des chats est déterminé par enquête auprès des propriétaires. Pour les autres individus, l'âge est estimé au moment des captures à partir de leur dentition et de leur poids (Pascal & Castanet 1978). Cette méthode n'a cependant pas permis de déterminer avec précision l'année de naissance d'un certain nombre d'individus tous âgés de plus de deux ans. Ces chats représentent, à chaque session de capture, $8.02 \pm 4.21\%$ à CR et $1.70 \pm 0.10\%$ à BAC des chats observés. Dans le cas de la population urbaine CR, la proportion d'individus pour lesquels il n'a pas été possible de déterminer la date de naissance, n'est cependant que de $2.20 \pm 0.31\%$ si les deux premières années d'étude ne sont pas prises en compte. Au début de l'étude, la population était en partie

constituée de chats déjà âgés de plus de deux ans pour lesquels il n'a pas été possible de déterminer avec précision leur année de naissance.

Les chats ont été regroupés en quatre classes d'âge. Les juvéniles de moins d'un an forment la première classe d'âge [0-1[. La seconde classe d'âge [1-3[regroupe des chats subadultes de moins de 3 ans. Les chats adultes de 3 à 5 ans sont regroupés dans une troisième classe d'âge [3-5[. Enfin les chats plus âgés composent la dernière classe [5]. Les effectifs moyens de chats pour chaque sexe et chaque classe d'âge sont présentés dans la figure 8.

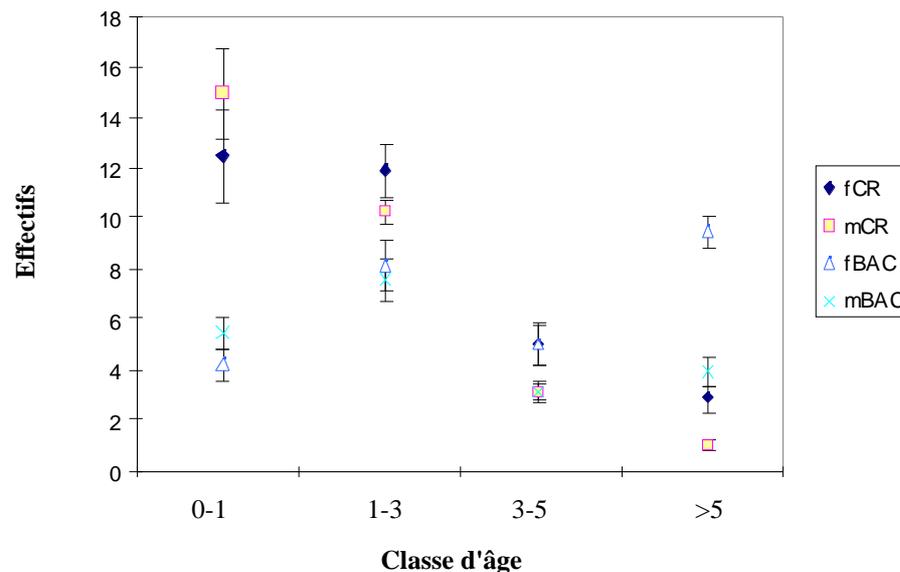


Figure 8: Effectifs moyens par classe d'âge entre 1991 et 1999 à BAC et entre 1993 et 1999 à CR. La lettre «f» représente les femelles et la lettre «m» les mâles.

La structure en sexe et en âge des deux populations est comparée d'une année à l'autre et entre populations par l'analyse d'une table de contingence multiple avec comme facteurs: le sexe, le site (urbain ou rural), les sessions de capture de septembre à CR et à BAC entre 1993 et 1999, ainsi que les trois classe d'âge des chats [1-3[ans, [3-5[ans et [5ans]. L'analyse a été réalisée avec le logiciel GLIM (Francis et al. 1993). Nous n'avons pas pris en compte les chats de moins d'un an car ils représentent la principale source de variabilité temporelle des effectifs à CR. Or cette variabilité est probablement due au fait que tous les chatons ne sont pas dénombrés: les femelles, peuvent mettre bas dans des endroits qui nous sont inaccessibles aussi bien à CR qu'à BAC et certains propriétaires éliminent très rapidement les portées à BAC.

Tableau 5: Résultats de l'analyse d'une table de contingence multiple avec pour facteurs: le sexe, le site (urbain ou rural), la session de capture et l'âge des chats (3 classes d'âge ont été retenues : [1-3[ans, [3-5[ans et [5ans])

Facteur(s)	Valeurs de χ^2	Degrés de liberté	Probabilité P
Interaction quadruple			
année.site.âge.sexe	11.90	12	0.45
Interactions triples			
année.site.sexe	16.18	18	0.58
année.site.âge	29.18	30	0.51
année.sexe.âge	38.73	42	0.62
site.sexe.âge	38.76	44	0.70
Interactions doubles			
année.sexe	43.09	50	0.74
année.site	61.26	56	0.29
année.âge	69.00	68	0.44
site.âge	135.89	73	<0.0001
site.sexe	69.07	69	0.47
sex.âge	82.00	71	0.18
Effets principaux			
année	87.14	77	0.20
sexe	105.11	72	0.007

La sex-ratio des chats adultes et subadultes est identique dans les deux populations (P=0.47, Tableau 5). Si globalement, une plus large proportion de femelles est observée (P=0.007) à BAC, la sex-ratio en faveur d'un excès de femelle dans les deux populations, ne diffère pas significativement de 50% de mâles 50% de femelles dans chacune des deux populations ($\chi^2=1.68$, ddl=1, P=0.19 pour CR; $\chi^2=1.77$, ddl=1, P=0.18 pour BAC). Les structures d'âge et de sexe sont temporellement stables (P=0.74 pour l'interaction année.sexe et P=0.44 pour l'interaction année.âge). La structure d'âge est cependant différente dans les deux populations (P<0.0001). La population rurale est constituée d'un plus grand nombre de chats âgés (plus particulièrement de femelles, Figure 8).

3) Condition physique des individus

Nous avons étudié la distribution de la masse corporelle des chats en fonction de l'âge (4 classes), du sexe et de la population d'origine à l'aide d'une analyse de la variance à trois facteurs (ANOVA3). L'interaction site.sexe n'est pas significative (F=2.58, ddl=1,360, P=0.11) contrairement aux interactions âge.sexe et âge.site (respectivement F=4.73, ddl=3,362, P=0.003 et F=4.96, ddl=3,360, P=0.003). Il existe donc une relation entre la masse corporelle et l'âge. Celle-ci varie en fonction du sexe et du site (Figure 9). Les femelles

atteignent leur poids adulte (entre 3200g et 3500g) dès un an dans les deux populations. Les mâles de CR semblent par contre atteindre un poids adulte (entre 4000 et 4500g) moins rapidement que les mâles de BAC. Bien que la croissance individuelle des chats ne soit pas connue, ces résultats, caractérisés par une faible erreur standard, pourraient traduire l'existence d'une plus mauvaise condition physique des chats dans la population urbaine.

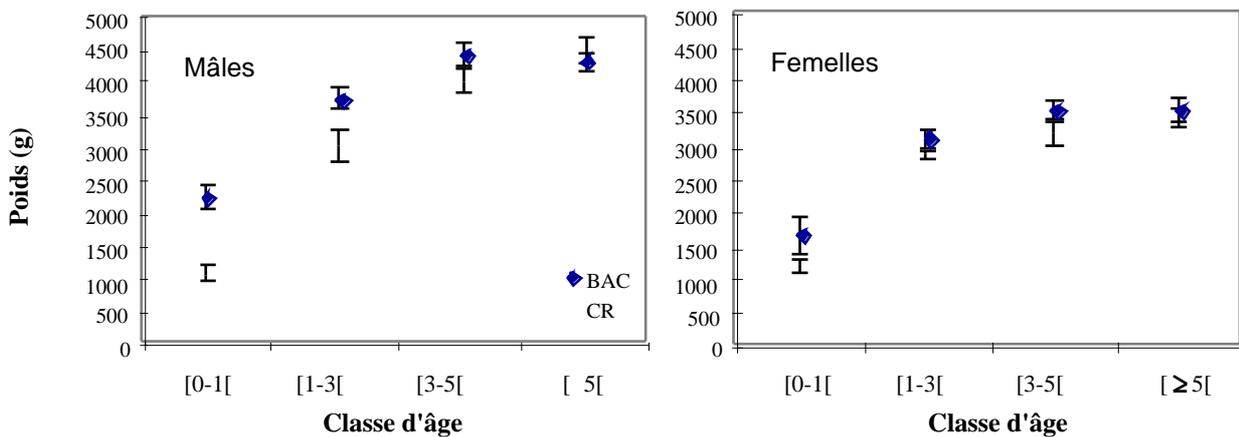


Figure 9: Distribution de la masse corporelle des mâles dans les populations CR et BAC en fonction de leur âge ([0-1[ans, [1-3[ans, [3-5[ans et [≥ 5[ans]).

Les résidus de la régression de la masse corporelle par rapport à une longueur (longueur de l'animal ou d'un membre) sont plus spécifiquement utilisés comme estimateur de la condition physique (Jakobs et al. 1996). Une régression linéaire sera utilisée ici entre le logarithme de la masse corporelle des chats et le logarithme du volume de leur tête (estimateur de la taille du chat). Il ne s'agit pas en effet de réaliser une étude fine de la condition physique des individus mais plutôt de rechercher une différence entre les deux milieux BAC et CR, qui pourrait éventuellement être responsable d'une modification des patrons de reproduction.

Les droites de régression seront calculées séparément pour les mâles puis les femelles de chacune des deux populations. Elles seront comparées entre elles par une analyse de covariance (ANCOVA) de façon à savoir si une seule droite peut être utilisée pour déterminer les résidus.

Les résidus seront ensuite comparés entre populations, pour les mâles et les femelles, par un test t de comparaison de moyennes.

Les droites de régression obtenues sont pour les femelles :

$$\ln(\text{masse corporelle}) = 1.778 + 1.095 \ln(\text{volume tête}) \text{ à CR } (R^2 = 0.586)$$

$$\ln(\text{masse corporelle}) = 0.406 + 1.341 \ln(\text{volume tête}) \text{ à BAC } (R^2 = 0.637)$$

et pour les mâles :

$$\ln(\text{masse corporelle}) = 3.488 + 0.799 \ln(\text{volume tête}) \text{ à CR } (R^2 = 0.709)$$

$$\ln(\text{masse corporelle}) = 2.245 + 0.994 \ln(\text{volume tête}) \text{ à BAC } (R^2 = 0.743)$$

L'ANCOVA n'a pas permis de mettre en évidence une interaction significative entre les deux variables masse et taille ($F=0.369$, $P=0.54$ pour les femelles, $F=1.7$, $P=0.20$ pour les mâles). Par conséquent, une droite de régression commune aux femelles d'une part, et d'autre part, aux mâles des deux populations, a été déterminée :

$$\ln(\text{masse corporelle}) = 1.21 + 1.198 \ln(\text{volume tête}) \text{ pour les femelles } (R^2 = 0.643)$$

$$\ln(\text{masse corporelle}) = 3.41 + 0.807 \ln(\text{volume tête}) \text{ pour les mâles } (R^2 = 0.692)$$

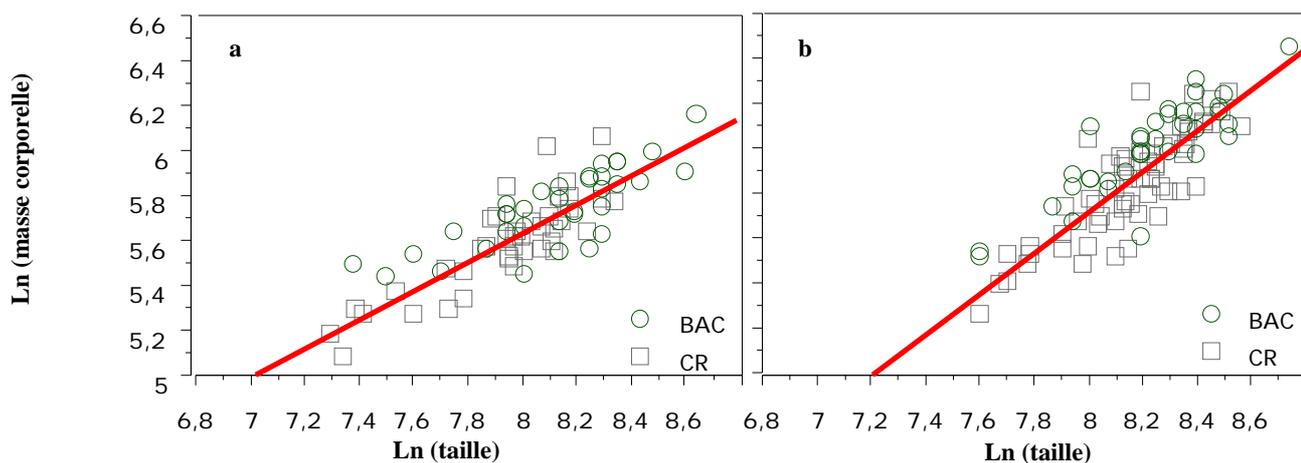


Figure 10: Relation entre le logarithme de la masse corporelle en gramme et le logarithme du volume de la tête en cm^3 pour les femelles (a) et les mâles (b) dans chacune des deux populations CR et BAC.

Alors que pour une taille égale, les femelles de CR et BAC ont un poids comparable ($t=-0.949$, $\text{ddl}=77$, $P=0.34$), les mâles de la population rurale sont caractérisés par une masse corporelle plus importante ($t=-2.859$, $\text{ddl}=97$, $P=0.005$) traduisant ainsi une meilleure condition physique des mâles dans la population BAC. La différence est surtout sensible dans les deux premières classes d'âge (Figure 11). Une ANOVA sur les résidus de la droite de régression, avec pour facteurs les classes d'âge (4 classes) et les 2 sites, ne permet pas cependant de confirmer statistiquement cette tendance: interaction site.age: $F=0.15$, $\text{ddl}= 3,76$, $P=0.18$; effet site: $F=9.97$, $\text{ddl}= 1,79$, $P=0.002$; effet âge: $F=1.60$, $\text{ddl}= 3.79$, $P=0.20$. Elle

confirme par contre la moins bonne condition physique des mâles à CR, indépendamment des classes d'âges.

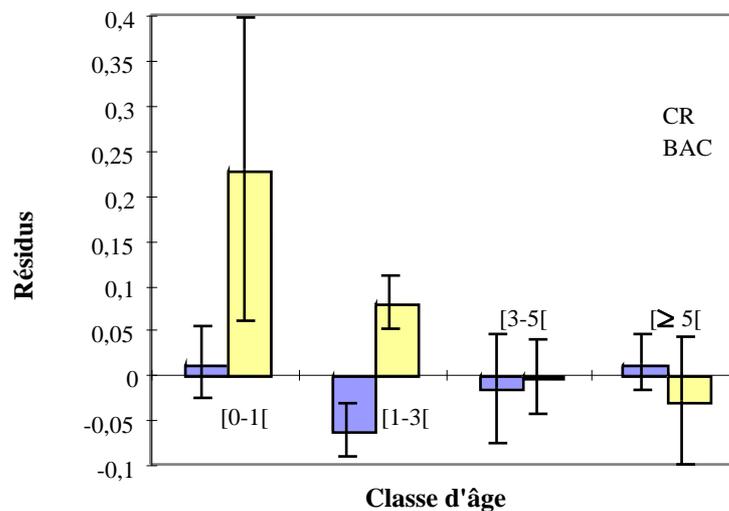


Figure 11: Distribution des résidus de la droite de régression $\ln(\text{masse corporelle}) = 3.41 + 0.807 \ln(\text{volume tête})$ en fonction des différentes classes d'âge à CR et BAC.

4) Structure génétique

La Figure 12 présente l'évolution au cours du temps des fréquences des différents allèles responsables de la coloration et de la longueur des poils de la robe des chats pour les deux populations.

Les fréquences des allèles varient peu d'une année à la suivante à l'exception de l'allèle responsable de la longueur du poil "l" qui semble augmenter à CR. Les fréquences des allèles "a", "t^b" et "S", sont plus importantes dans la population urbaine (CR) que dans la population rurale (BAC) où, par contre, les chats porteurs de l'allèle orange "O" sont plus nombreux. Les proportions d'homozygotes et d'hétérozygotes observées chaque année à BAC sont comparables à celles prédites par le modèle de Hardy-Weinberg (la valeur du χ^2 varie entre 0.30 (P=0.86) et 2.62 (P=0.27) selon l'année). La faible représentation de l'allèle orange à CR ne permet pas de conclure si cette population est ou non panmictique.

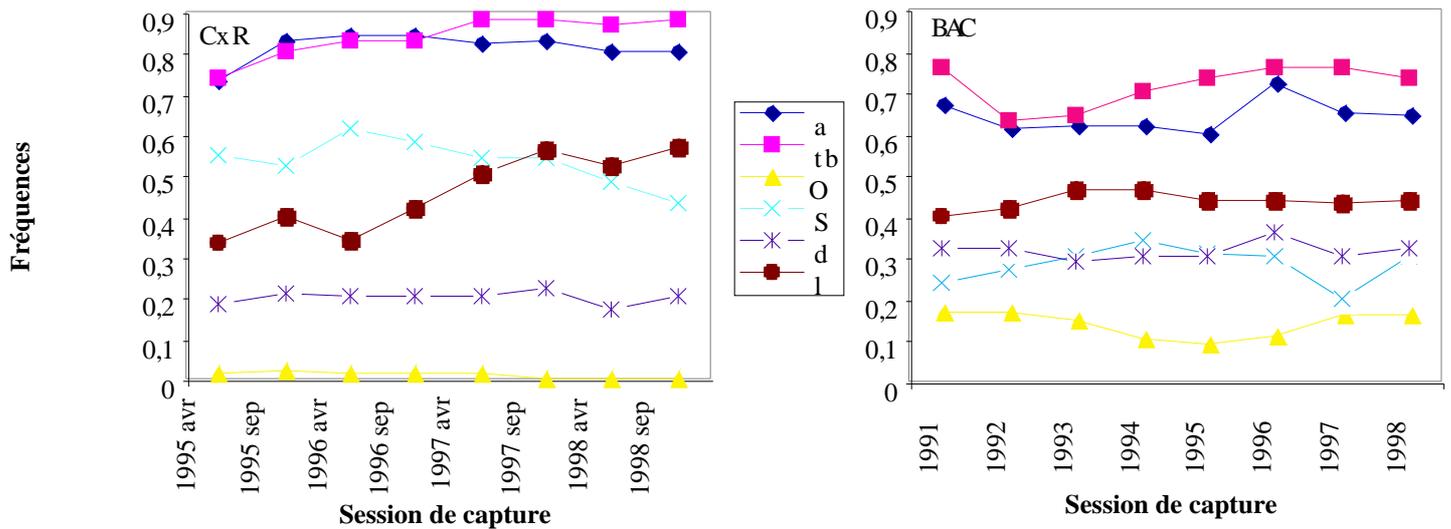


Figure 12: Fréquences des principaux allèles intervenant dans la coloration du pelage pour les différentes sessions de capture déterminées sur les chats présents de plus de 10 mois.

Contrairement aux marqueurs de pelage, les marqueurs microsatellites mettent en évidence un déficit en hétérozygotes ($Fis > 0$, $P < 0.0001$), chaque année dans les deux populations (Tableau 6).

Tableau 6: Valeurs de Fis estimées pour chaque année dans les populations CR et BAC

	CR				BAC					
Année	1995	1996	1997	1998	1992	1993	1994	1995	1996	1997
Fis	0.0716	0.0228	0.0982	0.1115	0.2134	0.1401	0.1553	0.1948	0.1782	0.1511

Les compositions alléliques de 17 des 144 combinaisons possibles de locus et d'échantillons diffèrent significativement de l'indépendance statistique pour CR et 41 des 288 pour BAC. Ces combinaisons, bien que plus nombreuses qu'espérées par chance (5%), ne présentent pas de liaisons particulières entre certains locus.

5) Paramètres démographiques

Une population est un système dynamique qui interagit avec les conditions environnementales et échange des individus avec les populations voisines. Elle est caractérisée à la fois par des flux d'entrée dans la population (recrutement de jeunes au sein de la population et phénomènes d'immigration) et des flux de sortie (mortalité et émigration). L'étude de l'intensité de ces flux et de leurs conséquences sur l'évolution numérique de la population constituent l'étude de la dynamique de la population.

Les paramètres démographiques qui influencent les flux d'entrée dans la population sont l'âge de première reproduction, la fécondité, la proportion de femelles reproductrices, la survie juvénile et le taux d'immigration. Les paramètres démographiques qui rendent compte des flux de sortie sont la survie adulte et le taux d'émigration. L'ensemble des paramètres démographiques peut varier d'une population à l'autre pour une espèce donnée (p.e. Gaillard et al. 1998 pour une revue chez les ongulés) en fonction des conditions environnementales. Ils peuvent également présenter une variabilité temporelle au sein de la population mais également individuelle en fonction des caractéristiques des individus (p.e. âge, condition physique, qualité phénotypique, position sociale).

5-1) La production de jeunes

Les paramètres de reproduction importants des femelles qui influencent directement la dynamique de la population sont l'âge de première reproduction, la proportion de femelles qui participent chaque année à la reproduction, la taille et le nombre des portées et la survie juvénile. Le taux de recrutement des jeunes est déterminé par le nombre de jeunes produits annuellement par les femelles et par la survie de ces jeunes jusqu'à la maturité sexuelle.

5-1-1) La distribution des naissances

Le mois de naissance de respectivement 212 et 188 chats nés entre 1996 et 1998 dans la population CR et entre 1992 et 1993 dans la population BAC a pu être déterminé de façon certaine.

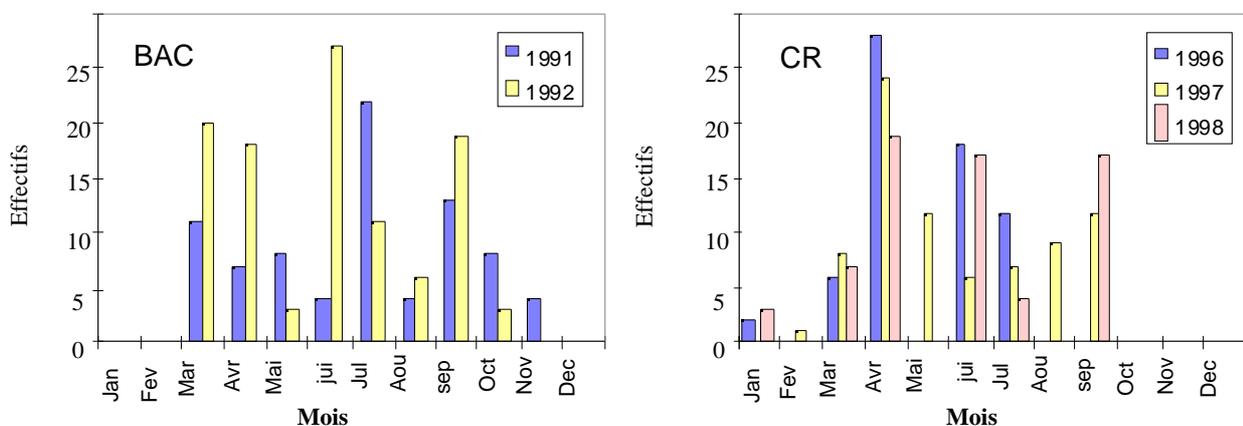


Figure 13: Nombre de jeunes nés chaque mois à CR et BAC

Les naissances sont distribuées sur une large partie de l'année (Figure 13). Dans le cas de la population urbaine CR, un premier pic de naissance est observable en avril, il est suivi d'un second plus diffus en juin-juillet et, en 1997 et 1998 d'un troisième en septembre. La majorité des femelles met bas une première fois en avril. En fonction de la survie des jeunes de la première portée, les femelles seront de nouveau en oestrus plus ou moins rapidement ce qui explique la présence de pics de naissance moins importants et plus diffus par la suite. La première période de reproduction semble être plus précoce à BAC: le premier pic de naissance apparaît dès le mois de mars. Trois pics de naissance sont également observables dans la population rurale. Ils sont cependant moins marqués et traduisent une forte intervention humaine: les propriétaires éliminent les portées plus ou moins rapidement lorsque les jeunes commencent à quitter leur nid. La distribution des naissances ne varie pas seulement en fonction du mois. En effet, une régression logistique avec pour variable la proportion mensuelle de chats nés chaque année a montré que la distribution mensuelle des naissances n'est pas identique chaque année (interaction mois.année: $\chi^2=97.7$, ddl=27, $P<0.0001$ pour CR et $\chi^2=43.71$, ddl=11, $P<0.0001$ pour BAC).

5-1-2) Age de première reproduction, proportion de femelles reproductrices et taille des portées

L'âge de primiparité a pu être déterminé pour 17 femelles dans le cas de la population urbaine CR et pour 11 femelles à BAC. Il est comparable dans les deux populations (8.41 mois ± 0.17 à CR *contre* 8.82 mois ± 0.23 à BAC ; $t=-1.44$, ddl=25, $P=0.16$). Une majorité des femelles sexuellement matures entrent chaque année en oestrus (72 \pm 5.2% à CR *contre* 69 \pm 2.5% à BAC). La distribution des oestrus a été décrite en fonction de l'année, du site et de l'âge des femelles (4 classes [8mois-1an[, [1-3ans[, [3-5ans[, [5ans]) par une régression logistique. La proportion de femelle qui entre chaque année en oestrus est la même en 1992 et 1993 à BAC ($\chi^2=8.79$, ddl=8, $P=0.36$) et entre 1996 et 1998 à CR ($\chi^2=3.4$, ddl=4, $P=0.49$). Dans les deux populations, cette proportion varie en fonction de l'âge des femelles ($\chi^2=27.72$, ddl=9, $P=0.001$ à CR et $\chi^2=13.23$, ddl=6, $P=0.04$ à BAC). Une proportion plus faible de jeunes femelles de moins d'un an entrent notamment en oestrus chaque année (en moyenne 33% *contre* 80%, Figure 14). Pour une classe d'âge donnée, la proportion de femelles qui entrent en oestrus chaque année, n'est pas différente à BAC et à CR (interaction âge.site: $\chi^2=$

19.84, ddl=15, P=0.18) et la proportion moyenne de femelles en oestrus chaque année n'est pas significativement différente dans les deux populations ($\chi^2=22.08$, ddl=16, P=0.14).

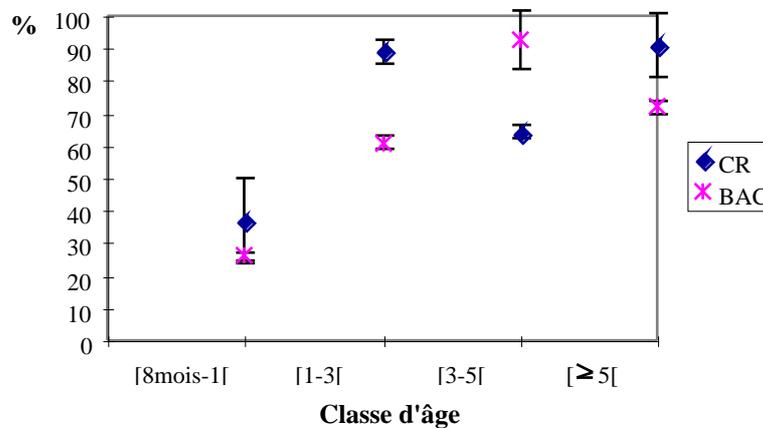


Figure 14: Proportion moyenne de femelles (déterminée en 1992 et 1993 à BAC et entre 1996 et 1998 à CR) au moins une fois en oestrus chaque année en fonction des différentes classes d'âge [8mois-1an[, [1-3ans[, [3-5ans[, [≥ 5ans[

Les femelles mettent au monde entre 1 et 2 portées chaque année. Dans le cas de la population BAC, où la majorité des portées sont euthanasiées rapidement par les propriétaires, les femelles peuvent mettre au monde jusqu'à trois portées par an. La taille moyenne des portées à la naissance est, respectivement pour les deux populations CR et BAC, de 3.92 ± 1.50 (n=48) et 3.82 ± 1.33 (n=44) chats par portée avec un maximum de 8 chatons à CR et 7 à BAC. La proportion moyenne de mâles dans chaque portée est de $49.01 \pm 4.21\%$ (n=44) à CR et $52.26 \pm 4.32\%$ (n=39) à BAC. Des ANOVA et des régressions logistiques ont été utilisées pour tester l'influence de l'âge des femelles (4 classes), du site et de l'année sur, respectivement, la taille de portée et la proportion de mâles dans chaque portée. Avant cela, nous avons vérifié l'absence d'un effet femelle dans les deux populations (ANOVA pour la taille de portée: $F=1.49$, ddl=19,15, $P=0.22$ à CR et $F=1.77$, ddl=24,23, $P=0.22$; régression logistique pour la sex-ratio par portée: $\chi^2=16.15$ ddl=15, $P=0.37$ pour CR; $\chi^2=14.55$, ddl=16, $P=0.56$).

Nous avons ensuite testé, dans chaque population, l'effet année et l'effet âge. L'effet année n'était pas significatif (année.âge: $F=0.77$, ddl=3,26, $P=0.52$ et année: $F=0.20$, ddl=2,29, $P=0.20$ à CR, année.âge: $F=2.13$, ddl=2,41, $P=0.13$ et année: $F=0.06$, ddl=1,41, $P=0.81$ à BAC pour la taille de portée; année.âge: $\chi^2=5.29$, ddl=3, $P=0.15$ et année: $\chi^2=3.07$, ddl=2, $P=0.21$ à CR, année.âge: $\chi^2=4.40$, ddl=2, $P=0.11$ et année: $\chi^2=2.62$, ddl=1, $P=0.11$ à BAC pour la sex-ratio par portée).

La taille de portée et la sex-ratio par portée étant stable d'une année à la suivante, nous avons alors comparé l'effet de l'âge et du site sur ces variables. Ni l'interaction, ni les facteurs principaux ne se sont révélés significatifs (effet site.âge: $F=1.44$, $ddl=3,75$, $P=0.24$, effet site: $F=0.03$, $ddl=1,81$, $P=0.86$, effet âge: $F=1.27$, $ddl=3,78$, $P=0.29$ pour la taille de portée; effet site.âge: $\chi^2=2.94$, $ddl=3$, $P=0.40$, effet site: $\chi^2=0.42$, $ddl=4$, $P=0.98$, effet âge: $\chi^2=0.03$, $ddl=1$, $P=0.99$ pour la sex-ratio par portée).

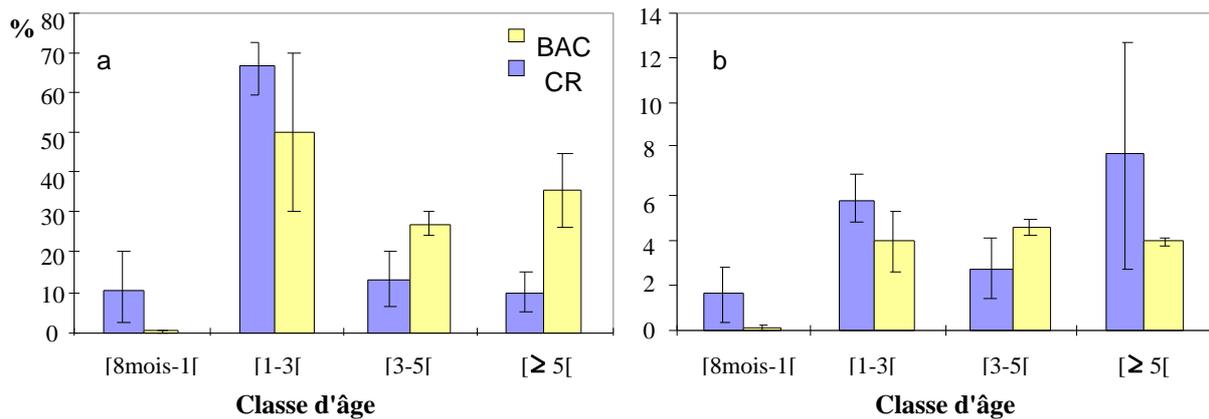


Figure 15: Proportion de chatons de notre échantillon engendrés par classe d'âge de femelles (a) et par femelle de chaque classe d'âge (b).

L'âge de la mère de 135 chatons nés entre 1996 et 1998 à CR et 97 en 1992 et 1993 à BAC a pu être déterminé. Nous avons réparti les mères en quatre classes d'âge: [8mois-1an[, [1-3ans[, [3-5ans[, [≥ 5ans[. La variabilité annuelle et l'effet de l'âge sur la proportion de jeunes engendrés par chaque classe d'âge de femelles ont été testés à l'aide d'une régression logistique sans toutefois tenir compte de l'effet individuel de la mère bien qu'une même femelle puissent apparaître plusieurs fois dans l'analyse. Cette analyse, dans les deux populations, montre que la majorité des chatons ($66 \pm 4\%$ à CR et $49 \pm 11\%$ à BAC, Figure 15a) de notre échantillon sont produit par des femelles de 1 à 3 ans. Néanmoins, les résultats varient selon l'année (interaction année.âge: $\chi^2=126.11$ $ddl=6$, $P<0,0001$ à CR et $\chi^2=36.97$, $ddl=3$, $P<0,0001$ à BAC).

Connaissant le nombre et l'âge des femelles sexuellement matures (plus de 8 mois), nous avons pu déterminer la proportion de jeunes engendrés par femelle et par classe d'âge dans notre échantillon (Figure 15b), que l'on peut assimiler à une estimation du taux de fécondité par classe d'âge. Les taux de fécondité présentés sont forcément sous-estimés car ils ne sont calculés qu'à partir des portées découvertes et non pas à partir de l'ensemble des

chatons nés dans les populations. Néanmoins, si notre échantillon est représentatif de la distribution du succès de reproduction des femelles, il ne met pas en évidence de variation de fécondité entre classes d'âge de femelles de plus de 1 an.

5-2) Survie apparente

La survie est un paramètre difficile à déterminer. Du fait de son importance sur l'évolution des effectifs des populations (le taux de multiplication est notamment très sensible à la survie adulte par exemple pour une espèce à forte durée de génération (Lebreton 1981, Gaillard 1991) différentes méthodes ont été développées pour l'estimer. Les méthodes les plus utilisées sont les techniques de capture-marquage-recapture des individus, basées sur la capture physique ou visuelle régulière d'individus marqués. Elles ne permettent pas de distinguer les cas où un individu n'est pas observé parce qu'il est mort entre deux épisodes de capture ou parce qu'il a quitté la population (dispersion) ou encore simplement parce qu'il était présent mais n'a pas été observé. La probabilité de survie estimée sera donc une survie apparente qui englobe à la fois la survie des individus et les phénomènes d'émigration. Les patrons de survie chez les chats domestiques sont peu connus. Seul le travail de Pontier (1993) dans trois populations rurales a permis de mettre en évidence une sensibilité des individus mâles et femelles différente aux conditions environnementales ainsi qu'une différence de survie entre les mâles et les femelles. Les méthodes de capture-marquage-recapture, associées au modèle de Cormack-Jolly-Seber (voir Lebreton et al. 1992 pour une revue des principes et des développements des techniques de capture-marquage-recapture), ont été utilisées à CR et à BAC pour estimer, par la méthode du maximum de vraisemblance, les probabilités de capture et de survie. Il s'agira de déterminer si le taux de survie est affecté par l'âge des individus, et plus particulièrement si la survie juvénile est différente de la survie adulte, et si la survie des mâles est inférieure à celle des femelles comme le montre les travaux de Pontier (1993). Enfin, nous comparerons les modèles de survie obtenus dans la population urbaine CR et la population rurale BAC. Dans notre cas, la recapture des individus est essentiellement visuelle et l'histoire de capture des individus résume la présence ou l'absence des chats au moment des sessions de captures de septembre à CR et d'août ou septembre à BAC. La survie étudiée ici sera donc la survie apparente annuelle des chats.

5-2-1) Méthode d'estimation de la survie

Le modèle de survie de départ de notre analyse sera le modèle dépendant du temps de Cormack-Jolly-Seber ($\phi_t p_t$) pour lequel Burnham et al. (1987) ont développé une série de tests permettant de tester l'ajustement du modèle aux données. Les composantes des tests 2 et 3 du logiciel RELEASE (Burnham et al. 1987) seront utilisés pour cela. Ces tests permettent de rechercher l'absence d'hétérogénéité dans le jeu de données en vérifiant d'une part que les individus marqués pour la première fois ont la même survie et la même probabilité de capture que les individus marqués précédemment (test 3 Sr de RELEASE), et d'autre part que la probabilité de recapture est homogène dans le temps (test 3 Sm et 2 C de RELEASE).

Si le modèle de départ de notre analyse est bien ajusté aux données, des modèles emboîtés plus compliqués, ou plus simples (si la variable retirée n'a pas d'effet significatif sur la probabilité de survie ou de capture) le sont aussi. Par conséquent, à partir de ce modèle, nous avons testé l'effet du temps sur la survie et la probabilité de capture dans chacune des deux populations.

Nous avons tout d'abord cherché à modéliser, dans chaque site, l'effet du temps, sur la probabilité de capture. En comparant les modèles ($\phi_t p_t$) et ($\phi_t p$). Le meilleur modèle a été retenu. Dans une deuxième étape, nous avons étudié l'effet du sexe et de l'âge ainsi que de leurs effets interactifs et additifs, sur la probabilité de survie.

Une troisième étape a permis de décrire l'effet du temps et de l'âge sur la probabilité de survie des femelles d'une part et des mâles d'autre part.

La sélection des modèles est basée sur la valeur de l'AIC (Critère d'Information d'Akaike, Burnham & Anderson 1992). L'AIC est basé sur le principe de parcimonie, c'est-à-dire sur un compromis entre la justesse (mesurée par la déviance) et la précision (mesurée par le nombre de paramètres) du modèle. Les modèles caractérisés par le plus faible AIC représentent le meilleur compromis. Pour tester une hypothèse biologique précise concernant l'effet d'une variable étudiée sur l'estimation des probabilités de survie ou de capture, nous avons comparé le modèle le plus général vers le modèle le plus simple à l'aide de tests de rapport de vraisemblance (Lebreton et al. 1992).

Nous n'avons pris en compte dans notre analyse que des chats capturés une première fois à un âge inférieur à trois ans. Au-delà une estimation précise de l'âge du chat est trop aléatoire. Nous avons ainsi distingué dans les deux populations trois cohortes: des chats âgés de moins de 1 an à la première capture, des chats de 1 à 2 ans, et enfin des chats de 2 à 3 ans.

Le nombre de chats est de 197 à BAC (dont 64% appartiennent à la première cohorte) et 308 à CR (dont 90% appartiennent à la première cohorte).

Nous avons utilisé le logiciel MARK pour analyser nos histoires de capture dans chacune des deux populations CR et BAC.

5-2-2) Survie chez l'ensemble des chats de BAC et CR

La probabilité de capture est constante dans le temps et égale à 1 dans les deux populations. Les tests 3 Sm et 2 C se sont donc révélés peu informatifs. Un bon ajustement au modèle de Cormack-Jolly-Seber (CJS) a été obtenu, pour le test 3 Sr à BAC: ($\chi^2=10.07$, ddl=22, P=0.98). Ni les hétérogénéités individuelles, ni la capture, ni la cohorte n'introduisent de biais dans les estimations des paramètres de ce modèle. Dans le cas de la population CR, les résultats du test 3 Sr ($\chi^2=36.25$, ddl=18, P=0.007) indiquent un effet de l'âge sur la survie. Les chatons sont capturés très jeunes, parfois à peine quelques heures après la mise-bas. La survie juvénile étant faible, ils auront moins de chances d'être revu l'année suivante qu'un adulte capturé à la même session..

L'effet de l'année sur la probabilité de capture est faible ($\chi^2_{.p_t \text{ contre } .p.} = 1.02$, ddl=6, P=0.98 pour CR et $\chi^2_{.p_t \text{ contre } .p.} = 1.07$, ddl=7, P=0.99 pour BAC).

Tableau 7: Modèles testés dans le cadre de l'analyse de la survie dans les populations BAC et CR

Modèles	CR			BAC		
	Déviante	Paramètres	AIC	Déviante	Paramètres	AIC
. p.	183.52	2	187.52	213.97	2	215.97
. pt	180.07	8	196.07	200.29	9	218.29
sexe P.	173.39	3	179.39	194.64	3	200.64
âge P.	135.84	10	155.84	209.191	10	229.191
t P.	163.84	8	179.84	192.84	9	210.84
âge+sexe P.	127.47	11	149.47	186.40	12	210.40
âge+t P.	122.44	17	156.44	181.72	19	219.72
sex+t P.	153.24	8	169.24	169.52	10	189.52
âge*sexe P.	122.33	17	156.33	185.41	21	227.41
âge*t P.	74.29	43	160.29	141.03	53	247.03
sexe*t P.	143.65	15	173.65	165.41	17	199.41
âge*sexe*t P.	23.56	74	171.56	81.76	98	277.76
âge+sexe+t P.	114.18	18	150.18	163.30	20	203.30

L'analyse de la variabilité du taux de survie a montré que le modèle caractérisé par un critère d'AIC le plus faible à BAC prend en compte un effet additif des facteurs sexe et temps (t+sexe P.) (Tableau 7). Dans le cas de la population CR, le modèle (âge+sexe P.) est retenu.

La probabilité de survie dépendant du sexe dans les deux populations, nous avons ensuite décrit la survie pour chaque sexe dans chacune des deux populations.

5-2-3) Survie chez les femelles

Nous avons testé si la probabilité de capture est dépendante du temps chez les femelles en comparant le modèle . P. au modèle . Pt Le temps n'a pas d'effet significatif sur la probabilité de capture : $\chi^2=1.04$, ddl=6, P=0.98 pour CR et $\chi^2=1.08$, ddl=7, P=0.99 pour BAC (Tableau 8). Le modèle avec une probabilité de capture constante d'une année à l'autre sera donc retenu.

Tableau 8: Modèles testés dans le cadre de l'analyse de la survie chez les femelles dans les populations BAC et CR

Modèles	CR			BAC		
	Déviante	Paramètres	AIC	Déviante	Paramètres	AIC
. P.	76.03	2	84.03	121.09	2	125.09
. Pt	72.92	8	98.92	112.18	9	130.18
âge P.	48.81	10	68.81	115.64	10	135.64
t P.	60.54	8	76.54	99.08	9	117.08
âge+t P.	35.60	17	69.60	93.96	19	131.96
âge*t P.	1.18	41	83.18	57.84	51	159.84

Les modèles qui expliquent le mieux les patrons de survie chez les femelles sont le modèle pour lequel la survie dépend de l'âge à CR (âge P., AIC= 68.61) et le modèle pour lequel la survie est constante quel que soit l'âge mais varie d'une année à l'autre à BAC (t P., AIC=117.08 ; Figure 16).

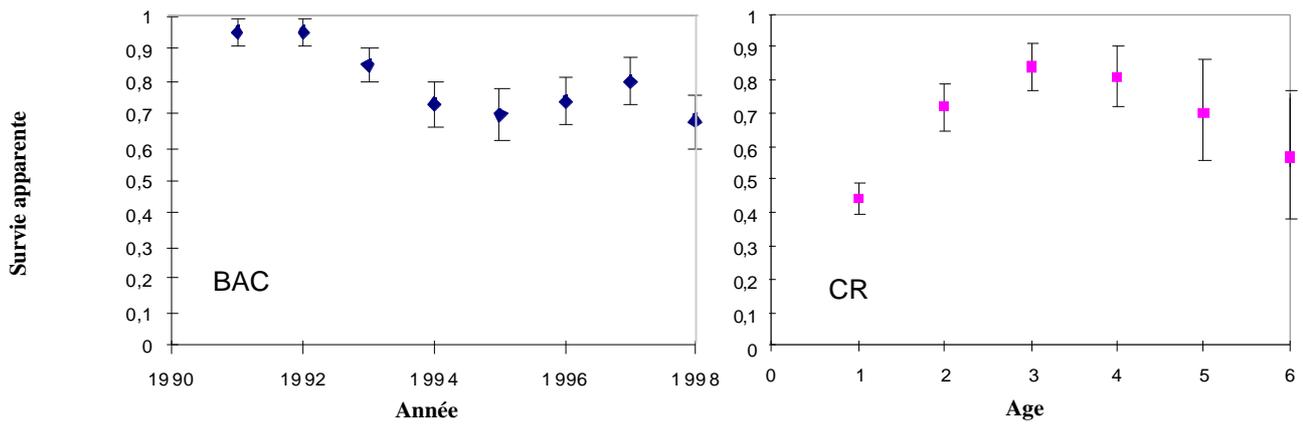


Figure 16: Estimation de la survie des femelles dans les populations CR et BAC

5-2-4) Survie chez les mâles

De nouveau, le modèle caractérisé par une probabilité de capture constante au cours du temps est caractérisé par une valeur d'AIC plus faible (AIC=101.35 contre 111.67, $\chi^2=1.02$, ddl=6, P=0.98 pour CR ; AIC=73.54 contre 83.08, $\chi^2=1.07$, ddl=7, P=0.99 pour BAC ; Tableau 9).

