

Université de Reims Champagne-Ardenne
UFR Sciences Exactes et Naturelles
École doctorale Sciences Technologies Santé (n° 358)

THÈSE

présentée pour obtenir le grade de :

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE REIMS CHAMPAGNE-ARDENNE

Spécialité : Éco-éthologie

par

Estelle GERMAIN

Approche éco-éthologique de l'hybridation entre le Chat forestier d'Europe (*Felis silvestris silvestris* Schreber 1777) et le Chat domestique (*Felis catus* L.).



Mais c'est un chat !

2C2A-CERFE, CENTRE DE RECHERCHE ET DE FORMATION EN ÉCO-ETHOLOGIE
LABORATOIRE PARASITOLOGIE-MYCOLOGIE, EA 3800

Soutenue le 19 décembre 2007 à Reims devant le comité d'examen composé de :

François GUÉROLD	Professeur, Université Paul Verlaine Metz	Rapporteur
Luigi BOITANI	Professeur, Université de Rome "La Sapienza"	Rapporteur
Dominique PONTIER	Professeur, Université Claude Bernard Lyon 1	Examineur
Sandrine RUETTE	Ingénieur de recherche, ONCFS CNERA-PAD	Examineur
Marie-Lazarine POULLE	Chargée de mission 2C2A-CERFE, HDR de l'Université de Reims Champagne-Ardenne	Directeur

RÉSUMÉ

GERMAIN E. - Approche éco-éthologique de l'hybridation entre le Chat forestier d'Europe (*Felis silvestris silvestris* Schreber 1777) et le Chat domestique (*Felis catus* L.).

L'hybridation avec le Chat domestique constitue une menace pour le Chat forestier d'Europe. Cependant, le contexte de cette hybridation et le rôle joué par les hybrides eux-mêmes sont peu connus. Nous avons étudié simultanément l'éco-éthologie des chats forestiers, des chats domestiques et de leurs hybrides à partir de l'analyse des lieux de collecte de 73 chats de morphotype forestier, et, en radio-pistant 22 individus équipés d'émetteurs dans les Ardennes. Le génotype de tous les chats collectés et radio-pistés a été déterminé. En France, la distribution des chats forestiers et des hybrides sont similaires. En revanche, si la présence de chats forestiers semble associée à celle du couvert forestier, celle des hybrides n'apparaît pas liée à un type d'habitat en particulier. De plus, l'analyse de 65 contenus stomacaux indique que les hybrides, comme les chats forestiers, consomment majoritairement des rongeurs, mais également des denrées d'origine anthropique, comme le font les chats domestiques. Par ailleurs, les hybrides ressemblent beaucoup aux chats forestiers pour ce qui est du mode d'utilisation de l'espace et de la sélection de l'habitat, tandis que les chats domestiques ont des domaines vitaux plus petits, centrés sur les fermes. Les rythmes d'activités des trois types de chats ne diffèrent pas, mais leurs patrons d'utilisation de l'espace sont très peu concordants. L'hybridation pourrait donc survenir essentiellement lors d'excursions ponctuelles. Comme les hybrides semblent, sur les plans écologique et éthologique, très proches des chats forestiers mais plus flexibles qu'eux, leur rôle potentiel dans la conservation du Chat forestier est discuté.

Mots-clés : Chat forestier d'Europe, *Felis silvestris silvestris*, Chat domestique, *Felis catus*, hybridation, hybride, éco-éthologie, conservation.

ABSTRACT

GERMAIN E. – Eco-ethological approach of hybridisation between the European wildcat (*Felis silvestris silvestris* Schreber 1777) and the domestic cat (*Felis catus* L.).

Hybridisation with the domestic cat is one of the main threats to the European wildcat. However, the context in which hybridisation occurs and the role played by the hybrids themselves are not much known. We studied simultaneously the eco-ethology of European wildcats, domestic cats and their hybrids from the analysis of the places of collection of 73 cats with wildcat phenotype, and by radio-tracking 22 individuals equipped with radio-collars in the Ardennes region. The genotype of all the cats collected and radio-tracked was determined. In France, the distribution of wildcats and hybrids were similar. On the other hand, if the wildcats' presence seemed to be linked to forest cover, the one of hybrids was not linked to a specific type of habitat. Moreover, the analysis of 65 stomach contents indicated that hybrids eat, mainly rodents, as wildcats, but also human-linked food, as domestic cats. Besides, hybrids resembled wildcats concerning spatial use and habitat selection whereas domestic cats have smaller home ranges centred on farms. The activity rhythms of the three types of cats did not differ but concordance in space use was low. Thus, hybridization should occur essentially during punctual excursions. As hybrids seem, from an ecological and a behavioural point of view, to be close to wildcats but to be more flexible than them, their potential role in the conservation of the European wildcat is discussed.

Key-words: European wildcat, *Felis silvestris silvestris*, domestic cat, *Felis catus*, hybridisation, hybrid, eco-ethology, conservation.

REMERCIEMENTS

Cette étude n'aurait pu être réalisée sans l'implication et le soutien de nombreuses personnes et d'organismes que je tiens ici à remercier.

Je remercie Rémi HELDER, directeur du Centre de Recherche et de Formation en Eco-éthologie de la Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise (2C2A-CERFE) de m'avoir accueillie dans son