Tableau 9: Modèles testés dans le cadre de l'analyse de la survie chez les mâles dans les populations BAC et CR

Modèles	CR			BAC		
	Déviance	Paramètres	AIC	Déviance	Paramètres	AIC
. P.	97.35	2	101.35	69.54	2	73.54
. Pt	95.67	8	111.67	65.08	9	83.08
âge P.	72.95	8	86.95	66.06	7	80.06
t P.	83.10	8	99.10	61.52	9	79.52
âge+t P.	64.17	15	94.17	56.89	14	84.89
âge*t p.	22.38	36	74.38	6.99	40	96.99

La survie est constante dans le temps est égale quel que soit l'âge à 0.62 ± 0.04 chez les mâles à BAC (Tableau 10), alors que le modèle de plus faible AIC à CR prend en compte une variation du taux de survie en fonction de l'âge (Tableau 9, Figure 17).

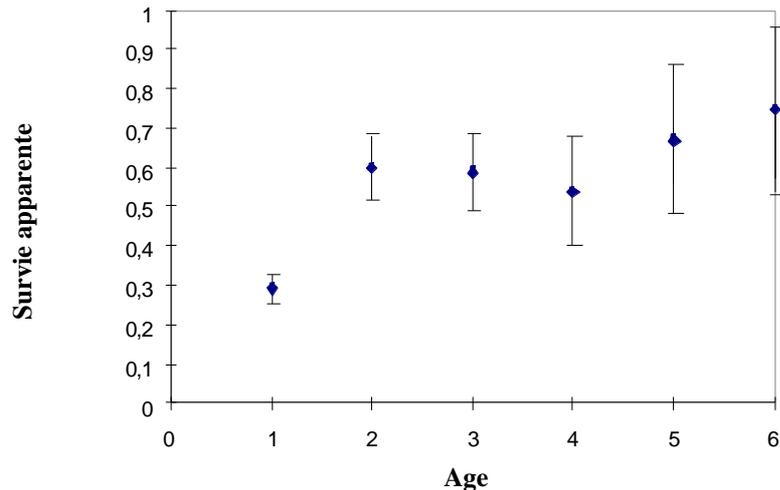


Figure 17: Estimation de la survie des mâles dans la populations CR

A CR, les modèles qui expliquent le mieux la variabilité des patrons de survie prennent en compte l'âge des chats chez les mâles comme chez les femelles. De façon à préciser l'effet de l'âge, nous avons établi des modèles prenant en compte 2 classes d'âges (juvéniles [0-1an[, adultes [1an[) et des modèles prenant en compte 3 classes d'âge (juvéniles [0-1an[, adultes [1-5ans[et vieux [5ans[). Le modèles à 2 classes d'âge se sont révélés les meilleurs à la fois chez les femelles (AIC=65.27) et chez les mâles (AIC=81.58).

5-3) Dispersion

L'estimation des taux d'immigration et d'émigration n'a pu être réalisée que dans le cas de la population CR entre 1996 et 1998. A partir du nombre annuel de chats qui disparaissent, un taux d'émigration de 11.41% (12.64% pour les mâles, 10.23% pour les femelles) a été déterminé. Il s'agit évidemment d'une surestimation du taux de dispersion puisque certains chats sont probablement morts. Liberg (1981) a montré que les chats dispersent à l'âge de 1 à 2 ans dans une population rurale de Suisse. Bien que la population CR réside en milieu urbain, on peut considérer que les chats établis depuis plus de trois ans dans la population de CR qui disparaissent ne dispersent pas mais meurent. Sous cette hypothèse, le taux d'émigration annuel est alors de 6.19% (6.39% pour les mâles et 5.99% pour les femelles).

Durant cette même période 1996-1998, 14 chats qui ne sont pas nés dans l'enceinte de l'hôpital ont été observés. Seuls 5 chats ont résidé durablement (plus de 6 mois) dans la population. Les autres, attrapés lors des sessions de capture, n'ont jamais été revus par la suite à l'exception d'un chat nommé PIF. Les 5 chats non-résidents étaient une femelle et 4 mâles

dont deux stérilisés. Les deux mâles non stérilisés n'ont cependant jamais pu s'intégrer véritablement aux chats résidents. Ils se sont donc établis à la périphérie de l'hôpital tout en y faisant de nombreuses incursions. Un taux d'immigration annuel peut donc être calculé pour les chats qui se sont installés durablement dans l'hôpital, il est de 2.89% (1.02% pour les femelles et 5.33% pour les mâles). Cependant, si on exclut les mâles stérilisés qui ne participent pas à la reproduction, il tombe à 1.77% (2.67% pour les mâles).

6) Comparaison des deux populations

Les densités rapportées à BAC (15.3 ± 0.8 chats par km^2) et à CR (972 ± 55 chats par km^2) sont comparables à celles estimées par d'autres auteurs dans des populations urbaines et rurales (p.e. Liberg et al. sous presse pour une revue). La population rurale BAC comprend un plus grand nombre de chats âgés de plus de 5 ans ($29 \pm 2\%$ dont $71 \pm 4\%$ sont des femelles à BAC contre $6 \pm 0\%$ à CR). Là encore, ce résultat confirme les observations réalisées dans d'autres populations: Legay & Pontier (1983) rapporte par exemple une durée de vie moyenne 3 à 3.5 ans dans des populations rurales contre 19 à 25 mois (Courchamp 1996) dans une population urbaine. Les soins apportés aux chats par leurs propriétaires et la stérilisation conduisent en effet, généralement, à un vieillissement de la population (Fromont 1997).

La taille de portée et le nombre de portées par an sont encore du même ordre de grandeur que ceux rapportés dans la littérature (Nelson et al. 1969, Robinson & Cox 1970, Derenne 1976, van Aarde 1978, Jones & Coman 1982a, Legay & Pontier 1985, Izawa et al. 1986, Lambolez 1994, Xémar 1997). La taille de portée est identique dans les deux populations: 3.92 ± 1.50 à CR et 3.82 ± 1.33 à BAC. Contrairement à Legay & Pontier (1985) nous ne mettons pas en évidence une augmentation de la taille de portée avec l'âge. Notre travail ne repose cependant que sur un petit nombre de portées (48 à CR et 44 à BAC).

Les deux populations sont caractérisées par un excès de femelles, plus important en milieu rural bien que non significatif ($42.65 \pm 1.53\%$ de mâles à BAC et $48.41 \pm 2.25\%$ à CR). La sex-ratio est stable d'une année à la suivante à BAC. Bien que nous n'ayons pas mis en évidence un effet « année » à CR, la proportion de mâles de plus de un an semble diminuer régulièrement à CR depuis 1996 (54% en septembre 1995 et 36% en septembre 1999). L'excès de femelle ne peut s'expliquer par une sex-ratio déséquilibrée à la naissance puisque

dans les deux populations cette dernière est proche de 50% de mâle: $49.01 \pm 4.21\%$ entre 1996 et 1998 à CR et $52.26 \pm 4.32\%$ à BAC (voir également Nelson et al. 1969, Robinson & Cox 1970 pour des résultats similaires), mais plutôt par une différence de survie entre les sexes. L'analyse des patrons de survie a montré que la survie adulte est plus élevée chez les femelles dans les deux populations: 0.73 ± 0.05 contre 0.65 ± 0.04 à CR et 0.77 ± 0.06 contre 0.62 ± 0.04 à BAC. Les patrons de survie ainsi que les estimations des taux de survie obtenus à BAC sont très semblables à ceux rapportés par Pontier (1993) dans trois autres populations rurales françaises pourtant caractérisées par un degré de fragmentation du milieu et des relations entre les chats et les propriétaires différentes (Pontier, communication personnelle): 0.59 pour les mâles et 0.74 pour les femelles de St Just Chaleyssin (voir partie III), respectivement 0.50-0.55 et 0.70-0.75 à Aimargues (voir partie III), entre 0.30 et 0.80 chez les mâles et 0.71 pour les femelles dans la population de Le Cailar (sud de la France). Les écarts entre le taux de survie adulte des mâles et des femelles, remarquablement stables dans toutes ces populations rurales, pourraient être liés à la différence de comportements des deux sexes (Liberg 1981, Pontier 1993).

A faible densité, en milieu rural, la majorité des femelles, philopatriques, forment avec leurs descendances des petits groupes d'individus apparentés dont les domaines vitaux, jusqu'à 10 fois plus petits que celui des mâles, sont centrés sur les habitations humaines (Liberg et al. sous presse). A l'opposé, les jeunes mâles dispersent (Liberg 1981, Warner 1985) sous la pression des mâles résidents, territoriaux, qui défendent activement l'accès aux ressources, et plus particulièrement aux femelles présentes sur leurs domaines vitaux beaucoup plus larges (Liberg et al. sous presse). Les mâles, plus mobiles (dispersion, patrouille, vagabondage, chasse), sont alors plus sensibles que les femelles aux principales causes de mortalité que sont, en milieu rural, le trafic routier ou la chasse (Pontier 1984). En outre, la compétition intrasexuelle chez les mâles se traduit par de nombreux combats en milieu rural. Elle peut alors être responsable de coûts en terme de survie sous la forme de blessures ou encore dus à la transmissions de parasites ou de maladies lors des interactions agressives (voir Courchamp 1996 dans le cas du Virus de l'Immunodéficience Féline qui se transmet par morsure).

Nous avons mis en évidence un effet de l'année de capture sur la survie des femelles à BAC. Les années caractérisées par les estimations les plus faibles (1994-1996) correspondent à une campagne d'empoisonnement. Bien que les femelles soient moins mobiles que les mâles, elles semblent avoir été plus atteintes. Les appâts empoisonnés utilisés ont probablement été déposés à proximité des habitations dans lesquelles résident les femelles.

Peu d'information est disponible sur le patron de survie des chats à forte densité. Les résultats obtenus dans le cas de la population CR, laissent néanmoins supposer que les taux de survie adultes des mâles et des femelles ne sont pas très différents même si une diminution des différences de survie entre sexes est notée (8% à CR contre 15% à BAC). Bien que les interactions agressives soient peu fréquentes (voir chapitre suivant, Tabor 1983, Dards 1983, Natoli & De Vito 1991), et que le taux de dispersion des mâles ne soit pas beaucoup plus élevé que celui des femelles (6.39% pour les mâles et 5.99% pour les femelles), les mâles sont encore plus sensibles que les femelles aux différentes causes de mortalité (circulation et maladie). Si les mâles de CR parcourent des domaines vitaux plus petits que leurs congénères ruraux (voir chapitres suivants), ils réalisent des excursions plus ou moins fréquentes et plus ou moins longues en dehors du site d'étude. Il n'est pas rare que des mâles disparaissent pendant 1 ou 2 mois après le pic d'oestrus des femelles de leur groupe probablement à la recherche de partenaires sexuelles supplémentaires. Ce comportement également décrit par Tabor (1983), Dards (1983) ou Rees (1980) peut être à l'origine d'une plus forte mortalité des mâles.

La survie juvénile est faible à CR (0.29 ± 0.04 pour les mâles et 0.44 ± 0.04 pour les femelles). Les chatons sont particulièrement sensibles à différentes maladies comme, par exemple, le typhus, la panleucopénie féline ou le coryza (Darchis 1985) dont la transmission est facilitée par la proximité des chats (forte densité), la saisonnalité des naissances, le partage de la nourriture mais également par certains comportements relativement fréquents comme l'élevage en commun des jeunes. A l'opposé, la survie juvénile est forte en milieu rural (cette étude, Pontier 1993). A BAC, elle a même tendance à être plus élevée que la survie adulte (0.85 ± 0.05 et 0.73 ± 0.05 respectivement chez les femelles et les mâles). Les chatons qui ne sont pas euthanasiés par les propriétaires bénéficient ensuite de soins beaucoup plus importants qu'en milieu urbain (meilleurs abris et nourriture fournis par le propriétaire) qui vont augmenter leurs probabilités de survie. De façon surprenante la survie des mâles juvéniles est déjà inférieure à celle des femelles, ceci dans les deux populations CR et BAC. Une sensibilité plus importante des mâles aux maladies citées précédemment n'a pourtant pas été mise en évidence (Fromont 1997). Une hypothèse alternative permettant d'expliquer ce résultat serait de supposer que les jeunes mâles et les jeunes femelles utilisent de façon différente les ressources énergétiques disponibles. Les mâles investiraient plus dans la croissance, la masse corporelle et la taille jouant un rôle plus important dans la valeur sélective des mâles, au détriment de la survie, alors que les femelles investiraient davantage

dans la maintenance. Cette hypothèse pourrait être testée en comparant les proportions de constituants organiques (protéines, lipides, glucides) des chatons mâles et femelles et en étudiant les croissances pondérales individuelles des chatons depuis leur naissance. Ces données n'étaient cependant pas disponibles.

De façon générale, les mâles de la population CR sont en moins bonne condition physique que leurs conspécifiques ruraux. Ils atteignent une masse corporelle asymptotique (4-4.5 kg) plus tardivement que les chats de BAC. Ceci peut traduire l'existence d'une plus forte compétition pour l'accès à la nourriture à CR bien que celle-ci ne soit pourtant pas considérée comme un facteur limitant dans les populations urbaines de chats errants (Liberg et al. sous presse). Natoli et al. (1999) ont montré que, dans leur population, la quantité mais aussi la qualité énergétique de la nourriture fournie par les "amoureux des chats" sont suffisantes et même excédantes. A CR, les aliments déposés dans les sites de nourrissage par le personnel de l'hôpital, ne sont pas totalement ingérés ce qui laisse supposer que la quantité est importante. Il est possible que la qualité énergétique de ces aliments (essentiellement constitués de restes des repas des patients: viandes mais aussi légumes) soit par contre insuffisante. Les observations récentes réalisées confortent cette hypothèse. Une épidémie de leucose féline qui s'est déclarée à la fin de l'année 1998 a eu pour conséquence une diminution des effectifs de la population de 1/3 en 2000. Bien que les données ne soient pas encore analysées, il semble que cette diminution du nombre de chats et par conséquent de la compétition pour l'accès aux ressources, se soit accompagnée d'une prise plus rapide de poids chez les mâles: tous les mâles de la classe d'âge [1-3ans] capturés en avril 2000 pesaient plus de 4kg. Une étude plus spécifique visant à déterminer la qualité énergétique journalière dont dispose chaque chat à CR est actuellement en cours. En effet, si la nourriture est un facteur limitant dans notre population, les femelles devraient également être affectées. Pourtant, la condition physique, la prise de poids ou encore la fécondité des femelles (âge de première reproduction, taille de portée, nombre de portées) sont identiques à CR et BAC. Ceci pourrait s'expliquer si les femelles ont un accès prioritaire à la nourriture. Elles pourraient alors manger les aliments les plus énergétiques laissant aux mâles des restes de moindre qualité. Les premiers travaux exploratoires non présentés ici réalisés au niveau du site A de nourrissage ne semblent cependant pas confirmer cette hypothèse: si nous avons effectivement observé un accès prioritaire des femelles et des jeunes en 1998, les résultats obtenus pour les autres années n'ont pas permis de mettre en évidence une influence du sexe sur l'ordre de nourrissage. Yamane et al. (1997), au contraire, dans une population de chats

japonaise, montrent que les mâles mangent avant les femelles, les plus gros et les plus âgés avant les autres. Des différences comportementales peuvent également, au moins en partie, impliquer la prise de poids moins rapide observée chez les mâles dans notre population urbaine. A faible densité les mâles chassent pour se nourrir, défendent leur territoire et occupent des larges domaines vitaux qu'ils patrouillent régulièrement. Les jeunes mâles doivent également quitter leur site de naissance sous la pression du mâle résident. La pression de sélection pour des mâles en parfaite condition physique est donc probablement plus importante dans ce type de milieu par rapport au milieu urbain où les mâles ne dispersent pas plus que les femelles, occupent des domaines vitaux de petite taille et ne défendent pas l'accès aux ressources.

Les fréquences des allèles responsables de la coloration du pelage chez le chat, ainsi que les fréquences des allèles des locus microsatellites, sont stables d'une année à la suivante (voir également Pontier 1984, 1989 dans le cas des allèles de coloration du pelage). L'utilisation de l'allèle orange (et parfois de l'allèle de panachure) a montré que la grande majorité des populations de chats est panmictique (p.e. van de Weghe et al. 1981, Ruiz Garcia 1990a et b, Kajon et al. 1992). Ces résultats ont été confirmés par des marqueurs électrophorétiques (p.e. van de Weghe et al. 1981). L'utilisation des marqueurs microsatellites, par contre, met en évidence un déficit en hétérozygote dans les deux populations CR et BAC. Ce résultat peut se généraliser à la majorité des populations ou colonies rurales et urbaines de chats errants (voir partie III).

Les populations de chats CR et BAC se distinguent par la fréquence de certains allèles de coloration du pelage. De façon similaire aux travaux réalisés par Pontier et al. (1995), Ruiz-Garcia (1990a et b) ou encore Manchenko & Balakiriev (1981), nous observons une fréquence de l'allèle orange plus importante à BAC, en milieu rural, qu'à CR, en milieu urbain. Au contraire, nous notons une sur-représentation des allèles non-agouti (a) et marbré (t^b) à CR (voir également Clark 1976, Dreux 1978 pour des résultats similaires). Des hypothèses, tant comportementales que physiologiques, liées aux modalités de fonctionnement des populations ont été proposées pour expliquer ces différences de fréquences alléliques. Pontier et al. (1995, 1998), proposent que les mâles oranges, plus lourds et plus agressifs (Jones & Horton 1984, Pontier et al. 1995, 1998), sont avantagés en milieu rural. En effet, à faible densité, les mâles entrent directement en compétition avec leurs congénères pour la défense et la monopolisation des ressources (notamment des femelles). Au contraire, van Aarde & Blumenberg (1979) ou encore Robinson (1982, 1987) proposent que

les individus porteurs mutations non-agouti (a) et marbré (tb), seraient plus dociles et caractérisés par une plus grande tolérance vis-à-vis de leurs congénères. Van Aarde & Blumenberg (1979) montrent notamment que les chats non-agouti sont caractérisés par un poids plus faible de la glande médullosurrénale, glande qui produit l'adrénaline, une hormone qui intervient aux moments des conflits entre individus. Une plus faible agressivité des chats non-agouti pourrait être avantageuse en milieu urbain, à forte densité, où les chats sont contraints de partager les ressources qui leur sont nécessaires.

CHAPITRE 4 : STRUCTURE SOCIALE D'UNE POPULATION URBAINE : CAS DE LA POPULATION CR

Dans la plupart des cas, une hiérarchie de dominance est observée chez le lion (Schaller 1972), le guépard (Schaller 1972, Caro 1994), et le chat (Dards 1979, Natoli & De Vito 1991). Néanmoins, la stabilité et le caractère linéaire de cette dernière sont plus controversés et les facteurs qui affectent la capacité d'un animal à dominer ses conspécifiques sont mal connus. Parmi ceux-ci, la taille et le poids ont été le plus étudiés (p.e. Le Bœuf & Reiter 1988 chez l'éléphant de mer, Johnson 1989 chez le wallaby *Macropus rufogriseus*, Smith et al. 1994 chez le rat *Rattus norvegicus*, Haley et al. 1994 chez l'éléphant de mer, Berdoy et al. 1995 chez le rat). Ainsi observe-t-on généralement une corrélation positive entre ces variables et la position sociale (p.e. Smith et al. 1994) mais pas toujours (Sridhara et al. 1980 chez les rongeurs). D'autres paramètres peuvent en effet influencer la position sociale des animaux. Par exemple, Thouless & Guinness (1986) ont montré chez le cerf, que l'âge est un déterminant important de la position sociale (voir également Berdoy et al. 1995 chez le rat). Le résultat d'un conflit entre deux individus pour l'accès à un statut social plus élevé peut également dépendre de la motivation des antagonistes et de leur localisation (p.e. Liberg 1981 chez le chat).

A l'exception de quelques travaux pionniers (p.e. Natoli & De Vito 1988, 1991), l'étude des relations de dominance sociale entre chats a été réalisée sur des petits groupes de deux à huit individus en laboratoire dans des situations de compétition pour l'accès à la nourriture (Winslow 1938, Masserman & Siever 1944, Baron et al. 1957, Cole & Shafer 1966) très différentes du milieu urbain où la nourriture n'est généralement pas une ressource limitante (Liberg et al. sous presse, Natoli et al. 1999), ou dans des petits groupes de chats de ferme (p.e. Laundré 1977, Leyhausen 1979, Panaman 1981). Les différentes études n'ont pas permis de mettre clairement en évidence l'existence d'une hiérarchie linéaire stable au sein des populations de chats (p.e. Masserman & Siever 1944, Baron et al. 1957, Natoli & De Vito 1988, 1991 pour l'existence d'une hiérarchie linéaire stable et p.e. Dards 1983, Winslow 1938, Panaman 1981, Laundré 1977 [ces deux dernières études ayant été conduites uniquement chez les femelles] pour un résultat contraire). En outre, si Liberg (1981) et Yamane et al. (1996) ont montré que la masse corporelle, l'âge et la motivation influencent le résultat de tout conflit agressif chez le chat, une corrélation entre ces paramètres et la position sociale des

individus, en milieu urbain à forte densité, n'a toujours été que supposée (Izawa 1984, Yamane et al. 1996, Yamane 1998) mais jamais démontrée.

Nous avons recherché l'existence d'une hiérarchie de dominance linéaire stable dans la population urbaine CR. Pour cela, nous avons enregistré pendant trois années successives les interactions comportementales entre les individus adultes qui constituent la population. L'analyse des interactions agonistiques et de soumission entre les mâles devant nous permettre de déterminer le rang social de chaque mâle, nous avons également recherché les paramètres morphométriques (âge, masse corporelle, taille) susceptibles d'influencer la position sociale d'un individu.

1) Méthodes et Résultats

Le nombre de chats de plus de 10 mois suivis en temps qu'animal focal représente entre 74,5% (en 1996) et 90,6% (en 1998) de la population adulte totale (Tableau 10).

Tableau 10: Nombre d'heures d'observations comportementales et nombre de chats adultes suivis en temps qu'animal focal.

Année	Heures d'observation	Femelles	Mâles	Total
1996	172	19	19	38
1997	229	25	21	46
1998	266	30	18	48

1-1) Fréquence des différents groupes de comportements

Bien que la densité soit forte, les interactions entre individus sont rares (4.83 comportements par heure d'observation en 1996, 3.55 en 1997 et 6.07 en 1998). Elles sont essentiellement amicales entre les femelles (49±9% des interactions observés entre deux femelles sont amicales) alors que les mâles montrent plutôt une tolérance réciproque caractérisée par une forte fréquence de comportements de soumission (82±2% des interactions entre deux mâles) et plus précisément par un comportement d'évitement (Figure 18). Les interactions agonistiques ne constituent pour leur part que 7±2% des interactions entre deux protagonistes. Aucun combat n'a été observé depuis le début de l'étude et la confrontation la plus violente était un duel vocal entre un mâle résident (appelé PER) et un mâle non castré de l'extérieur de l'hôpital (appelé VER).

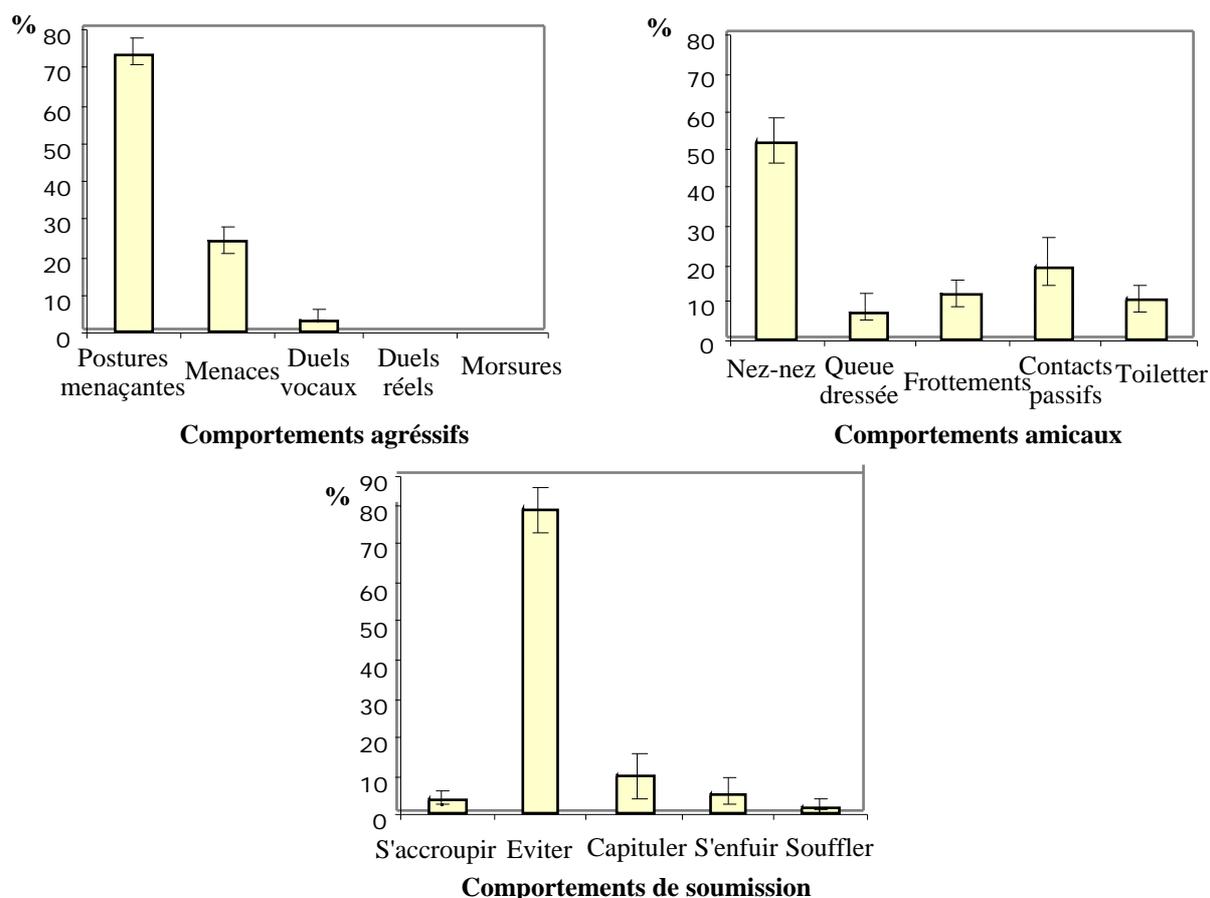


Figure 18: Fréquence des différents comportements relevés entre 1996 et 1998 dans la population urbaine CR

1-2) Hiérarchie de dominance sociale

Les hiérarchies de dominance sociale entre les mâles et entre les femelles s'entrecroisent. Certaines femelles occupent des rangs sociaux supérieurs à ceux de mâles de même âge ou d'âge plus avancé. Bien que le déterminisme de l'acquisition d'un fort statut social chez les femelles soit également peu connu, nous avons choisi de nous intéresser plus particulièrement aux mâles afin de rechercher par la suite des relations éventuelles entre une position sociale élevée et le succès de reproduction.

A l'exception d'un mâle appelé MIM (le chat alpha du groupe), les inversions dans le résultat d'une interaction agonistique ou de soumission sont relativement fréquentes, notamment chez les individus qui occupent un rang faible ou intermédiaire. En outre, le nombre de dyades pour lesquelles aucune interaction n'a été observée est important : les interactions de soumission mais surtout agonistiques sont peu fréquentes et tous les chats n'interagissent pas les uns avec les autres dans la population urbaine CR. Dans ces conditions,

les valeurs d'indice de Landau calculées présentées dans les tableaux 11 et 12 n'apportent que peu d'information (Martin & Bateson 1993) et ne permettent pas de conclure sur le caractère linéaire de la hiérarchie de dominance dans notre population. C'est pourquoi nous avons décidé de regrouper les individus en catégories sociales sur la base de l'indice I.

Tableau 11: Indices de Landau calculés sur les matrices regroupant les comportements agonistiques déterminés chaque année entre 1996 et 1998 chez les mâles, les femelles et l'ensemble des chats.

	matrice mâles	matrice femelles	matrice totale
1996	0.48	0.32	0.32
1997	0.41	0.33	0.31
1998	0.44	0.42	0.45

Tableau 12: Indices de Landau calculés sur les matrices regroupant les comportements de soumission déterminés chaque année entre 1996 et 1998 chez les mâles, les femelles et l'ensemble des chats.

	matrice mâles	matrice femelles	matrice totale
1996	0.51	0.31	0.42
1997	0.61	0.41	0.48
1998	0.43	0.36	0.44

Les valeurs de cet indice estimées à partir des comportements de soumission, sont corrélées à celles calculées à partir des comportements agonistiques (Test de corrélation des rangs de Spearman: $\rho=0.626$, $P=0.0079$ pour 1996; $\rho=0.792$, $P=0.0004$ pour 1997 et pour 1998 $\rho=0.866$, $P=0.0004$).

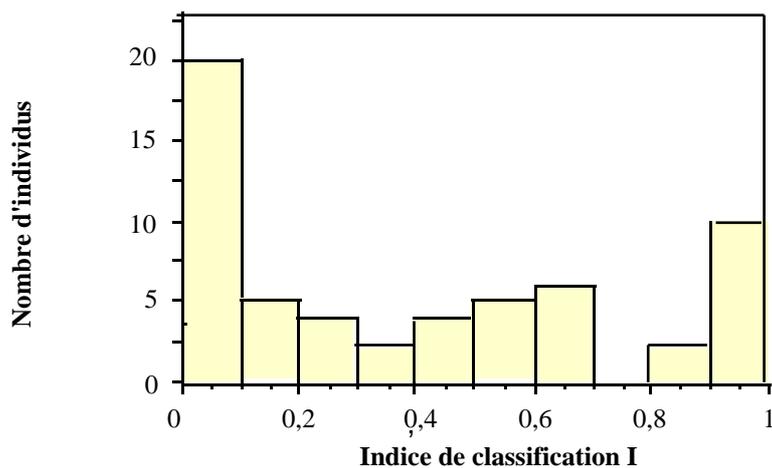


Figure 19: Distribution de l'indice de classification I

A partir de la distribution des valeurs de cet indice calculées sur les interactions de soumission plus fréquentes que les comportements agressifs, nous avons déterminé trois

classes sociales (Figure 19). Les chats caractérisés par un indice I variant de [0%-10%[seront considérés comme étant des individus de faible position sociale, ceux qui possèdent un indice entre [10%-70%[sont des individus de rang social intermédiaire et enfin, les chats pour lesquels l'indice I varie entre [70%-100%] sont des individus de haut rang social. Le nombre de mâles de chacune de ces classes est présenté dans le tableau 13.

Tableau 13: Nombre d'individus par catégorie sociale selon l'année d'étude

	Dominant	Intermédiaire	Dominé
1996	4	7	8
1997	4	9	8
1998	4	8	6

1-3) Dominance et caractéristiques morphologiques

Les mâles les plus âgés sont les plus gros ($r=0.554$, $n=35$, $P=0.0006$) et ceux qui possèdent la tête la plus volumineuse ($r=0.733$, $n=34$, $P<0.0001$). La masse corporelle des mâles est également corrélée au volume de la tête ($r=0.646$, $n=34$, $P<0.0001$).

La taille, l'âge et le poids étant corrélés, nous avons décidé de construire une variable synthétique de ces trois paramètres pour décrire la qualité phénotypique de chacun des mâles à l'aide d'une Analyse en Composante Principale. Nous avons utilisé le logiciel ADE 4 (Thioulouse et al. 1995) pour les calculs.

L'axe F1 de l'ACP définit une échelle de variation pour laquelle la discrimination entre individus est maximale pour les trois variables. Cet axe explique en moyenne $74 \pm 3.06\%$ de la variabilité observée entre individus à CR. Les chats qui ont une valeur élevée sur l'axe F1 (que nous appellerons indice de qualité phénotypique IPC) sont les mâles les plus lourds, les plus âgés dont le volume de la tête est important (Figure 20). L'axe F2 de l'ACP permet de distinguer, pour un âge et un volume de tête constants, des différences de poids entre chats (Figure 20). Il n'explique cependant qu'une petite part de la variabilité de nos données ($18 \pm 1.16\%$).

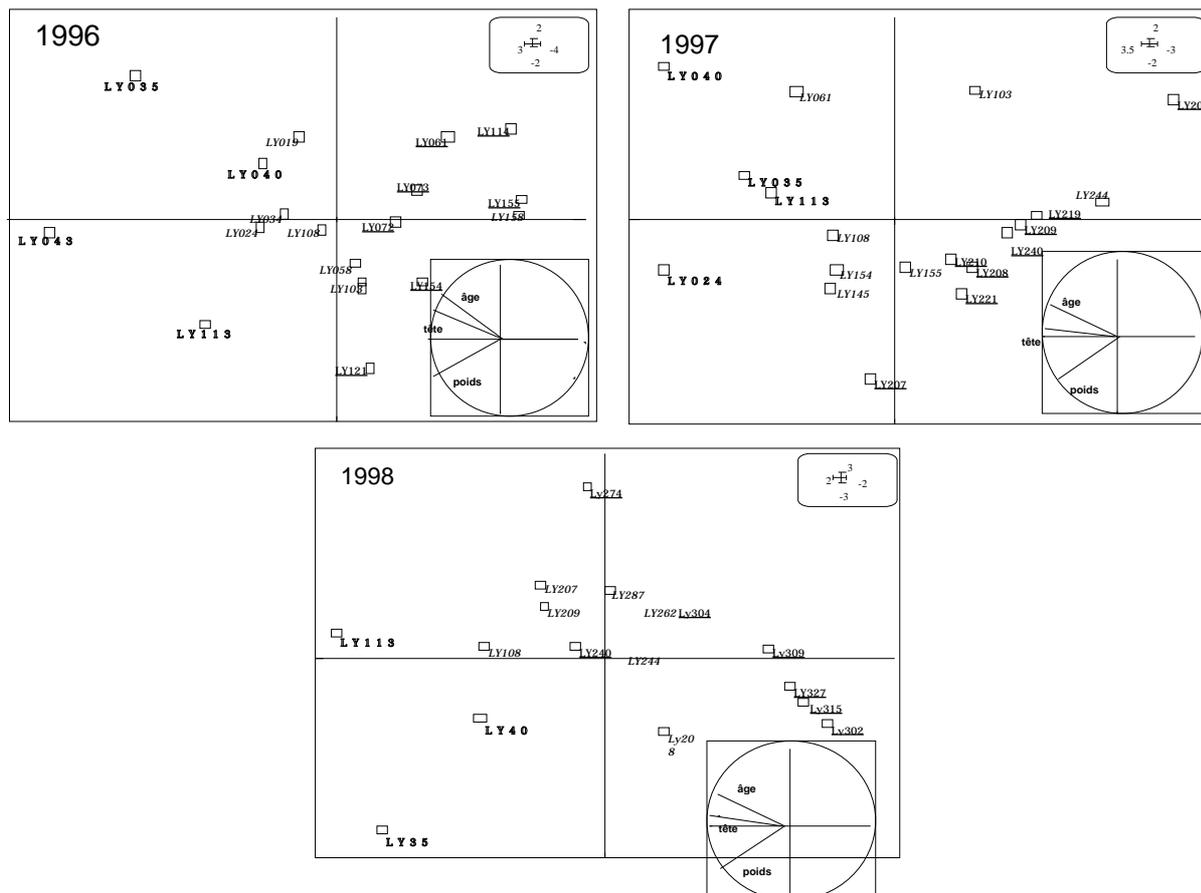


Figure 20: Cercle des corrélations pour les trois variables âge, poids et taille et projection des individus (représentés par des numéros cf. annexe 1) sur les axes F1 et F2 de l'ACP. Les chats occupant une position dominante sont en style ombré, ceux qui occupent un rang intermédiaire en italique et les dominés sont soulignés.

Les mâles dominants ont une qualité phénotypique supérieure à celle des autres catégories sociales (ANOVA: $F=17.06$, $ddl=2,15$, $P=0.0001$ pour 1996; $F=8.80$, $ddl=2,16$, $P=0.003$ pour 1997 et $F=10.64$, $ddl=2,14$, $P=0.002$ pour 1998; Tableau 14).

Tableau 14: Qualité phénotypique moyenne déterminée pour chaque catégorie sociale pour les années 1996 à 1998.

Année	1996			1997			1998			
	Pos.sociale	domi.	inter.	dominé	domi.	inter.	dominé	domi.	inter.	dominé
Moyenne		2.16	0	-1.23	1.95	0.43	-1.12	2.16	0.13	-1.06
e.s.		0.55	0.39	0.25	0.36	0.48	0.35	0.44	0.32	0.47
Effectif		4	7	7	3	8	8	3	8	6

Les mâles dominants interagissent plus souvent de manière amicale avec leurs congénères mâles et femelles (Tableau 15). Néanmoins, ils initient rarement ce comportement.

Tableau 15: Nombre annuel moyen d'interactions amicales par individu entre mâles ainsi qu'entre mâles et femelles en fonction de la classe sociale des mâles. Entre parenthèses est représenté le pourcentage d'interactions amicales initié par chaque catégorie sociale.

	Dominant	Intermédiaire	Dominé
femelle	7.75 (10.05%)	1.91 (29.35%)	0.88 (48.10%)
mâle	2 (0%)	1.19 (43.86%)	1.61 (63.31%)

1-4) Comportements de marquage

Un taux de marquage, défini comme le nombre de marquages par heure d'observation, a été déterminé pour chaque type de comportement de marquage mais également pour l'ensemble des comportements de marquage. Ces taux de marquage ont été analysés en fonction du sexe et, pour les mâles, de la catégorie sociale, à l'aide d'un test non paramétrique de Kruskal-Wallis.

Les mâles marquent entre 7 et 12 fois plus que les femelles (6.61 ± 2.77 marquages par heure d'observation *contre* 0.97 ± 0.35 pour 1996; 8.3 ± 3.98 *contre* 0.75 ± 0.41 pour 1997 et 8.54 ± 3.02 *contre* 0.71 ± 0.30 pour 1998; Figure 22). Les mâles dominants notamment sont, parmi les mâles, ceux qui marquent le plus (Kruskal-Wallis: $H=33.97$; $ddl=2$; $P<0,0001$; Figure 21).

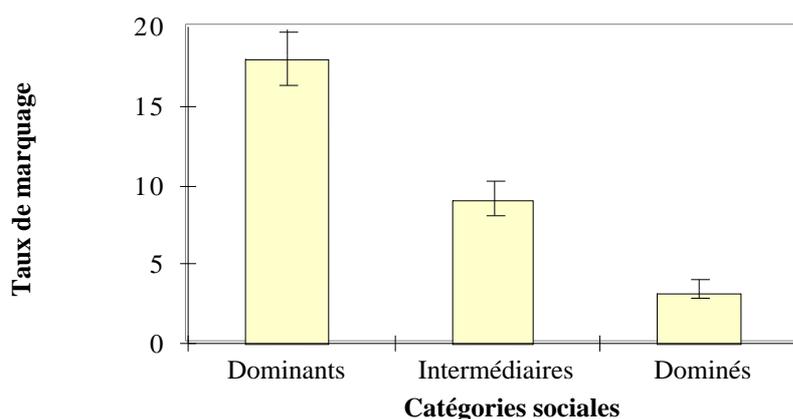


Figure 21: Relation entre le taux de marquage et la position sociale des mâles

Le comportement de marquage le plus fréquemment observé chez les mâles est la projection d'urine (Figure 22). Ce comportement représente 75 à 86% de tous les comportements de marquage chez les mâles alors qu'il n'a été observé que dans 1 à 4% des cas chez les femelles. Le comportement de marquage le plus utilisé par les femelles est celui

qui consiste à se frotter le corps contre un objet (en moyenne ce comportement représente 38.71% des comportements de marquage). Il est rarement exprimé par les mâles (en moyenne dans 2.34% des cas).

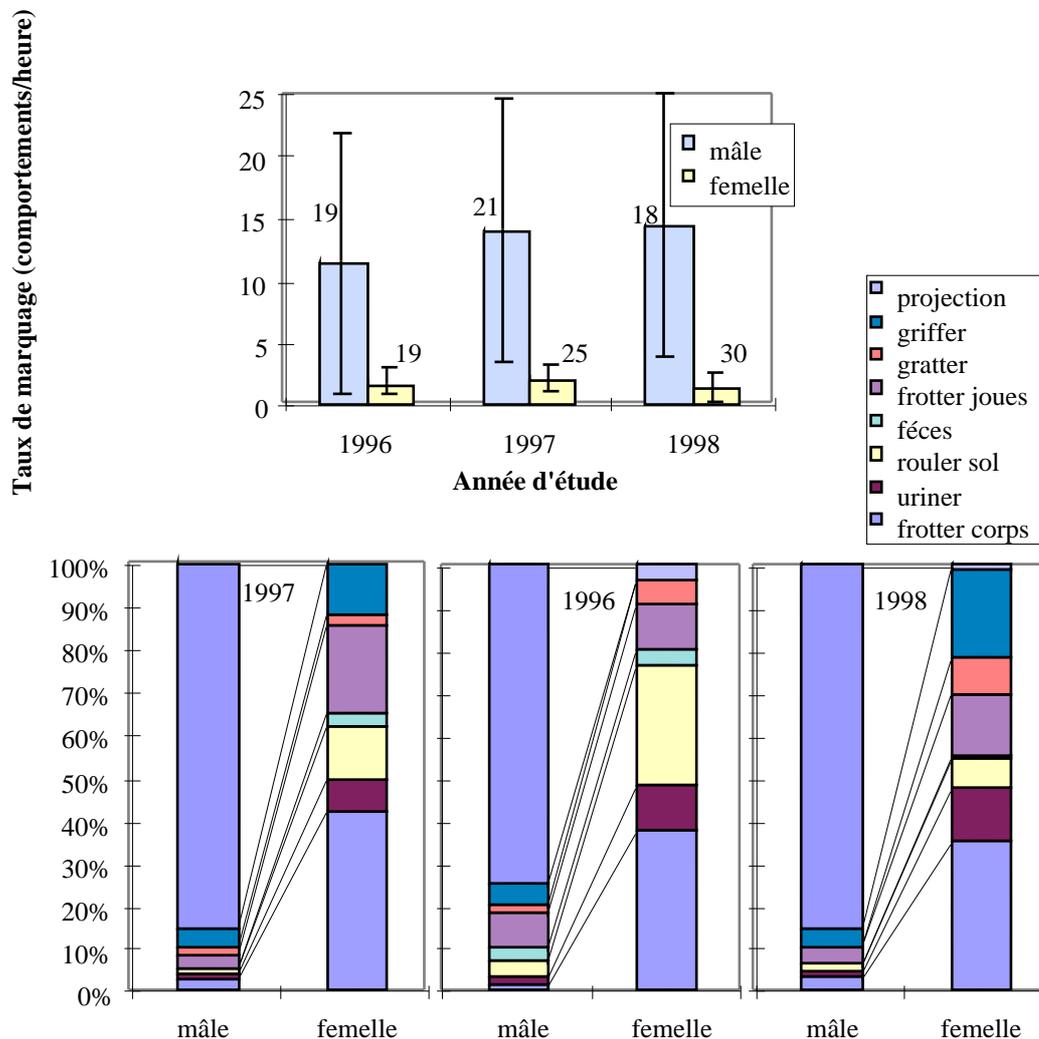


Figure 22: Différents types de marquage

1-5) Groupes sociaux

Les mâles adultes sont moins souvent observés en compagnie (à moins de 5 mètres) d'un autre chat que les femelles adultes ($75.67 \pm 10.22\%$ des observations pour les femelles contre $59.51 \pm 16.60\%$ pour les mâles; test de Mann-Whitney: $U=109$, $P=0.0007$). Les mâles dominants ont tendance néanmoins à être moins souvent en compagnie d'autres chats que les mâles des autres catégories sociales ($67.50 \pm 7.38\%$ pour les dominants, $81.89 \pm 7.38\%$ pour la classe sociale intermédiaire et $75.24 \pm 10.74\%$ pour les chats de faible position sociale; test de Kruskal-Wallis: $H=5.129$, $ddl=2$, $P=0.077$).

Tous les individus adultes de CR n'interagissent pas entre eux. L'analyse de la matrice de proximité construite en 1997 met en évidence quatre groupes stables (Figure 23). Ces groupes sont essentiellement constitués de femelles et les membres d'un même groupe utilisent un unique site de nourrissage. Un premier groupe A est composé de 11 chats dont 3 jeunes mâles de plus de 10 mois (PTF, MOZ, PER). Le groupe B comprend 4 femelles et deux mâles: un chat dominant POM et un jeune PPS. Le groupe C est constitué de 6 femelles et le groupe D de 3 chats avec un jeune mâle MIO. Les chats qui n'ont pu être rattachés à un groupe particulier sont essentiellement des mâles qui entretiennent des relations plus ou moins lâches avec plusieurs groupes et utilisent plusieurs sites de nourrissage ou des femelles qui réalisent des excursions régulières en dehors de l'enceinte de l'hôpital (p.e. SUL, SPA, BWN, BOT). La femelle ASP, née dans la partie Sud de l'hôpital (groupe B) et déplacée à la suite d'une session de capture, n'a jamais rejoint son site de naissance (probablement à cause d'un mauvais état de santé générale et plus particulièrement une forte déficience visuelle) et réside entre les groupes C et A sans pouvoir toutefois s'intégrer dans un de ces groupes.

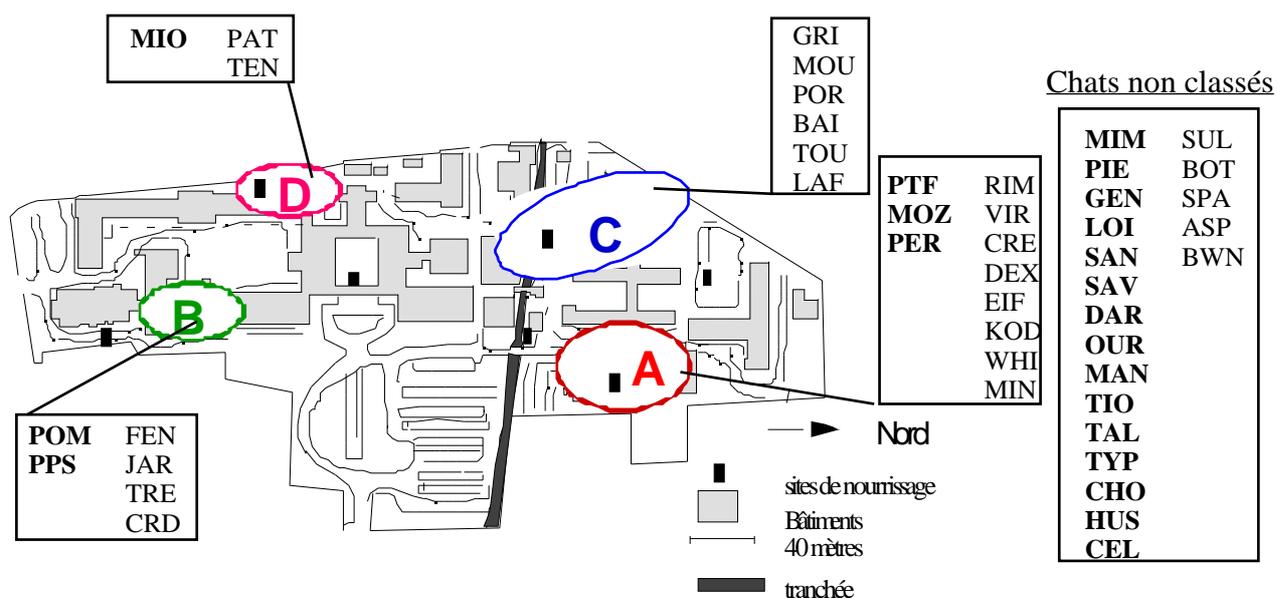


Figure 23: Localisation des différents sous-groupe de chats à CR en 1997. Les mâles sont représentés en caractères gras.

Une étude de la distribution de la variabilité génétique réalisée à l'aide des marqueurs microsatellites a révélé l'existence d'une différenciation génétique entre ces différents groupes sociaux (voir la partie III pour une description des méthodes et des analyses). Une valeur de F_{st} , calculée sur l'ensemble des locus et des groupes sociaux de chats, a été estimée à 0.07 ± 0.002 , ce qui est significativement différent de 0. Les individus appartenant à un même groupe social sont donc génétiquement plus proches les uns des autres que des chats des autres groupes sociaux.

2) Discussion

Les chats errants de CR forment une véritable colonie sociale (au sens de Wittenberger 1981). Les femelles qui utilisent un même site de nourriture et partagent une large partie de leur domaine vital (voir chapitre suivant) entretiennent des relations amicales. Elles constituent des sous-unités sociales comparables aux matrilineées observées à faible densité en milieu rural. Plusieurs lignées de femelles cohabitent ainsi dans les populations urbaines (Pontier 1993). L'apparentement entre femelles qui utilisent un même site de nourrissage a permis l'évolution de comportements plus complexes comme, par exemple, l'élevage en

commun des jeunes, fréquent à CR (voir également Macdonald & Apps 1978, Izawa & Ono 1986, Okhawa & Hidaka 1987).

Les mâles observent plutôt une tolérance réciproque caractérisée par des comportements d'évitement (voir également Dards 1983, Natoli & De Vito 1991) et de nombreux marquages olfactifs et visuels (Macdonald & Apps 1978, Dards 1979, Kerby & Macdonald 1988, Feldman 1994). Les mâles projettent régulièrement de l'urine (Liberg 1981, Macdonald et al. 1987, McFarland 1987, Feldman 1994) pour renseigner les autres individus sur leur identité et leur statut social (Feldman 1994). Les mâles dominants marquent ainsi plus fréquemment que les autres catégories sociales à CR.

Les interactions agressives sont rares ($7 \pm 2\%$ des interactions enregistrées). Le comportement le plus violent est un duel entre un mâle de la population et un mâle étranger. Le seul combat observé par Tabor (1980) dans une population anglaise opposait également un mâle résident et un étranger. Ces observations, associées au faible nombre d'immigrants enregistrés dans notre population, pourraient conforter l'hypothèse d'une défense en commun du site par l'ensemble des membres de la colonie (Macdonald et al. 1987, Natoli & De Vito 1991).

Bien que nous n'avons pas pu mettre en évidence une hiérarchie linéaire à CR, certains mâles ou femelles occupent une position sociale plus importante que d'autres. L'évolution d'une telle hiérarchie de dominance permet de limiter les coûts liés aux partages des ressources (Horn 1968, Krebs & Davies 1978) nécessaires à l'établissement des chats dans un environnement urbain. Le bénéfice lié à l'accès aux sites favorables, spatialement localisés, est probablement supérieur au fait d'être relégué à une position de subordonné. Ceci d'autant plus que la nourriture est généralement abondante (voir Yamane et al. 1994, Natoli et al. 1999) et que, comme nous le verrons dans les chapitres suivants, les mâles dominants ne monopolisent pas l'accès à la reproduction. En même temps que la hiérarchie de dominance, les comportements de soumission, et plus particulièrement les évitements, ont pu évoluer pour réduire les coûts liés à la nécessité du partage des ressources (Mech 1970, Zimen 1981, 1982, de Waal & Luttrell 1985). Les chats interagissent fréquemment du fait de la forte densité et reconnaissent les capacités compétitrices de chaque challenger. Les comportements d'évitement limitent les rencontres qui pourraient dégénérer, permettent ainsi de réduire l'incidence des combats et des blessures possibles (Feldman 1994) et participent au maintien de la stabilité des groupes en limitant la tension entre les individus (van den Bos & de Cock Bunning 1994, van den Bos & de Vries 1996) au même titre que les comportements amicaux

et de marquage (de Waal 1989, Macdonald et al. 1987). Les comportements agressifs ont pu être contre sélectionnés à forte densité : un individu agressif est confronté simultanément à un grand nombre de rivaux. Les chances de les vaincre tous sont très faibles et les dommages corporels de tels comportements réduisent de façon drastique la fitness d'un tel individu.

Les mâles dominants sont les chats les plus lourds (entre 4,5 et 5 kg), les plus âgés (entre 4 et 5 ans) et possèdent la tête la plus volumineuse. Le nombre de chats étudiés, trop faible, ne permet pas de déterminer la part relative des trois facteurs, masse corporelle, âge et taille, dans le déterminisme du rang social (voir Arcese & Smith 1985 pour un problème similaire). La taille et la masse corporelle ont souvent été décrites comme les paramètres qui influencent le plus la position sociale des mammifères (p.e. Johnson 1989 chez le wallaby, Smith et al. 1994 chez le rat, Haley et al. 1994 chez l'éléphant de mer) car elles déterminent le résultat des conflits agressifs entre les individus. Liberg (1981) et Yamane et al. (1996) ont par exemple montré dans des populations de chats d'âge inconnu qu'une masse corporelle et une taille supérieures assurent la victoire dans un combat.

Ces données ont cependant été obtenues pour des espèces et des populations dans lesquelles le taux d'agressivité entre mâles est important. Ce n'est pas le cas à CR et dans la majorité des populations urbaines de chats étudiées (Dards 1983, Tabor 1983, Natoli & De Vito 1991). Les interactions agonistiques sont surtout observées entre individus de même catégorie sociale à CR. En outre, les mâles qui ont acquis une position sociale plus importante au cours de l'étude n'ont pas été plus agressifs que les autres. La hiérarchie de dominance établie n'est pas remise en cause par les individus et l'acquisition d'une position sociale plus élevée ne semble pas directement liée à une confrontation directe, à un combat contre les mâles qui occupent un statut plus élevé afin de prendre leur place. La taille et la masse corporelle ne jouent donc qu'un rôle dissuasif dans l'établissement de la hiérarchie sociale à CR. La position sociale des chats à CR est probablement plus liée à l'âge des chats. Aucun chat de plus de 3 ans occupe un faible rang social et aucun chat de moins de 3 ans n'est dominant bien que la masse corporelle et le volume de la tête de certains soient supérieurs à ceux des chats plus âgés. Il est probable que la hiérarchie de dominance s'établit très tôt dans notre population. Les chats adultes s'assurent une position de dominant sur les juvéniles sans que des interactions violentes soient nécessaires. Cette relation de dominance ne sera pas remise en question par le jeune lorsqu'il grandira probablement à cause, d'une part de la densité forte (et par conséquent du nombre élevé de prétendants au même statut social et donc

du nombre élevé de combats à réaliser pour monter dans la hiérarchie), et d'autre part de la faible compétition pour l'accès aux ressources: Natoli & De Vito (1988, 1991) ainsi que Yamane (1998) ont montré que les mâles dominants dans le premier cas et les mâles les plus gros dans le second n'ont pas un meilleur succès de reproduction (estimé par un nombre de montes dans la première étude et par un nombre de jeunes dans la seconde) que les autres mâles de la population. L'âge (p.e. Clutton-Brock et al. 1988) et l'expérience passée (p.e. Beaugrand et al. 1991) sont reconnus comme des facteurs qui peuvent affecter à la fois la position sociale et le succès de reproduction des mâles. Plusieurs études ont rapporté l'existence d'une corrélation entre l'âge et la dominance cependant, il est souvent difficile de séparer les effets confondants d'autres facteurs tels que la masse corporelle (p.e. Locati & Lovari 1991), ou encore l'état de développement des individus (juvéniles contre adultes; p.e. McMillan 1989, Thouless & Guinness 1986). Dans des groupes stables de femelles chez le cerf *Cervus elaphus* (Thouless & Guinness 1986), ou encore de mâles chez le rat (Berdoy et al. 1995), la proportion de combats remportés prédite par l'âge est supérieure à celle prédite par le poids (plus de 85% contre 60-65%). Drummond & Osorno (1982) chez *Sula nebouxii* démontrent que la position sociale des oiseaux adultes est déterminée alors qu'ils ne sont encore que des poussins. La dominance des premiers nés, due alors à une masse corporelle plus élevée, va ensuite se maintenir lorsque les individus seront plus âgés. L'acceptation d'un statut de subordonné dans le groupe social conduisant à une hiérarchie de dominance stable avec des individus qui maintiennent leur statut bien après que la différence de poids initiale ait disparu.

CHAPITRE 5 : STRUCTURE SPATIALE D'UNE POPULATION URBAINE : CAS DE LA POPULATION CR

L'étude des comportements territoriaux s'appuie sur deux concepts importants. Il s'agit tout d'abord de la notion de territoire et de comportements territoriaux. Plusieurs définitions ont été proposées (Noble 1939, Hediger 1949, Brown & Orians 1970, Krebs 1971), parmi lesquelles celle de Pitelka (1959): "le territoire est une surface exclusivement occupée par un animal". Le deuxième concept est celui de domaine vital défini par l'ensemble de la surface utilisée par un individu au cours de sa vie ou lors d'une autre période de temps donnée hors dispersion ou migration. Cette aire est cependant plus qu'une simple surface dans laquelle un animal va vivre et se reproduire. Il s'agit d'un lieu familier aux frontières connues où l'animal sait où trouver de la nourriture, de l'eau, des abris pour se protéger des prédateurs et élever ses jeunes, mais également les sites où il pourra rencontrer d'éventuels partenaires sexuels ou sociaux. Ainsi, le partage de l'espace entre les individus ne sera pas aléatoire et dépendra des caractéristiques individuelles (âge, caractéristiques physiques et sociales) mais également des interactions avec les autres individus (densité) et de la distribution des ressources dans le milieu.

En général, plus la densité est forte plus les tailles des domaines vitaux sont réduites. C'est ce que nous observons dans le cas du chat domestique (Liberg et al. sous presse). La densité est elle-même déterminée par l'abondance, le caractère prédictible et la distribution spatiale des ressources (Macdonald et al. 1987, Calhoun & Haspel 1989, Grant et al. 1992), et dans les milieux anthropisés par l'intervention humaine (Pontier 1993). A faible densité en milieu rural, l'étude des modalités d'utilisation de l'espace a fait l'objet de nombreux travaux (p.e. Macdonald & Apps 1978, Corbett 1979, Rees 1980, Liberg 1981, Jones & Coman 1982b, Dards 1983, Tabor 1983, Fitzgerald & Karl 1986, Turner & Mertens 1986, Langham 1992). Les mâles occupent des domaines vitaux 3 à 10 fois plus grands que ceux des femelles. Les mâles dominants, qui sont également les plus lourds et les plus âgés (Liberg 1981), sont territoriaux et contrôlent les domaines vitaux les plus vastes (Liberg 1981, Turner & Mertens 1986, Langham 1992). Le domaine vital des mâles dominants englobe ceux de plusieurs femelles (Liberg 1981, Pontier 1993, Pontier & Natoli 1996).

Les données sont plus fragmentaires à forte densité en milieu urbain (Izawa et al. 1982, Izawa 1984, Yamane et al. 1994, Ishida & Shimizu 1998: tous ces travaux dans la

même population japonaise; Tabor 1983, Haspel & Calhoon 1989, Mirmovitch 1995). La façon avec laquelle les caractéristiques individuelles (sexe, âge, masse corporelle, stature, position sociale) affectent la taille et le chevauchement des domaines vitaux des chats n'a notamment jamais été abordée.

1) Méthodes

Les tailles et le degré de chevauchement des domaines vitaux de 25 mâles et 35 femelles ont été déterminés. Nous avons comparé les structures de sexe et d'âge de notre échantillon par rapport à celles de la population à l'aide respectivement un test de χ^2 et d'un test de Smirnov-Kolmogorov.

Nous avons comparé la taille moyenne des domaines vitaux pendant la période de reproduction (de janvier à juin) et hors période de reproduction à l'aide d'un test t sur séries appariées pour les individus pour lesquels nous disposions de plus de 50 localisations pendant et hors période de reproduction de la même année.

Nous avons comparé les domaines vitaux entre sexes, âge et position sociale à l'aide d'ANOVA. Nous avons retenu deux classes d'âge: les juvéniles, non reproducteurs, âgés de moins de 10 mois pour les mâles (voir chapitre 6) et de moins de 8 mois pour les femelles (voir chapitre 3) et les chats adultes. Les trois catégories sociales définies dans le chapitre précédent ont été conservées ici. Une analyse préliminaire a montré que la taille des domaines vitaux n'était pas affectée par l'âge et la position sociale de la même manière selon le sexe des chats. Nous avons donc étudié séparément pour chaque sexe l'influence de la classe d'âge et de la catégorie sociale des chats sur la taille du domaine vital qu'ils emploient.

Des tests de Mann-Whitney ont également été utilisés pour rendre compte du chevauchement des domaines vitaux entre mâles et femelles adultes. Un test de corrélation des rangs de Spearman a été réalisé pour analyser la relation entre la taille des domaines vitaux des mâles et le nombre de femelles présentes.

2) Résultats

La sex-ratio et la structure d'âge des 60 individus étudiés sont les mêmes que celles observées dans la population ($\chi^2=0.52$, ddl=1, P=0.47 pour la sex-ratio; $\chi^2=0.79$, ddl=2, P=0.79 pour la structure d'âge). Ces observations, bien que non suffisantes suggèrent

néanmoins une relativement bonne représentativité de cet échantillon. La taille du domaine vital de chaque chat a été estimée en moyenne à partir de 101 localisations (entre 53 et 395). Une corrélation significative, bien que faible ($P=0.02$; Figure 24), existe entre le nombre de localisations et la taille estimée du domaine vital. Le nombre de points n'explique cependant qu'une faible proportion de la variabilité de la taille des domaines vitaux observée ($R^2=0.06$).

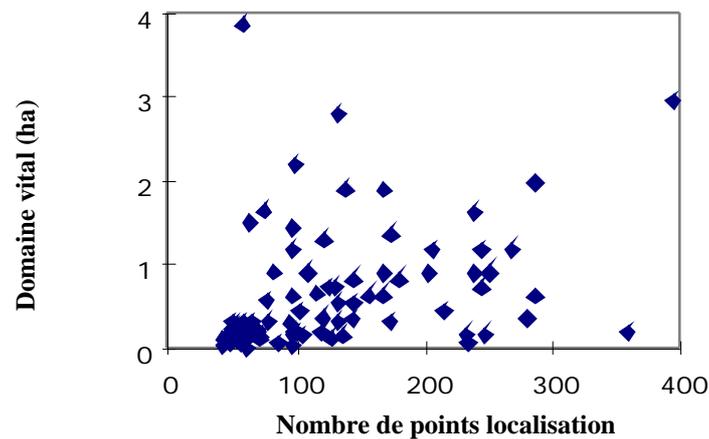


Figure 24: Relation entre la taille du domaine vital et le nombre de localisation

Nous garderons donc les 60 individus pour lesquels nous disposons de plus de 50 points dans la suite des analyses. Parmi ces chats, nous avons 35 femelles (22 adultes et 13 juvéniles) dont 16 appartiennent à la catégorie sociale intermédiaire et 19 possèdent un faible statut social. Nous avons également 25 mâles (18 adultes et 7 juvéniles): 5 sont dominants, 9 occupent une position intermédiaire et 11 un faible statut.

Alors que la taille des domaines vitaux des mâles tend à augmenter pendant la période de reproduction, celle des femelles diminue plutôt. Cette variation de la surface des domaines vitaux n'est cependant pas significative ($n=17$, $t=1.53$, $P=0.14$ pour les mâles et $n=15$, $t=-.49$, $P=0.63$ pour les femelles). L'ensemble des localisations pendant et hors période de reproduction a donc été regroupé pour estimer la taille des domaines vitaux des chats.

2-1) Taille des domaines vitaux

Les mâles ont des domaines vitaux plus grands que ceux des femelles : 0.19 ± 0.02 ha pour les femelles et 0.80 ± 0.03 ha pour les mâles ($F=3.63$, $ddl=1,58$, $P=0.006$). La taille du domaine vital n'est influencée ni par l'âge des femelles: 0.18 ± 0.03 ha pour les juvéniles et 0.21 ± 0.08 ha pour les adultes (ANOVA2: $F=0.97$, $ddl=1,32$, $P=0.33$), ni par leur position

sociale: 0.18 ± 0.02 ha pour un rang intermédiaire et 0.20 ± 0.03 ha pour les femelles dominées (ANOVA2: $F=0.21$, $ddl=1,33$, $P=0.65$).

A l'opposé, les mâles adultes ont des domaines vitaux significativement plus grands que ceux des mâles juvéniles (1.512 ± 0.297 ha *contre* 0.150 ± 0.010 ha, ANOVA2: $F=9.52$, $ddl=1,21$, $P=0.006$) et les mâles dominants des domaines vitaux plus grands que ceux des autres catégories sociales (ANOVA2: $F=18.80$, $ddl=1,21$, $P<0.0001$). La taille moyenne des domaines vitaux des mâles dominants est de 2.43 ± 0.44 ha, alors qu'elle est de 0.60 ± 0.15 ha et 0.23 ± 0.08 ha respectivement pour la catégorie sociale intermédiaire et dominée.

Les mâles et les femelles juvéniles ont des domaines vitaux de taille comparable 0.15 ± 0.0 ha pour les mâles *contre* 0.18 ± 0.03 ha pour les femelles; $F=0.44$, $ddl=1,32$, $P=0.51$; Figure 25).

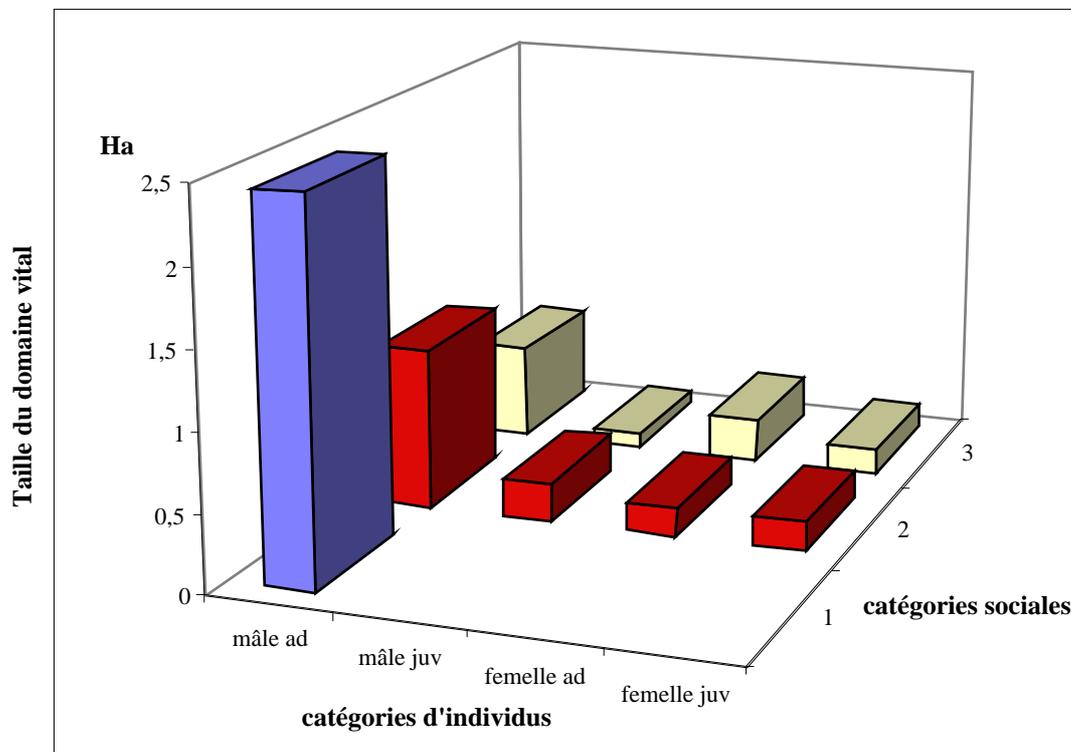


Figure 25: Taille moyenne des domaines vitaux en fonction de l'âge, du sexe et de la catégorie sociale des chats (1 pour dominant, 2 pour intermédiaire et 3 pour dominé).

2-2) Degré de chevauchement des domaines vitaux

Les domaines vitaux des chats se chevauchent largement. En moyenne chaque individu partage $47.33 \pm 1.12\%$ de la surface de son domaine vital avec en moyenne 18.95 ± 1.36 des 40 adultes pris en compte dans cette analyse. Le domaine vital des mâles est

partagé avec 9.37 ± 1.04 des 17 autres mâles (avec un maximum de 17 individus) et avec 8.48 ± 0.68 des 23 femelles (avec un maximum de 14 femelles). Chaque mâle a $51.53 \pm 1.56\%$ de la surface de son domaine vital en commun avec un ou plusieurs mâles et $47.37 \pm 2.50\%$ avec une ou plusieurs femelles. Les mâles partagent leur domaine vital avec un nombre égal de mâles et de femelles ($U=115$, $P=0.14$) mais ils ont une plus large partie commune avec les autres mâles qu'avec les femelles ($U=73$, $P=0.005$).

Les femelles, pour leur part, ont en moyenne $44.68 \pm 1.86\%$ et $45.48 \pm 2.79\%$ de la surface de leur domaine vital respectivement en commun avec 11.89 ± 1.33 mâles et 8.58 ± 0.92 femelles. Les femelles ne partagent pas plus leur domaine vital avec d'autres femelles qu'avec les mâles ($U=283.5$, $P=0.93$ pour le nombre d'individus, et $U=269$, $P=0.69$ pour la surface du domaine vital en commun). Les femelles montrent également une claire préférence pour un site de nourrissage et plus exceptionnellement deux contrairement aux mâles qui utilisent régulièrement plusieurs sites (Figure 26). Les femelles qui exploitent le même site de nourrissage ont des domaines vitaux très chevauchants (en moyenne $83.79 \pm 3.90\%$) contrairement aux femelles qui utilisent des sites de nourrissage différents ($13.78 \pm 4.21\%$) ($U=481$, $P<0.0001$).

Le nombre de femelles qui partagent avec un mâle plus de 10% de leur domaine vital est corrélé avec la taille du domaine vital du mâle ($Rho=0.793$, $P=0.0015$).

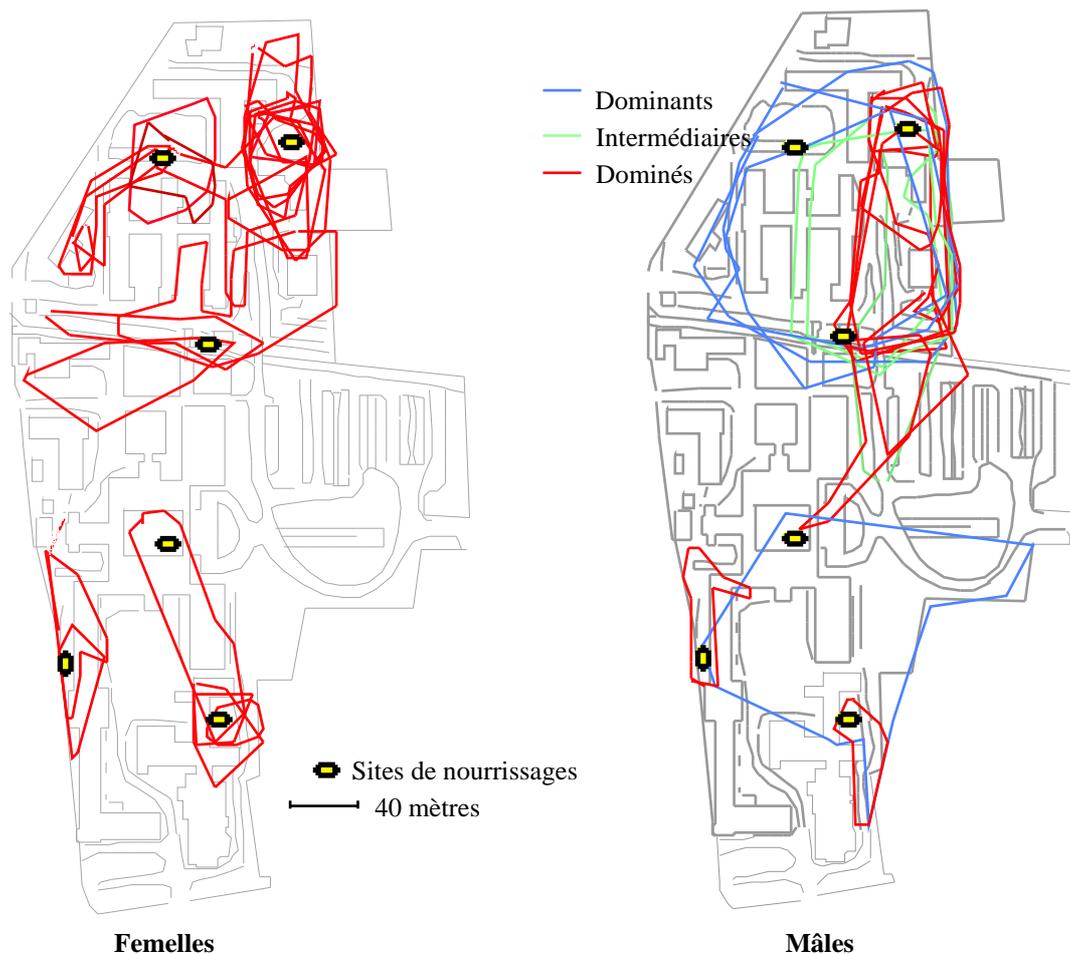


Figure 26: Domaines vitaux de certains mâles et femelles

3) Discussion

La taille des domaines vitaux estimée ici ne prend pas en compte l'utilisation des sous-sols par les chats, leur activité nocturne (voir Langham & Porter 1991, Barrat 1997) et le fait que certains individus quittent, de façon plus ou moins régulière, l'enceinte de l'hôpital pendant une période plus ou moins longue. Il s'agit donc d'une sous-estimation de l'espace véritablement utilisé par les chats. Néanmoins, les tailles des domaines vitaux estimées ici correspondent à celles rapportées par d'autres auteurs dans des populations urbaines de forte densité (p.e. Izawa et al. 1982, Tabor 1983, Mirmovitch 1995), bien que la variété des protocoles (observations visuelles p.e. Dards 1978, 1983, Mirmovitch 1995; suivi d'animaux équipés d'un collier émetteur p.e. Calhoun & Haspel 1989), des techniques statistiques utilisées et des logiciels limitent la validité des comparaisons entre populations (Liberg et al. sous presse). L'occupation de l'espace par les chats de l'hôpital de la Croix-Rousse dépend du

sexe, de l'âge et de la position sociale des individus. Nous n'avons pas mis en évidence une augmentation de la taille du domaine vital des mâles pendant la période de reproduction.

Les femelles occupent un domaine vital plus petit que celui des mâles (0.194 ha *contre* 0.804), ce qui est en accord avec les résultats obtenus dans d'autres populations de chats en milieu urbain (Rees 1980, Izawa et al. 1982, Tabor 1983, Ishida & Shimizy 1998, même si la différence n'est pas significative dans ce dernier cas). Le facteur environnemental qui semble influencer le plus fortement la répartition des femelles semble être la distribution spatiale des sites de nourriture, cette dernière étant non seulement essentielle à la maintenance des femelles mais également à la reproduction puisque les femelles en gestation ont besoin de prendre une grande quantité de nourriture (Liberg 1981) et qu'elles devront également par la suite alimenter les jeunes. A l'exception de quelques individus qui utilisent indifféremment deux sites, le domaine vital des femelles est centré sur une cabane de nourrissage. L'accès aux sous-sols détermine également la forme et la taille du domaine vital des femelles. Le site de nourrissage le plus fréquenté (noté A sur le plan, Figure 2) est également le moins exposé au dérangement par le personnel et les patients de l'hôpital, et celui qui offre le plus d'abris (sous-sols et couvert végétal) immédiatement à côté. Seul le site D ne possède pas d'accès à un sous-sol, c'est également le site le moins visité. Les abris sont une ressource particulièrement importante pour les femelles. Ils constituent non seulement des aires de repos mais également des sites de mise-bas qui offriront aux jeunes une protection tout au long de leur élevage qu'assure seule la mère. La survie des chatons dépend en effet des capacités de la mère à leur fournir un nid pour les protéger des conditions environnementales et de la prédation avec de la nourriture à proximité pour qu'elle assure son maintien et survienne aux besoins de ses jeunes lorsqu'ils grandiront (Deag et al. 1988, Feldman 1993). Les juvéniles, mâles et femelles utilisent le même site de nourriture que leur mère. Ils continueront ensuite de fréquenter ce site une fois adulte dans la plupart des cas (30 sur 35).

La distribution, la taille et la forme du domaine vital des mâles, qui ne prennent pas part à l'élevage des jeunes, ne dépend pas directement des sites de nourriture et de la répartition des sous-sols accessibles aux chats. Les domaines vitaux des mâles dominants incluent jusqu'à 3 sites de nourrissage. Bien que, dans cette population, la qualité énergétique de la nourriture puisse être insuffisante et que les mâles soient en moins bonne condition physique que leur congénères ruraux de BAC (c.f. chapitre précédent), le fait de visiter plusieurs sites ne peut se justifier uniquement par des besoins alimentaires plus importants que les femelles (Liberg et al. sous presse). Une taille supérieure des domaines vitaux des mâles a en effet été décrite dans la plupart des études spatiales chez le chat domestique, ceci

dans une grande variété de conditions environnementales (voir Liberg et al. sous presse pour une revue). Les domaines vitaux des mâles peuvent être 10 fois plus grand que ceux des femelles alors qu'ils ne pèsent que 25% de plus et que leurs besoins quotidiens ne sont pas supérieurs à ceux des jeunes et des femelles en cours de gestation ou de lactation (Liberg & Sandell 1988). Tout comme chez le chat sauvage européen *Felis sylvestris* (Stahl 1986), le dimorphisme sexuel de taille ne rend compte que d'une faible part des différences intersexuelles de la taille du domaine vital.

Contrairement aux femelles, la taille du domaine vital des mâles adultes est supérieure à celle des juvéniles. Elle augmente avec l'acquisition d'une position sociale élevée et différents travaux en milieu urbain ont mis en évidence que la taille des domaines vitaux des mâles peut s'accroître au moment de la saison de reproduction (Yamane et al. 1994). Izawa et al. (1982), sur un petit nombre d'individus d'âge inconnu, estiment une surface moyenne des domaines vitaux des mâles 7 à 10 fois plus importante que le reste de l'année pendant les pics d'oestrus des femelles (janvier et juin).

Ces résultats semblent indiquer que les patrons d'utilisation de l'espace par les mâles dans les colonies de chats en milieu urbain dépendent principalement de la distribution de leurs conspécifiques. Les mâles de la population de CR s'accouplent préférentiellement avec les femelles présentes sur leur domaine vital (voir chapitres suivants). Leur succès de reproduction dépend alors du nombre de domaines vitaux de femelles inclus dans leur propre domaine vital et, par conséquent, directement des patrons d'utilisation de l'espace des femelles et des tactiques de reproduction mises en place. La forme, la taille et la localisation des domaines vitaux d'un mâle dépend également de celles des autres mâles de la population à faible densité dans les milieux ruraux (Liberg 1981). Néanmoins, bien que les différents chats, et notamment les dominants, n'occupent pas tous les mêmes espaces, nous n'avons jamais observé de disputes territoriales et même si les mâles marquent fréquemment les contours de leurs domaines vitaux, le degré de chevauchement est très important et aucun évitement temporel n'a été observé.

Les femelles partagent également une large partie de leur domaine vital avec d'autres individus. Néanmoins, les femelles qui utilisent un même site de nourrissage possèdent des domaines vitaux plus chevauchants que les femelles qui se nourrissent au niveau de sites différents. Izawa et al. (1982) et Yamane et al. (1996) décrivent l'existence de ce qu'ils appellent "des groupes de nourrissage" dans une population japonaise d'effectif et de densité comparables. Ils regroupent des chats qui utilisent un même site de nourrissage, entretiennent des relations amicales et possèdent des domaines vitaux très chevauchants. Alors que dans le

cas de la population japonaise, ils sont constitués à la fois de mâles et de femelles, dans le cas de la population de CR, ces groupes (qui correspondent aux groupes sociaux définis dans le chapitre précédent) sont essentiellement composés de femelles. Tout comme dans la population du chantier naval de Portsmouth étudiée par Dards (1983), les mâles de CR entretiennent des relations plus ou moins lâches avec plusieurs de ces groupes.

Les facteurs environnementaux et biologiques qui gouvernent la distribution spatiale des animaux au sein d'une population urbaine de chats semblent donc être les mêmes que ceux qui régissent les patrons d'utilisation de l'espace dans les populations rurales à faible densité. Alors que les femelles occupent un domaine vital juste assez grand pour contenir les ressources dont elles ont besoin pour la gestation, la lactation et l'élevage des jeunes (Macdonald 1983, Childs 1986, Calhoun & Haspel 1989, Ribble & Stanley 1998, Liberg et al. sous presse), les mâles occupent des domaines vitaux plus vastes (Liberg 1981, Turner & Mertens 1986, Langham 1992) qui chevauchent ceux de plusieurs femelles avec lesquelles ils s'accouplent (Liberg 1981). Les différences entre les deux types de milieu urbain et rural résident d'une part dans la taille des domaines vitaux déterminés par la distribution des ressources et la densité, et d'autre part dans l'absence de conflits territoriaux en milieu urbain où les mâles partagent largement leurs domaines vitaux contrairement aux observations réalisées à faible densité en milieu rural (Liberg 1981).

CHAPITRE 6 : SYSTEME D'APPARIEMENT DANS DEUX POPULATIONS CONTRASTEES DE CHATS

Des travaux récents ont montré que les systèmes de reproduction ne varient pas seulement d'une espèce à l'autre mais également entre populations pour une espèce donnée (Zabel & Taggart 1989, Dunbar 1981, Lott 1984, 1991, Davies 1992). Les systèmes d'appariement sont en effet les produits de stratégies, pour lesquelles une base génétique aux comportements a clairement été mise en évidence, et de tactiques de reproduction individuelles (Clutton-Brock 1989, Sandell & Liberg 1992). Selon les caractéristiques physiologiques, physiques et sociales de chacun (Hrdy & Williams 1983, Rees & Harvey 1991, Herrera & Macdonald 1993, Koprowski 1993) mais également selon les caractéristiques environnementales (disponibilité spatiale et temporelle des ressources, densité et intensité de la compétition intra-sexuelle, organisation spatiale et sociale des femelles; Emlen & Oring 1977, Gosling 1986, Clutton-Brock 1989, Rees & Harvey 1991), des stratégies et des tactiques de reproduction alternatives apparaissent et conduisent à des variations intraspécifiques du système d'appariement (Zabel & Taggart 1989, Lott 1991, Davies 1992). La variabilité des systèmes d'appariement au niveau intraspécifique est peu documentée chez les mammifères (Loison 1995). Quelques études ont néanmoins démontré que la densité, la structure d'âge et de sexe ainsi que les conditions du milieu peuvent modifier le système de reproduction d'une espèce (p.e. Rubenstein 1980, Apollonio et al. 1992, Bercovitch & Nurnberg 1997).

Le chat domestique est caractérisé par une forte plasticité comportementale qui lui a permis de coloniser des milieux aux caractéristiques écologiques très contrastées. En fonction de la distribution spatiale et temporelle des ressources et des densités locales, les chats mettent en place des structures sociales et spatiales qui conduisent à des intensités de compétition intra-sexuelle variables. Celles-ci peuvent à leur tour avoir des conséquences importantes sur le système d'appariement (Clutton-Brock 1989, Sandell & Liberg 1992). Les résultats, issus d'observations comportementales, montrent en effet qu'à faible densité, en milieu rural, le système d'appariement des chats serait polygyne avec une défense agressive de l'accès aux femelles (Liberg 1981, Pontier & Natoli 1996) alors qu'à forte densité, en milieu urbain, ce serait de la promiscuité (Natoli & de Vito 1988, 1991) avec une agressivité faible des dominants qui permet aux subordonnés de rester dans le groupe social et de s'y reproduire (Natoli & De Vito 1991). Ces résultats demandent toutefois à être confirmés à l'aide de

techniques de génétique moléculaire. Le chat domestique pourrait donc être une espèce tout à fait adaptée dans le cadre de l'étude des interactions entre la variabilité des paramètres démographiques, sociaux, spatiaux et environnementaux d'une part et d'autre part des systèmes d'appariement et des tactiques de reproduction.

1) Méthode et Analyse des résultats

Compte-tenu de la possibilité de cas de paternité multiple, un effort important a été réalisé dans le but de recueillir des échantillons de tissus sur des jeunes issus de portées complètes entre 1991 et 1996 à BAC et entre 1995 et 1998 à CR. Nous avons ainsi recueilli 52 portées (192 chatons) dans la population CR et 31 portées (120 chatons) à Barisey-la-Côte (BAC) entre 1991 et 1996 (Tableau 16). Tous les chats potentiellement reproducteurs ont été capturés au moins une fois. Des échantillons de poils étaient donc disponibles pour chacun d'entre eux.

Tableau 16: Nombre de portées complètes et nombre de chatons capturés chaque année dans les deux populations.

	CR				BAC			
année	1995	1996	1997	1998	1991	1992	1993	1996
portées	10	14	18	10	5	9	13	4
chatons	35	49	70	38	13	38	59	10

Afin de mettre en évidence un éventuel appariement aléatoire des individus dans les deux populations CR et BAC, la distribution du succès de reproduction des mâles (nombre de chatons produits) a été comparée à une distribution de Poisson théorique à l'aide d'un test de Kolmogorov-Smirnov. La distribution du succès de reproduction des mâles a également été comparée dans les deux populations étudiées par un test de Smirnov.

La proportion annuelle de mâles qui participent efficacement à la reproduction et l'âge moyen des mâles reproducteurs ont été comparés entre populations à l'aide d'un test de Mann-Whitney. Dans chacune des deux populations, nous avons également déterminé le taux de paternité multiple, c'est-à-dire la proportion annuelle de portées dans lesquelles les jeunes d'une même portée sont issus de plus d'un père. La variabilité annuelle et l'effet du site (BAC et CR) sur la proportion de paternité multiple a été analysée à l'aide d'une régression logistique.

2) Résultats

La distribution du succès de reproduction annuel des mâles s'écarte significativement d'une distribution de Poisson dans les deux populations ($\chi^2 = 2.24$, $Z=6.56$, $P<0.0001$ pour CR et $\chi^2 = 2.35$, $Z=6.62$, $P<0.0001$ pour BAC). Ceci est encore vrai lorsque l'on ne tient compte que des individus qui se reproduisent efficacement dans les deux populations (distribution de Poisson théorique tronquée construite avec $\chi^2 = 3.28$ pour CR et $\chi^2 = 9.67$ pour BAC (Kotz et Johnson 1969): $Z=8.86$, $P<0.0001$ pour CR et $Z=3.30$, $P<0.0001$ pour BAC). La distribution du succès de reproduction annuel des mâles diffère également d'une population à l'autre (Smirnov: $Z=6.36$, $P<0.0001$). Dans les deux populations néanmoins, l'hypothèse d'une reproduction aléatoire des mâles est rejetée à cause d'une sur-représentation des mâles qui ne se reproduisent pas et des mâles qui produisent plus de 7 chatons (Figure 27).

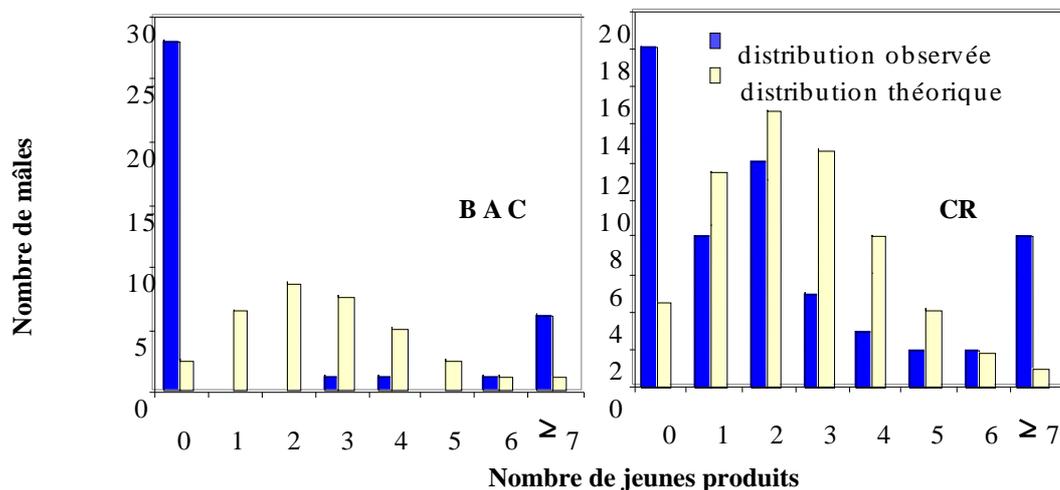


Figure 27: distribution du succès de reproduction annuel des mâles.

Deux types de portées sont observés: des portées engendrées par un seul mâle et des portées produites par plus d'un mâle. A CR, les portées sont généralement engendrées par deux mâles différents pouvant aller jusqu'à 5 (cas d'une portée de 6 chatons) (Figure 28). Au contraire, à BAC, la majorité des portées est issue d'un seul père, avec un nombre de pères différents n'excédant pas 2 dans le cas des portées à paternité multiple (Figure 28).

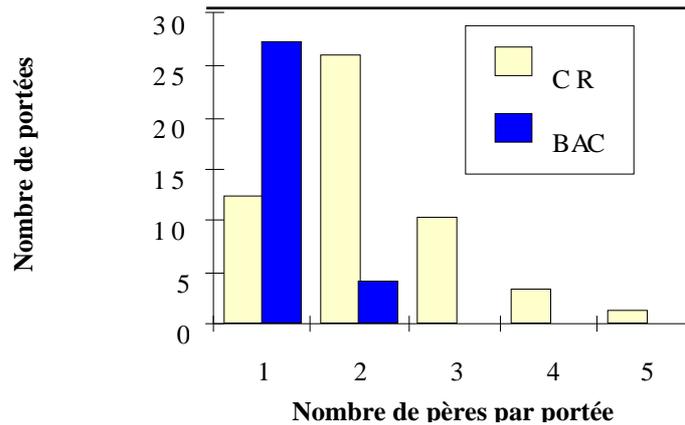


Figure 28: Distribution du nombre de pères par portée dans chacune des deux populations.

La proportion de paternité multiple varie peu entre années ($\chi^2=4.91$ ddl=3, $P=0.17$ à CR et $\chi^2=0.26$ ddl=3, $P=0.97$ à BAC; Figure 29). Elle peut donc être comparée entre les sites: elle est significativement plus importante à CR qu'à BAC (76 ± 2.45 contre 12.5 ± 5.19 , $\chi^2=42.04$, ddl=1, $P<0.0001$).

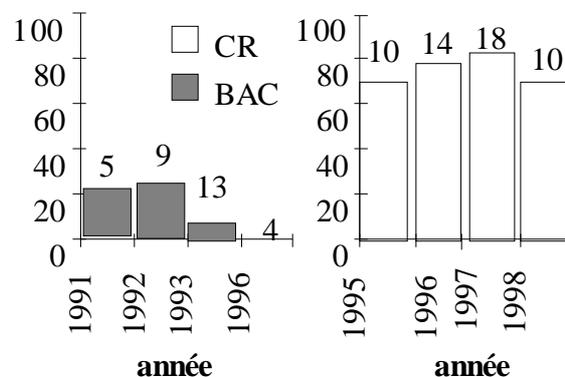


Figure 29: Taux de paternité multiple annuel dans les deux populations

L'âge moyen des mâles qui obtiennent une descendance est le même dans les deux populations (2.98 ± 1.02 à CR contre 3.89 ± 0.83 à BAC, $t=-1.36$, ddl=56, $P=0.18$). Néanmoins alors qu'un seul chat de moins de 3 ans s'est reproduit à BAC [ce qui représente 2.03% des chatons échantillonnés cette année là (1993)], deux chats de 10 mois (ORI et CEN) et plusieurs chats de moins de 2 ans se sont accouplés avec succès à CR. Ces derniers produisent entre 20 à 27% des jeunes chaque année.

Une plus large proportion de mâles matures sexuellement (plus de 10 mois) participe à la reproduction chaque année à CR ($46.75\pm 10.47\%$ contre $18.00\pm 3.00\%$ à BAC).

Néanmoins, dans la population urbaine, chaque mâle reproducteur produit annuellement un nombre moyen de chatons plus faible qu'à BAC (3.71 ± 2.88 contre 8.6 ± 6.4 , $U = -2.36$, $P = 0.002$).

Des mâles non-résidents sont également capables d'obtenir une descendance dans chacune des deux populations. Cependant, dans la population rurale de BAC, si ces individus produisent jusqu'à 19% des chatons (entre 13% et 25% selon l'année), seul 4 chatons sur les 192 testés entre 1995 et 1998 ont été produits par des mâles non-résidents à CR (entre 0% et 6% par année). Les mâles non-résidents sont incapables de monopoliser les femelles puisque dans tous les cas les jeunes issus de ces mâles provenaient de portées à paternité multiple.

3) Discussion

L'étude du système d'appariement des mammifères basée sur des observations comportementales a révélé l'existence pour plusieurs espèces d'une variabilité intraspécifique importante pour ce qui est des tactiques de reproduction, à la fois entre populations mais également au sein d'une même population (Lott 1991). La confirmation de cette variabilité intraspécifique des systèmes d'appariement à l'aide de marqueurs moléculaires n'a cependant fait l'objet que d'un très petit nombre d'études chez les mammifères, par rapport aux oiseaux. Par exemple, Bercovitch & Nurnberg (1997), chez le singe rhésus *Macaca mulata*, montrent qu'une augmentation de la densité et l'absence de dispersion due aux conditions de captivité ne permettent plus aux mâles dominants le contrôle de l'accès aux femelles (voir également de Ruiter et al. (1992) chez *Macaca fascicularis*). Ainsi, chez cette espèce le système d'appariement de polygynie en liberté évolue également vers un système de promiscuité en captivité.

Comme suspecté (Liberg 1981, Pontier & Natoli 1996), nos résultats confirment également la flexibilité du système d'appariement du chat domestique selon les conditions environnementales.

A BAC, un petit nombre de mâles participent à la reproduction et monopolisent efficacement l'accès aux femelles. Le seul mâle de moins de 3 ans qui se reproduit avec succès était un chat de génotype orange. Ce résultat est en faveur de l'hypothèse selon laquelle les mâles porteurs de ce génotype plus lourds seraient aussi plus agressifs que les mâles de génotype sauvage (Pontier et al. 1995, 1998), caractères importants dans la détermination de l'issue d'un combat entre mâles (Cox & LeBoeuf 1977). Ces résultats corroborent les

observations comportementales sur l'existence d'un système d'appariement polygyne des mâles avec monopolisation des femelles à la suite d'interactions agressives entre prétendants mâles en milieu rural à faible densité comparable à celle de BAC (Liberg 1981, Pontier & Natoli 1996). Liberg (1981) notamment montre qu'un faible nombre de mâles, dominants, réalisent la plus grande partie des copulations. Néanmoins d'autres mâles ont la possibilité de s'accoupler avec les femelles lorsque le dominant est absent. Ceci pourrait alors expliquer la présence de jeunes engendrés par des mâles non-résidents dans notre population. Bien que nous n'ayons pas présenté les résultats ici, un taux de paternité multiple comparable a été obtenu dans le cas de deux autres populations de milieu rural à faible densité (Aimargues dans le sud de la France et St Just Chalessin près de Lyon) pour lesquelles nous n'avions cependant que respectivement 5 et 6 portées, soit 22 et 25 chatons.

A l'opposé, à CR, en milieu urbain à forte densité, le système d'appariement des chats est la promiscuité. La encore les données moléculaires confirment les observations comportementales (Natoli & De Vito 1991). Les mâles s'accouplent avec succès avec plusieurs femelles à chaque période d'oestrus et la proportion de portées engendrées par plus d'un père est importante (80%). La densité élevée et la forte compétition entre mâles ne permettent pas aux mâles de monopoliser l'accès aux femelles réceptives (Natoli & De Vito, 1991). Plusieurs mâles peuvent courtiser la même femelle réceptive en même temps. La plupart s'accoupleront avec la femelle sans que des interactions agressives entre eux ne soient notées (voir aussi Dards 1983 et Natoli & De Vito 1991). Des interactions agonistiques prolongées entre les mâles les plus compétitifs seraient dommageables pour la survie et fourniraient des opportunités de reproduction pour les subordonnées qui ne participeraient pas aux combats. Dans ce contexte, les mâles ont la possibilité de se reproduire dès leur maturité sexuelle, c'est-à-dire à 10 mois. La perte de l'assurance de paternité des mâles dominants chez les chats est ainsi plutôt due à une modification de la tactique de reproduction des mâles dominants qui ne tentent plus de monopoliser l'accès aux femelles plutôt qu'à l'évolution chez les subordonnés de tactiques de reproduction alternatives qui leur permettent d'engendrer des jeunes malgré leurs faibles fréquences de copulation, comme ceci a été observé chez les primates (Inoue et al. 1992).

CHAPITRE 7 : DETERMINISME DU SUCCES REPRODUCTEUR DES MALES DANS LES POPULATIONS DE CHATS

Le modèle théorique “ d'accès prioritaire aux femelles réceptives ” d'Altman (1962), prédit que l'acquisition d'un statut social de dominant doit s'accompagner d'une augmentation du succès de reproduction. Les caractéristiques physiques (p.e. la taille, la masse corporelle) et comportementales des individus (p.e. l'agressivité), permettent l'obtention d'un statut social élevé car elles déterminent le résultat des conflits agonistiques entre les mâles (Wittenberger 1981, Robinson 1986, Johnson 1989, Jaervi 1990). Les mâles dominants ont alors un accès privilégié aux ressources et notamment aux partenaires sexuels. Ceci leur permet de produire un nombre disproportionnellement plus élevé des jeunes de la génération suivante. Les études empiriques, menées dans la plupart des espèces pour lesquelles la compétition intra-sexuelle chez les mâles a conduit à l'établissement d'une hiérarchie de dominance, ont montré que le rang social est positivement corrélé au succès de reproduction (Mc Cann 1981, Dewsbury 1982, Robinson 1986, Brown et al. 1988, Cowlshaw & Dunbar 1991, Haley et al. 1994, Le Boeuf 1974) mais pas toutes (Strum 1982, Smuts 1985, Bercovitch 1986, Fedigan 1983, Rowell 1987, Cheney et al. 1988, Natoli & de Vito 1991). L'absence de corrélation entre le rang social et le succès de reproduction pourrait être expliquée dans certains travaux par des problèmes méthodologiques. Le succès de reproduction des mâles est estimé à partir d'observations comportementales comme, par exemple, le nombre de montes réalisées par un mâle. Or, l'ensemble des accouplements n'est généralement pas observable en conditions naturelles et tous ne conduisent pas à la naissance de jeune (Pemberton et al. 1992, Inoue et al. 1993, Inoue 1995). Les mâles qui réalisent le plus de montes ne produisent donc pas toujours un plus grand nombre de descendants comme des études récentes, mettant en œuvre des techniques d'analyse d'ADN pour déterminer la paternité des jeunes, l'ont montré. Les techniques ADN permettent de tester directement le modèle d'Altman (1962). Cependant, là encore les résultats obtenus sont contradictoires même au sein d'un même espèce. Certains travaux mettent en évidence une relation positive entre le rang social et le nombre de jeunes produits (de Ruiter et al. 1992, de Ruiter & van Hoof 1993, Dixon et al. 1993, Bauer & Hearn 1994), d'autres obtiennent les résultats inverses (Berard et al. 1993, Inoue et al. 1993) chez les primates. Les mâles dominants ne sont pas toujours capables de monopoliser l'accès aux femelles réceptives notamment lorsque la

période de réceptivité des femelles n'est pas prédictible (Bernstein 1981), lorsque la densité est trop importante, ou encore lorsque la reproduction est saisonnière (Oi 1996). Les données moléculaires montrent alors que les mâles subordonnés ou périphériques sont capables d'engendrer des jeunes malgré une faible fréquence de copulation (Inoue et al. 1993). Les tactiques de reproduction des mâles subordonnés diminuent ainsi l'effet de la dominance (Gross 1996). De plus, le choix exercé par les femelles au moment de l'appariement peut également interagir avec la compétition entre les mâles (Reynolds 1996) soit en renforçant le succès des mâles dominants (p.e. Cox & Le Boeuf 1977, Berglund et al. 1996) soit, au contraire, en le diminuant (p.e. Takahata 1982, Huffman 1991, 1992).

La relation entre le succès de reproduction et la position sociale chez le chat domestique a été peu étudiée et uniquement par observations comportementales. A faible densité, en milieu rural, Liberg (1981) a montré que les mâles résidents, généralement solitaires et territoriaux sont toujours les individus les plus proches des femelles réceptives présentes sur leurs domaines vitaux et qu'ils réalisent la quasi-totalité des copulations. Ces mâles sont plus âgés (entre 3 et 5 ans) et plus lourds (de 35%) que les autres prétendants.

Les relations entre la position sociale, les caractéristiques physiques et le succès de reproduction sont peu connues dans les populations de chats à forte densité. Bien que l'existence d'une hiérarchie de dominance linéaire soit controversée (Natoli & De Vito 1991), il est clair que les mâles peuvent être assignés à différentes classes sociales. Natoli & de Vito (1991) ne notent cependant aucune corrélation entre le nombre d'accouplements et la position sociale des chats dans une population de Rome. Yamane et al. (1996) rapportent, pour leur part, dans une population urbaine japonaise, une corrélation positive entre la masse corporelle et le nombre de copulations réalisées mais aucune entre le succès de reproduction et la masse corporelle (Yamane 1998). Dans ce dernier cas, le nombre de chatons pour lesquels la paternité a été déterminée est cependant très petit (30 chatons de 18 portées récoltées entre 1989 et 1993). En outre, les relations entre le nombre de jeunes produits et le rang social du mâle n'ont toujours pas été étudiées.

L'objectif de ce chapitre sera de déterminer : (1) les relations entre les caractéristiques corporelles et le nombre de jeunes engendrés par les mâles, déterminé à l'aide de techniques moléculaires, dans les deux populations CR (entre 1996 et 1998) et BAC (en 1992 et 1993). Dans le cas de la population urbaine CR, nous étudierons également (2) les relations entre le succès de reproduction des mâles et leur position sociale mais également (3) avec la taille de leur domaine vital et le nombre de femelles qui y résident. Dans cette population nous

essaierons également de répondre à la question suivante : (4) est-ce que la position sociale du père contribue à une survie plus importante des juvéniles ? En effet, les mâles dominants peuvent produire des jeunes de qualité génétique supérieure (Cox & Le Boeuf 1977, Sheldon et al. 1997) ou s'accoupler de façon préférentielle avec les femelles qui auront le plus de chance d'élever avec succès les jeunes (p.e. les femelles dominantes, les femelles les plus expérimentées). Enfin, bien que l'oestrus des femelles soit généralement synchrone dans les populations urbaines de chats errants, des mauvaises conditions climatiques lors de la saison de reproduction de 1997, ont eu pour conséquence une modification de la distribution temporelle de la disponibilité des femelles réceptives dans la population CR. Ceci nous a donné la possibilité d'étudier l'impact de la synchronisation des oestrus sur les tactiques de reproduction mises en place par les mâles. En particulier nous avons recherché (5) les conséquences de la désynchronisation des oestrus sur la variance du succès de reproduction des mâles et sur le nombre de jeunes produits par les mâles dominants. En effet, divers travaux théoriques, ont proposé que le degré de synchronisation de l'oestrus des femelles est, avec la sex-ratio opérationnelle et la distribution spatiale des femelles, le facteur qui explique le mieux la variabilité du succès de reproduction des mâles. La synchronisation des oestrus détermine l'intensité de la compétition sexuelle entre les mâles et la possibilité pour les dominants de monopoliser l'accès aux femelles (Emlen & Oring 1977 pour un modèle verbal, Ims 1989 pour un modèle mathématique). Peu de travaux empiriques ont cependant eu pour objectif la validation des prédictions de ces modèles au sein d'une même population et en conditions naturelles chez les mammifères.

1) Méthodes et Analyse des données

Le premier jour d'oestrus, facilement décelable sur la base d'observations comportementales (Beaver 1977, Lambolez 1994), est enregistré pour chaque femelle. Sa durée est considérée, de manière conservatrice, de 4 jours (Bosse et al. 1990). Pour rendre compte de la distribution des oestrus nous avons déterminé en 1996, 1997 et 1998, le nombre de femelles réceptives par semaine entre le mois de janvier et le mois d'août dans le cas de la population CR.

Comme précédemment pour la population CR, une variable synthétique caractérisant la qualité corporelle des mâles a été déterminée à BAC car la masse corporelle, le volume de la tête et l'âge sont des paramètres corrélés les uns avec les autres (masse corporelle/tête:

$r=0.826$, $n=37$, $P<0.0001$; âge/masse corporelle: $r=0.495$, $n=37$, $P=0.0018$ et âge/tête: $r=0.479$, $n=37$, $P=0.0027$). Cette nouvelle variable, l'axe F1 de l'ACP, explique entre 82% (en 1992) et 86% (en 1993) de la variabilité observée entre individus à BAC.

Nous analyserons, à la fois sur l'ensemble des mâles (reproducteurs efficaces ou non) et sur les mâles reproducteurs uniquement, la relation entre le succès de reproduction des mâles (estimé par le nombre de jeunes engendrés chaque année) et leurs caractéristiques phénotypiques à l'aide d'un test de corrélation des rangs de Spearman dans les populations CR et BAC.

Nous avons étudié la relation entre les résidus de la régression entre la taille des testicules (largeur*hauteur droite + largeur*hauteur gauche /2 enregistrée chaque année avant la période de reproduction en août ou septembre) et la masse corporelle (pente=0.99, $R^2=0.19$, $P=0.04$, la structure d'âge à CR et BAC étant identique chez les mâles), la position sociale et le succès de reproduction des mâles à l'aide, respectivement, d'une analyse de variance et d'un test de corrélation des rangs de Spearman. Nous comparerons également la taille des testicules dans les deux populations CR et BAC par un test t de comparaison de moyenne. Dans la majorité des études réalisées, les auteurs utilisent comme variable le poids des testicules. Dans notre cas il n'était pas possible de stériliser des mâles pour lesquels nous voulions déterminer le succès de reproduction sur différentes saisons de reproduction. Contrairement aux autres travaux nous avons également choisi d'utiliser des données récoltées avant la période de reproduction car le nombre d'accouplements et le temps séparant deux éjaculations peuvent avoir des conséquences sur le poids et la taille des testicules. Les données annuelles utilisées dans l'analyse de la taille des testicules regroupent l'ensemble des informations recueillies entre 1996-1998 à CR et en 1992 à BAC. En effet, le volume des testicules n'a pas été mesuré en 1993 à BAC. Lorsque les informations sont disponibles pour un même chat pour plusieurs années, un seul jeu de données correspondant à une seule année tirée au hasard, est utilisé dans les analyses.

La relation entre la taille ou le nombre de femelles présentes sur le domaine vital d'un mâle et le nombre de chatons engendrés par ce dernier a été étudiée en utilisant des tests de corrélation des rangs de Spearman.

Les nombres moyens de chatons produits chaque année entre 1996 et 1998 à CR sont comparés entre années. La variance du nombre de jeunes engendrés par chaque mâle est également comparée entre années par des tests de Fisher. Enfin, pour chaque année nous étudierons le succès de reproduction des mâles en fonction de leur rang social déterminé à

partir de l'indice I décrit précédemment à l'aide de tests de corrélation des rangs de Spearman.

Un modèle logistique construit avec une erreur binomiale a été réalisé en utilisant le logiciel GLIM (Francis et al. 1993) sur la variable binaire : survie du jeune à 8 mois pour une femelle et à 10 mois pour un mâle dans la population CR. L'analyse comprend 153 chatons. Pour chacun de ces individus nous connaissions la mère (21 femelles différentes) et la catégorie sociale du père (3 classes).

2) Résultats

2-1) Comportements de monte à CR

Les comportements sexuels sont très difficiles à observer dans notre population. Dans un premier temps la femelle réceptive recherche la compagnie d'un mâle. Elle est rapidement entourée d'un grand nombre de prétendants (j'ai observé jusqu'à neuf mâles simultanément à moins de 5 mètres d'une femelle). Comme cela a déjà été observé dans d'autres populations urbaines (Tabor 1980, Dards 1983, Natoli & De Vito 1991), les mâles ne montrent aucun signe d'agressivité les uns envers les autres et semblent généralement s'ignorer. Dans un seul cas, nous avons vu un mâle déranger un subordonné en train de s'accoupler pour prendre sa place. Les mâles s'accouplent les uns à la suite des autres avec la même femelle. Ils copulent avec plusieurs femelles au cours d'une saison de reproduction. Deux chats dominants, MIM et LOI, ont été observés s'accouplant de manière successive jusqu'à quatre fois avec la même femelle.

Après les premiers accouplements, assez rapidement, la femelle essaie de se soustraire au harcèlement des mâles. Pour cela elle réalise des petites courses rapides d'un abri à l'autre (sous-sols, voitures, végétation) avec, à sa suite, les différents mâles. Ces courses rendent très difficile l'observation des accouplements. Tout comme d'autres félins, il est possible qu'une certaine coopération entre mâles existe par l'accès aux femelles (Packer et al. 1991). De façon très régulière, j'ai observé un ou deux mâles immobilisant la femelle lors de sa fuite permettant ainsi aux autres de s'accoupler. Il se peut néanmoins que ce comportement ne soit pas altruiste mais plutôt que les chats qui interceptent la femelle le fassent dans l'espoir de l'immobiliser pour qu'eux-mêmes en profitent. Ils sont néanmoins devancés par d'autres.

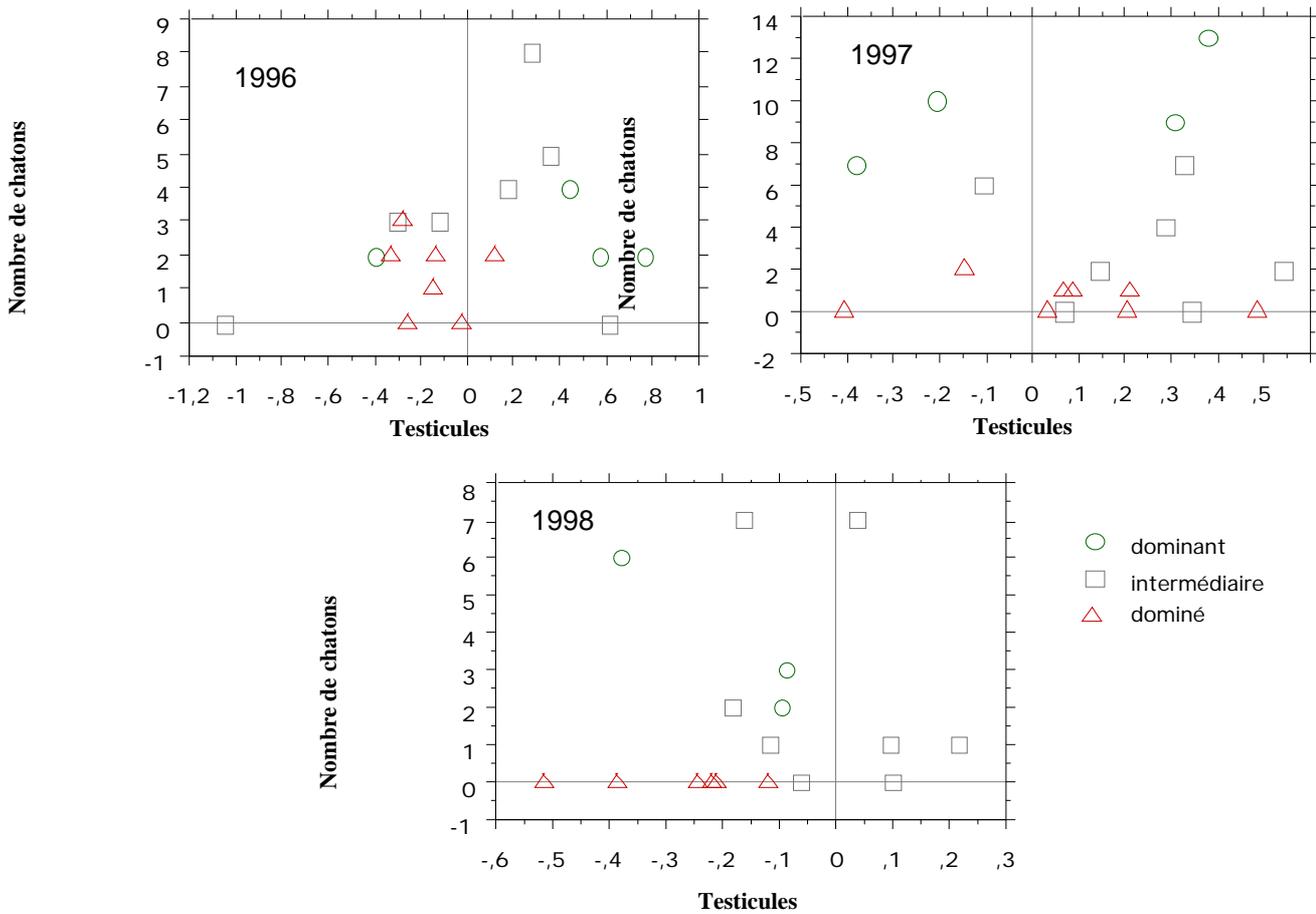
Entre 1996 et 1998 nous avons observé 6 montes sans intromission et 52 montes avec intromission (23 réalisées par des dominants, 24 par des mâles qui occupaient une position sociale intermédiaire et 5 par des mâles dominés). Ces valeurs corrigées par le nombre moyen de chats par classe sociale donnent, pour les dominants un nombre de montes de 5.75 par chat, pour les intermédiaires 4.50 et pour les dominés 0.5 montes par chat.

2-2) Distribution des femelles réceptives à CR

Quatre vingts six pour-cent des oestrus sont concentrés sur les mois de février à juin avec un premier pic en février suivi d'un pic moins important en avril-mai. Nous avons enregistré l'entrée en oestrus de 27, 30 et 29 femelles respectivement en 1996, 1997 et 1998. Certaines femelles ont plus d'une période d'oestrus au cours de l'année. Par conséquent, une même femelle peut apparaître plusieurs fois dans cette analyse. Jusqu'à 10 femelles ont été observées simultanément en oestrus la même semaine (Figure 30).

En 1996 et 1997, nous avons observé au moins une femelle en oestrus pendant respectivement 9 et 11 semaines entre les mois de janvier et août. En 1997 il y avait au moins une femelle réceptive pendant 20 semaines sur les 32 semaines d'étude. Les femelles ont été réceptives sur une période de temps comparable en 1996 et 1998 ($\chi^2=0.31$, $P=0.58$) mais plus importante en 1997 alors ($\chi^2=8.65$, $P=0.003$ entre 1996 et 1997, $\chi^2=5.85$, $P=0.016$ entre 1997 et 1998). Cette différence est due aux conditions climatiques particulières de 1997. La neige encore importante à la fin du mois de janvier et en février limitait les déplacements des chats qui sont restés dans les abris dans les sous-sols. Ces mauvaises conditions climatiques ont eu pour conséquence de modifier la distribution temporelle des oestrus.

effectivement obtenu une descendance ne dépend pas de la taille de leurs testicules ($Rho=-$



0.50, $P=0.42$; Figure 32).

Figure 31: Relation entre la taille des testicules et le succès de reproduction des mâles à CR en fonction de la position sociale.

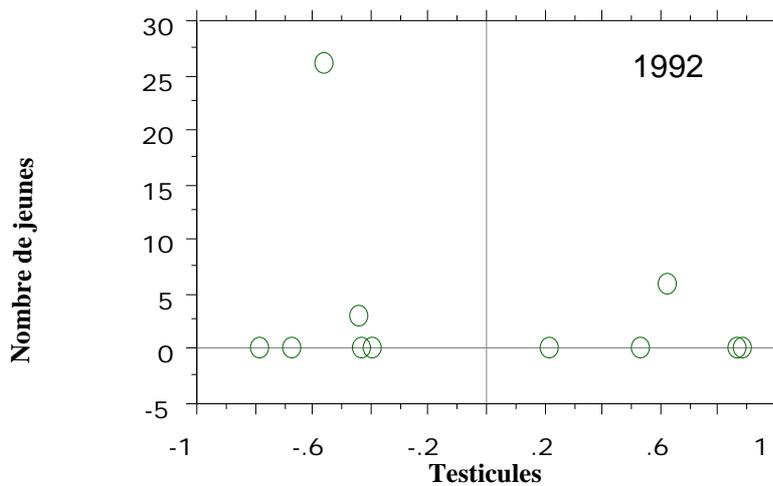


Figure 32: Relation entre la taille des testicules et le succès de reproduction des mâles à BAC

2-4) Caractéristiques physiques et Succès de reproduction des mâles

Le nombre de jeunes engendrés par chaque mâle dans le cas de la population urbaine CR est positivement corrélé à son indice de qualité phénotypique ($\rho=0.61$, $P=0.01$ pour 1996; $\rho=0.77$, $P=0.001$ pour 1997; $\rho=0.72$, $P=0.004$ pour 1998; Figure 33).

Les résultats sont encore les mêmes si l'on ne prend en compte dans l'analyse que les mâles qui obtiennent effectivement une descendance chaque année ($\rho=0.541$, $P=0.03$ pour 1996 ; $\rho=0.825$, $P=0.002$ pour 1997; $\rho=0.505$, $P=0.04$ pour 1998).

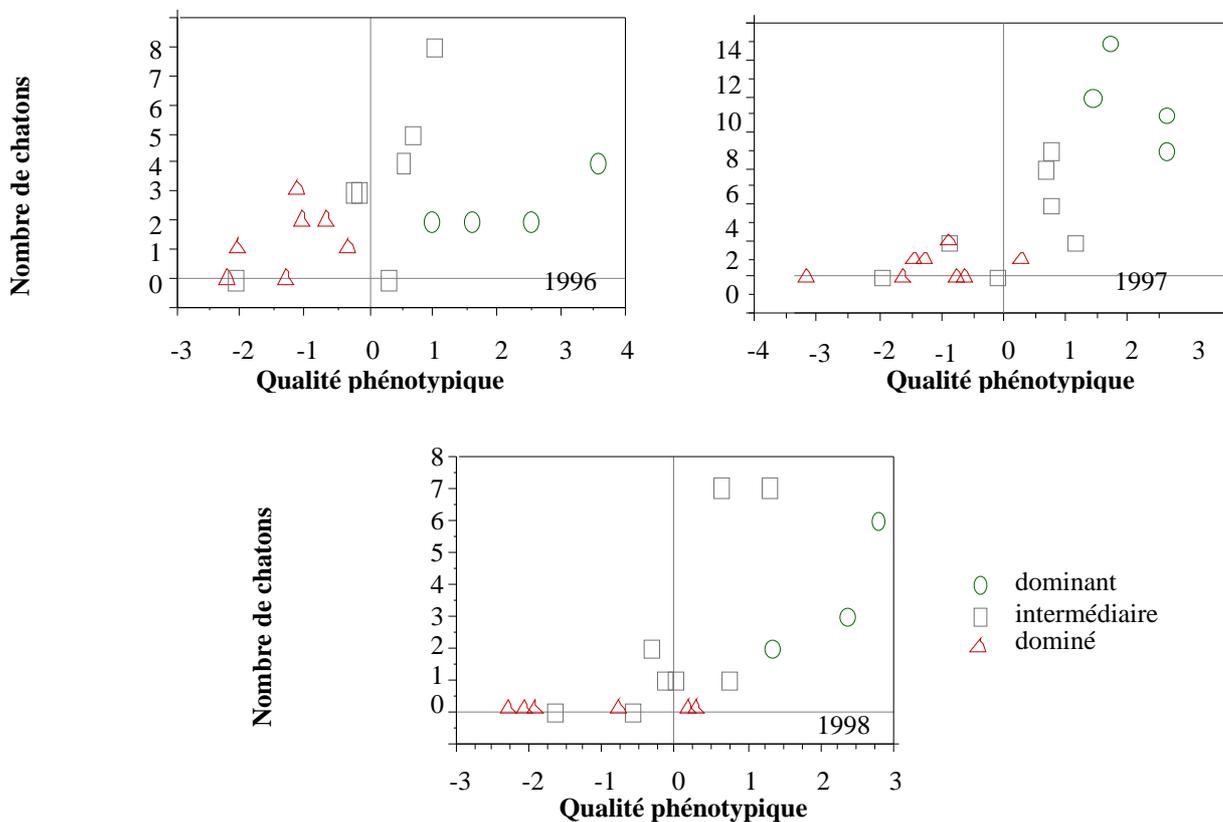


Figure 33: Relation entre le succès de reproduction annuel des mâles de CR et leur qualité phénotypique en fonction de leur position sociale .

Les mâles de forte qualité phénotypique (4-5 ans, 4.5-5kg) obtiennent une plus large proportion de descendants à BAC: $\rho=0.497$, $P=0.04$ pour 1992 et $\rho=0.775$, $P=0.0007$ pour 1993; Figure 34). En dessous d'un seuil de qualité phénotypique, aucun chat ne se reproduit. Au-delà de ce seuil tous les mâles obtiennent une descendance.

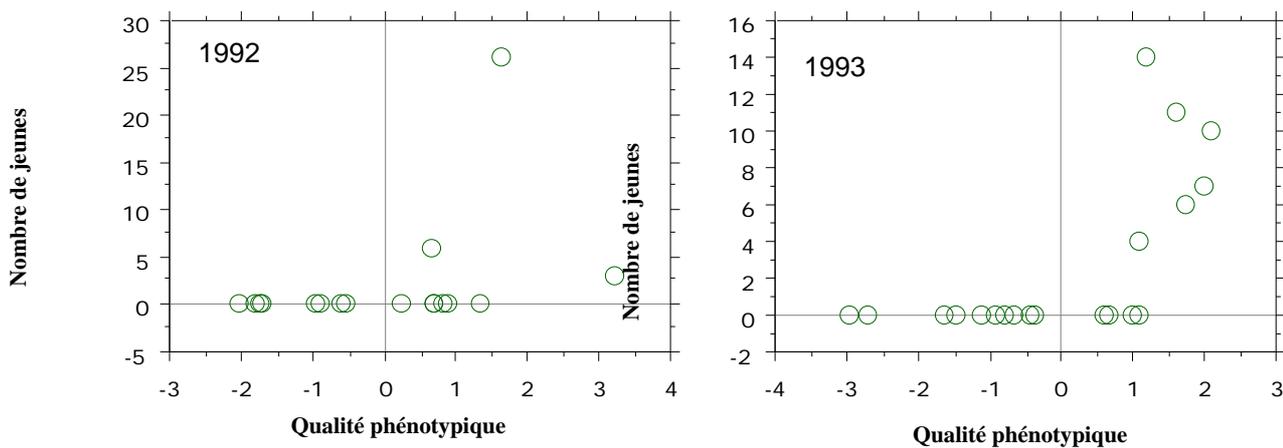


Figure 34: Relation entre le succès de reproduction annuel des mâles de BAC et leur qualité phénotypique

2-5) Patrons d'utilisation de l'espace et Succès de reproduction à CR

Les individus qui possèdent les plus grands domaines vitaux, engendrent un nombre de chatons plus important ($Rho=0.582$, $P=0.0053$). Le rôle de la taille du domaine vital est moins net ($Rho=0.448$, $P=0.0510$) néanmoins lorsque l'on ne prend en compte que les reproducteurs. Ces deux catégories de chats ont des tailles moyennes de domaine vital différentes (1.32 ± 0.21 ha pour les reproducteurs *contre* 0.42 ± 0.4 ha pour les non reproducteurs, $F=3.22$, $P=0.011$).

Plus le nombre de femelles incluses dans le domaine vital du mâle est grand plus son succès de reproduction est important ($Rho=0.567$, $P=0.023$; Figure 35). Les mâles obtiennent plus de 70% de leur descendance avec des femelles qu'ils côtoient régulièrement dans leur domaine vital. La relation est encore plus nette si POM est éliminé de l'analyse ($Rho=0.762$, $P=0.003$). Ce chat dominant a la particularité de résider dans une partie de l'hôpital où les chats sont très peu nombreux, avec un petit nombre de femelles apparentées (FEN, JAR, TRE, CRD, ERI) avec lesquelles il entretient des relations particulièrement amicales. POM est également le père de la plus grande majorité des chatons (83%) de ces femelles.

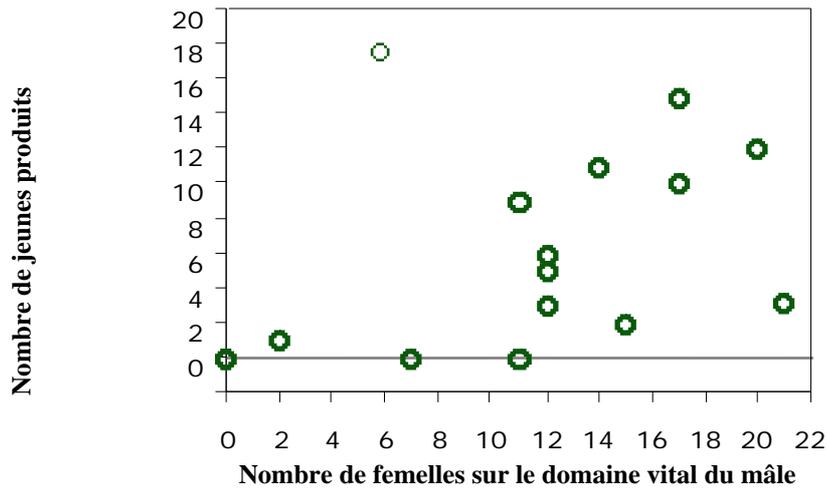


Figure 35: Relation entre le nombre de jeunes produits par un mâle et le nombre de femelles incluses dans son domaine vital à CR. Le nombre de jeunes utilisé dans l'analyse correspond à la période de temps sur laquelle la taille et le chevauchement des domaines vitaux ont été estimés pour chaque mâle.

2-6) Dominance et Succès de reproduction à CR

Nous avons observé une augmentation marquée de la variance du succès de reproduction des mâles en 1997 (3.06 en 1996, 14.73 en 1997 et 4.00 en 1998) alors que le nombre moyen de jeunes produits par mâle n'a pas varié (2.32 en 1996, 3.33 en 1997 et 1.94 en 1998; Figure 36). La variance du succès de reproduction des mâles était identique en 1996 et 1998 ($F=1.355$, $P=0.53$), alors qu'elle était significativement plus importante en 1997 ($F=0.281$, $P=0.0082$ pour 1996-1997 et $F=4.817$, $P=0.0015$ pour 1997-1998; Figure 36).

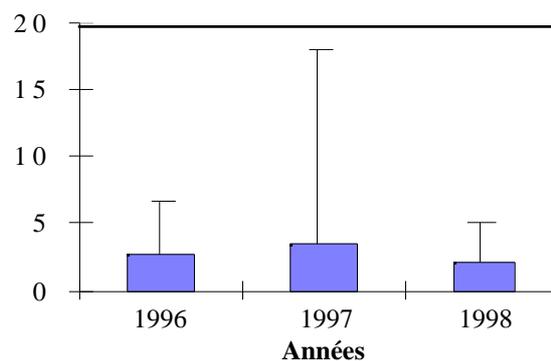


Figure 36: Nombre de moyen de jeunes produits chaque année par un mâle et variance du succès de reproduction à CR.

Les résultats sont encore comparables si seuls les mâles reproducteurs sont pris en compte (3.07[3.21](moyenne [variance]) en 1996, 4.67[14.38] en 1997 et 2.57[2.42] en 1998).

La proportion de mâles qui se reproduisent avec succès est identique d'une année sur l'autre (15 sur 19 en 1996, 15 sur 21 en 1997 et 13 sur 18 en 1998; $\chi^2 = 2.45$, ddl= 2, P= 0.29). Le nombre de jeunes produits par chaque mâle est corrélé à son rang social en 1997 (Rho= 0.79, P= 0.003) mais pas en 1996 (Rho= 0.18, P= 0.22) et 1998 (Rho= 0.20, P= 0.54; Figure 37). Bien que nous n'ayons pas spécifiquement tenu compte des problèmes de pseudo-réplication dans nos analyses (un même mâle peu apparaître successivement dans deux ou trois des années étudiées), la Figure 38 montre que tous les individus, selon leur rang social, se comportent de la même façon.

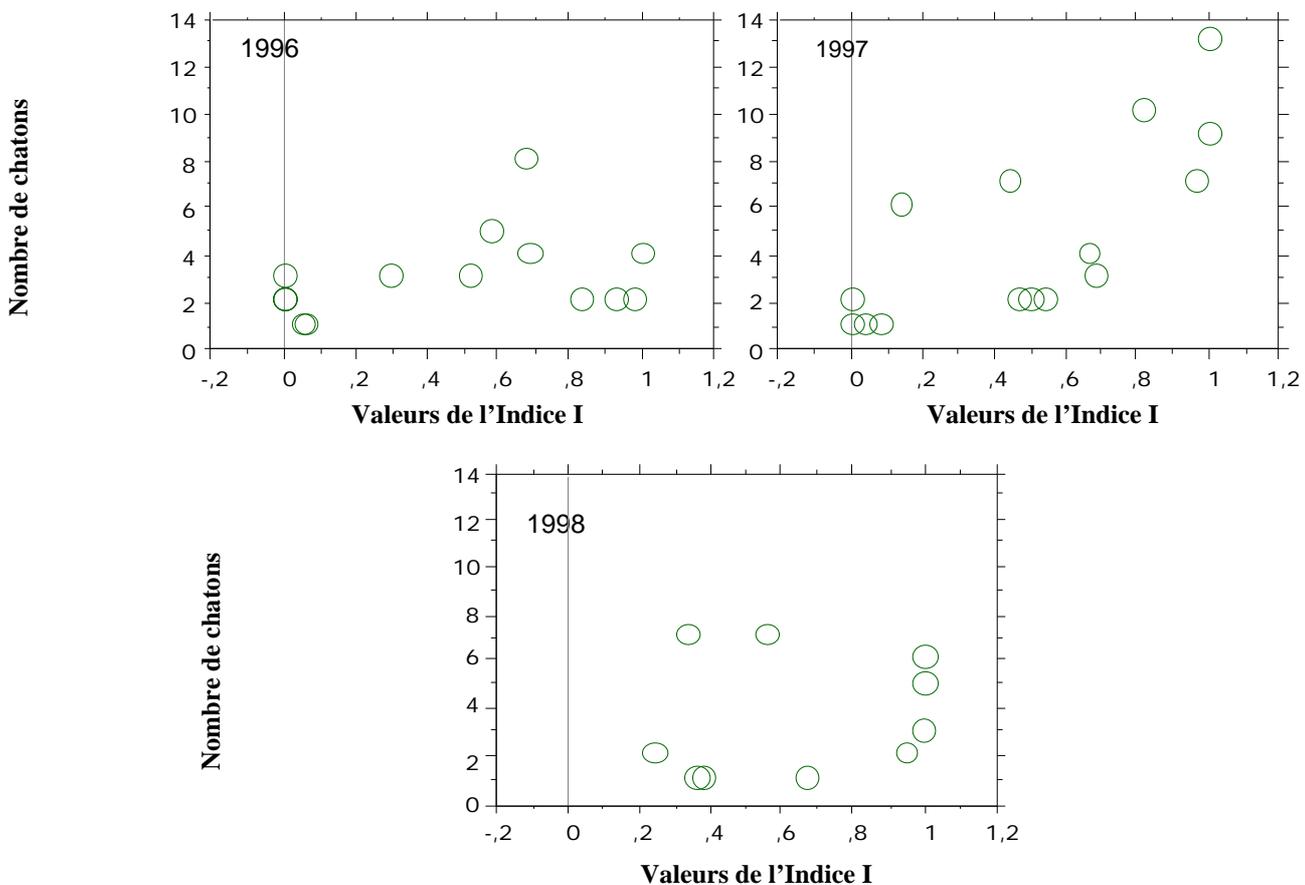


Figure 37: Relation entre le rang social (déterminé par l'indice de classification I) et le nombre de jeunes engendrés par chacun des mâles.

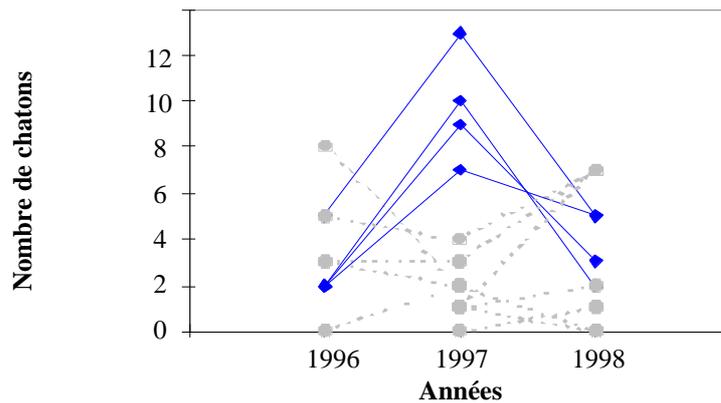


Figure 38: Nombre de jeunes produits chaque année entre 1996 et 1998 par chacun des mâles étudiés. En traits pleins sont représentés les mâles de haut rang social ($I > 0.7$) et en traits pointillés les individus de rang social inférieur.

La proportion de portées dans lesquelles un mâle de haut rang social ($I > 0.7$) engendre au moins un chaton diffère selon l'année ($\chi^2 = 6.13$, ddl = 2, $P = 0.047$). Les mâles de haut rang social engendrent au moins un jeune dans une plus grande proportion de portées en 1997 (29.41 ± 6.35 contre 10.16 ± 2.11) par comparaison aux deux autres années (1996: 16.67 ± 3.21 contre 11.15 ± 3.10 ; 1998: 19.44 ± 8.33 contre 20.64 ± 5.10).

2-7) Dominance et Survie juvénile

La probabilité qu'un jeune survive jusqu'à l'âge de 10 mois pour les mâles et 8 mois pour les femelles ne dépend pas de la position sociale de leur père ($\chi^2 = 0.62$, ddl = 2, $P = 0.73$). En outre, nos résultats ne permettent pas de montrer que certaines femelles sont capables de fournir des meilleurs soins aux jeunes ($\chi^2 = 3.11$, ddl = 19, $P = 0.99$). Enfin, un accouplement entre un mâle de haut rang social et une ou des femelles particulières, n'augmente pas la probabilité de survie des jeunes ($\chi^2 = 0.54$, ddl = 19, $P = 1$).

3) Discussion

La compétition entre les mâles pour l'accès aux femelles peut favoriser des traits phénotypiques particuliers. La compétition spermatique notamment peut être responsable de l'évolution d'une taille des testicules plus importante mais les relations entre cette dernière et le succès de reproduction sont mal connues (Bercovitch 1989, Stockley et al. 1996). Les

espèces généralement caractérisées par un système de promiscuité, où la compétition spermatique est potentiellement importante, ont des tailles de testicules (relativement à leurs poids) supérieures à celles des espèces monogames ou polygynes (Short 1979, Harcourt et al. 1981, Kenagy & Trombulak 1986, Møller 1992). Au niveau intra-spécifique les relations entre la taille des testicules et le système d'appariement pourraient être différentes. Nous montrons en effet que, chez le chat domestique, dans une population de forte densité avec un système d'appariement de promiscuité caractérisé par un fort taux de paternité multiple et probablement une forte compétition spermatique, la taille des testicules des chats est inférieure à celle observé dans une population dans laquelle le système d'appariement est de type polygyne. De façon similaire, au niveau intra-spécifique chez la musaraigne *Sorex areneus*, Stockley et al. (1996) ne notent pas de différence de taille de testicules entre des mâles qui monopolisent l'accès aux femelles et d'autres qui tentent de s'accoupler avec un maximum de femelles au détriment de leur assurance de paternité. Le poids lié à la plus grande production de sperme dans le deuxième cas est compensé par la production d'hormones stéroïdes liées à l'acquisition d'un statut de dominant nécessaire à la monopolisation de l'accès aux femelles dans le premier cas (Bell 1983). En effet, les testicules ne sont pas seulement le siège de la production de sperme mais également celui de la synthèse de constituants séminaux et d'hormones (Møller 1988). Une taille des testicules plus élevée à faible densité dans le cas du chat domestique peut probablement s'expliquer en partie par la production d'hormones stéroïdes (hormones qui interviennent dans le contrôle de l'agressivité des individus) importantes en milieu rural où l'agressivité des mâles est une composante majeure du système de reproduction (Pontier 1993, Pontier et al. 1995). Néanmoins, cette espèce, comme chez la plupart des félins, a la particularité de nécessiter un grand nombre de copulations pour que la fécondation ait lieu. Les ovules n'arrivant pas à maturité tous au même moment, le nombre de copulations est très grand. Même si le nombre de partenaires sexuels est moins important en milieu rural (et par conséquent la compétition spermatique), l'augmentation du nombre d'accouplements par femelle et l'augmentation de la production d'hormones permet d'expliquer pourquoi la taille des testicules des chats à forte densité est inférieure à celle des chats qui résident à faible densité.

Au niveau intra-populationnel, nous n'avons pas pu mettre en évidence de relation entre le nombre de jeunes produits et la taille des testicules mesurée avant la période de reproduction dans aucune des deux populations. En outre, à CR, la taille des testicules ne dépend pas de la catégorie sociale des mâles. Néanmoins ceci ne nous permet pas de conclure sur l'importance de la compétition spermatique dans nos populations. En effet, d'autres

paramètres que la taille des testicules comme par exemple le volume de l'éjaculat, la concentration de sperme ou encore une mobilité supérieure (Møller 1992) ont pu évoluer et peuvent être plus apte à prédire le succès de reproduction des mâles chez le chat domestique.

A faible densité, à BAC, le succès de reproduction dépend directement des caractéristiques physiques des mâles. Une taille et une masse corporelle plus élevées que celles des antagonistes sont des éléments indispensables pour s'octroyer les victoires dans les conflits desquels découle une position de dominant et la monopolisation de l'accès aux femelles (Liberg 1981, Pontier & Natoli 1996). L'acquisition d'une taille supérieure, favorisée par la sélection sexuelle (Alexander et al. 1979, Webster 1992), peut en effet influencer le succès de reproduction par une grande variété de mécanismes comportementaux qui incluent l'acquisition d'un territoire de bonne qualité, l'attrance sexuelle, la capacité des mâles à contrôler un groupe de femelles reproductrices ou encore l'établissement d'un statut de dominance sociale.

A forte densité à CR, le nombre de chatons engendrés par un mâle dépend également plus de ses caractéristiques physiques que de sa position sociale. Ces résultats confortent à la fois ceux de Yamane et al. (1996) et de Natoli & de Vito (1991). Les premiers, dans une population japonaise de forte densité ont obtenu une relation positive entre le nombre de montes réalisées par un mâle et sa masse corporelle. Les deuxièmes, dans une population de Rome, n'ont pas mis en évidence de corrélation entre le rang social des mâles et le nombre de montes. Contrairement aux suppositions de Yamane et al. (1996), nous pensons que la masse corporelle ne peut être directement liée au statut social qui, à notre avis, dépend plus de l'âge des chats dans les populations de forte densité. Par contre, les caractéristiques physiques et plus précisément la condition physique des mâles peuvent être des facteurs importants au moment de la reproduction. En milieu urbain, les mâles dominants ne monopolisent pas l'accès aux femelles et essaient de répondre aux sollicitations du plus grand nombre de femelles réceptives possible. Le nombre de copulations pour assurer la fécondation des femelles étant important, la reproduction saisonnière, relativement synchrone, la durée de l'oestrus étant relativement longue, le succès de reproduction du mâle dépendra alors de son endurance et de sa capacité de mobilité tout au long de la période de reproduction.

Bien qu'une relation entre la position sociale et le succès de reproduction est espérée, les résultats chez les mammifères sont contradictoires. Si différentes études empiriques confirment ces prédictions (Le Boeuf & Peterson 1969, Wiley 1973, McCann 1981, Clutton-Brock et al. 1982, Dewsbury 1982, Robinson 1986, Brown et al. 1988, Cowlshaw & Dunbar

1991, Haley et al. 1994), une corrélation positive entre le nombre d'accouplements réalisés par les mâles, leur position sociale et/ou leurs caractéristiques physiques n'est pas toujours obtenue (Enomoto 1974, Drickamer 1974, Duvall et al. 1976, Takahata 1982, Fedigan 1983, Rowell 1987, Cheney et al. 1988, Natoli & De Vito 1991, Huffman 1991, 1992). Les mâles dominants ne sont pas toujours capables d'exclure l'ensemble des prétendants à la reproduction, notamment lorsque ceux-ci sont nombreux (Wittenberger 1981), lorsque la reproduction est saisonnière et les cycles des femelles synchronisés (Bernstein 1981, Clutton-Brock et al. 1988, Small 1989, Berard 1999) ou encore lorsque le moment de l'ovulation est soit non reconnaissable (Inoue et al. 1993), soit non prévisible (Dunbar 1988).

En effet, les tactiques de reproduction des femelles peuvent modifier le succès de reproduction des mâles de façon plus ou moins directe. Les mâles dominants ne sont pas toujours les plus attractifs pour les femelles qui peuvent alors rechercher activement des accouplements avec des subordonnés (Qvarnström & Forsgren 1998). Dans le cas du chat domestique un choix des femelles au moment des appariements, bien que peu étudié, semble peu probable même si, dans une étude récente à forte densité, Natoli et al. (sous presse) observent que les femelles peuvent montrer une préférence pour certains partenaires lorsque les mâles qui les courtisent ne sont pas plus de trois. Elles acceptent néanmoins de s'accoupler avec tous les prétendants si leur nombre augmente. La synchronisation des oestrus des femelles, par contre, peut avoir des conséquences importantes sur la distribution du succès de reproduction des mâles et promeut un système d'appariement de promiscuité (Hasegawa 1992). De façon théorique, Emlen & Oring (1977) et Ims (1989) montrent que l'agrégation de la distribution temporelle des femelles réceptives entraîne une augmentation de la variance du succès de reproduction en permettant aux mâles dominants un meilleur contrôle de l'accès aux femelles. Ils précisent également que la distribution spatiale des femelles n'est pas le seul facteur qui influence la variance du succès de reproduction, la sex-ratio opérationnelle et la distribution spatiale des femelles doivent également être prises en compte. Ims (1989) propose une hiérarchie de l'importance de ces trois facteurs. Le modèle de Ims (1989) simule un système dans lequel les dominants acquièrent un succès de reproduction plus ou moins important selon les conditions environnementales plutôt qu'un système basé sur la territorialité, avec comme hypothèses de construction une absence de soins parentaux des mâles, un comportement reproducteur des mâles caractérisé par une recherche et une compétition pour l'accès aux femelles, une philopatrie des deux sexes et une tactique d'acquisition des partenaires fixée qui varie d'un mâle à l'autre. Ims (1989) montre alors que la

synchronisation des femelles est le paramètre qui a le plus d'impact sur la variance du succès de reproduction des mâles, la sex-ratio opérationnelle de la population et la distribution spatiale des femelles étant surtout importantes lorsque les femelles ne sont pas synchrones. La synchronisation des femelles modifie la sex-ratio opérationnelle dans la population (Grant et al. 1995) et par conséquent l'intensité de la compétition entre les mâles (Emlen & Oring 1977). Une conséquence de l'augmentation de la compétition entre les mâles est alors que les individus dominants obtiennent un meilleur succès de reproduction (Lawrence 1986, Höglund 1989, Elmberg 1991).

Conformément aux prédictions du modèle de Ims (1989), la variance du succès de reproduction annuel des mâles est 4 fois plus importante en 1997 lorsque les femelles sont plus asynchrones. Lorsque les oestrus des femelles ne sont pas synchrones, le nombre de mâles par femelle réceptive augmente et il en résulte ainsi une augmentation de la compétition entre les mâles (Emlen & Oring 1977). Dans ces conditions, les individus dominants sont alors capables d'engendrer une plus large partie des chatons au détriment des autres catégories sociales. De plus, le taux de paternité multiple ne varie pas. Les mâles dominants ne monopolisent toujours pas les femelles. Par contre, la proportion de portées dans lesquelles les mâles de haut rang social produisent au moins un jeune augmente lorsque les oestrus des femelles ne sont pas synchrones. En outre, nous avons plusieurs fois observé des mâles dominants (POM, LOI, MIM) s'accoupler successivement jusqu'à quatre fois avec la même femelle en 1997 alors que ce comportement n'a pas été observé les autres années.

Il est possible que, lorsque les mâles dominants ne sont pas sollicités par plusieurs femelles simultanément en oestrus, ils utilisent une tactique de reproduction de sécurité (les mâles s'accouplent le plus grand nombre de fois possible avec la même femelle) qui leur permet une plus forte assurance de paternité (Inoue et al. 1992). Nous avons vu en effet que la répétition des stimuli coïtal est nécessaire pour l'ovulation qui aura lieu entre 24 et 50 heures après l'accouplement (Stabenfeldt & Shille 1977) favorisant ainsi les copulations multiples et la compétition spermatique. Bien que les mâles dominants puissent avoir un accès prioritaire aux femelles, ils doivent faire un choix entre défendre la femelle qu'ils courtisent jusqu'à la fin de son oestrus ou la délaisser rapidement après l'accouplement pour maximiser le nombre de partenaires. Lorsque les oestrus des femelles ne sont pas synchrones, les mâles de haut rang social ont la possibilité d'investir plus de temps avec chacune des femelles. Ils réalisent alors un plus grand nombre d'accouplements avec chaque partenaire et augmente leur probabilité d'engendrer des jeunes dans la portée. Lorsque les oestrus des femelles sont

synchrones, les mâles dominants passent moins de temps avec chaque femelle et leurs chances d'obtenir une descendance dans chaque portée diminuent également.

Un tel mécanisme est également décelable au niveau intra-annuel. En effet, pour les trois années confondues, une relation existe entre la proportion de jeunes de chaque portée produits par des mâles de haut rang social et le nombre de femelles en oestrus durant la semaine pendant laquelle ces chatons ont été conçus : cette proportion augmente lorsque le nombre de femelles en oestrus augmente (Régression logistique avec pour variable le nombre de femelles en oestrus et pour co-variable la taille de portée : $\chi^2=32.47$, ddl=1, $P<0.0001$; Figure 39).

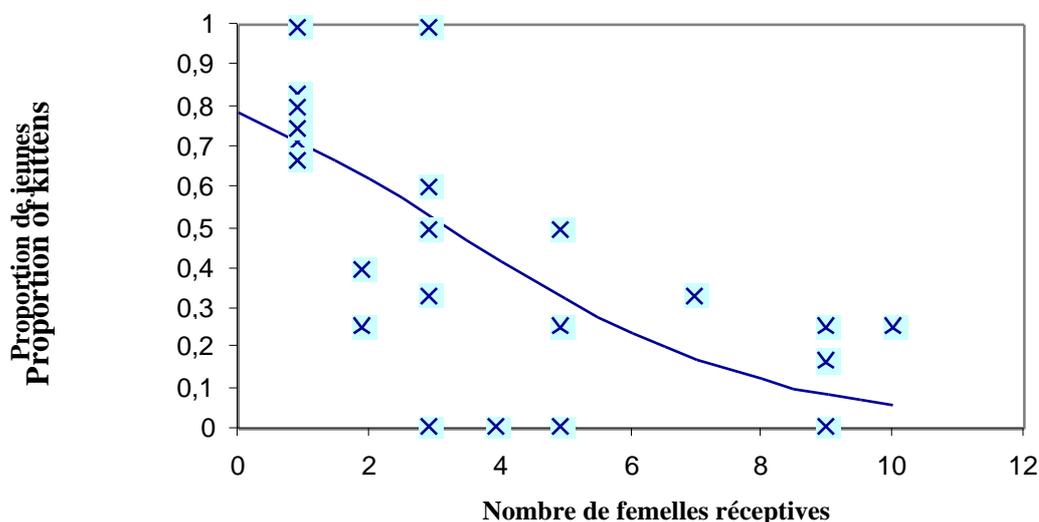


Figure 39 : Relation entre la proportion de chatons par portée engendrés par les mâles de haut rang social et le nombre de femelles en oestrus la semaine de leur conception. La distribution théorique [représenté sous la forme d'une courbe] a pour équation : $\text{logit}(\text{proportion de chatons par portée}) = 1.295 - 0.4049 * (\text{nombre de femelles en oestrus})$.

Peu de travaux empiriques ont mis en évidence au niveau intra-populationnelle et en conditions naturelles, une modification du succès de reproduction génétique des mâles en fonction du degré de synchronisation des oestrus des femelles. De façon expérimentale, sur des petits groupes contenant trois mâles de médaka *Oryzias latipes*, Grant et al. (1995) montrent que la variance du nombre d'accouplements des mâles et le taux d'agression entre mâles sont plus importants lorsque les femelles sont asynchrones. Egalement dans des populations de primates en captivité, Oi (1996) rapporte, en cas de synchronisation des oestrus, l'incapacité des mâles alpha à monopoliser toutes les femelles et conclue que la synchronisation des oestrus est probablement responsable du système d'accouplement de

promiscuité observé. Gehrt & Fritzell (1999), chez le raton laveur, observent une diminution de la variance du nombre de montes ou du temps passé à proximité des femelles lorsque celles-ci sont synchrones, mais le nombre de jeunes produits par chaque mâle n'a pas été déterminé. Au niveau inter-populationnel, pour différentes espèces d'oiseaux, certains auteurs ont proposé qu'une augmentation du taux de jeunes extra-parentaux dans les couvées, liée à une diminution de l'efficacité de la surveillance des mâles, puisse être due à une augmentation de la synchronisation des femelles (Gowaty & Bridges 1991, Stutchbury et al. 1998 mais voir Westneat 1992, Dunn et al. 1994, Yezerinac et al. 1995, Weatherhead 1997). Néanmoins, il n'a pas été possible dans la plupart des cas de faire la distinction entre la part d'augmentation des jeunes extra-parentaux effectivement liée à la synchronisation des femelles et celle liée à l'augmentation de la densité (p.e. Westneat & Sherman 1997).

La distribution spatiale des femelles en relation avec structure de l'habitat et la distribution des ressources explique en partie la variabilité des systèmes d'appariement au niveau inter-populationnel. Au sein d'une population, la répartition des femelles influence également les tactiques de reproduction des mâles et leur succès de reproduction. Dans le cas de la population CR, nous montrons en effet, que les mâles se reproduisent préférentiellement avec les femelles qui partagent au moins 10% de leur domaine vital avec lui. Ainsi, et indépendamment de la taille du domaine vital, plus le nombre de femelles présentes sur le domaine vital du mâle est élevé, plus le nombre de chatons produits par ce mâle sera important (voir également Stockley et al. 1996 chez la musaraigne). Ce résultat, bien qu'attendu, n'avait encore jamais été démontré empiriquement chez les mammifères. Bien qu'à faible densité Liberg (1981) ait également montré que, de manière comparable, les mâles s'accouplent avec les femelles présentes sur leur domaine vital, la relation entre le succès de reproduction des mâles et le nombre de femelles n'est pas connu en milieu rural.

PARTIE III :

**CONSEQUENCE DU FONCTIONNEMENT DES
POPULATIONS DE CHATS SUR LA DISTRIBUTION
DE LA VARIABILITE GENETIQUE**

INTRODUCTION

Les populations de mammifères sont le plus souvent constituées de groupes d'individus isolés les uns des autres par des barrières sociales. Une structure fréquente chez les mammifère consiste en la formation d'un groupe reproducteur caractérisé par la philopatrie d'un sexe, le plus souvent des femelles, un système d'appariement de polygynie et une exclusion territoriale des immigrants (Greenwood 1980, Dobson 1982, Pusey 1987). Déjà en 1983, Chesser (1983), dans son étude du chien de prairie à queue noire *Cynomys ludovicianus*, espèce de rongeur ayant développé une structure sociale complexe, soulignait l'importance de considérer dans les analyses des hétérogénéités génétiques locales, les groupes reproducteurs, plutôt qu'un simple échantillon aléatoire de la population totale. En 1991, Chesser (1991a, b) publiait deux modèles théoriques prenant en compte une structuration sociale des individus représentés par des lignées matrilineaires (à la différence d'un dème, il s'agit de groupes d'individus apparentés ne se dispersant pas, c'est à dire d'un ensemble de généalogies régulières, prédictibles sur des générations), un système de reproduction non-panmictique caractérisé par différents degrés de polygynie à l'intérieur des matrilinees, et une dispersion des mâles entre lignées. L'analyse du comportement des modèles a montré que ces différences structurales avaient des conséquences importantes sur les variations des indices de fixations et des effectifs efficaces. Les prédictions obtenues diffèrent notablement de celles des modèles démiques classiques (statistique F de Wright 1969, 1978): dans un système de lignées avec des échanges de reproducteurs, les indices de fixation atteignent en quelques générations des valeurs asymptotiques et un excès d'hétérozygotes (valeur négative de F_{is}) est attendu à l'intérieur de chaque lignée pour un système de reproduction polygyne. La dérive génétique entraîne une perte de variabilité totale dans la population conduisant à des corrélations génétiques entre les lignées: celles-ci ont donc tendance à devenir semblables plutôt qu'à diverger. Enfin, le degré d'apparentement entre les reproducteurs peut-être élevé alors que le degré de consanguinité, et le coût éventuel qu'il entraîne, pour la descendance reste faible. Ainsi, un taux important de consanguinité doit être requis pour enregistrer une valeur positive de F_{is} .

La dispersion joue également un rôle important dans le partitionnement de la variance génétique entre les groupes sociaux d'individus qui constituent les populations (Chesser 1983). Les flux de gènes, via la migration des individus (généralement les mâles), constituent en effet la principale source d'homogénéisation des populations à une échelle locale, le

dispersant emportant avec lui un patrimoine génétique représentatif de sa population d'origine qu'il va transmettre au groupe social qu'il intégrera. Bien que la dispersion occupe une place importante dans l'étude de la structuration génétique des populations, ainsi que dans la dynamique des populations puisqu'elle intervient dans la régulation des effectifs, l'estimation directe des échanges génétiques entre populations (par exemple par des techniques de captures-marquage-recapture couplées à une recherche de paternité) n'est souvent pas possible ou difficile en conditions naturelles (Bossard & Pashley Prowell 1998, Bohonak 1999). Les méthodes indirectes basées sur l'estimation des flux de gènes entre populations à partir des fréquences alléliques pour différents marqueurs moléculaires se sont alors développées du fait de la rapidité de la collecte des données et des analyses (Avisé 1994). Les résultats sont pourtant souvent ambigus et ouverts à de nombreuses interprétations, en général à cause de la faible résolution des marqueurs employés pour distinguer des événements contemporains et des hypothèses de construction des modèles éloignés de la réalité biologique à partir desquelles sont estimés les flux de gènes (Bossard & Pashley Prowell 1998).

Contrairement à la grande majorité d'espèces sociales polygynes, le système d'appariement, dans les colonies urbaines de chats errants, est de la promiscuité. En outre, si les femelles sont philopatriques, la plupart mâles restent et se reproduisent également dans leur population d'origine. Le chat apparaît alors comme un bon modèle pour tester l'influence d'un système d'appariement et d'une structure sociale autre que celle décrite dans les modèles de Chesser (1991a, b). Les taux de dispersion n'ont jamais été déterminés à l'aide de méthodes directes chez le chat en milieu urbain. Natoli & De Vito (1991) proposent cependant que ce dernier constitue la principale source de régulation des effectifs dans les populations de chats errants qu'elles étudient. Ceci pourrait être confirmé par les estimations de la structure génétique et des flux de gènes entre différentes colonies de chats réalisées par Ruiz-Garcia (Ruiz-Garcia 1991, 1994b, Ruiz-Garcia & Klein 1997) dans différentes villes. Par exemple Ruiz-Garcia (1991) rapporte une valeur de F_{st} de 0.036 et un nombre théorique de migrants aussi élevé que 6.65 entre les colonies de chats de la ville de Murcia en Espagne qu'il attribue principalement à un système de reproduction proche de la panmixie et à l'intervention humaine. Les résultats obtenus à CR montrent pourtant la difficulté pour les immigrants de s'installer et surtout de se reproduire dans une population stable déjà établie. Les estimations de la structure génétique et des flux de gènes entre populations n'ont cependant été réalisées à ce jour qu'à partir des marqueurs de coloration et de longueurs du poil. Il est possible que la résolution de ces marqueurs, peu polymorphes et fortement

sélectionnés, ne puisse pas être suffisante pour distinguer les événements contemporains (formation des colonies, dispersion) des événements plus anciens (historique de l'apparition des différents allèles dans les populations en relation avec les mouvements humains).

Dans cette partie nous déterminerons quelles sont les conséquences du fonctionnement particulier des colonies de chats errants en milieu urbain (système d'appariement de promiscuité et dispersion identique pour les deux sexes) sur la distribution de la variabilité génétique entre des colonies de chats errants de deux villes françaises (Nancy et Lyon). Pour cela nous estimerons, par une statistique F de Wright (1969, 1978), l'intensité de la structuration génétique et les flux de gènes entre les différentes colonies à l'aide non seulement des marqueurs de coloration et de longueur des poils mais également à l'aide d'un jeu de 9 marqueurs microsatellites et nous comparerons les résultats obtenus. Nous comparerons également l'hétérogénéité génétique décrite à cette échelle locale, entre colonies, par rapport à celle obtenue à une échelle géographique plus importante, entre différentes populations françaises.

CHAPITRE 1 : POPULATIONS ETUDIÉES, NATURE DES DONNÉES ET ANALYSE

1) Populations étudiées

Trois communes rurales (St Just Chaleysin, Aimargues et Barisey-la-Côte, Figure 40) ont été échantillonnées (Pontier et al. 1995). St Just Chalessin (SJT) regroupe environ 300 chats et est situé à 40 km de Lyon. La population est suivie sur le plan démographique et génétique depuis 1982 (Pontier 1993). Aimargues (AIM) est un village du sud de la France qui comprend 240 chats environ, suivis depuis 1982 également (Pontier 1993).

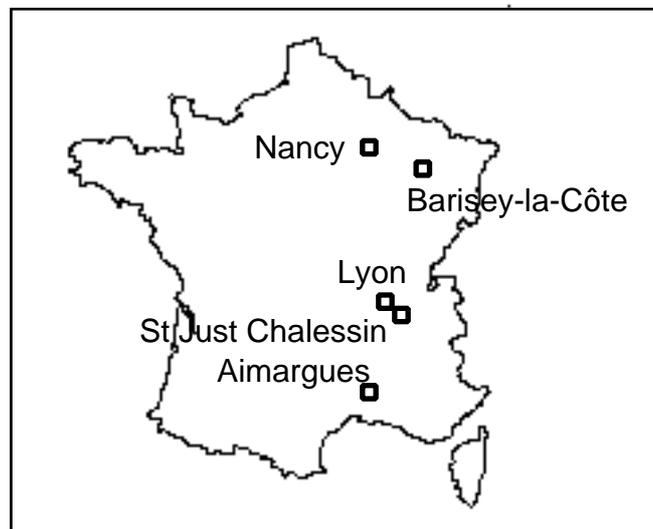


Figure 40: localisation des différentes colonies de chats étudiées

En milieu urbain, les chats errants de la colonie du jardin des Chartreux (LJC) et de celle de l'Hôpital Edouard Herriot (HER) à Lyon, en plus de la colonie de l'hôpital de la Croix-Rousse (CR), ont été échantillonnés respectivement entre 1994 et 1995 et entre 1994 et 1997. Les deux hôpitaux sont distants de 6 km, le jardin des Chartreux étant éloigné d'environ 1.5 km de l'hôpital de la Croix-Rousse et de 5.5 km de l'hôpital E. Herriot (Figure 41). Une cinquantaine de chats résident dans le jardin des Chartreux et dans l'hôpital E. Herriot.

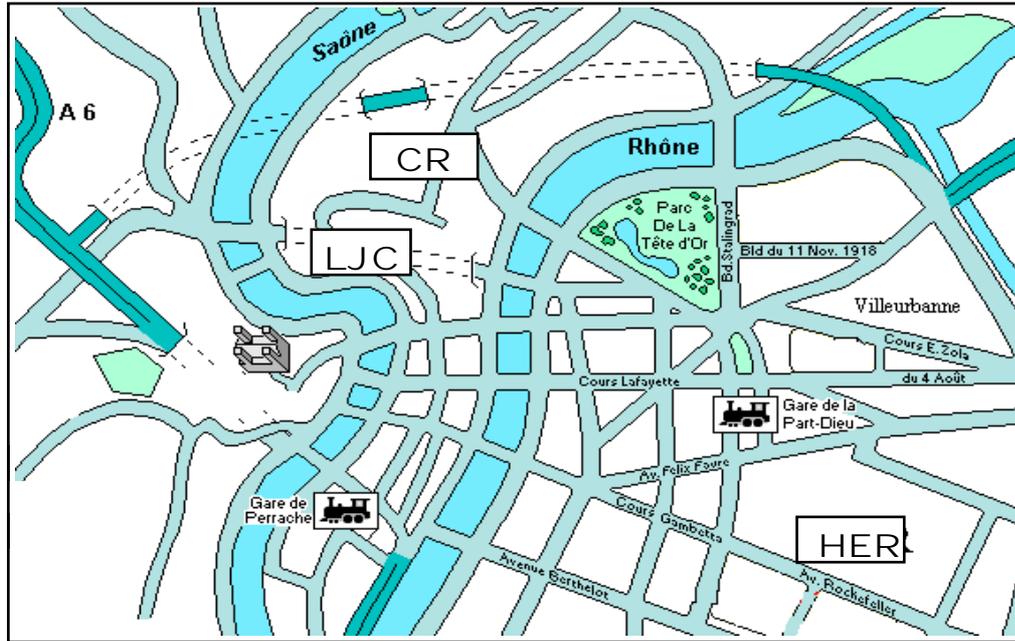


Figure 41: Localisation des trois colonies de chats errants LJC, HER et CR dans la ville de Lyon.

Enfin, 23 colonies de chats de la ville de Nancy (Figure 42) ont été échantillonnées en 1994 et 1995 (Xémar 1997) dans le cadre d'une étude sur les moyens de contrôle des effectifs des chats errants en ville. En 1995, 290 chats appartenant à 23 colonies différentes ont été capturés, stérilisés et relâchés sur leur site d'origine dans le cadre de l'étude de l'impact de la stérilisation sur la dynamique des populations (Xémar 1997). Le suivi individuel des chats pendant près de deux ans a permis non seulement de définir spatialement les différentes colonies mais également d'en identifier avec précision chacun de ses membres. Ces colonies sont distantes de 380 mètres, pour les plus proches, à 5541mètres, pour les plus éloignées (Figure 42). Ces distances peuvent facilement être parcourues par un chat.

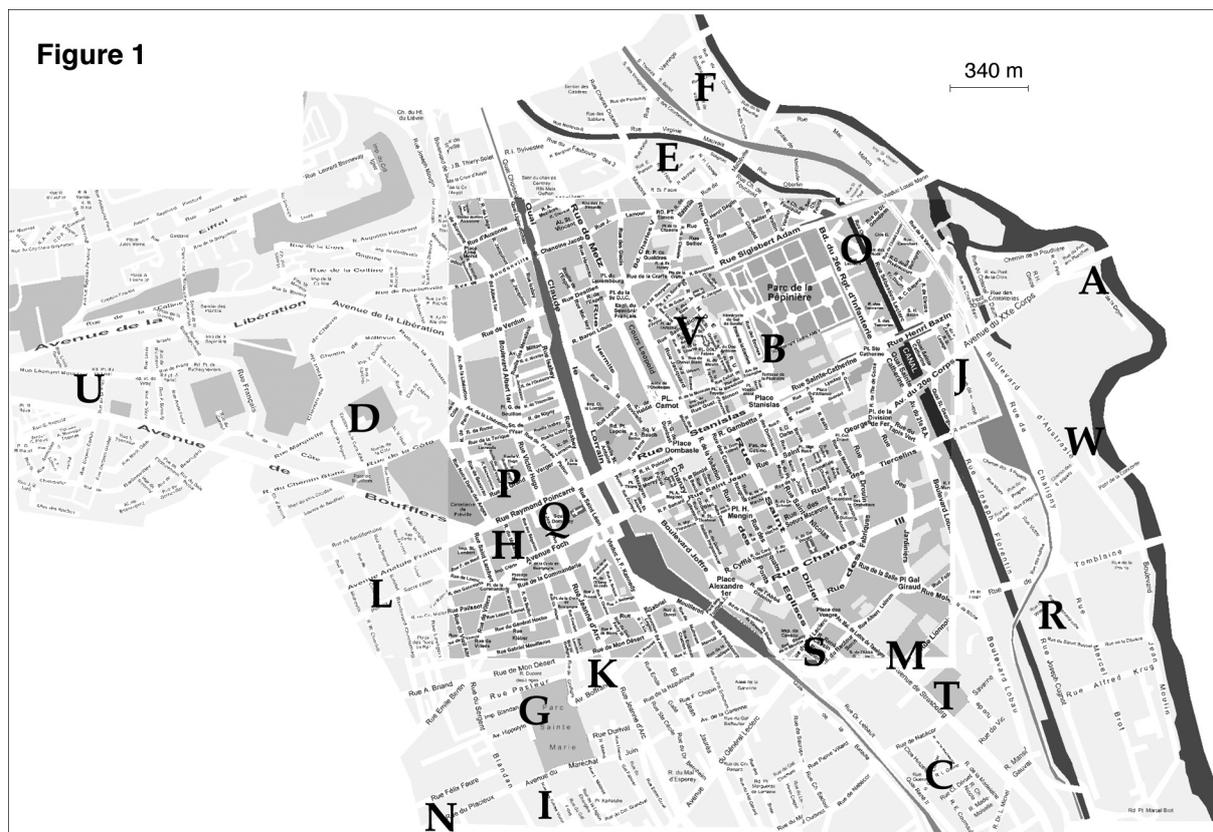


Figure 42: Localisation des 23 colonies de chats errants de Nancy

2) Nature des données

Les données disponibles sont constituées par (1) les fréquences alléliques de quatre gènes du pelage pour lesquels il n'existe aucune ambiguïté ni sur la lecture du génotype, ni sur le mode de transmission des gènes. Il s'agit des allèles mutants autosomaux non-agouti (a), marbré (t^b), dilué (d), récessifs sur les allèles sauvages (A, t^+ , D), et de l'allèle orange codominant et lié au sexe (X_o) et (2) des génotypes des individus échantillonnés dans chacune des populations pour les 9 locus microsatellites.

3) Analyse des données

La présence d'un modèle structural est sous-jacente à toutes les analyses. Ce modèle constitue le contexte dans lequel les phénomènes de sélection sur les allèles, mais également sur certains traits d'histoire de vie (dispersion, système d'appariement, organisation sociale, sex-ratio à la naissance, pour ne citer que les traits pour lesquels des variations ont pu être

mises en évidence) pourrait opérer. L'analyse de la structuration génétique des populations à l'échelle de la France sera réalisée dans le cadre des modèles de génétique classiques, qui supposent que les accouplements se déroulent au hasard entre les individus d'une même sous-population (unité élémentaire), la population totale étant soit fragmentée (modèle en île, modèle en pas japonais) soit continue (isolement par la distance). Au niveau local (pour les colonies de chats urbains), l'analyse de la structuration génétique prendra en compte la structuration en groupes sociaux des individus. L'unité élémentaire sera donc constituée par le groupe social.

Il s'agira de savoir si le modèle appliqué au niveau intra-populationnel (échelle locale) donne le même type de résultats et de prédiction qu'au niveau inter-populationnel (échelle française) ainsi que d'identifier les processus évolutifs responsables de la distribution spatiale de la variabilité génétique à ces deux échelles. Pour cela, nous utiliserons les modèles classiques de génétique des populations développés par Wright (1969, 1978) et, en particulier, les indices de fixation:

- le F_{st} , qui mesure le taux de divergence entre sous-populations, par la proportion de la variance génétique totale répartie entre elles,

- le F_{it} et le F_{is} , qui sont déterminés par le régime de consanguinité présent, dans la population totale dans le premier cas, et dans chaque sous-population dans le deuxième.

3-1) A partir des marqueurs de pelage

Une estimation du F_{st} (Wright 1969, 1978, Cockerham 1969, 1973) est obtenue à partir de l'équation suivante pour chaque allèle mutant :

$$F_{st} = \text{Var}(a) / (\text{moy}(a) * (1 - \text{moy}(a)))$$

Cette valeur sera corrigée par la taille de l'échantillon (Workman & Niswander 1970) :

$$F_{st}' = F_{st} - (1/2Nt)$$

où Nt est le nombre total d'individus classifiables

Les statistiques F_{st} et F_{st}' suivent respectivement une loi de χ^2 et de χ^2_{-1} (Workman & Niswander 1970) avec $(k-1)(s-1)$ degré de liberté (k représente le nombre d'allèles par locus et s , le nombre de populations). Il est possible de tester l'égalité $F_{st}=0$ pour chaque locus tel que:

$$\chi^2 = \frac{(2N_i)p_i^2 - (2N_i)p_i}{p(1-p)}$$

où N_i est la taille de l'échantillon i , p_i la fréquence de l'allèle dans la population i et p la fréquence moyenne pondérée de l'allèle dans toutes les populations.

En supposant que les locus sont indépendants, il est alors possible de combiner les tests de χ^2 pour l'ensemble des locus (Rice 1990).

Une estimation du flux de gènes entre les unités sociales, colonies ou populations sera réalisée suivant l'expression suivante à partir d'un modèle en îles infinies de Wright (1951, 1965) :

$$Nm = (1 - F_{st}') / 4.F_{st}'$$

L'estimation du paramètre F_{is} à partir des marqueurs de pelage n'a pas été réalisée. Elle ne peut être faite qu'à partir de l'information disponible pour le locus orange, car, contrairement au paramètre F_{st} , elle nécessite de connaître les distributions des génotypes observés. Or celui-ci est représenté de façon très différente selon les populations et il est soumis à des pressions de sélection variable selon le type de milieu, d'organisation sociale et spatiale (Pontier et al. 1995, 1998).

3-2) A partir des marqueurs microsatellites

Le déséquilibre de liaison entre les différents locus ainsi que les écarts au modèle d'équilibre de Hardy-Weinberg (EHW) sont testés dans chaque population par un test exact U détaillé dans Rousset & Raymond (1995).

Les fréquences des allèles pour chaque locus et chaque population sont estimées. La variabilité génétique au sein des populations est décrite par le nombre moyen d'allèles par

locus (NMA), le niveau d'hétérozygotie observé et attendu (H) sous l'hypothèse de panmixie et l'indice de fixation *Fis*. Les valeurs *Fis* de Wright sont estimées pour chaque population et pour chaque locus mais également pour l'ensemble des locus et des populations.

La différenciation génétique entre les populations est estimée pour tous les locus simultanément mais également pour chaque locus séparément à l'aide d'un indice *Fst* selon la méthode décrite par Weir & Cockerham (1984). D'autres estimateurs sont utilisés pour rendre compte de la différenciation génétique dans le cas des marqueurs microsatellites. Les mesures *Fst* (Weir & Cockerham 1984) et *Rst* (Slavissant 1995) sont les plus fréquentes. Bien qu'elles diffèrent dans leurs hypothèses concernant le mode de mutation du marqueur, en pratique il n'est pas sûr qu'une estimation soit meilleure que l'autre (Valsecchi et al. 1997). Les estimateurs *Fst* sont néanmoins moins sensibles aux hypothèses d'équilibre des populations et donnent des résultats caractérisés généralement par une variance plus faible que les estimateurs *Rst*, c'est pourquoi ils seront présentés ici.

Nous avons vérifié que la distance génétique entre chaque paire de populations n'est pas corrélée à la distance géographique à l'aide d'un test de corrélation des rangs de Spearman entre le logarithme de la distance (en mètre) et de la valeur $Fst/(1-Fst)$ déterminée pour chaque paire de populations. Nous avons ensuite estimé le nombre moyen d'individus échangés entre populations à chaque génération, Nm , à partir de la formule de Wright (1969) : $Nm=(1-Fst)/(4.Fst)$ en émettant pour hypothèses que les marqueurs sont neutres, que les populations sont en équilibre dérive-mutation et en accord avec modèle en île. Le produit de la taille efficace de la population, N_e , et du taux de migration, m , est en effet communément utilisé pour mesurer les flux de gènes entre populations.

L'étude du déséquilibre de liaison et de EHW est réalisée avec le logiciel GENEPOP 3.1 (Raymond & Rousset 1995). Les fréquences des allèles, les paramètres H, NMA, *Fis* et *Fst* ainsi que leur écart-type (estimées par ré-échantillonnage selon la méthode de Jackknife sur les locus et sur les populations) et leur signification statistique (testée par 5000 permutations sur le fichier de données) sont estimés à l'aide du logiciel GENETIX 3.0 (Belkhir et al. 1996).

CHAPITRE 2: VARIABILITE GENETIQUE ENTRE POPULATIONS ET GROUPES SOCIAUX

Les populations ont été échantillonnées en 1995 ou 1997 pour éviter tout problème de variation annuelle des fréquences des allèles bien que celles-ci soient généralement faibles pour les marqueurs de coloration du pelage (Pontier 1993). Le génotype, pour la coloration de la robe et pour les 9 locus microsatellites, a été déterminé pour un échantillon de 30 individus adultes de parenté inconnue tirés au hasard dans les trois populations rurales: AIM, SJT, BAC et les deux populations urbaines: Lyon (HER+CR+LJC), Nancy.

Nous avons étudié la distribution de la variabilité génétique, avec les marqueurs de coloration du pelage et les marqueurs microsatellites, au sein des deux populations urbaines échantillonnées: Lyon et Nancy, entre respectivement 3 (HER, CR et LJC) et 23 (A à W) groupes sociaux de chats errants.

Dans le cas de la population de Lyon, 136 chats ont été pris en compte dans l'analyse (Tableau 18), ce qui représente 99% de la colonie de chats CR, 89% de LJC et 45% de HER. A Nancy, nous avons analysé le génotype de 290 chats, soit $76 \pm 3.37\%$ de l'effectif des groupes sociaux échantillonnés (Tableau 19).

1) Analyse à partir des marqueurs de coloration du pelage

1-1) Echelle française

Seules les populations rurales (AIM, BAC, SJT) présentaient un nombre de chats porteurs de l'allèle orange suffisant pour tester l'hypothèse de panmixie. L'allèle orange est en effet peu représenté dans les populations urbaines (Tableau 17). Les fréquences des différents génotypes observés pour le locus orange dans les trois populations rurales sont identiques à celles prédites par le modèle de Hardy-Weinberg.

L'analyse des fréquences des allèles a, d, et t^b ne permet pas de mettre en évidence une différenciation génétique entre les 5 populations françaises de chats échantillonnées (Tableau 17) à l'inverse de l'allèle orange qui est responsable de 83% de la variabilité génétique estimée à partir de l'ensemble des quatre locus.

Tableau 17: Fréquence des différents allèles et estimation de l'hétérogénéité génétique et du flux de gènes entre populations. ¹ correspond aux populations pour lesquelles nous n'avons pas pu déterminer l'équilibre de Hardy-Weinberg du fait du faible nombre de chats orange et * aux populations en équilibre Hardy-Weinberg

	allèle a	allèle d	allèle t ^b	allèle o	Moyenne ± ec.type
Lyon	0.81	0.26	0.67	0.06 ¹	
BAC	0.71	0.36	0.69	0.12*	
SJT	0.71	0.32	0.66	0.29*	
AIM	0.73	0.33	0.61	0.18*	
Nancy	0.80	0.26	0.68	0.04 ¹	
<i>Fst'</i>	0.010 (NS)	0.006(NS)	0.001(NS)	0.082(P<0.0001)	0.025±0.038
Nm	24.75	41.42	249.75	2.80	79.68±114.48

1-2) Echelle locale

Le profil génétique des chats des colonies de Lyon et de Nancy est respectivement donné dans les tableaux 18 et 19. Nous n'avons pas noté de différence statistique entre les fréquences observées de l'allèle orange et celles prédites sous le modèle d'équilibre de Hardy-Weinberg pour la colonie HER de Lyon. Dans toutes les autres colonies de Lyon ou de Nancy, le nombre de chats porteurs de cet allèle était insuffisant pour tester le modèle.

L'analyse de la diversité génétique des chats des différentes colonies de Lyon et de Nancy donne des valeurs moyennes de *Fst'*, respectivement de 0.19 ± 0.19 et 0.19 ± 0.13 . Chaque colonie possède, en moyenne, 81% de la diversité génétique totale trouvée à Nancy et Lyon. Néanmoins, nous observons une hétérogénéité entre les différents allèles. L'allèle orange est responsable de 60% de la valeur moyenne du *Fst'* estimé entre colonies de Lyon (45% à Nancy), alors que l'allèle non-agouti ne représente que 4% de la structuration génétique moyenne observée (6% à Nancy). L'estimation des flux de gènes entre colonies est de 2.71 chats par génération à Lyon et 2.14 à Nancy.

Tableau 18: Fréquence des différents allèles, estimation de l'hétérogénéité génétique et du flux de gènes entre colonies de chats errants de Lyon.* correspond à $P < 0.0001$

	Taille de l'échantillon	allèle a	allèle d	allèle t ^b	allèle o	Moyenne± ec.type
CR	52	0.82	0.20	0.49	0	
HER	22	0.65	0	0.76	0.43	
LJC	57	0.72	0.19	0.33	0.02	
<i>Fst</i>		0.04	0.11	0.19	0.46	0.20 ± 0.19
<i>Fst'</i>		0.03	0.11*	0.18*	0.46*	0.19 ± 0.19*
		(P=0.08)				
Nm		7.32	2.05	1.16	0.29	2.71 ± 3.16

Tableau 20: Fréquence des différents allèles, estimation de l'hétérogénéité génétique et du flux de gènes entre colonies de chats errants de Nancy (notées de A à W).* correspond à $P < 0.0001$

	Taille de l'échantillon	allèle a	allèle d	allèle t ^b	allèle o	Moyenne± ec.type
A	9	0.949	0	0.707	0	
B	12	0.75	0	0.791	0	
C	43	0.59	0.209	0.447	0	
D	15	0.747	0	0.764	0	
E	11	0.647	0	0.913	0.071	
F	14	0.626	0	0.775	0	
G	10	0.707	0	0.775	0	
H	10	0.913	0	0.535	0.533	
I	13	0.816	0.289	0.772	0	
J	20	0.686	0	0.535	0.379	
K	15	0.655	0	0.471	0.042	
L	25	0.815	0	0.369	0	
M	15	0.845	0	0.764	0	
N	5	0.816	0	0.707	0.2	
O	19	0.832	0.267	0.408	0.143	
P	10	0.961	0.277	0.707	0	
Q	5	0.577	0.408	0.447	0.5	
R	11	0.905	0	0.707	0	
S	12	0.72	0	0.333	0	
T	5	0.707	0	0.632	0	
U	6	0.712	0.408	0.408	0	
V	17	0.756	0	0.707	0	
W	5	0.707	0	0.707	0.4	
<i>Fst</i>		0.065	0.280	0.117	0.348	0.202± 0.13
<i>Fst'</i>		0.047	0.262*	0.099*	0.331*	0.186± 0.13*
		(P=0.06)				
Nm		5.07	0.70	2.28	0.51	2.14±2.11

2) Analyse à partir des marqueurs microsatellites

Un déséquilibre de liaisons significatif a été obtenu pour 11.27% des combinaisons génotypiques possibles à l'échelle française et moins de 5% à l'échelle locale (Nancy et Lyon). Aucune association particulière entre locus n'a cependant pu être décelée dans chacun des cas.

2-1) Echelle française

Le nombre moyen d'allèles par locus varie entre 6.78 et 9.22 selon les populations et l'hétérozygotie entre 0.57 et 0.69 (Tableau 20). La distribution des fréquences des allèles entre populations est significativement différente pour l'ensemble des locus mais également pour chaque locus ($P < 0.0001$ dans chaque cas). Les fréquences des différents allèles sont présentées en annexe 2.

Les cinq populations étudiées ne sont pas panmictiques. L'écart entre les proportions d'hétérozygotes observées et attendues, sous l'hypothèse d'accouplements aléatoires, révèle un déficit significatif en hétérozygotes dans les 5 populations (Tableau 20).

Tableau 20: Valeurs de *Fis* (\pm ec. type estimé par jacknife) calculées pour chaque colonie. NMA représente le nombre moyen d'allèles par locus, Hobs. la proportion moyenne (\pm ec.type) d'hétérozygotes et Hat. la proportion moyenne d'hétérozygotes attendue sous un modèle panmictique dans chacune des cinq populations échantillonnées.* correspond à $P < 0.0001$.

Pop.	SJT	AIM	BAC	Nancy	Lyon
NMA	6.78	8	5.89	8.78	9.22
Hobs.	0.57 \pm 0.17	0.68 \pm 0.19	0.64 \pm 0.14	0.62 \pm 0.09	0.69 \pm 0.11
Hat.	0.70 \pm 0.10	0.73 \pm 0.17	0.75 \pm 0.04	0.78 \pm 0.08	0.76 \pm 0.09
<i>Fis</i>	0.18 \pm 0.004*	0.14 \pm 0.002*	0.15 \pm 0.005*	0.21 \pm 0.001*	0.10 \pm 0.001*

Les valeurs de *Fst* et de *Fis* déterminées pour l'ensemble des 5 populations étudiées et des 9 locus sont respectivement de 0.10 \pm 0.03 ($P < 0.0001$) et 0.16 \pm 0.02 ($P < 0.0001$) (Tableau 21). Les indices *Fst* estimés entre chaque couple de populations ainsi que les valeurs Nm sont présentés dans le Tableau 22.

Tableau 21: Valeurs de *Fst* calculées pour chaque locus, valeurs globales et écart type.* correspond à $P < 0.0001$.

locus	fca8	fca23	fca37	fca43	fca45	fca77	fca78	fca90	fca96	global
<i>Fis</i>	0.14 \pm 0.04*	0.15 \pm 0.06*	0.09 \pm 0.02*	0.02 \pm 0.03*	0.23 \pm 0.03**	0.25 \pm 0.05*	0.25 \pm 0.07*	0.06 \pm 0.09*	0.26 \pm 0.09*	0.16 \pm 0.03*
<i>Fst</i>	0.06 \pm 0.04*	0.08 \pm 0.05*	0.04 \pm 0.02*	0.13 \pm 0.05*	0.04 \pm 0.02*	0.13 \pm 0.09*	0.08 \pm 0.05*	0.10 \pm 0.04*	0.25 \pm 0.06*	0.10 \pm 0.02*

Tableau 22: *Fst* (en haut du tableau) et Nm (en bas) entre chaque couple de populations. * correspond à $P < 0.0001$.

	SJT	AIM	BAC	Nancy	Lyon
<i>SJT</i>		0.05*	0.04*	0.18*	0.02*
AIM	4.75		0.05*	0.17*	0.03*
BAC	6.00	4.71		0.15*	0.04*
Nancy	1.14	1.20	1.40		0.14*
Lyon	12.25	7.50	6.45	1.47	

2-1) Echelle locale

Les locus présentent en moyenne entre 2.56 à 7.89 allèles selon les colonies de chats étudiées (Tableau 23). Les colonies de Lyon, mais également celles de Nancy, présentent des distributions des fréquences alléliques (annexe 3 et 4) différentes pour l'ensemble des locus simultanément mais également pour chaque locus ($P < 0.0001$). Un déficit significatif en hétérozygotes a été observé dans chacune des trois colonies de Lyon. L'ensemble des 23 colonies de chats errants de Nancy, s'écartent significativement des prédictions du modèle de Hardy-Weinberg, ceci pour l'ensemble des locus. Toutes sont également caractérisées par un déficit en hétérozygotes (Tableau 23) à l'exception des colonies W, H, Q et R où l'on observe un excès significatif d'hétérozygotes. Des tailles d'échantillon faibles peuvent cependant compromettre la validité du test. Dans cette étude, l'effectif des colonies présentant un déficit en hétérozygotes est supérieur à celui des colonies qui sont caractérisées par un excès d'hétérozygotes ($t=1.53$; $P=0.14$).

Tableau 23: Valeurs de *Fis* (\pm ec. type estimé par jackknife) calculées pour chaque colonie. NMA représente le nombre moyen d'allèles par locus, Hobs. la proportion moyenne (\pm ec.type) d'hétérozygotes et Hat. la proportion moyenne d'hétérozygotes attendue sous un modèle panmictique dans chacune des 23 colonies échantillonnées.* correspond à $P < 0.0001$.

Colonies	NMA	Hobs.	Hat	<i>Fis</i>
Lyon				
LJC	7.89	0.67 \pm 0.10	0.74 \pm 0.08	0.10 \pm 0.003*
HER	6.89	0.58 \pm 0.14	0.73 \pm 0.07	0.22 \pm 0.004*
CR	8.33	0.67 \pm 0.14	0.74 \pm 0.09	0.10 \pm 0.002*
Nancy				
A	4.11	0.53 \pm 0.19	0.64 \pm 0.11	0.18 \pm 0.007*
B	5.67	0.61 \pm 0.16	0.72 \pm 0.12	0.16 \pm 0.003*
C	7.89	0.63 \pm 0.09	0.76 \pm 0.08	0.17 \pm 0.002*
D	5.33	0.56 \pm 0.25	0.64 \pm 0.21	0.12 \pm 0.003*
E	6.33	0.63 \pm 0.18	0.75 \pm 0.09	0.17 \pm 0.005*
F	4.78	0.55 \pm 0.11	0.69 \pm 0.08	0.21 \pm 0.004*
G	6.11	0.61 \pm 0.17	0.77 \pm 0.06	0.21 \pm 0.006*
H	4.78	0.74 \pm 0.19	0.69 \pm 0.10	-0.07 \pm 0.008*
I	5.11	0.63 \pm 0.15	0.70 \pm 0.11	0.11 \pm 0.007*
J	7.78	0.66 \pm 0.12	0.78 \pm 0.08	0.16 \pm 0.002*
K	5.78	0.56 \pm 0.13	0.67 \pm 0.18	0.17 \pm 0.003*
L	5.89	0.57 \pm 0.13	0.70 \pm 0.09	0.19 \pm 0.002*
M	5.00	0.68 \pm 0.13	0.69 \pm 0.09	0.03 \pm 0.003*
N	3.56	0.58 \pm 0.37	0.61 \pm 0.25	0.06 \pm 0.03*
O	6.89	0.68 \pm 0.15	0.79 \pm 0.10	0.14 \pm 0.004*
P	4.00	0.57 \pm 0.19	0.65 \pm 0.14	0.12 \pm 0.008*
Q	2.56	0.72 \pm 0.26	0.67 \pm 0.20	-0.13 \pm 0.004*
R	4.78	0.75 \pm 0.17	0.73 \pm 0.08	-0.02 \pm 0.005*
S	4.56	0.68 \pm 0.17	0.70 \pm 0.07	0.04 \pm 0.004*
T	3.56	0.61 \pm 0.22	0.69 \pm 0.17	0.13 \pm 0.01*
U	3.33	0.57 \pm 0.33	0.59 \pm 0.21	0.03 \pm 0.02*
V	4.22	0.58 \pm 0.26	0.62 \pm 0.18	0.06 \pm 0.006*
W	2.33	0.60 \pm 0.22	0.56 \pm 0.11	-0.06 \pm 0.02*

La valeur du F_{st} estimé à partir de l'ensemble des locus et des colonies de chats errants de Lyon est de 0.06. Il est de 0.10 à Nancy (Tableau 24). Il diffère significativement de 0 ($P < 0.0001$) dans les deux cas. Elle varie de 0.05 pour les colonies HER-CR à 0.06 pour les colonies HER-LJC et les colonies LJC-CR (Tableau 25) à Lyon, et de -0.02 pour les colonies E-Q à 0.30 pour les colonies U-W à Nancy (Annexe 5). L'intensité de la différenciation génétique estimée entre chaque couple de colonies de Nancy n'est pas liée à la distance géographique qui les sépare ($Rho = -0.023$, $P = 0.72$). Le nombre de colonies étudiées à Lyon est trop faible pour tester la relation entre la structure génétique et la distance génétique. Le nombre de migrants théorique estimé est de 2.30 individus par génération à Nancy et de 3.92 entre les trois colonies de Lyon.

Tableau 24: Valeurs de F_{st} et de F_{is} calculées pour chaque locus, valeurs globales et écart type. * correspond à $P < 0.0001$.

locus	fca8	fca23	fca37	fca43	fca45	fca77	fca78	fca90	fca96	global
Lyon										
<i>Fis</i>	0.06 ±0.09*	0.17 ±0.05*	0.02 ±0.03 (NS)	0.05 ±0.03*	0.29 ±0.02**	0.17 ±0.03*	0.08 ±0.05*	0.06 ±0.18 (NS)	0.18 ±0.09*	0.12 ±0.03*
<i>Fst</i>	0.04 ±0.02*	0.07 ±0.04*	0.14 ±0.10*	0.08 ±0.05*	0.03 ±0.02*	0.06 ±0.01*	0.07 ±0.03*	0.02 ±0.02 P=0.01	0.02 ±0.02 P=0.04	0.06 ±0.01*
Nancy										
<i>Fis</i>	0.14 ±0.04*	0.10 ±0.04*	0.07 ±0.04*	0.04 ±0.04 P=0.01	0.18 ±0.04*	0.14 ±0.06*	0.13 ±0.04*	0.11 ±0.04*	0.21 ±0.03*	0.12 ±0.02*
<i>Fst</i>	0.11 ±0.02*	0.08 ±0.02*	0.08 ±0.02*	0.11 ±0.03*	0.11 ±0.02*	0.11 ±0.03*	0.09 ±0.02*	0.11 ±0.03*	0.08 ±0.02*	0.10 ±0.005*

Tableau 25: F_{st} (en haut du tableau) et N_m (en bas) entre chaque couple de populations. * correspond à $P < 0.0001$.

	LJC	HER	CR
LJC		0.06*	0.06*
HER	4.08		0.05*
CR	3.67	4.56	

CHAPITRE 3: DISCUSSION

L'étude de la fréquence des génotypes pour le locus orange n'a pu être réalisée que dans les populations rurales (AIM, BAC, SJT). Les trois populations se sont révélées panmictiques à ce locus conformément aux résultats généralement obtenus avec les marqueurs de coloration du pelage (p.e. Robinson 1977, Pontier 1993). A l'opposé, l'utilisation des marqueurs microsatellites a mis en évidence à l'échelle française un déficit en hétérozygotes significatif (F_{is} supérieur à 0) dans l'ensemble des populations étudiées et, à une échelle locale, dans la plupart des colonies urbaines de chats errants.

Les marqueurs de coloration du pelage ne permettent pas, en moyenne, de mettre en évidence une différenciation génétique entre populations françaises de chats errants ($F_{st}=0.025\pm 0.038$). Tous les allèles ne donnent cependant pas la même image de la distribution de la variabilité génétique entre populations: la valeur de F_{st} estimée pour le locus orange est significativement supérieure à 0 alors que celles déterminées pour les allèles non-agouti, dilué et marbré ne permettent pas de distinguer les différentes populations au niveau génétique. Ces résultats traduisent l'existence d'histoires évolutives différentes pour chacun des locus ainsi qu'une différence de sensibilité aux pressions de sélection. Un allèle ancien, «transporté» sur de longues distances du fait de l'activité humaine, sera distribué de façon plus homogène qu'un allèle récent (Todd 1977, Ruiz-Garcia 1991, 1993, 1994a). Quant à l'allèle orange, plus fréquent en milieu rural qu'en milieu urbain (Pontier et al. 1995), il permettra de distinguer génétiquement des populations ou colonies localisées dans ces différents types de milieu.

Au contraire, les marqueurs moléculaires microsatellites permettent de distinguer les différentes populations françaises étudiées ($F_{st}=0.10\pm 0.02$). Une telle différence de résultats entre les deux types de marqueurs s'explique par le mode d'échantillonnage et la nature des marqueurs employés. Les allèles de coloration du pelage, peu nombreux et anciens, sont présents dans toutes les populations et à l'exception de l'allèle orange, à des fréquences comparables. Ce n'est pas le cas des allèles microsatellites qui, à l'inverse, sont plus nombreux, plus récents, et ne sont pas répartis de façon uniforme dans les différentes populations.

A l'échelle locale, les deux types de marqueurs donnent des résultats comparables ($F_{st}=0.19\pm 0.19$ pour Lyon et $F_{st}=0.19\pm 0.13$ pour Nancy avec les marqueurs de coloration du

pelage ; $F_{st}=0.06\pm 0.001$ pour Lyon et $F_{st}=0.10\pm 0.005$ pour Nancy pour les marqueurs microsatellites). Bien qu'en théorie, les marqueurs microsatellites, pour la plupart non sélectionnés et caractérisés par un fort pouvoir résolutif, soient plus utiles pour rendre compte de processus évolutifs contemporains, en pratique, différents travaux ont montré que les résultats obtenus avec des marqueurs moléculaires ADN et d'autres types de marqueurs, notamment avec des allozymes, sont comparables (voir Bossart & Pashley Prowell 1998 pour une revue). Les valeurs de F_{st} estimées à partir des microsatellites se caractérisent néanmoins dans notre cas par une variance, respectivement, 676 (tests de Fisher: $P<0.0001$) et 361 (tests de Fisher: $P=0.0002$) fois plus petite que celle obtenue à partir des marqueurs de pelage dans le cas des colonies de Lyon et de Nancy.

L'importance de l'hétérogénéité génétique observée à une échelle locale avec les microsatellites est comparable à celle observée à l'échelle française. Une structuration génétique semblable ou plus importante à une échelle locale qu'à une échelle régionale a été également observée dans d'autres populations de mammifère sociaux (p.e. Bowen 1982 chez *Microtus californicus*, Chesser 1983 chez *Cynomys ludovicianus*, Dracopoli et al. 1983 chez *Cercopithecus aethiops*, Melnick et al. 1986 chez *Macaca mulatta*, Pope 1992 chez *Alouatta seniculus*). Ce résultat indique que la différenciation génétique locale peut être une force évolutive importante dans les populations de mammifères. Les F_{st} estimés entre les colonies de chats errants adjacentes de Lyon et de Nancy sont les plus forts jamais publiés chez cette espèce. Ruiz-Garcia (1991) et Ruiz-Garcia & Klein (1997) rapportent, avec des marqueurs de coloration du pelage, des F_{st} de 0.03 entre colonies de chats de deux villes espagnoles, Murcia et Barcelone. Néanmoins, les colonies étudiées par ces auteurs ne font pas l'objet d'études à long terme, et la distribution géographique des colonies n'est pas précisée. En outre, les valeurs de F_{st} estimés sont caractérisées par une très forte variance (entre 0.005 et 0.11 selon les locus dans le cas des colonies de Murcia). Les F_{st} estimés entre colonies de chats de Nancy et de Lyon sont également parmi les plus forts obtenus, à une échelle locale, entre groupes sociaux chez les mammifères. Seuls, Chesser (1983), Dobson et al. (1997), tous deux chez *Cynomys ludovicianus*, et Pope (1992, 1998) chez *Alouatta seniculus*, rapportent des valeurs plus élevées.

Cette forte hétérogénéité génétique observée entre colonies voisines de chats errants s'explique principalement par la structure de l'habitat en milieu urbain ainsi que par le comportement de défense des sites favorables qui créent à la fois des barrières physiques et sociales aux échanges d'individus. Elles ont pour conséquence l'apparition d'une

différentiation génétique significative entre colonies, accentuée par l'action de la dérive génétique inhérente aux populations de petite taille. En milieu urbain, les chats s'organisent en groupes multi-mâles multi-femelles structurés par des comportements sociaux, spatialement localisés au niveau de sites offrant à la fois nourriture et abris. Alors que les interactions entre chats d'une même colonie sont essentiellement amicales ou tolérantes, elles sont agressives vis-à-vis des chats étrangers. L'absence de monopolisation de l'accès aux ressources (et plus particulièrement de l'accès à la reproduction) par les dominants et la faible fréquence des interactions agonistiques, limite la dispersion des jeunes mâles et ceci d'autant plus que le coût lié à la dispersion est probablement très important dans ce type de milieu où les sites favorables à l'établissement de colonies de chats sont séparés les uns des autres par des zones d'habitation qui n'offrent que peu d'abris et de nourriture et par des routes passantes (une des principales causes de mortalité reste "l'accident de voiture"; Courchamp 1996). La dispersion des femelles est également faible. Celles-ci restent sur leur site de naissance et forment des groupes matrilineaires. Dans le cas de la population CR, moins de 5% des chats (mâles et femelles) quittent chaque année leur site de naissance et le nombre d'immigrants est également faible. Peu de chats étrangers (mâles et femelles) réussissent à s'établir dans la colonie et la majorité des ces chats disparaissent ou meurent rapidement (Natoli 1985b, Natoli & De Vito 1991, Courchamp 1996). Néanmoins, bien qu'à un taux très faible (4 des 192 chatons étudiés dans le cas de la population de chats de CR entre 1995 et 1998 soit 8 générations), ces chats peuvent se reproduire avec succès.

Les flux de gènes estimés de façon indirecte à partir des valeurs de F_{st} en utilisant un modèle en île ($N_m=2.30$ et 3.92 migrants par génération respectivement à Lyon et Nancy) sont supérieurs au nombre observé d'immigrants qui se sont effectivement installés et reproduits à chaque génération dans le cas de la population CR. Ces estimations directes et indirectes des flux de gènes entre colonies de chats sont difficiles à comparer. La première rend compte d'un événement localisé dans le temps (8 générations) et dans l'espace (CR) alors que la seconde représente le résultat d'une série de processus démographiques, caractérisés par des taux d'échanges entre colonies variables et des phénomènes d'extinction/recolonisation de colonies, qui se sont déroulés sur des centaines voire des milliers de générations. En outre, le modèle en îles, utilisé ici pour estimer les flux de gènes, est construit à partir de différentes hypothèses: populations un équilibre, allèles neutres, migration égale dans chaque direction, structure de la population et paramètres démographiques, tels que la taille de la population ou le taux de dispersion, stables et constants dans le temps et dans l'espace (voir Whitlock 1991). Or, les populations sont

généralement caractérisées par des structures plus complexes (Neigel 1996, Bossard & Pashley Prowell 1998). Les écarts entre les estimations directes et indirectes des flux de gènes entre colonies de chats laissent néanmoins supposer que d'autres facteurs que la dispersion gouvernent la distribution de la variabilité génétique au sein des colonies de chats errants en milieu urbain.

Deux catégories de colonies de chats peuvent être distinguées en milieu urbain. Les premières, sont constituées de grands groupes comprenant un ensemble de matrilineées et de mâles apparentés à ces matrilineées comme nous l'avons vu dans le cas de la colonie CR. Les deuxièmes, de petite taille, sont composées d'un ensemble disparate d'individus souvent non apparentés (Tabor 1983). Alors que les premières sont stables sur plusieurs générations, les secondes sont caractérisées par une durée de vie très courte (2 ans en moyenne, Pontier communication personnelle). Ces changements fréquents sont responsables d'un brassage régulier des chats qui doivent découvrir un nouveau site lorsque le précédent disparaît (réaménagement du territoire, disparition du nourrisseur). Les grandes colonies n'échappent pas non plus aux fluctuations stochastiques des paramètres démographiques. Des épidémies, comme c'est le cas du virus leucémogène actuellement dans la population CR, peuvent éliminer une large proportion des individus, libérant ainsi de l'espace pour de nouveaux chats, immigrants et porteurs de nouveaux allèles. Bien que la fréquence de tels événements ne soit pas connue, ils participent au brassage des individus et à l'homogénéisation génétique des colonies adjacentes urbaines de chats errants.

Le système d'appariement de promiscuité, décrit à CR, est également susceptible d'influencer la structure génétique des populations. La plupart des mâles (80% à CR) se reproduisent chaque année. Une large proportion du pool de gènes des mâles est donc transmise d'une génération à l'autre. En outre, les mâles ne monopolisent pas l'accès aux femelles, ils s'accouplent avec des femelles de différentes matrilineées et les taux de paternité multiples sont importants. Les liens de parenté entre jeunes d'une même portée mais également entre chatons de femelles appartenant à une même matrilineée, sont donc moins étroits que ceux observés dans un système de reproduction de polygynie ou seul un (ou quelques) mâle participe efficacement à la reproduction et assure l'ensemble de la descendance qui sera alors, composée de frères et sœurs ou de demi-frères et demi-sœurs au sein d'une matrilineée. Un appariement de promiscuité et la cohabitation de plusieurs matrilineées de femelles, à l'inverse d'une forte polygynie, est responsable d'une

augmentation de l'hétérogénéité génétique entre les individus d'une même cohorte de jeunes et d'une diminution concomitante de la variabilité génétique entre colonies voisines.

Le déficit en hétérozygotes observé est dû pour sa part à des accouplements entre individus apparentés et à la faible mobilité des chats. Dans le cas de la colonie de chats errants de CR, nous avons montré que les mâles ne dispersent pas et se reproduisent dans leur colonie de naissance. Ils occupent des domaines vitaux qui chevauchent ceux de plusieurs femelles et notamment de leur mère et de ses filles. Les mâles s'accouplant préférentiellement avec les femelles présentes sur leur domaine vital, des appariements père-fille ont plusieurs fois été observés. Ces accouplements sont d'autant plus nombreux que, contrairement à d'autres espèces (Ralls et al. 1979, Roldan et al. 1998 chez les ongulés), un coût lié à la consanguinité n'a pu être mis en évidence chez le chat domestique (Brown & Brisbin 1983, Randi & Ragni 1991). La fécondité notamment, est la même en milieu rural et urbain alors que seul en milieu urbain les accouplements entre apparentés ont lieu. Elle est également identique dans des populations insulaires de chats harets issus d'un petit nombre de fondateurs (Pascal 1980).

DISCUSSION GENERALE

Le but de ce travail visait à apporter des informations concernant le fonctionnement des populations de chats errants notamment en milieu urbain à forte densité où les informations sont peu nombreuses. Les résultats les plus importants décrivent les patrons de survie des chats dans ce type de milieu, le système d'appariement et les tactiques de reproduction des mâles ainsi que leur succès de reproduction. Nous avons également décrit l'intensité des flux de gènes entre colonies adjacentes de deux villes: Nancy et Lyon.

Principaux résultats

(1) Les patrons de survie apparente adulte sont similaires dans les populations rurales et urbaine avec dans les deux cas une survie des mâles inférieure à celle des femelles. Des différences comportementales ont pour conséquence une sensibilité plus forte des mâles aux principales causes de mortalité que sont les maladies et les accidents lors de la traversée des routes.

(2) La survie juvénile à CR est faible par rapport à la survie adulte et, là encore, la survie juvénile des mâles est inférieure à celle des femelles.

(3) L'utilisation des outils moléculaires confirme les observations comportementales: le système d'appariement de polygynie à faible densité en milieu rural devient de la promiscuité à forte densité en milieu urbain.

(4) Les mâles de bonne qualité phénotypique, âgés de plus de trois ans et dominants, monopolisent l'accès aux femelles à faible densité, alors qu'à forte densité une large proportion des individus, même très jeunes, tente de s'accoupler avec le maximum de femelles au détriment de leur assurance de paternité d'où un fort taux de paternité multiple à CR.

(5) Pour justifier l'absence de corrélation entre la position sociale et le nombre de montes réalisées par les mâles d'une colonie urbaine de chats, Natoli & De Vito (1991) ont émis pour hypothèse l'existence d'une adaptation physiologique des mâles dominants via la compétition spermatique et/ou d'une plus grande expérience, qui leur permettrait d'obtenir un meilleur succès de reproduction malgré un nombre de montes plus faible. Nos résultats montrent que lorsque les femelles sont synchrones, les mâles dominants ne produisent pas plus de jeunes que les mâles de plus faible statut social.

(6) Dans le cas de la colonie urbaine CR, le succès de reproduction des mâles dépend principalement de la distribution spatiale et temporelle des femelles; la position sociale n'étant importante que lorsque les oestrus des femelles ne sont pas synchrones. Certains événements ponctuels, imprévisibles (p.e. désynchronisation des oestrus en relation avec les conditions météorologiques) peuvent avoir des conséquences importantes sur le système d'appariement et la variance du succès de reproduction des mâles une année donnée. Les résultats obtenus sur une seule période de reproduction ou sur une partie de la vie des individus ne sont donc pas obligatoirement représentatifs de la reproduction dans une population (Berard 1999). Il conviendra donc d'estimer la fréquence de ces événements et leurs conséquences sur le nombre de jeunes que produira chaque individu sur l'ensemble de sa vie.

(7) Le faible taux de dispersion des jeunes mâles, le fait qu'ils s'établissent sur le domaine vital de leur mère et que les mâles se reproduisent de façon préférentielle avec les femelles présentes sur leur domaine vital, conduit à des accouplements entre individus apparentés et à un fort déficit en hétérozygotes.

(8) La forte structuration génétique des colonies de chats en milieu urbain, due aux barrières géographiques et sociales, est en partie contrebalancée par un système de reproduction de promiscuité, une durée de vie courte des petites colonies et à des accidents démographiques (épidémies) dans les plus grandes colonies qui assurent un brassage des individus à une échelle locale. Là encore, la fréquence de ces événements reste à définir ainsi que les caractéristiques (sexe, âge, position sociale, relation de parenté, position spatiale dans la population d'origine) et les motivations des individus qui ont quitté leur colonie d'origine pour s'établir dans une nouvelle.

L'étude de la population a CR constitué une partie importante de ce travail. L'analyse en cours des premiers résultats obtenus dans d'autres colonies (notamment italienne) montre que les observations réalisées à CR sont généralisables à l'ensemble des colonies de chats stables de large effectif et de forte densité. Par contre, nous disposons de peu d'information sur les petites colonies de chats. Or celles-ci peuvent représenter une part importante de l'effectif total d'une population de chats dans une ville. En outre, elles peuvent interagir avec les grandes colonies par le biais d'échanges d'individus. Pour déterminer l'importance des mouvements de chats entre colonies, et leurs conséquences génétiques, nous avons choisi d'identifier l'ensemble des petits groupes de chats qui entourent la population de l'hôpital de la Croix-Rousse. Le marquage des individus de chacune des colonies devrait permettre de

déterminer les facteurs proximaux (sexe, âge, rang social,...) et de quantifier la dispersion natale des chats de CR vers ces autres groupes, et donc d'affiner l'estimation de la survie adulte. Il permettra également de mettre en évidence une éventuelle dispersion saisonnière pour la reproduction des mâles qui résident dans le parc de l'hôpital de la Croix-Rousse. Outre la nécessité d'identifier un tel phénomène pour déterminer le succès de reproduction des mâles de CR, il pourrait mettre en évidence des tactiques de reproduction variables selon les caractéristiques physiques et/ou sociales des chats.

Le suivi de la population CR devra également se poursuivre. La diminution du tiers de l'effectif à la suite de l'épidémie de leucose, offre l'opportunité d'étudier l'influence de la taille de groupe sur la stabilité de la colonie ainsi que les conséquences sociales et génétiques de tels événements.

Les relations sociales entre les femelles, les caractéristiques physiques de ces dernières et leurs conséquences sur la fécondité n'ont pas été abordées dans ce manuscrit et n'ont encore fait l'objet d'aucune étude chez le chat domestique. Les données récoltées durant ces années de thèse devraient permettre une meilleure compréhension du rôle de la hiérarchie de dominance chez les femelles à forte densité ainsi que l'étude des effets maternels par exemple sur la masse, la survie, le futur rang social des juvéniles. Ainsi, par exemple, une première analyse préliminaire a mis en évidence une manipulation de la sex-ratio des portées par les femelles. Les femelles en bonne condition mettent au monde plus de mâles que les femelles en moins bonne condition dans la colonie CR.

Des travaux récents ont montré l'existence d'une relation entre le degré d'hétérozygotie d'un individu et différents traits d'histoire de vie. Les données récoltées à CR mais également dans d'autres populations de plus faible densité pourraient être utilisées pour rechercher une corrélation entre le nombre de locus microsatellite hétérozygotes et, par exemple, la taille du chat, sa durée de vie, son rang social qui sont autant de paramètres qui déterminent la fitness de l'individu.

Dans ce travail, nous nous sommes intéressés aux tactiques de reproduction des mâles. Les femelles peuvent néanmoins influencer le succès de reproduction des mâles de façon indirecte, par exemple par le biais de la synchronisation des oestrus à CR, mais également de façon plus directe. Nous avons donc voulu revenir sur le rôle des tactiques de reproduction femelle et notamment sur l'évolution des accouplements avec différents partenaires en milieu urbain qui conduisent au taux de paternité multiple important observé à CR. Nous comparerons également la structure sociale et le système d'appariement observé chez le chat à ceux décrit chez le lion encore considéré par beaucoup d'auteurs comme la seule espèce sociale de félin. Nous comparerons enfin la distribution de l'hétérogénéité génétique observée entre les colonies de chats errants de Nancy et de Lyon à celle rapportée, à une échelle locale, entre différents groupes sociaux de mammifères.

Tactiques de reproduction des femelles: Evolution des accouplements avec différents partenaires chez le chat domestique

Rare chez les mammifères, à l'exception des canidés (Hughes 1998), la monogamie a longtemps été considérée comme un système d'appariement caractéristique des oiseaux (Mock & Fujioka 1990, Birkead & Møller 1992). Néanmoins, McRae & Kovacs (1994) ont montré chez le phoque *Cistophora cristata* que le couple constitué durant l'ensemble de la période de reproduction, ne constitue pas un couple génétiquement monogame: le mâle n'est pas le père du jeune produit. L'utilisation de marqueurs moléculaires a également mis en évidence chez le loup éthiopien *Canis simensis* (Sillero-Zobiri et al. 1996), ou encore chez la marmotte *Marmotta marmotta* (Goosens et al. 1998), différents cas de paternité multiple dans les portées. Dans le cas de populations comportementalement polygynes, la présence de jeunes extra-parentaux a également été décrite pour plusieurs espèces. Travis et al (1995) montrent, à l'aide d'empreinte ADN, que 61% des jeunes sont issus de mâles extra-territoriaux. dans une population des chiens de prairie *Cynomys gunnisoni* caractérisée par un système social de harem.

Ces quelques travaux illustrent la difficulté inhérente à une classification simple des systèmes d'appariement. L'association prolongée d'un mâle et d'une femelle nécessaire, par exemple à l'élevage des jeunes, qui caractérise un système de reproduction monogame, n'est pas toujours synonyme d'accouplements exclusifs entre les deux protagonistes. Les mâles et

les femelles mettent en place différentes tactiques de reproduction alternatives permettant de maximiser leur propre succès de reproduction que les observations comportementales seules ne permettent pas de distinguer. Ainsi, par exemple, les conflits entre mâles pour l'accès aux femelles ont sélectionné des caractères morphologiques, physiologiques et comportementaux susceptibles d'augmenter le succès de reproduction des mâles tout en limitant les confrontations directes entre mâles rivaux. Les tactiques de reproduction des mâles peuvent se heurter néanmoins aux intérêts des femelles (Qvarnström & Forsgren 1998). La séquestration des femelles par les mâles, le harcèlement, l'intimidation ou les accouplements forcés, l'induction de l'avortement ou encore l'infanticide sont autant de tactiques de reproduction qui vont à l'encontre des intérêts reproducteurs des femelles. En outre, ce qui peut être la formation d'un couple de capacité sélective optimale pour un mâle ne le sera pas forcément pour la femelle et inversement (Krebs & Davies 1978). Chez ces dernières ont alors également évolué différentes tactiques de reproduction (Reynolds 1996). Elles peuvent directement influencer le système d'appariement et le succès de reproduction des mâles en exerçant un choix lors des accouplements, en contrôlant la paternité (Gray 1996, Davies et al. 1996, Wagner et al. 1996 chez différentes espèces d'oiseaux), ou encore en sélectionnant plusieurs partenaires génétiques indépendamment du ou des partenaire(s) social(aux) (Reynolds 1996).

La réalisation d'accouplements multiples avec différents partenaires peut cependant s'accompagner de coûts pour la femelle et/ou sa portée: des coûts en terme de temps et d'énergie, de diminution de l'investissement du mâle dans l'élevage des jeunes (Dixon et al. 1994, Burke et al. 1989), d'augmentation des risques de prédation, de blessures mais également de transmission de maladies ou de parasitisme (Lewis 1987). Chez le chat domestique, le mâle mord la nuque de la femelle lors de l'accouplement. Cette morsure constitue un mode de contamination privilégié des femelles par le virus de l'Immunodéficience Féline (Courchamp & Pontier 1984, Courchamp et al. sous presse). La multiplication des accouplements avec différents mâles va donc considérablement augmenter les risques de transmission du virus. En outre, des accouplements multiples avec différents partenaires peut également avoir pour conséquences une augmentation des conflits fœtaux-maternels. En cas de paternité multiple, les fœtus doivent se partager les ressources maternelles limitées. Cette compétition pourrait être responsable d'une diminution de la taille de portée.

Ces coûts peuvent être largement contrebalancés par des bénéfices et expliquer l'évolution d'un tel comportement, très répandu dans le monde animal (Birkead & Møller

1992 chez les oiseaux, Clutton-Brock 1989 chez les mammifères, Eberhard 1991 chez les insectes, Turner 1993 chez les poissons). Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer la recherche de paternité multiple par les femelles. Dans le cas du chat, des bénéfices matériels immédiats sous forme par exemple de présents nuptiaux (Thornill & Alcock 1983) et d'une augmentation de l'investissement du mâle dans l'élevage des jeunes (Davies & Houston 1986) peuvent être écartés. Le taux de paternité multiple important, par contre, limite probablement l'infanticide par les mâles (voir Brooker et al. 1990). Nous n'avons jamais observé un tel comportement à CR. L'infanticide semble rare dans les populations urbaines (Pontier 1993) alors qu'il est fréquent dans les populations de félins sauvages (Schaller 1967 chez le tigre *Panthera tigris*, Caro & Borgerhoff-Mulder 1989 chez le lion *Panthera leo*, Bailey 1993 chez le léopard *Panthera pardus jarvis* dans Ebensperger 1998) ou présent dans les populations de chats domestiques à faible densité (Macdonald et al. 1987, Pontier & Natoli 1999). La recherche d'accouplements avec plusieurs partenaires, chez cette espèce où l'ovulation est induite et où plusieurs cas de superfétation ont été décrits, pourrait également avoir évolué pour stimuler la reproduction (voir également Dewsbury 1984) et obtenir l'assurance pour la femelle d'avoir l'ensemble de ses ovules fertilisés (voir également Levitan & Petersen 1995).

D'autres hypothèses évolutives ont été émises. Les accouplements avec différents partenaires pourraient également augmenter la variabilité génétique des jeunes d'une même portée diminuant ainsi la compétition intra-portée (Ridley 1993) et limiter la consanguinité (Brooker et al. 1990, Anzenberger 1992). Ils pourraient permettre à la femelle de tester la « qualité » des mâles via la compétition spermatique (Parker 1970) ou la capacité des mâles à réaliser plusieurs accouplements ceux-ci représentant un coût pour eux (Eaton 1978 chez les félidés, Dewsbury 1982).

Ces différentes hypothèses, non exclusives, restent encore à être démontrées en conditions naturelles (Reynolds 1996). D'autant plus que la paternité multiple n'est pas forcément une réponse comportementale adaptative des femelles. Dans le cas des populations de chats errants, les femelles ne semblent pas capables de choisir leur(s) partenaire(s) (Natoli et al. sous presse). Les tactiques de reproduction des femelles ont cependant peu été étudiées chez cette espèce. Dans les populations de forte densité, au-delà de trois prétendants, les femelles acceptent de s'accoupler avec tous les mâles (Natoli et al. sous presse). Ce comportement limite probablement le coût lié au harcèlement des mâles très important dans le cas de la population CR même si, de façon secondaire, il peut également assurer la fécondation de l'ensemble des ovules et limiter l'infanticide.

Les systèmes de reproduction se révèlent donc bien plus complexes que la description qu'en font Emlen & Oring (1977) sur la base d'observations comportementales seules. Le système d'appariement ne résulte pas seulement de la compétition intra-sexuelle entre mâles. Les femelles jouent un rôle plus actif que ce que l'on a longtemps pensé. Ces deux formes de sélection sexuelle influencent de la même façon les capacités compétitrices des mâles et leur succès de reproduction. Elles ne sont pas exclusives (Cox & Le Boeuf 1977) et il est difficile de discerner leur part respective dans l'évolution des systèmes d'appariement (Clutton-Brock et al. 1982). Le système d'appariement et le succès de reproduction des individus dépendent ainsi d'un ensemble d'interactions complexes de variables et d'intérêts. Ces variables sont autant des paramètres démographiques (p.e. sex-ratio, structure d'âge), environnementaux (degré de fragmentation de l'habitat et conséquence sur la répartition spatiale des femelles), physiologiques (p.e. cycle des femelles, synchronisation de la reproduction, spermatogenèse) et comportementaux (p.e. choix du partenaire, copulations multiples) que les observations comportementales seules sont incapables de décrire.

Structure sociale et système d'appariement chez le lion et le chat: un scénario d'évolution de la socialité pour le chat domestique.

La famille des Felidae est composée approximativement de 37 espèces différentes parmi lesquelles 36 (c'est-à-dire toutes à l'exception du chat) sont présentes sur la liste des espèces menacées ou en voie de disparition (Collier & O'Brien 1985). Le chat occupe donc une place toute à fait particulière au sein de cette famille, notamment en raison de son statut d'animal domestique.

Les félins sont solitaires et territoriaux (Packer 1986, Sandell 1989). Le mode de vie souvent nocturne, la densité de la végétation dans certains cas, la dispersion des sources de nourriture et les techniques de chasse particulières reposant sur une approche et une course brève permettant la capture de proies de relativement grande taille, n'a pas favorisé le développement de groupes sociaux structurés ou hiérarchisés. Les femelles occupent des aires plus ou moins exclusives en fonction de la disponibilité des espèces proies vis-à-vis des autres femelles alors que le domaine vital des mâles, plus grand, englobe celui de plusieurs femelles mais est peu ou pas chevauchant avec celui des mâles voisins. Les interactions entre deux individus sont rares et uniquement entre une mère et ses jeunes en bas-âge ou entre un mâle et

une femelle au moment de la reproduction. (Mitzutani & Jewel 1998 chez le léopard *P. pardus*, Schaller & Crawshaw 1980 chez le jaguar *P. onca*, Corbett 1979 chez le chat sauvage européen *Felis silvestris*).

Bien que solitaire ne veuille pas dire asociale, seuls les lions (*Panthera leo*) (Schaller 1972), le chat domestique (Natoli 1985 a, b, Natoli & de Vito 1991), et dans une moindre mesure, les guépards (*Acynonyx jubatus*) (Schaller 1972, Caro 1994) forment parfois, de façon plus ou moins permanente, des groupes d'individus. Ces trois espèces présentent ainsi une grande variété de structures sociales. Eloff (1973) observe par exemple des couples monogames de lions qui occupent et dominent un des rares points d'eau dans le sud-ouest du désert du Kalahari alors que les lions des plaines de Tanzani forment des troupes de plus de 10 individus (Schaller 1972, Bertram 1975). Néanmoins, seul chez le lion semblent avoir évolué des comportements de coopération complexes et une forte cohésion du groupe aussi bien chez les femelles (élevage en commun des jeunes) que chez les mâles (formation de coalition pour l'acquisition d'une troupe de femelles et la défense du territoire).

Il existe des similitudes entre les troupes de lions et les colonies de chats. Les différences sont également nombreuses. Les effectifs de chats et les densités locales sont beaucoup plus importantes que ceux des lions du fait de la différence de régime et du mode d'acquisition de la nourriture. Une troupe de lions est classiquement constituée de 2 à 9 lionnes apparentées (entre 1 et 18) qui occupent et défendent un territoire, de leurs jeunes et d'une coalition de 2 à 6 mâles (entre 1 et 9) venus d'une ou plusieurs troupes différentes (Schaller 1972, Bertram 1975, Packer et al. 1991). La taille des groupes de lions ne dépend pas directement de l'abondance de la nourriture (van Orsdol et al. 1985), même si cette dernière affecte la densité. Les relations entre les lions mâles d'une même coalition sont beaucoup plus étroites que celles observées au sein des groupes multi-mâles de chats domestiques. De ces relations vont dépendre les capacités des mâles à assurer et à conserver la dominance d'un groupe de femelles. Les coalitions de mâles sont constituées d'individus apparentés, souvent des frères chassés de leur troupe d'origine à l'arrivée de nouveaux mâles ou lorsqu'ils atteignent l'âge de 4 ans (Packer et al. 1991, Hanby & Bygott 1987), auxquels s'ajoutent des mâles solitaires généralement du même âge (Packer & Pusey 1982). La compétition entre mâles est forte et une même coalition de mâles ne parvient que très rarement à contrôler l'accès à une troupe de femelle durant plus de trois ans. Ils ne produisent le plus souvent qu'une seule cohorte de jeunes (Packer et al. 1991). Lorsqu'une nouvelle coalition de mâles chasse une plus ancienne, elle tue les jeunes encore dépendants des femelles. Celles-ci entrent alors rapidement en oestrus et s'accouplent avec les nouveaux

mâles dominants. Bien que le faible taux d'immigrants laisse supposer que les chats d'une même colonie défendent en commun l'accès de leur site aux individus étrangers, des comportements de coopération aussi complexes que ceux observés chez les lions n'ont jamais été décrits chez les mâles dans les colonies de chats en milieu urbain.

Afin de limiter la compétition entre les mâles déjà très forte entre coalitions, l'absence de dominance comportementale et le partage de la reproduction entre l'ensemble des membres d'une coalition a évolué, favorisés par l'apparementement des mâles d'une même coalition et par les stratégies de reproduction des femelles. Bertram (1975) a en effet émis l'hypothèse que l'inefficacité des accouplements (jusqu'à 1500 accouplements pour produire un jeune) et la synchronisation des oestrus constituent une stratégie de reproduction des femelles pour réduire la compétition entre les mâles de la troupe. Les femelles bénéficient d'une faible compétition entre les mâles qui réservent alors leur énergie à la défense de l'ensemble de la troupe et notamment des jeunes. Le taux de paternité multiple est néanmoins peu élevé: Packer et al. (1991), n'ont noté qu'un cas sur 24 portées dans une troupe de lion du Serengeti. Le même mâle reste à proximité de la femelle pendant les 2 à 4 jours que durera son oestrus et réalisera l'ensemble des copulations sans qu'un autre membre de la coalition ne vienne le déranger. En général, alors que les petites coalitions de moins de trois mâles sont constituées d'individus non apparementés entre lesquels le partage de la reproduction est équitable, la variance du succès de reproduction des mâles des coalitions larges est plus importante, certains mâles se reproduisant plus que d'autres, le nombre de mâles pouvant excéder celui des femelles réceptives (Packer et al. 1991) et certains mâles étant alors capables de courtiser un plus grand nombre de femelles (Packer, communication personnelle dans Natoli & De Vito 1991). Dans les grandes coalitions, les résultats obtenus concordent avec le modèle de valeur sélective inclusive de Hamilton (1964a, b): les mâles sacrifient une partie de leur succès de reproduction si celui d'individus apparementés augmente. Les gains de valeur sélective directe des lions non-apparementés dans les petites coalitions (notamment l'accès à un territoire et aux femelles qu'il comporte), peut contrebalancer le partage de la reproduction.

La cohésion entre individus d'un même groupe social chez le chat domestique est plus faible que celle observée chez le lion. Mais si la vie en groupe a évolué très tôt chez le lion en réponse à la nécessité de chasser des proies de plus grande taille (Schaller 1972) et s'est ensuite maintenue du fait d'autres avantages comme la défense de l'accès à un territoire et, pour les mâles, la défense de l'accès aux partenaires sexuels qui y réside (Eaton 1979, Packer et al. 1991), chez le chat, il s'agit d'un besoin récent. La vie en groupe chez le chat domestique est

probablement apparue comme la seule alternative possible pour exploiter des ressources, notamment alimentaires, abondantes mais agrégées en milieu urbain. L'évolution de la socialité chez cette espèce semble liée à la fragmentation du milieu sous l'action des activités humaines.

Afin de limiter les coûts liés au partage des ressources en milieu urbain, les chats les moins agressifs ont été sélectionnés. Ainsi, les chats porteurs des allèles de coloration du pelage non-agouti et marbré sont-ils plus nombreux en milieu urbain alors que les chats porteurs de l'allèle orange sont plus rares (Pontier et al. 1995). La nécessité de vivre en groupe a probablement également sélectionné les individus caractérisés par une plus grande plasticité comportementale. Nous avons vu que les mâles dominants sont capables d'adapter leur tactique de reproduction en fonction des contraintes locales. Lorsque les femelles sont synchrones, ils tentent de s'accoupler avec un maximum de femelles. Lorsque les oestrus sont asynchrones, ils passent plus de temps avec chacune des femelles. Il est probable que dans les deux cas les mâles adoptent la meilleure tactique. Dans tous les cas, les mâles ne monopolisent pas de manière agressive l'accès aux partenaires sexuels et tous les mâles quels que soient leur âge ou leur rang social, ont la possibilité de s'accoupler avec les femelles. De façon similaire à ce que l'on observe chez le lion, le partage de la reproduction a pu évoluer pour limiter la compétition entre les mâles dominants de la colonie et retarder la dispersion des jeunes. Ces derniers, apparentés aux mâles dominants, vont s'installer dans la population, occuper un espace qui sinon serait vacant et participer à la défense du site colonisé. La défense en commun du site, même s'il s'agit probablement d'une conséquence de l'évolution du partage de la reproduction entre les mâles, peut jouer un rôle important dans le maintien de ce comportement. La valeur sélective des mâles dominants sera plus importante si ce sont les juvéniles de la population, en principe apparentés, qui se reproduisent plutôt que des immigrants.

A l'origine, l'organisation sociale du chat domestique était probablement identique à celle observée de nos jours chez différentes espèces de petits félins sauvages mais également chez le chat domestique dans certains milieux, notamment insulaire (p.e. îles Kerguelen), où les activités humaines sont inexistantes ou réduites (Derenne 1976, Pascal 1980). La seule structure sociale est constituée de la femelle qui élève seule ses jeunes, et la famille se désunit lorsque ceux-ci, devenus capables d'assurer leur maintien, entrent en compétition avec leur mère pour l'accès à la nourriture (Provost et al. 1973, Berrie 1973 chez le lynx *Lynx rufus*,

Muckenhirn & Eisenberg 1973 chez le léopard, Hornocker 1970 chez le puma *Puma concolor*).

Le développement des techniques pastorales a probablement eu pour conséquence une agrégation des ressources alimentaires (sous la forme de rongeurs attirés notamment par le stockage du produit des cultures), mais également des abris disponibles pour élever les jeunes et a conduit à une diminution de la compétition pour la nourriture entre la femelle et ses jeunes. Cette diminution de la compétition a pu conduire à un retard de la dispersion des jeunes et à la formation de groupes d'individus. Ces groupes sont composés essentiellement de femelles apparentées, car la compétition pour la reproduction entre mâles reste importante et le mâle résident va chasser les mâles juvéniles lorsque ceux-ci seront en âge de se reproduire. Cette organisation sociale est celle décrite pour les chats domestiques qui résident en milieu rural dans des fermes (Liberg 1981).

Un pas plus important vers la socialité a ensuite été franchi avec l'apparition des grandes cités humaines. Les chats se sont regroupés pour exploiter des ressources encore plus agrégées qu'en milieu rural qu'ils sont contraints de partager pour survivre dans ce milieu tout à fait particulier. L'abondance locale des ressources (aliments et abris), est responsable d'une diminution de la compétition entre femelles et la distribution spatiale des ressources n'est plus économiquement défendable par un ou quelques individus. Des groupes stables multi-mâles multi-femelles vont alors se former. Chaque individu devant tolérer ses conspécifiques, la vie en groupe va sélectionner les individus les moins agressifs (notamment les chats porteurs des allèles *a* ou *t^b*) et la fréquence des comportements conflictuels va décroître, aidé par la mise en place d'une hiérarchie de dominance. Néanmoins, bien que des comportements de coopération comme l'élevage en commun des jeunes entre femelles apparentées ou la défense en commun du site contre les chats étrangers ont été décrits, les colonies de chats ne sont pas caractérisées par des comportements hautement ritualisés et altruistes comme c'est le cas dans d'autres espèces typiquement sociales (p.e. Armitage 1999 chez la marmotte). Les interactions sociales sont très peu nombreuses et, à l'exception de femelles apparentées, les chats essaient le plus souvent d'éviter leurs congénères.

Les mécanismes qui ont conduit à la formation des groupes et à l'apparition de comportement de coopération qui permettent le partage des ressources disponibles ne sont pas connus chez le chat domestique. Les mécanismes responsables de l'évolution de la socialité ont souvent été associés à l'augmentation du coefficient de parenté entre membres d'un groupe (Hamilton 1964 a, b). Les pressions de sélection dues à la dépression de consanguinité sont alors supposées être responsables de l'évolution d'un ensemble de mécanismes permettant

d'éviter les accouplements entre individus fortement apparentés (Shields 1993). Un comportement philopatric des femelles et une dispersion des mâles associé à un système d'appariement polygyne, fréquent chez les mammifères sociaux (Pusey 1987, Greenwood 1980) pourraient permettre l'évolution de comportements sociaux tout en limitant les coûts éventuels liés aux accouplements entre apparentés (Chesser 1991a). Chez d'autres espèces, caractérisées par un faible taux de dispersion, des accouplements avec des partenaires autres que le ou les partenaires sociaux, permettent également de réduire la consanguinité (Brooker et al. 1990). Les animaux sont également capables de reconnaître les individus qui leur sont apparentés et évitent de s'accoupler avec ces derniers (Hoogland 1992 chez le chien de prairie). Enfin, le retard de l'acquisition de la maturité sexuelle ou même la suppression des capacités reproductives de certains membres d'un groupe social permettent de réduire le coût lié aux accouplements entre individus apparentés (Hanby & Bygott 1987 chez le lion).

De tels mécanismes ne sont pas présents dans les colonies de chats urbains. Le système d'appariement de promiscuité et le faible taux de dispersion des deux sexes n'est pas associé à un évitement des accouplements entre apparentés ou à un retard de la reproduction. Les mâles restent sur leur site de naissance et peuvent s'accoupler avec des femelles apparentées dès leur maturité sexuelle. Il en résulte un fort déficit en hétérozygotes au sein des colonies de chats errants. L'évolution des comportements sociaux complexes observés (élevage des jeunes ou encore défense du site en commun), ainsi que la tolérance des conspécifiques et la stabilité des groupes, pourraient donc avoir pour origine des accouplements entre individus apparentés. Ces derniers, liés au coût probablement très élevé de la dispersion dans ces conditions environnementales, conduisent ainsi à une augmentation de la consanguinité au sein des membres de la colonie de chats. Ceci d'autant plus que le coût lié à la consanguinité est faible chez cette espèce (Brown & Brisbin 1983, Randi & Ragni 1991, Pontier 1993). En outre, lorsque la consanguinité est persistante, comme ce peut-être le cas dans certaines grandes colonies établies dans des parcs, des hôpitaux ou des cimetières, la dépression de consanguinité peut devenir moins sévère du fait de la disparition, même incomplète, des allèles récessifs délétères (Frankham 1996, Barrett & Charlesworth 1991).

Conséquences génétiques de la structure sociale des populations de mammifères

Outre le chat, d'autres travaux empiriques ont étudié l'influence de l'organisation sociale et des tactiques de reproduction sur la structuration génétique des populations de mammifères (Tableau 26). L'analyse comparative des résultats de cet ensemble de travaux est néanmoins soumise à caution du fait de la diversité des techniques moléculaires employées (essentiellement des allozymes dont le pouvoir de résolution est faible), de la définition et de l'identification des groupes sociaux. Toutefois, elle permet d'illustrer l'importance de la structure sociale, du système d'appariement et de la formation des nouveaux groupes sociaux dans la distribution et l'intensité de la variabilité génétique dans les populations de mammifères sociaux étudiés.

Les valeurs de *Fis* estimées sont généralement faibles et pour la plupart négatives ou proches de 0, à l'exception de la population de chien de prairie étudiée par Chesser (1983): *Fis*=0.11, du macaque à longue queue *Macaca fascicularis* étudié par Kawamoto et al. (1982): *Fis*=0.09 et *Thomomys bottae* (Patton & Feder 1981): *Fis*=0.14, et de nos colonies de chats errants: *Fis*=0.12. Un patron de dispersion biaisé en faveur d'un sexe est caractéristique de toutes les espèces pour lesquelles un *Fis* négatif a été obtenu à l'exception de l'étude de Girman et al. (1997) sur le lycaon. Bien que ceci pourrait confirmer l'absence d'une forte consanguinité dans les populations de mammifères, Chesser (1991a, b) a montré qu'un niveau de consanguinité très important est requis pour obtenir un *Fis* positif. Ainsi par exemple, Neel & Ward (1972) rapportent un *Fis* de -0.008 et -0.007 dans deux populations humaines pourtant caractérisées par de nombreux accouplements entre cousins. En outre, un *Fis* positif peut simplement traduire l'existence d'un système d'appariement non aléatoire et n'implique pas forcément la réalisation d'accouplements entre animaux très apparentés. Chez le chat domestique, la distribution du succès de reproduction des mâles n'est pas très éloignée d'une distribution de poisson, et le *Fis* est principalement dû à la réalisation d'accouplements entre individus apparentés. Les valeurs de *Fis* obtenues chez le macaque à longue queue sont également élevées (0.09, Kawamoto et al. 1982). Néanmoins, contrairement aux chats, elles traduisent l'existence d'une sous-structuration du groupe social: le mâle dominant s'accouple avec les lignées de femelles dominantes alors que le mâle beta, qui engendre 10 à 50% des jeunes s'accouplent plutôt avec les lignées de femelles de plus faible position sociale.

Dans la plupart des cas, une différenciation génétique significative entre les différents groupes sociaux a été obtenue. Les valeurs de *Fst* rapportées varient de 0.006 au sein d'une population de macaques japonais *Macaca fuscata* (Nozawa et al. 1982) à 0.227 entre coteries de chiens de prairie *Cynomys ludovicianus* (Chesser 1983). Elles varient de façon importante pour un même taxon [p.e. 0.07 entre colonies de marmotte *Marmota flaviventris* (Schwartz & Armitage 1980) et 0.227 chez *Cynomys ludovicianus* (Chesser 1983)], et, à l'exception de quelques travaux (Chesser 1983, Dobson et al. 1997, 1998 chez *Cynomys ludovicianus*, Pope 1992, 1998 *Alouatta seniculus* et dans nos populations urbaines de chats domestiques), sont généralement inférieures à 0.10. Bien que généralement faible, la différenciation génétique observée entre groupes sociaux adjacents peut être plus importante que celle estimée entre populations (Chesser 1983 chez *Cynomys ludovicianus*, Bowen 1982 chez *Microtus californicus*, Dracoli et al 1983 chez *Cercopithecus aethiops*, Melnick et al. 1986 chez *Macaca mulatta*, Pope 1992 chez *Alouatta seniculus*), confirmant l'importance évolutive potentielle de la variabilité des systèmes d'appariement, des patrons de dispersion mais également du mode de formation des nouvelles colonies chez les mammifères.

La chauve-souris *Phyllostomus hastatus* est caractérisée par un système de reproduction fortement polygyne: un seul mâle défend un harem comprenant en moyenne 18 femelles sur une période d'au moins trois saisons de reproduction (McCracken 1987). Bien que le mâle monopolise la reproduction dans chaque groupe, McCracken & Bradbury (1981) n'ont pas observé de structuration génétique entre les 9 harems étudiés. Une structure sociale et un système de reproduction comparable sont également observés chez le singe hurleur (*Alouatta seniculus*). Chez cette espèce, où un mâle monopolise l'accès à une troupe de deux à quatre femelles pendant une période d'en moyenne 7.5 ans, Pope (1992) rapporte un *Fst* variant de 0.14 à 0.23 entre les différentes troupes de différentes localités. Tout comme chez *Phyllostomus hastatus*, les mâles juvéniles dispersent lorsqu'ils atteignent l'âge de se reproduire. Par contre, si chez la chauve-souris, mâles et femelles dispersent, dans le cas du singe hurleur, 33% des femelles sont recrutées dans la troupe d'origine. Un degré de philopatrie des femelles, même modéré, va, chez le singe hurleur, renforcer les effets d'un système d'appariement de polygynie pour entraîner une forte différenciation génétique entre groupes adjacents. Au contraire, chez la chauve-souris, la dispersion des deux sexes entre colonies voisines va limiter l'importance du système d'appariement et réduire la différenciation génétique entre les colonies. La capacité d'un mâle à monopoliser un groupe de femelles a pour conséquence une forte corrélation génétique entre les jeunes d'une même cohorte dans chaque groupe. Celle-ci sera d'autant plus forte que les femelles sont

apparentées et donc philopatrices. Un degré de polygynie important associé à une proportion de femelles philopatrices élevée sont responsables d'une forte homogénéité génétique entre jeunes d'une même cohorte et d'une augmentation de la variabilité génétique concomitante au niveau de la population. Une forte philopatrie des femelles devrait donc promouvoir une plus forte structuration génétique entre groupes sociaux. A l'opposé, la présence de plusieurs matrilinees dans une même colonie et le partage de la reproduction entre plusieurs mâles devrait avoir pour conséquence une diminution de l'intensité de la différenciation génétique entre les groupes sociaux. Ces prédictions peuvent être illustrées par différents exemples.

La marmotte *Marmotta flaviventris* forme des colonies constituées d'un mâle territorial et de une à 5 femelles. De façon similaire, le chien de prairie forme des groupes constitués d'un mâle et deux à trois femelles adultes. L'absence de dispersion des femelles chez le chien de prairie est alors responsable d'une forte structuration génétique entre les différents groupes sociaux (0.17 pour Dobson et al. 1997, 0.23 pour Chesser 1983) alors que la dispersion de la moitié des femelles chez la marmotte conduit à un plus faible degré de différenciation génétique (0.07 pour Schwartz & Armitage 1980).

Les macaques à longue queue *Macaca fascicularis* ont un système social comparable à celui des singes hurleurs étudiés par Pope (1992, 1998). Scheffrahn & de Ruiter (1994) obtiennent pourtant un *Fst* de moins de 5% et une valeur de *Fis* positive pour 7 groupes sociaux adjacents. Contrairement aux troupes étudiées par Pope (1992, 1998), le mâle alpha chez le macaque à longue queue partage la reproduction avec le mâle beta qui réalise 20% des accouplements

Enfin, l'intensité de la distribution de la variabilité génétique va dépendre du mode de formation de nouvelles colonies et de la fréquence de ces événements (Pope 1998). Chez le chat domestique les nouvelles colonies se forment à partir d'un pool de chats d'origines diverses. La fréquence de ces événements est importante dans le cas des petites colonies mais faible dans le cas des populations d'effectif important. Ainsi observe-t-on un déficit en hétérozygotes plus important dans les colonies de grande taille que dans les petites. Pope (1998) obtient un résultat similaire. Les colonies de singes hurleurs se forment à partir de l'association d'immigrants solitaires des deux sexes. Les corrélations génétiques au sein des nouvelles troupes vont ensuite augmenter d'une génération à la suivante du fait de la philopatrie d'une partie des femelles. Ce mode de formation des colonies se traduit à une forte structuration génétique entre colonies établies de longue date, modulée par la formation et la disparition des plus petites unités sociales adjacentes.

Tableau 26: Mesure de la différenciation génétique à l'intérieur et entre groupes sociaux d'unités sociales dans des populations de mammifères (d'après van Staaden 1995 et Storz 1999).

Taxon	Fst	Fis	Références
Rongeurs			
<i>Mamotta flavertris</i>	0.07	-0.09	Schwartz & Armitage 1980
<i>Cynomys ludovicianus</i>	0.23	0.11	Chesser 1983
	0.17	-0.21	Dobson et al. 1997
<i>Thomomys bottae</i>	0.07	0.14	Patton & Feder 1981
<i>Spermophilus richardsonii</i>	0.05	-0.40	Van Staaden et al. 1994
Carnivores			
<i>Lycaon pictus</i>		-0.02	Girman et al. 1997
<i>Felis catus</i>	0.10	0.12	Cette étude
Chiroptères			
<i>Phyllostomus hastatus</i>	0.03		McCraken & Bradbury 1977, 1981
<i>Saccopteryx bilineata</i>	0.06		McCraken 1987
<i>Desmodus rotundus</i>	0.05		Wilkinson 1985
Primates			
<i>Cercopithecus aethiops</i>	0.06		Turner 1981
	0.08		Dracopoli et al. 1983
<i>Macaca fascicularis</i>	0.02	0.09	Kawamoto 1996
	0.05	0.02	Scheffrahn & de Ruiter 1994
<i>Macaca maura</i>	0.07		Kawamoto 1996
<i>Macaca fuscata</i>	0.01		Nozawa et al. 1982
<i>Macaca mulatta</i>	0.04	-0.09	Melnick et al. 1984
<i>Macaca sinica</i>	0.04		Shotake et al. 1991
<i>Papio hamadryas</i>	0.05	0.07	Rogers 1989
<i>Theropithecus gelada</i>	0.04		Shotake & Nozawa 1984
<i>Alouatta seniculus</i>	0.09	-0.07	Pope 1992, 1998
	0.23	-0.34	
<i>Homo sapiens</i>	0.04	-0.01	Neel & Ward 1972
	0.06	-0.01	
Artiodactyles			
<i>Odocoileus virginianus</i>	0.12	-0.25	Mathews & Porter 1993
<i>Ovis gmelini</i>	0.04	-0.05	Petit et al. 1997

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

A

- Adams N. & Boice R. 1989. Development of dominance in domestic rats in laboratory and semi-natural environments. *Behav. Proc.* 19: 127-142.
- Alexander R.D., Hoogland J.L., Howard R.D., Noonan K.M., Sherman P.W. 1979. Sexual dimorphism and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates, and humans. In: *Evolutionary biology and human social behaviour: An anthropological perspective*, eds. N.A. Chagnon and W. N. Irons. Scituate, Duxbury Press, pp 402-435.
- Allan J., Putt W., Fisher R.A. 1981. An investigation of the products of 23 gene loci in the domestic cat (*Felis catus*). *Anim. Blood Grps. Biochem. Genet.* 12: 267-269.
- Altman J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Altman S.A. 1962. A field study of the sociobiology of rhesus monkeys (*Macaca mulata*). *Ann. New York Acad. Sci.* 102: 338-345.
- Anzenberger G. 1992. Monogamous social systems and paternity in primates. In: *Paternity in primates: Genetic tests and theories*, eds. R.D. Martin, A.F. Dixson, J. Wickingse. Karger, Basel, Switzerland, pp 203-224.
- Apollonio M., Festa-Bianchet M., Mari F., Mattioli S., Sarno S. 1992. To Ick or not to Ick: mating strategies of male fallow deer. *Behav. Ecol.* 3: 25-31.
- Apps P.J. 1983. Aspects of the ecology of the feral cat at Dassen Island. *S. Afr. J. Wildl. Res.* 18: 393-399.
- Arcese P. & Smith J.N.M. 1985. Phenotypic correlates and ecological consequences of dominance in song sparrows. *J. Anim. Ecol.* 54: 817-830.
- Asdell S.A. 1964. *Patterns of Mammalian Reproduction*. 2nd edn, New York, Cornell University Press.
- Auer L. & Bell K. 1981. Phosphohexose isomerase polymorphism in the domestic cat. *Anim. Blood Grps. Biochem. Genet.* 12: 89-94.
- Avise J.C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. Chapman & Hall, New York.

B

- Bailey T.N. 1993. *The African Leopard: Ecology and Behavior of a Solitary Felid*. Columbia University Press, Ithaca, New York.
- Barett S.C.H. & Charlesworth D. 1991. Effects of a change in the level of inbreeding on the genetic load. *Nature* 352: 522-524.
- Barnard C.J. & Brown C.A.J. 1982. The effects of prior residence, competitive ability, and food availability on the outcome of interactions between shrews (*Sorex araneus* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 307-312.
- Barnett S.A. 1955. Competition among wild rats. *Nature* 175: 126-127
- Baron A., Stewart C.N., Warren J.M. 1957. Patterns of social interaction in cats (*Felis domestica*). *Behaviour* 11: 56-66.
- Barratt D.G. 1997. Predation by house cat (*Felis catus* L.), in Canberra, Australia. 1. Prey composition and preference. *Wildl Res.* 24: 263-277.
- Baubet E. 1998. Biologie du sanglier de montagne: biodémographie, occupation de l'espace et régime alimentaire. Thèse de Doctorat. Université Claude Bernard, Lyon I, 281p.
- Bauer K.A. & Hearn J.P. 1994. Patterns of paternity in relation to male social rank in the stump-tail macaque, *Macaca arctoides*. *Behaviour* 129: 149-176.
- Bayly C.P. 1976. Observation on the food of the feral cat (*Felis catus*) in an arid environment. *S. Aust. Nat.* 51: 22-24.
- Beaugrand J., Goulet C., Payette D. 1991. Outcome of dyadic conflict in male green swordtail fish, *Xiphophorus helleri*: effects of body size and prior dominance. *Anim. Behav.* 41: 417-424.
- Beaver B.V. 1977. Mating behaviour in the cat. *Vet. Clin. N. Am.* 7: 729-733.
- Beaver B.V. 1992. Male feline sexual behaviour. In: *Feline Behaviour: a guide for veterinarians*, W.B. Saunders Company, Philadelphia, pp 121-139.
- Belkhir K., Borsa P., Goudet J., Bonhomme F. 1996. *Genetix, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations*. Laboratoire Génome et Populations. CNRS UPR 9060, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Bell D. J. 1983. Mate choice in the European rabbit. In: *Mate choice*, ed P. Bateson. Cambridge University Press, Cambridge, pp 211-223.
- Berard J. 1999. Four-year study of the association between male dominance rank, residency status, and reproductive activity in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Primates* 40: 149-175.

- Berard J.D., Nurnberg P., Epplen J.T. Schimdke J. 1993. Male rank, reproductive behavior and reproductive success in free-ranging rhesus macaques. *Primates* 24: 481-489.
- Bercovitch F.B. 1986. Male rank and reproductive activity in savannah baboons. *Int. J. Primatol.* 7:533-550.
- Bercovitch F.B. 1989. Body size, sperm competition, and determinants of reproductive success in male savanna baboons. *Evolution* 43: 1507-1521.
- Bercovitch F.B. & Nurnberg P. 1997. Genetic determination of paternity and variation in male reproductive success in two populations of rhesus macaques. *Electrophoresis* 18: 1701-1705.
- Berdoy M., Smith P., Macdonald D.W. 1995. Stability of social status in wild rats: Age and the role of settled dominance. *Behaviour* 132: 193-212.
- Berglund A., Bissazza A. Pilastro A. 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biol. J. Linn. Soc.* 58: 385-399.
- Bernstein I.S. 1976. Dominance, aggression and reproduction in primate societies. *J. Theor. Biol.* 60: 459-472.
- Bernstein I.S. 1981. Dominance: the baby and the bathwater. *Behavioural Brain Science* 3: 419-458
- Berrie P.M. 1973. Ecology and status of the lynx in interior Alaska. In: *The world's cats*, ed. R.L. Eaton. World Wildl. Safari, Winston, Oregon, pp 4-411 .
- Bertram B.C.R. 1975. Social factors influencing reproduction in lions. *J. Zool. Lond.* 177: 463-482.
- Birkead, T.R., Møller A.P. 1992. *Sperm Competition in Birds*. Academic Press, New York.
- Blumenberg B. 1977. Genetic difference and selection in domestic cat populations of the United Kingdom and former British colonies. *Theor. Appl. Genet.* 49 : 243-247.
- Bohonak A. J. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *The Quarterly Review of Biology* 74: 21-45.
- Boice R. 1969. Dominance and survival in stressed wild and domesticated populations. *Proc. Am. Psychol. Ass.* 77t Ann. Conv.: 187-188.
- Bossart J.L. & Pashley Prowell D. 1998. Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons and new directions. *Trends Ecol. Evol.* 13: 202-205
- Bosse Ph., Chaffaux S. & Kretz C. 1990. Elements de maitrise de la physiologie sexuelle chez le chat domestique en vue d'améliorer sa reproduction. *Rec. Méd. Vét.* 166: 573-591.
- Bowen B.S. 1982. Temporal dynamics of microgeographic structure of genetic variation in *Microtus californicus*. *Journal of Mammalogy* 63: 625-638.
- Bradbury J.W. & Vehercamp S.L. 1977. Social organization and foraging in emballonurid bats. III. Mating systems. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 19-29.
- Brain P.F. 1981. The concept of dominance also has problems in studies of rodents. *Behav. and Brain Sci.* 4: 434-435.
- Britton-Davidian J., Nadiou J.H., Croset H., Thaler L. 1989. Genetic differentiation and origin of Robertsonian populations of the house mouse (*Mus musculus domesticus*). *Genet. Res.* 53 : 29-44.
- Brooker M G., Rowley I., Adams M., Baverstock P R. 1990. Promiscuity: an inbreeding avoidance mechanism in a socially monogamous species. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26: 191-199.
- Brown C.J. & Brisbin I.L. 1983. Genetic analysis of pariah cat populations from the south-eastern United States. *J. Hered.* 74: 244-348
- Brown J.L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin* 76: 160-169.
- Brown J.L. & Orians G.H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 239-262.
- Brown P.S., Humm R.D., Fischer R.B. 1988. The influence of a male's dominance status on female choice in Syrian hamsters. *Horm. Behav.* 22: 143-149.
- Burke T., Davies N., Bruford M.W., Hatchwell B.J. 1989. Parental care and mating behaviour of polyandrous dunnocks *Prunella modularis* related to paternity by DNA fingerprinting. *Nature* 338: 249-251.
- Burnham K.P. & Anderson D.R. 1992. Data-based selection of an appropriate biological model: the key to modern data analysis. In: *Wildlife 2001: populations*, eds. D.R. McCullough, R.H. Barrett. Elsevier Applied Science, London, New-York, pp 16-30.
- Burnham K.P., Anderson D.R., White G.C., Brownie C., Pollock K.H. 1987. *Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-capture*. American Fisheries Society Monograph 5, Bethesda, Maryland.
- Bush G. L., Case S.M., Wilson A. C., Patton J. L. 1977. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 74: 3942-3946.

C

- Calhoon R.E. & Haspel C. 1989. Urban cat population compared by season, subhabitat and supplemental feeding. *J. Appl. Ecol.* 58: 321-328.
- Caro T. & Borgerhoff-Mulder M. 1989. Infanticidal lions caught in the act. *Swara* 12: 17-18.

- Caro T.M. 1994. *Cheetahs of the Serengeti plains: group living in a social species*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chagot P. 1993. Organisation socio-spaciale du chat domestique (*Felis catus*). Cas de la population féline du cimetière parisien de Montmartre. DESS d'Ethologie Appliquée et Chronologie du Comportement. Université PARIS XIII, 25p.
- Cheney D.L., Seyfarth R.M., Andelman S.J., Lee P.C. 1988. Reproductive success of vervet monkeys. In: *Reproductive Success*, ed. T.H. Clutton-Brock. University of Chicago Press, pp 384-402.
- Chesser R.K. & Ryman N. 1986. Inbreeding as a strategy in subdivided populations. *Evolution* 40: 616-624.
- Chesser R.K. 1983. Genetic variability within and among populations of black-tailed prairie dog. *Evolution* 37: 320-331.
- Chesser R.K. 1991 a. Gene diversity and female philopatry. *Genetics* 127: 437-447.
- Chesser R.K. 1991 b. Influence of Gene Flow and Breeding Tactics on Gene Diversity Within Populations. *Genetics* 129:573-583
- Chesser R.K. 1998. Relativity of behavioural interactions in socially structured populations. *Journal of Mammalogy* 79: 713-724.
- Childs J.E. 1986. Size dependent predation rat (*Rattus norvegicus*) by house cats (*Felis catus*) in an urban setting. *J. Mammal.* 67: 196-199.
- Christian J.J. & Davis D.E. 1964. Endocrines, behaviour and population. *Science* 146: 1550-1560.
- Clark J.M. 1976. Variation in coat colour gene frequencies and selection in the cats of Scotland. *Genetica* 46: 401-412.
- Clutton-Brock T. H. & Parker G. A. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *The Quality Review of Biology* 67: 437-456.
- Clutton-Brock T.H. 1989. Mammalian mating systems. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 236: 339-372.
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D., Guinness F.E. 1988. Reproductive success in male and female red deer. In: *Reproductive success*, ed. T.H. Clutton-Brock. University of Chicago Press, Chicago, pp 325-343.
- Clutton-Brock T.H., Guinness F.E., Albon S.D. 1982. *Red deer*. University of Chicago Press, Chicago.
- Cockerham C.C. 1969. Variance of gene frequencies. *Evolution* 23: 72-84.
- Cockerham C.C. 1973. Analyses of gene frequencies. *Genetics* 74: 679-700.
- Cole D.D. & Shafer J.N. 1966. A study of social dominance in cats. *Behaviour* 27: 39-53.
- Coleman J.S. & Temple S.A. 1993. Rural residents' free-ranging domestic cats: a survey. *Wildl. Soc. Bull.* 21: 381-389.
- Collier G. E. & O'Brien S. J. 1985. A molecular phylogeny of the Felidae: immunological distance. *Evolution* 39: 473-487.
- Coman B.J. & Brunner H. 1972. Food habits of the feral house cat in Victoria. *J. Wildl. Manage.* 36: 848-853.
- Cooper J. 1977. Food, breeding and coat colour of feral Dassen Island. *Zoologica Africana* 12: 250-252.
- Corbett L.C. 1979. Feeding ecology and social organization of wild cats (*Felis sylvestrus*) and domestic cats (*Felis catus*) in Scotland. PhD thesis. University of Aberdeen.
- Courchamp F. 1996. Etude de l'épidémiologie du Virus de l'Immunodéficience Féline dans les populations de chats domestiques (*Felis catus*). Thèse de Doctorat. Université Claude Bernard, Lyon I, 263p.
- Courchamp F. & Pontier D. 1994. Feline Immunodeficiency Virus: an epidemiological review. *C. R. Acad. Sci. Paris* 317: 1123-1134.
- Courchamp F., Say L., Pontier D. 2000. Transmission of Feline Immunodeficiency Virus in a population of cats (*Felis catus*). *Wildlife Research*. Sous presse.
- Cowlshaw G. & Dunbar I.M. 1991. Dominance rank and mating success in male primates. *Anim. Behav.* 7: 1045-1056
- Cox C.R. & Le Boeuf B.J. 1977. Female incitation of male competition: a mechanism in sexual selection. *Am. Nat.* 111: 317-335.

D

- Darchis S.R.D. 1985. La reproduction chez le chat et ses principales pathologies. Thèse Doct. Vét. Université Paul Sabatier, Toulouse, 69p.
- Dards J.L. 1978. Home ranges of feral cats in Portsmouth dockyards. *Carnivore Genet. Newsl.* 3: 242-255.
- Dards J.L. 1979. The population ecology of feral cats (*Felis catus* L.) in Portsmouth dockyard. PhD thesis. University of Southampton, 257p.
- Dards J.L. 1983. The behavior of dockyard cats: interactions of adult males. *Appl. Anim. Ethol.* 10: 133-153.
- Davies N.B. & Houston A.I. 1986. Reproductive success of dunnocks *Prunella modularis* in a variable mating system. II. Conflicts of interest among breeding adults. *J. Anim. Ecol.* 55: 139-154.
- Davies N.B. 1992. *Dunnock behaviour and social evolution*. Oxford University Press, Oxford.

- Davies N.B., Hartley I.R., Hatchwell B.J., Langmore N.E. 1996. Female control of copulations to maximize male help: a comparison of polygynandrous alpine accentors, *Prunella collaris*, and dunnocks, *P. modularis*. *Anim. Behav.* 51: 27-47.
- de Ruiter J.R., Scheffran W., Trommelen G.J.J.M., Uitterlinden A.G., Martin R.D., van Hoof J.A.R.A.M. 1992. Male social rank and reproductive success in wild long-tailed macaques. In: *Paternity in Primates*, eds. R.D. Martin, A.F. Dixson, E.J. Wickings. Basel Karger, pp 175-191.
- de Ruiter R. & van Hoof A R A. M. 1993. Male Dominance Rank and Reproductive Success in Primate Groups. *Primates* 34: 513-523
- de Waal F.B. & Luttrell L.M. 1985. The formal hierarchy of rhesus monkeys: an investigation of the bared-teeth display. *Am. J. Primatol.* 9: 73-85.
- de Waal F.B.M. 1989. *Peacemaking Among Primates*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Deag J.M., Manning A., Lawrence C.E. 1988. Factors influencing the mother-kitten relationships. In: *The domestic cat: The biology of its behaviour*, eds. D.C. Turner & P. Bateson. Cambridge Univ. Press, New York, pp 83-98.
- Derenne P. & Mouglin J.L. 1976. Données écologiques sur les mammifères introduits de l'île aux Cochons, archipel Crozet (40°06'S,50°14'E). *Mammalia* 40: 21-35.
- Derenne P. 1976. Notes sur la biologie du chat haret de Kerguelen. *Mammalia* 40: 531-595.
- Dewsbury D.A. 1982. Dominance rank, copulatory behavior, and differential reproduction. *Q. Rev. Biol.* 57: 135-159.
- Dewsbury D.A. 1984. Sperm competition in muroid rodents. In: *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*, ed. R.L. Smith. Academic Press, pp 547-571.
- Dixon A., Ross D., O'Malley S.L.C., Burke T. 1994. Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting. *Nature* 371: 698-700.
- Dixon A.F., Bossi T., Wickings E.J. 1993. Male dominance rank and genetically determined reproductive success in the Mandrill (*Mandrillus sphinx*). *Primates* 34: 525-532.
- Dobson F. S., Chesser R. K., Hoogland J. L., Sugg D.W., Foltz D.W. 1997. Do black-tailed prairie dogs minimize inbreeding? *Evolution* 51: 970-978.
- Dobson F. S., Chesser R. K., Hoogland J. L., Sugg D.W., Foltz D.W. 1998. Breeding groups and gene dynamics in a socially structured population of prairie dogs. *J. Mamm.* 79: 671-680.
- Dobson F.S. 1982. Competition for mates and predominant juvenile dispersal in mammals. *Animal Behaviour* 30: 1183-1192.
- Dracopoli N.C., Brett F. L., Turner T. R., Jolly C. J. 1983. Patterns of genetic variability in the serum proteins of the Kenyan vervet monkey (*Cercopithecus aethiops*). *American Journal of Physical Anthropology* 61: 39-49.
- Dreux P. 1978. Populations rurales de chats et effet urbain. *Carniv. Genet. Newsl.* 3: 220-224.
- Drickamer L.C. 1974. Social rank, observability, and sexual behaviour of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *J. Reprod. Fert.* 37: 117-120.
- Drummond H. & Osoro J.L. 1992. Training siblings to be submissive losers: dominance between boodu nestlings. *Anim. Behav.* 44: 881-893.
- Dunbar R.I.M. 1981. Intraspecific variations in mating strategy. In: *Perspectives in ethology*, eds. P. Klopfer & P. Bateson. New York: Plenum Press, vol. 5, pp. 385-431.
- Dunbar R.I.M. 1988. The evolutionary implications of social behavior. In: *The role of behavior in evolution*, ed. H.C. Plotkin. MIT Press, Cambridge, pp. 165-188.
- Dunn P.O., Whittingham L.A., Lifjeld J.T., Robertson R.J., Boag P.T. 1994. Effects of breeding density, synchrony, and experience on extra-pair paternity in tree swallows. *Behav. Ecol.* 5: 123-129.
- Duvall S.W., Bernstein I.S., Gordon T.P. 1976. Paternity and status in a rhesus monkey group. *J. Reprod. Fert.* 47: 25-31.

E

- Eaton R.L. 1978. Why some felids copulate so much: a model for the evolution of copulation frequency. *Carnivore* 1: 42-51.
- Eaton R. L. 1979. Evolution of sociality in the Felidae. *Carnivore* 2: 82-89.
- Ebensperger L.A. 1998. Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals. *Biol. Rev.* 73: 321-346.
- Eberhard W.G. 1991. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press.
- Elmberg J. 1991. Factors affecting male yearly mating success in the common frog, *Rana temporaria*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 125-131
- Eloff F. C. 1973. Ecology and behaviour of the Kalahari lion, *Panthera leo vernayi*. In: *The World's Cats Vol. I, Ecology and Conservation*, ed R. L. Eaton. Oregon, World Wildlife Safari.

- Emlen S.T. & Oring L.W. 1977. Ecology, sexual selection and evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Enomoto T. 1974. The sexual behavior of Japanese monkeys. *Amer. Naturalist* 119: 601-610.
- Ewer R.F. 1973. *The Carnivores*, eds Weidenfeld and Nicholson. London.

F

- Fagen R.M. 1978. Domestic cat demography and population genetics in a midwestern U.S.A. metropolitan area. *Carnivore Genetics Newsletter* 3: 276-281.
- Fedigan L.M. 1983. Dominance and reproductive success in primates. *Yrbk. Phys. Anthropol.* 26: 91-129.
- Feldman H.N. 1993. Maternal care and differences in the use of nests in the domestic cat. *Anim. Behav.* 45: 13-23.
- Feldman H.N. 1994. Methods of scent marking in the domestic cat. *Can. J. Zool.* 72: 1093-1099.
- Fitzgerald B.M. & Karl B.J. 1979. Food of feral house cat (*Felis catus* L.) in forest of the Orongorongo Valley, Wellington, New Zealand. *New Zeal. J. Zool.* 6: 107-126.
- Fitzgerald B.M. & Veitch C.R. 1985. The cats of Herekopare Island, New Zealand: their history, ecology and effects on birdlife. *New Zeal. J. Zool.* 12: 319-330.
- Fitzgerald B.M. & Karl B.J. 1986. Home range of feral house cat (*Felis catus* L.) in forest of the Orongorongo Valley, Wellington, New Zealand. *New Zeal. J. Ecol.* 9: 71-81.
- Fitzgerald B.M. 1988. Diet of domestic cats and their impact on prey populations. In: *The Domestic Cat: the Biology of its Behaviour*, eds D.C. Turner and P. Bateson. Cambridge University Press, Cambridge, pp 123-147.
- Francis B., Green M., Payne C. 1993. *The GLIM system: Release 4 Manual*. Clarendon Press, Oxford.
- Frankham R. 1996. Conservation genetics. *Annu. Rev. Genetic* 29: 305-327.
- Fromont E. 1997. Comparative analysis of the transmission of five viruses in populations of domestic cats (*Felis catus* L.). Thèse de Doctorat. University of Lyon, 140p.
- Furet L. 1989. Régime alimentaire et distribution du chat haret (*Felis catus*) sur l'île Amsterdam. *Revue Ecologique (Terre et Vie)* 44: 33-45.

G

- Gaillard J.-M. 1988. Contribution à la dynamique des populations de grands mammifères: l'exemple du chevreuil (*Capreolus capreolus*). Thèse de Doctorat. Université Claude Bernard, Lyon 1.
- Gaillard J.-M. 1991. Some demographic characteristics in ungulate populations and their implication for management and conservation. In: *Ongulés/Ungulates 91*, eds F. Spitz, J.G., G.G. and A.S.. S.F.E.P.M.-I.R.G.M., Toulouse, pp 493-495.
- Gaillard J.-M., Festa-Bianchet M., Yoccoz N.G. 1998. Population dynamics of large herbivores : variable recruitment with a constant adult survival. *Trends Ecol. Evol.* 13 : 58-63.
- Gehrt S.D. & Fritzell E.K. 1999. Behavioural aspects of the raccoon mating system: determinants of consortship success. *Anim. Behav.* 57: 593-601.
- Genovesi P., Besa M., Toso S. 1995. Ecology of a feral cat *Felis catus* population in an agricultural area of northern Italy. *Wildl. Biol.* 1: 233-237.
- George W.G. 1974. Domestic cats as predators and factor in winter shortage of raptor prey. *Wilson Bull.* 86: 384-396.
- Girman D.J., Mills M.G.L., Geffen E., Wayne R.K. 1997. A molecular genetic analysis of social structure, dispersal, and interpack relationships of the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40: 187-198.
- Goosens B., Graziani L., Waits L.P., Farand E., Magnolon S., Coulon J., Bel M.C., Taberlet P., Allainé D. 1998. Extra-pair paternity in the monogamous Alpine marmot revealed by nuclear DNA microsatellite analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43: 281-288.
- Gosling L.M. 1986. Selective abortion of entire litters in the coypu: adaptive control of offspring production in relation to quality and sex. *Am. Nat.* 127: 772-795.
- Gowaty P.A. & Bridges W.C. 1991. Nest box availability affects extra-pair fertilizations and conspecific nest parasitism in eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Anim. Behav.* 41:661-675.
- Grant J.W.A., Chapman C.A., Richardson K.S. 1992. Defended vs. undefended home range size of carnivores, ungulates, and primates. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31: 149-161.
- Grant J.W.A., Bryant M.J., Soos C.E. 1995. Operational sex ratio, mediated by synchrony of female arrival, alters the variance of male mating success in Japanese medaka. *Anim. Behav.* 49: 367-375.

- Gray E.M. 1996. Female control of offspring paternity in a western population of red-winged blackbirds (*Agelaius Phoeniceus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38: 267-278.
- Greenwood P.J. 1980. Mating system, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140-1162.
- Gross M.R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexe. *Trends Ecol. Evol.* 11: 92-98.

H

- Haelewyn C.M. 1979. Le comportement du chat et le chat errant. Thèse Doct. Vét. Faculté de médecine de Créteil, Alfort, 140 p.
- Haley M.P., Deutsch C.J., Le Boeuf B. 1994. Size, dominance and copulatory success in male northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Anim. Behav.* 48: 1249-1260.
- Hall H.F. & Pelton M.R. 1979. Abundance, distribution and biological characteristics of free-roaming house cats in Northern Tennessee. *Carnivore Seattle* 2: 26-30.
- Hamilton W.D. 1964 a. The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-16.
- Hamilton W.D. 1964 b. The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology* 7: 17-52.
- Hanby J.P. & Bygott J.D. 1987. Emigration of subadult lions. *Anim. Behav.* 35: 161-169.
- Harcourt A.H., Harvey P.H., Larson S.G., Short R.V. 1981. Testes weight and breeding system in primates. *Nature* 293: 55-57.
- Hart B.L. 1980. The cat as hunter. *Feline Pract.* 10: 8-11.
- Hasegawa T. 1992. The evolution of female promiscuity : chimpanzees and Japanese macaques. In: *Aggression and Cooperation among Animal Societies*, ed. Y. Ito. Tokaidaigaku-shuppankai, Tokyo, pp 223-250.
- Haspel C. & Calhoun R.E. 1989. Home ranges of free-ranging cats (*Felis catus*) in Brooklyn, New York. *Can. J. Zool.* 67: 178-181.
- Haspel C. & Calhoun R.E. 1990 The interdependence of humans and free-ranging cats in Brooklyn, New-York. *Anthrozoos* 3: 155-161.
- Hediger H. 1949. Säugetier-Territotien und ihre Markierung. *Bijdr. Dierk.* 28: 172-184.
- Heidemann G. 1973. Weitere untersuchungen zur nahrungsökologie "wildernder" hauskatzen (*Felis sylvestris* f. *catus* Linne 1758). *Z. Saeugetierkd.* 38: 216-224.
- Herrera E.A. & Macdonald D.W. 1993. Aggression, dominance and mating success among capybara males (*Hydrochaeris hydrochaeris*). *Behav. Ecol.* 4: 114-119.
- Höglund J. 1989. Pairing and spawning patterns in the common toad, *Bufo bufo*: the effects of sex ratio and the time available for male-male competition. *Anim. Behav.* 38: 423-429.
- Hoogland J.L. 1992. Levels of inbreeding among prairie dogs. *Am. Nat.* 139: 591-602.
- Horn H.S. 1968. The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). *Ecology* 49: 682-694.
- Hornocker M.G. 1970. An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho Primitive Area. *Wildl. Monogr.* 21: 6-39.
- Hrdy S.B. & Williams G.C. 1983. Behavioural biology and the double standard. In: *Social behaviour of female vertebrates*, ed. S.K. Wasser. Academic Press, New York, pp 3-17.
- Hubbs E.L. 1951. Food habits of feral house cat in the Sacramento valley. *Calif. Fish Game* 37: 177-189.
- Huffman M.A. 1991. Mate selection and partner preferences in female Japanese macaque. In: *The Monkeys of Arashiyama: Thirty five years of Research in Japan and the West*, eds. L.M. Fedigan & P.J. Asquith. University of New-York Press, Albany, pp 101-122.
- Huffman M.A. 1992. Influences of female partner preference on potential reproductive outcome in japanese macaques. *Folia Primatol.* 59: 77-88.
- Hughes C. 1998. Integrating molecular techniques with field methods in studies of social behavior: a revolution results. *Ecology* 79: 383-399.

I

- Ikemoto S., Yoshida H., Tsuchida Y., Fukui M. 1985. Polymorphism of genetic markers in the red cell antigen, serum protein and cell isoenzyme of cats. *Jap. J. Vet. Sci.* 47: 317-320.
- Ims R.A. 1989. The potential for sexual selection in males: effect of sex ratio and spatiotemporal distribution of receptive females. *Evol. Ecol.* 3: 338-352.
- Ims R.A. & Yoccoz N.G. 1996. Studying transfer in metapopulation: emigration, dispersal and colonization. In: *Metapopulation dynamics: ecology, genetics and evolution*, eds. I. Hanski & M.E. Gilpin.

- Inoue M., Mitsunaga F., Ohsawa H., Tekenaka A., Sugiyama Y., Gaspart Soumah A., Tekenaka O. 1992. Paternity testing in captive Japanese macaques (*Macaca fuscata*) using DNA fingerprinting. In: *Paternity in primate: Genetic tests and theories*, eds. R.D. Martin, A.F. Dixson, J. Wickings. Karger, Basel, Switzerland, pp 131-140.
- Inoue M., Mitsunaga F., Nozaki M., Ohsawa H., Takenaka A., Sugiyama Y., Shimizu K., Takenaka O. 1993. Male dominance rank and reproductive success in an enclosed group of Japanese macaques: with special reference to post-conception mating. *Primates* 34: 503-511.
- Inoue M. 1995. Application of paternity discrimination polymorphism to the analysis of the social behavior of primate. *Human. Evol.* 10: 53-62.
- Ishida Y. & Shimizu M. 1998. Influence of social rank on defecating in feral cats. *Journal of Ethology* 16: 15-21.
- Iverson J.B. 1978. The impact of feral cats and dogs on populations of the west Indian rock iguana, *Cyclura carinata*. *Biol. Conserv.* 14: 63-73.
- Izawa M., Doi T., Ono Y. 1982. Grouping patterns of feral cats (*Felis catus*) living on a small island in Japan. *Japan J. Ecol.* 32: 373-382.
- Izawa M. 1984. Ecology and social systems of feral cats (*Felis catus*). Ph. D. Thesis. University of Kyushu, 231p.
- Izawa M. & Ono Y. 1986. Mother-offspring relationship in the feral cat population. *J. Mammal. Soc. Japon* 10: 27-43.

J

- Jaervi T. 1990. The effects of male dominance, secondary sexual characteristics and female mate choice on the mating success of male Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Ethology* 84: 123-132.
- Jakob E. M., Marshall S.D., Uetz G.W. 1996. Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos* 77: 61-67.
- Johnson C.N. 1989. Social interactions and reproductive tactics in red-necked wallabies (*Macropus rufogriseus banksianus*). *J. Zool. Lond.* 217: 267-280.
- Jones E. 1977. Ecology of feral cat (*Felis catus* L.) on the Macquarie island. *Aust. Wildl. Res.* 4: 249-262.
- Jones E. & Coman B.J. 1981. Ecology of the feral cat, *Felis catus* (L.), in south-eastern Australia. I Diet. *Aust. Wildl. Res.* 8: 537-547.
- Jones E. & Coman B.J. 1982a. Ecology of the feral cat, *Felis catus* (L.) in South-eastern Australia. II Reproduction. *Aust. Wildl. Res.* 9: 111-119.
- Jones E. & Coman B.J. 1982b. Ecology of the feral cat, *Felis catus* (L.), in south-eastern Australia. III Home ranges and population ecology in semi-arid north-west Victoria. *Aust. Wildl. Res.* 8: 537-547.
- Jones E. & Horton B.J. 1984. Gene frequencies and body weight of cats, *Felis catus* (L.), from five Australian localities and from Macquarie Island. *Aust. J. Zool.* 32: 231-237.
- Juneja R.K., Niini T., Larsson H.E.B., Sandberg K. 1991. Genetic polymorphism of six plasma proteins in the domestic cat. *J. Hered.* 82: 178-181.

K

- Kajon A., Centron D., Ruiz-Garcia M. 1992. Gene frequencies in the cat population of Buenos Aires, Argentina, and the possible origin of this population. *J. Hered.* 83: 148-152.
- Kawamoto Y. 1996. Population genetic study of Sulawesi macaques. In, *Variations in the Asian macaques*, eds T. Shotake, K. Wada. Tokai University Press, Tokyo, Japan, pp 37-65.
- Kawamoto Y., Ischak T.M., Supriatna J. 1982. Gene constitution of crab-eating macaques (*Macaca fascicularis*) on Lombok and Sumbawa. *Kyoto University Overseas Research Report of studies on Asian Non-Human Primates* 2: 57-64.
- Kenagy G.J. & Trombulak S.C. 1986. Size and function of mammalian testes in relation to body size. *J. Mamm.* 67: 1-22.
- Kenward R. 1990. *Ranges IV. Software for analysing animal location data*. Institute of Terrestrial Ecology, Wareham, United Kingdom.
- Kerby G. & Macdonald D.W. 1988. Cat society and the consequences of colony size. In: *The Domestic Cat: the biology of its behaviour*, eds. D.C. Turner and P. Bateson. Cambridge University Press, pp 67-81.
- Kleiman D.G. & Eisenberg J.F. 1973. Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. *Anim. Behav.* 21: 637-659.

- Komers P.E. & Brotherton P.N.M. 1997. Female space use is the best predictor of monogamy in mammals. *Proc. R. Soc. Lond.* B 264: 1261-1270.
- Konecny M.J. 1983. Behavioural ecology of feral house cats in the Galapagos Islands, Ecuador. Ph. D. Thesis. University of Florida, Gainesville, 127p.
- Koprowski J.L. 1993. Alternative reproductive tactics in male eastern gray squirrels: "making the best of a bad job". *Behav. Ecol.* 4: 165-171.
- Krebs J.R. & Davies W.B. 1978. *Behavioural Ecology an evolutionary approach*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Krebs J.R. 1971. Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L. *Ecology* 52: 2-22.

L

- Lambolez E. 1994. Particularités physiologiques du cycle sexuel de la chatte. Applications pratiques. Thèse Doct. Vét. Université Paul Sabatier, Toulouse, 77p.
- Langeveld M. & Niewold F. 1985. Aspect of a feral cat (*Felis catus*) population on a Dutch island. *XVII Int. Congr. Wildl. Biol.*, Brussels sept. 1984.
- Langham N.P.E. & Porter R.E.R. 1991. Feral cats (*Felis catus* L.) on New-Zeland farmland. I. Home range. *Wildl. Res.* 18: 741-760.
- Langham N.P.E. 1992. Feral cats (*Felis catus* L.) on New Zealand farmland. II. Seasonal activity. *Wildl. Res.* 19: 707-720.
- Larkin R.P. & Halkin D. 1994. A review of software packages for estimating animal home ranges. *Wildlife Society Bulletin* 22: 274-287.
- Laundré J. 1977. The daytime behaviour of domestic cats in a free-roaming population. *Anim. Behav.* 25: 990-998.
- Lawrence W.S. 1986. Male choice and competition in *Tetraopes tetraophthalmus* : effects of local sex ratio variation. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 289-296.
- Le Boeuf B.J. & Peterson R.S. 1969. Social status and mating activity in elephant seals. *Science* 163: 91-93.
- Le Boeuf B.J. 1974. Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *Am. Nat.* 14: 163-173.
- Le Boeuf B.J. & Reiter J. 1988. Lifetime reproductive success in northern elephant seals. In: *Reproductive success*, ed. T.H. Clutton-Brock. Chicago Univ. Press, Chicago, pp 344-362.
- Lebreton J.-D. 1981. Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles en temps discrets. Thèse de Doctorat. Université Claude Bernard, Lyon I.
- Lebreton J.-D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R. 1992. Modelling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62: 67-118.
- Legay J.-M. & Pontier D. 1983. Age, courbe de survie et taille des groupes dans les populations de chats. *C.R. Acad. Sc. Paris* 296: 33-36.
- Legay J.-M. & Pontier D. 1985. Relation âge-fécondité dans les populations de chats domestiques. *Mammalia* 49: 395-402.
- Legay J.-M. 1986. Sur une tentative d'estimation du nombre total de chats domestiques. *C. R. Acad. Sc. Paris* 17: 709-712.
- Lehner P. 1979. *Handbook of Ethological Methods*. Garland STPM Press, New York.
- Levitan D.R. & Petersen C. 1995. Sperm limitation in the sea. *Trends Ecol. Evol.* 10: 228-231.
- Lewis W. M. 1987. The cost of sex. In: *The evolution of sex*, ed. S.C. Stearns. Birkhäuser, Basel, pp 33-58.
- Leyhausen P. 1956. Das Verhalten der Katzen (Felidae). *Handb. Zool.* 7: 1-34.
- Leyhausen P. 1979. *Cat Behavior: The Predatory and Social Behavior of Domestic and Wild Cats*. Garland STPM Press, New York.
- Liberg O. 1980. Spacing pattern in a population of rural free roaming domestic cats. *Oikos* 35: 336-349.
- Liberg O. 1981. Predation and social behaviour in a population of domestic cats. An evolutionary perspective. Ph. D. Thesis. University of Lund, 136p.
- Liberg O. 1984. Food habits and prey impact by feral and house-based domestic cats in a rural area in southern Sweden. *J. Mammal.* 65: 424-432.
- Liberg O. & Sandell M. 1988. Spatial organisation and reproductive tactics in the domestic cat and other felids. In: *The Domestic Cat: the Biology of its Behaviour*, eds. D.C. Turner & P. Bateson. Cambridge University Press, Cambridge, pp 83-98.
- Liberg O., Sandell, M., Pontier, D. & Natoli, E. Density, spatial organisation and reproductive tactics in the domestic cat and other felids. In: *The domestic cat. The biology of its behavior*, eds. D.C. Turner & P. Bateson. Cambridge, Cambridge University Press. Second Edition. Sous presse.

- Locati M. & Lovari S. 1991. Clues for dominance in female chamois: age, weight, or horn size. *Aggres. Behav.* 17: 11-15.
- Loison A. 1995. Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations: l'exemple du chamois. Université Claude Bernard Lyon 1, 225p.
- Longquich P.D. 1979. Ecology of feral house cats (*Felis domestica*) on Santa Catalina Island, California. M.S. Ph D thesis, California States Univ., Northridge.
- Lott D.F. 1984. Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. *Behaviour* 88: 266-325.
- Lott D.L. 1991. *Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates*. Cambridge, Cambridge University Press.

M

- Macdonald D.W. & Apps P.J. 1978. The social behaviour of a group of semi-dependent farm cats *Felis catus*: a progress report. *Carnivore genetics Newsletter* 3: 256-268.
- Macdonald D. 1980. The Behaviour and Ecology of Farm Cats. In: *The ecology and control of feral cats*. Proceedings of a Symposium held at Royal Holloway College. University of London, 23rd and 24th September 1980, pp 23-29.
- Macdonald D.W. 1983. The ecology of carnivore social behavior. *Nature* 301: 379-389.
- Macdonald D.W, Apps, P.J., Carr, G.M. & Kerby, G. 1987. Social dynamics, nursing coalitions and infanticide among farm cats *Felis catus*. *Adv. Ethol.* 28: 1-66.
- Manchenko G.P. & Balakiriev E.S. 1981. Fréquence du gène Orange lié au sexe et mutation kinkytail dans la population des chats domestiques de Vladivostok. *Genetika* 17: 2191-2194.
- Marshall W.H. 1961. A note on the food habits of the feral cat on Little Barrier Island, New-Zeland. *New Zeal. J. Sci.* 4: 822-824.
- Martin P. & Bateson P. 1993. *Measuring behaviour*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Masserman J.H. & Siever P.W. 1944. Dominance, neurosis and aggression: An experimental study. *Psychosomatic Med.* 6: 7-16.
- Mathews N.E. & Porter W.F. 1993. Effect of social structure on genetic structure of free-ranging white-tailed deer in the Adirondack Mountains. *J. Mamm.* 74: 33-43.
- Maynard Smith J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McCann T.S. 1981. Aggression and sexual activity of male southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *J. Zool. Lond.* 195: 295-310.
- McCracken G. F. & Bradbury J. W. 1981. Social organization and kinship in the polygynous bat, *Phyllostomus hastatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 11-34.
- McCracken G. F. 1987. Genetic structure of bat social groups. In: *Recent advances in the study of bats*, eds. M. Brock Fenton, P. Racey, J.M.V. Rayner. Cambridge University Press, Cambridge, pp 281-298.
- McFarland 1987. *The companion to animal behaviour*. Oxford University Press, Oxford.
- McMillan C.A. 1989. Male age, dominance and mating success among rhesus macaques. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 80: 83-89.
- McMurry F.B. & Sperry C.C. 1941. Food of feral cats in Oklahoma, a progress report. *J. Mamm.* 22: 185-190.
- McRae S.B. & Kovacs K.M. 1994. Paternity exclusion by DNA fingerprinting, and mate guarding in the hooded seal *Cystophora cristata*. *Molecular Ecology* 3: 101-107.
- Mech L.D. 1970. *The Wolf*. Garden City, New York: Natural History Press.
- Melnick D.J., Jolly C. J., Kidd K. K. 1984. The genetics of a wild population of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). I. Genetic variability within and between social groups. *American Journal of Physical Anthropology* 63: 341-360.
- Melnick D. J., Jolly C. J., Kidd K.K. 1986. The genetics of a wild population of rhesus macaques (*Macaca mulatta*). II. The Dunga Gali population in species-wide perspective. *American Journal of Physical Anthropology* 71: 129-140.
- Menotti-Raymond M.A. & O'Brien S. 1995. Evolutionary conservation of ten microsatellite loci in four species of Felidae. *J. Hered.* 86: 319-322.
- Metcalf J.A. & Turner J.R.G. 1971. Gene frequencies in the domestic cats of York: evidence of selection. *Heredity* 26 :259-268.
- Mirmovitch V. 1995. Spatial organisation of urban feral cats (*Felis catus*) in Jerusalem. *Wildl. Res.* 22: 299-310.
- Mitzutani F., Jewel P.A. 1998. Home-range and movements of leopard (*Panthera pardus*) on a livestock ranch in Kenya. *J. Zool. Lond.* 244: 269-286.
- Mock D.W. & Fujioka M. 1990. Monogamy and long term pair bonding in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 39-43.

- Mohr C.O. & Stumpff W.A. 1966. Comparison of methods for calculating areas of animal activity. *J. Wildl Manage.* 30: 59-73.
- Møller A. P. 1988. Ejaculate quality, testes size and sperm competition in primates. *Journal of Human Evolution* 17: 479-488.
- Møller A.P. 1992. Frequency of female copulations with multiple mates and sexual selection. *Am. Nat.* 139: 1089-1101.
- Muckenhirn N.A. 1972. Interspecific relationships of predator (*Panthera pardus*) and prey (*Presbytis entellus*) in the dry zone of Ceylon. Ph.D. thesis, University of Maryland.
- Muckenhirn N.A. & Eisenberg J.F. 1973. Spacing and predation by the Ceylon leopard (*Panthera pardus fusca*). Proc. 1st Intern. Conf. Ecol. Behav. & Conserv. of the World's Cats.

N

- Natoli E. 1985a. Behavioural responses of urban feral cats to different types of urine marks. *Behaviour* 94: 234-243.
- Natoli E. 1985b. Spacing patterns in a colony of urban stray cats (*Felis catus*, L.) in the historic centre of Rome. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 14: 289-304.
- Natoli E. & De Vito E. 1988. The mating system of feral cat living in a group. In: *The Domestic Cat: the Biology of its Behaviour*, eds D.C. Turner. & P. Bateson. Cambridge University Press, Cambridge, pp 99-108.
- Natoli E. & De Vito E. 1991. Agonistic behaviour, dominance rank and copulatory success in a large multi-male feral cat colony (*Felis catus* L.) in central Rome. *Anim. Behav.* 42: 227-241.
- Natoli E., Ferrari M., Bolletti E., Pontier D. 1999. Relationships between "cat lovers" and feral cats in Rome. *Anthrozoos* 12: 16-23.
- Natoli E., De Vito E., Pontier D. Mate choice in domestic cat (*Felis catus*). *Aggressive Behavior* Sous Presse.
- Neel J.V. & Ward R. 1972. The genetic structure of a tribal population, the Yanomamo Indians. VI. Analysis by F-statistics. *Genetics* 72: 639-666.
- Nelson N., Berman E. & Stara J.F. 1969. Litter and sex distribution in an outdoor feline colony. *Carn. Genet. Newsl.* 8: 181-191.
- Neville P.F. 1983. Human control of an urban cat colony. *Inter. Pest. Control.* 25: 144-152.
- Neville P.F. & Remfry J. 1984. Effect of neutering on two groups of feral cats. *Vet. Rec.* 114: 447-450.
- Noble G.K. 1939. The role of dominance in the social life of birds. *Auk* 56: 263-273.
- Nozawa K., Shotake T., Kawamoto Y., Tanabe Y. 1982. Population genetics of Japanese monkeys: II. Blood protein polymorphisms and population structure. *Primates* 23: 252-271.
- Nozawa K., Fukui M., Furukawa T. 1985. Blood-protein polymorphism in the Japanese cats. *Japanese J. of Genetics* 60: 425-439.

O

- O'Brien S.J. 1980. The extent and character of biochemical genetic variation in the domestic cat. *J. Hered.* 71: 2-8.
- Oi T. 1996. Sexual behaviour and mating system of the wild pig-tailed macaque in west Sumatra. In: *Evolution and Ecology of macaque Societies*, eds J.E. FA & D.G. Lindburg. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp 342-368.
- Okhawa N. & Hidaka T. 1987. Communal nursing in the domestic cat, *Felis catus*. *J. Ethol.* 5: 173-183.
- Oppenheimer E.C. 1980. *Felis catus*: population densities in an urban area. *Carnivore Genetics Newsletter* 4: 72-80.
- Ostfeld R.S. 1990. The ecology of territoriality in small mammals. *Trends Ecol. Evol.* 5: 411-415.

P

- Packer C. & Pusey A.E. 1982. Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory? *Nature* 296: 740-742.
- Packer C. 1986. The ecology of sociality in felids. In: *Ecological aspects of social evolution: birds and mammals*, eds D.I. Rubenstein & R.W. Wrangham. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp 429-451.
- Packer C., Gilbert D.A., Pusey A.E., O'Brien S.J. 1991. A molecular genetic analysis of kinship and cooperation in African lions. *Nature* 351: 562-565

- Page R.J.C., Ross J., Bennett D.H. 1992. A study of the home ranges, movements and behavior of the feral cat population at Avonmouth docks. *Wild. Res.* 19: 263-277.
- Panaman R. 1981. Behaviour and ecology of free-ranging female farm cats (*Felis catus*). *Z. Tierpsychol.* 56:59-73.
- Parker G. A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* 45: 525-568.
- Parmalee P.W. 1953. Food habits of the feral house cat in east-central Texas. *Journal of Wildlife Management* 17: 375-376.
- Parmigiani S., Brunoni V., Pasquali A. 1982. Socio-sexual preferences of female mice (*Mus musculus domesticus*): the influence of social aggressive capacities of isolated or grouped males. *Boll. Zoologica.* 49: 73-78.
- Pascal M. & Castanet J. 1978. Méthode de détermination de l'âge chez le chat haret des îles Kerguelen. *La terre et la Vie* 4: 529-555.
- Pascal M. 1980. Structure et dynamique de la population de chats harets de l'Archipel des Kerguelen. *Mammalia* 44: 161-182.
- Patton J.L. & Feder J.H. 1981. Microspatial genetic heterogeneity in pocket gophers: on-random breeding and drift. *Evolution* 21: 912-920.
- Pemberton J.M., Albon S.D., Dover L.E. 1992. Behavioural estimates of male mating success tested by DNA fingerprinting in a polygynous mammal. *Behavioural Ecology* 3: 66-75.
- Petit E., Aulagnier S., Bon R., Dubois M., Crouau-Roy B. 1997. Genetic structure of populations of the Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini*). *J. Mamm.* 78: 459-467.
- Pitelka F.A. 1959. Numbers, breeding schedule, and territoriality in pectoral sandpipers of northern Alaska. *Condor* 61: 233-262.
- Pontier D. 1984. Contribution à la biologie et à la génétique des populations de chats domestiques (*Felis catus*). Thèse de Doctorat. Université Claude Bernard, Lyon 1, 145p.
- Pontier D. 1989. Annual variations of coat gene frequencies in the domestic cats *Felis catus* in France. In: *Domestic cat gene frequencies*, eds A.T. Lloyd & N.B. Todd. Tetrahedron Publications, Newcastle Upon, Tyne, pp 17-21.
- Pontier D. 1993. Analyse de la variabilité des traits d'histoire de vie chez les mammifères. Mémoire d'habilitation à diriger les recherches. Université Lyon-1, France.
- Pontier D., Rioux N. & Heizmann A. 1995. Evidence of selection on the orange allele in the domestic cat *Felis catus*: the role of social structure. *Oikos* 73: 299-308.
- Pontier D. & Natoli E. 1996. Male reproductive success in the domestic cat (*Felis catus* L.): A case history. *Behav. Process.* 37: 85-88.
- Pontier D., Fromont E., Courchamp F., Artois M., Yoccoz N.G. 1998. Retroviruses and sexual size dimorphism in domestic cats (*Felis catus* L.). *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 167-173.
- Pontier D. & Natoli E. 1999. Infanticide in rural male cats (*Felis catus* L.) as a reproductive mating tactic. *Aggressive Behaviour* 25: 445-449.
- Pontier D., Courchamp F., Fromont E., Langlais M. 1999. L'impact de la présence du chat sur les populations d'oiseaux insulaire est-il uniquement négatif ? Rapport d'activité 98, ed. Institut Français pour la Recherche et la Technologie Polaire, pp 38-43.
- Pope T.J. 1992. The influence of dispersal patterns and mating system on genetic differentiation within and between populations of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*). *Evolution* 46: 1112-1120.
- Pope T. R. 1998. Effects of demographic change on group kin structure and gene dynamics of populations of red howling monkeys. *J. Mamm.* 79: 692-712.
- Prescot C.W. 1973. Reproduction patterns in the domestic cats. *Aust. Vet. J.* 49:126-129.
- Provost E.E., Nelson C.A., Marshall A.D. 1973. Population dynamics and behavior in the bobcat. Proc. 1st Intern. Conf. Ecol. Behav. & Conserv. of the World's Cats.
- Pusey A.E. & Packer C. 1987. The evolution of sex-biased dispersal in lions. *Behaviour* 101: 275-310.
- Pusey A.E. 1987. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends Ecol. Evol.* 2 : 295-299.

Q

- Qvarnström A. & Forsgren E. 1998. Should females prefer dominant males? *Trends Ecol. Evol.* 13: 498-501.

R

- Ralls K., Brugger K., Ballou J. 1979. Inbreeding and juvenile mortality in small populations of ungulates. *Science* 206: 1101-1103.
- Randi E. & Ragni B. 1991. Genetic variability and biochemical systematics of domestic and wild cat populations (*Felis silvestris*: Felidae). *J. Mamm.* 72: 79-88.
- Raymond M. & Rousset F. 1995. GENEPOP: population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86: 248-249.
- Rees P. 1980. The ecological distribution of feral cats and the effects of neutering a hospital colony. In: *The ecology and control of feral cats*. Proceedings of a Symposium held at Royal Holloway College. University of London, 23rd and 24th September 1980, pp 12-22.
- Rees J.A. & Harvey P.H. 1991. The Evolution of Mating Systems. In: *Mating and Marriage*, ed. V.H. Caryl. Cambridge, University Press, pp 3-45
- Reynolds J.D. 1996. Animal breeding system. *Trends Ecol. Evol.* 11: 68-72.
- Ribble D.O. & Stanley S. 1998. Home ranges and social organization of syntopic *Peromyscus boylii* and *P. truei*. *J. Mamm.* 79: 932-941.
- Rice W.R. 1990. A consensus combined p-value tests and the family-wide significance of component tests. *Biometrics* 46 : 303-308.
- Richards S.M. 1974. The concept of dominance and methods of assessment. *Anim. Behav.* 22: 914-930.
- Ridley M. 1993. Clutch size and mating frequency in parasitic Hymenoptera. *Am. Nat.* 142: 803-910.
- Ritte U., Cohen T., Neufeld E., Saliternik-Vardy R. 1980. Electrophoretic variation in blood proteins of the domestic cat. *Carn. Genet. Newsl.* 4: 98-107.
- Robinson R. & Cox H.W. 1970. Reproductive performance in a cat colony over a 10 year period. *Lab. Anim.* 4: 99-112.
- Robinson R. 1977. *Genetics for Cat Breeders*. Pergamon Press, New York.
- Robinson R. 1982. Evolution of the domestic cat. *Carnivore* 5: 4-13.
- Robinson S.K. 1986. Benefits, costs, and determinants of dominance in a polygynous oriole. *Anim. Behav.* 34: 241-255.
- Robinson R. 1987. Mutant gene frequencies in cats of the greater London area. *Theor. Appl. Genet.* 74: 579-583.
- Rogers J. A. 1989. Genetic structure and microevolution in a population of Tanzanian yellow baboon (*Papio hamadryas cynocephalus*). Ph.D. dissertation, Yale University, New Haven, Connecticut .
- Roldan E.R.S., Cassinello J., Abaigar T., Gomendio M. 1998. Inbreeding, fluctuating asymmetry, and ejaculate quality in an endangered ungulate. *Proc. R. Soc. Lond.* 265: 243-248.
- Rousset F. & Raymond F. 1995. Testing heterozygote excess and deficiency. *Genetics* 140: 1413-1419.
- Rowell T.E. 1987. On the significance of the concept of the harem when applied to animals. *Biol. Soc. Life* 26: 649-669.
- Rubenstein D.I. 1980. On the evolution of alternative mating strategies. In: *Limits to Action: The Allocation of Individual Behaviour*, ed. Staddon J.E.R.. New York, Academic.
- Ruiz-Garcia M. 1990 a. Mutant allele frequencies in domestic cat populations in Catalonia, Spain, and their genetic relationships with Spanish and English colonial cat populations. *Genetica* 82: 209-214.
- Ruiz-Garcia M. 1990 b. Mutant allele frequencies in domestic cat populations on the Spanish Mediterranean Coast, and their genetic distances from other European and North-African cat populations. *Genetica* 82: 215-221.
- Ruiz-Garcia M. 1991. Mas sobre la genética de poblaciones de *Felis catus* en la costa Mediterranea Española : un análisis de la estructura genética de las poblaciones naturales de gatos. *Evol. Biol.* 5: 227-283.
- Ruiz-Garcia M. 1993. Analysis of the evolution and genetic diversity within and between Balearic and Iberian cat populations. *J. Hered.* 84: 173-180.
- Ruiz-Garcia M. 1994 a. Genetic profiles from coat genes of natural Balearic cat populations: an eastern Mediterranean and North-African origin. *Genet. Sel. Evol.* 26: 39-64.
- Ruiz-Garcia M. 1994 b. Genetic structure of Marseilles cat population: In there really a strong founder effects? *Genet. Sel. Evol.* 26: 317-331.
- Ruiz-Garcia M. & Klein K.K. 1997. Genetic structure of populations of the domestic cat in Catalonia (Spain) and upper midwestern USA: a microgeographic and macrogeographic study. *J. Genet.* 76: 99-115.
- Ruiz-Garcia M. 1997. Genetic relationships among some new cat populations sampled in Europe: a spatial autocorrelation analysis. *J. Genet.* 76: 1-24.

S

- Sandell M. 1989. The mating tactics and spacing pattern of solitary carnivores. In: *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*, ed. J.L. Gittleman. Cornell University Press, Comstock, pp 164-182.
- Sandell M. & Liberg O. 1992. Roamers and stayers: a model on male mating tactics and mating systems. *American Naturalist* 139: 177-189.
- Schaller G.B. 1967. *The Deer and the Tiger: a study of Wildlife in India*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Schaller G.B. 1972. *The Serengeti Lion: A study of Predator-prey Relations*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Schaller G. B. & Crawshaw J. 1980. Movement patterns of jaguars (*Panthera onca*). *Biotropica* 12: 161-168.
- Scheffrahn W. & de Ruiter J.R. 1994. Genetic relatedness between populations of *Macaca fascicularis* on Sumatra. In: *Evolution and ecology of macaque societies*, eds. J.E. Fa & D.G. Lindburg. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schwartz O.A. & Armitage K.B. 1980. Genetic variation in social mammals: the marmot model. *Science* 207: 665-667.
- Scott P.P. & Lloyd-Jacob M.A. 1955. Some interesting features in the reproductive cycle of the cat. *Stud. Fertil.* 7: 123-129.
- Sheldon B.C., Merila J., Qvarnström A., Gustafsson L., Ellegren H. 1997. Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. *Proc. R. Soc. Lond.* 264 : 297-302.
- Shields W.M. 1993. The natural and unnatural history of inbreeding and outbreeding. In: *The natural history of inbreeding and outbreeding: theoretical and empirical perspectives*, ed. N.W. Thornhill. Chicago, University of Chicago Press, pp 143-169.
- Short R.V. 1979. Sexual selection and its component parts, somatic and genital selection, as illustrated by man and the great apes. *Advances in the study of Behaviour* 9: 131-158.
- Shotake T. & Nozawa K. 1984. Blood protein variations in baboons. II. Genetic variability within and among herds of gelede baboons in the Central Ethiopian Plateau. *Journal of Human Evolution* 13: 265-274.
- Shotake T., Nozawa K., Santiapilai C. 1991. Genetic variability within and between the troops of the toque macaques, *Macaca sinica*, in Sri Lanka. *Primates* 32: 283-299.
- Sillero-Zobiri C., Gottelli D., Macdonald D.W. 1996. Male philopatry, extra-pack copulations and inbreeding avoidance in Ethiopian wolves (*Canis simensis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38: 331-340.
- Small M.F. 1989. Female choice in nonhuman primates. *Yrbk. Phys.Anthropol.* 32: 103-127.
- Smith P., Berdoy M., Smith R.H. 1994. Body weight and social dominance in anticoagulant-resistant rats. *Grop. Protection* 13: 311-315.
- Smuts B.B. 1985. *Sex and friendship in baboons*. Aldine, New York.
- Sneath P.H. & Sokal R.R. 1973. *Numerical Taxonomy*. Freeman, San Francisco.
- Spencer N. 1979. Genetics of cat haemoglobins: a quantitative polymorphism. *Biochem. Genet.* 17: 747-756.
- Sridhara S., Narasimham A.U., Krishnamoorthy R.V. 1980. Aggressive interactions among wild and domestic rodents. *Proc. Indian Acad. Sci.* 89: 351-357.
- Stahl P. 1986. Le chat forestier d'Europe: exploitation des ressources et organisation spatiale. Thèse de Doctorat. Université Nancy 1, 357p.
- Stabenfeldt, G.H. & Shille V.M. 1977. Reproduction in the Dog and Cat. In: *Reproduction in domestic animals*, eds. H.H. Cole & P.T. Cupps. Third edition. Academic Press, New York, San Francisco, London, pp 499-527.
- Stockley P., Searle J.B., Macdonald D.W., Jones C.S. 1996. Correlates of reproductive success within alternative mating tactics of the common shrew. *Behav. Ecol.* 7: 334-340.
- Strum S.C. 1982. Agonistic dominance in male baboons: an alternative view. *Int. J. Primatol.* 3: 175-202.
- Stutchbury B.J.M., Morton E.S., Piper W.H. 1998. Extra-pair mating system of a synchronously breeding tropical songbird. *Avian Biol.* 29: 72-78.
- Sugg D.W. & Chesser R.K. 1994. Effective population sizes with multiple paternity. *Genetics* 137: 1147-1155.
- Sugg D.W., Chesser R.K., Dobson F.S., Hoogland J.L. 1996. Population genetics meets behavioral ecology. *Trends Ecol. Evol.* 11: 338-342.
- Syme G.J. 1974. Competitive orders as measures of social dominance. *Anim. Behav.* 22: 931-940.

T

- Tabor R. 1980. General biology of feral cats. In: *The ecology and control of feral cats*. Proceedings of a Symposium held at Royal Holloway College. University of London, 23rd and 24th September 1980, pp 5-11.
- Tabor R. 1983. *The wildlife of domestic cat*. London: Arrow Books.
- Takahata Y. 1982. The socio-sexual behavior of Japanese monkeys. *Z. Tierpsychol.* 59: 89-104.
- Takahata Y., Huffman M.A., Suzuki S., Koyama N., Yamagiwa J. 1999. Why dominants do not consistently attain high mating and reproductive success. A review of longitudinal Japanese macaque studies. *Primates* 40: 143-158.
- Thioulouse J., Dolédec S., Chessel D., Olivier J.M. 1995. ADE Software: Multivariate analysis and graphical display of environmental data. In: *Software per l'ambiente*, eds. G. Guariso & A. Rizolli. Pàtron Editore, Bologna, pp 57-62.
- Thornhill R. & Alcock J. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Thouless C.R. & Guinness F.E. 1986. Conflict between red deer hinds: the winner always wins. *Anim. Behav.* 34: 1166-1171.
- Tinbergen N. 1951. *The study of instinct*. Clarendon Press, Oxford.
- Todd N.B. 1977. Cats and commerce. *Sci. Amer.* 237: 100-107.
- Toïgo C. 1998. Stratégie biodémographique et sélection sexuelle chez le bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*). Thèse de Doctorat. Université Claude Bernard, Lyon 1, 165p.
- Travis S.E., Slobodchikoff C.N., Keim P. 1995. Social assemblages and mating relationships in prairie dogs: a DNA fingerprint analysis. *Behav. Ecol.* 7: 95-100.
- Turner D. & Mertens C. 1986. Home range size, overlap and exploitation in domestic farm cats (*Felis catus*). *Behaviour* 99: 22-45.
- Turner G.F. 1993. Teleost mating behaviour. In: *Behaviour of Teleost Fishes*, ed. T.J. Pitcher. Chapman & Hall, pp 307-331.
- Turner T. R. 1981. Blood protein variation in a population of Ethiopian vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops aethiops*). *American Journal of Physical Anthropology* 55: 225-232.

V

- Valsecchi E., (and 12 others) 1997. Microsatellite genetic distances between oceanic populations of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). *Mol. Biol. Evol.* 14: 355-362.
- van Aarde R.J. & Blumenberg B. 1979. Genotypic correlates of body and adrenal weight in a population of feral cats (*Felis catus*). *Carnivore* 2: 37-45.
- van Aarde R.J. 1978. Reproduction and population ecology in the feral house cat, *Felis catus*, on Marion Island. *Carnivore Genetics Newsletter* 3: 288-316.
- van Aarde R.J. 1980. The diet and feeding behaviour of the feral cat, *Felis catus*, at Marion Island. *S. Afr. J. Wildl. Res.* 10: 123-128.
- van de Weghe A., Bouquet Y., Mattheeuws D., Zeveren A.V. 1981. Polymorphism in blood substances of the cat. *Comp. Biochem. Physiol.* 61: 223-230.
- van den Bos R. & de Cock Bunning T. 1994. Social behaviour of domestic cats (*Felis lybica* forma *catus* L.): A study of dominance in a group of female laboratory cats. *Ethology* 98: 14-37.
- van den Bos R. & de Vries H. 1996. Clusters in social behaviour of female domestic cats (*Felis silvestris catus*) living in confinement. *J. Ethol.* 14: 123-131.
- van Kreveld D. 1970. A selective review of dominance-subordination relations in animals. *Genet. Psychol. Monogr.* 81: 143-173.
- Van Orsdol K.G., Hanby J.P., Bygott J.D. 1985. Ecological correlates of lion organization (*Panthera leo*). *J. Zool. Lond.* 206: 97-112.
- van Staaden M.J., Chesser R.K., Michener G.R. 1994. Genetic correlations and matrilineal structure in a population of *Spermophilus richardsonii*. *J. Mamm.* 75: 573-582.
- van Staaden M.J. 1995. Breeding tactics, social structure and genetic variation in mammals: problems and prospects. *Acta Theriol.* 3:165-182

W

- Wagner R.H., Schug M.D., Mortor E.S. 1996. Condition dependent control of paternity by female purple martins: Implications for coloniality. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38:379-389.
- Warner R. 1985. Demography and movements of free-ranging domestic cats in rural Illinois. *J. Wildl. Manage.* 49: 340-346.
- Weatherhead P.J. 1997. Breeding synchrony and extra-pair mating in red-winged blackbirds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40: 151-158.
- Webster M.S. 1992. Sexual dimorphism, mating system and body size in New World Blackbirds (*Icterinae*). *Evolution* 46: 1621-1641.
- Weghe A., Bouquet Y., Mattheeuws D., Zeveren A. 1981. Polymorphism in blood substances of the cat. *Comp. Biochem. Physiol.* [B] 69: 223-230.
- Weir B.S. & Cockerham C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1350-1370
- Weir B. 1990. *Genetic Data Analysis*. Sinauer, Massachusetts.
- Westneat D.F. 1992. Do female red-winged blackbirds engage in a mixed mating strategy? *Ethology* 92: 7-28.
- Westneat D.F. & Sherman P.W. 1997. Density and extra-pair fertilizations in birds: a comparative analysis. *Behav. Ecol. sociobiol.* 41: 205-215.
- Whitlock M.C. 1991. Temporal fluctuation in demographic parameters and the genetic variance among populations. *Evolution* 46: 608-615.
- Wiley R.H. 1973. Territoriality and non-random mating in sage grouse, *Centrocercus urophasianus*. *Anim. Behav. Monogr.* 6: 87-169.
- Wilkinson G.S. 1985. The social organization of the common vampire bat. II. Mating system, genetic structure, and relatedness. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17: 123-134.
- Williatte C. 1994. L'alimentation de la chatte reproductrice et de sa portée. Thèse Doct. Vét., Université Claude Bernard, Lyon 1, 194p.
- Winslow C.N. 1938. Observations of dominance and subordination in cats. *J. Genet. Psychol.* 52: 425-428.
- Wittenberger J.F. 1981. *Animal Social Behavior*. Duxbury Pree, Boston.
- Workman P.L. & Niswander J.D. 1970. Population studies on south-western Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. *Amer. J. Human Genet.* 22: 24-49.
- Wright S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* 15: 323-354.
- Wright S. 1965. The interpretation of population structure by *F* -statistics with special regard to the system of mating. *Evolution* 19: 395-420.
- Wright S. 1969. *Evolution and Genetics of Populations*. University of Chicago Press, Chicago.
- Wright S. 1978. *Evolution and genetics of population IV: Variability within and among Natural Populations*. University of Chicago Press, Chicago.

X

- Xémar V. 1997. Le chat errant urbain. Contrôle des populations et état sanitaire. Thèse Doct. Vét., Université Claude Bernard, Lyon 1, 136p.

Y

- Yamane A., Ono Y., Doi T. 1994. Home range size and spacing pattern of feral cat population on a small island. *J. Mamm. Soc. Jpn.* 9: 9-20.
- Yamane A., Doi T. & Ono Y. 1996. Mating behaviors, courtship rank and mating success of male feral cat (*Felis catus*). *J. Ethol.* 14: 35-44.
- Yamane A., Emoto J., Ota N. 1997. Factors affecting feeding order and social tolerance to kittens in the group-living feral cat (*Felis catus*). *Applied Animal Behaviour Science* 52 : 119-127.
- Yamane A. 1998. Male reproductive tactics and reproductive success of the group living cat (*Felis catus*). *Behav. Proc.* 43: 239-249.
- Yezerinac S.M., Weatherhead P.J., Boag P.T. 1995. Extra-pair paternity and the opportunity for sexual selection in a socially monogamous bird (*Dendroica petechia*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 179-188.

Z

- Zabel C.J. & Taggart S.J. 1989. Shift in red fox (*Vulpes vulpes*), mating system associated with El Niño in the Bering Sea. *Anim. Behav.* 38: 830-838.
- Zaubrecher K.I. & Smith R.E.S. 1993. Neutering of feral cats as an alternative to eradication programs. *JAVMA* 203: 449-452.
- Zimen E. 1981. *The Wolf*. New York: Delacorte Press.
- Zimen E. 1982. A wolf pack sociogram. In: *Wolves of the World*, eds. F.H. Harrington & R.C. Paquet. Park Ridge, New Jersey, Noyes Publications, pp 282-322.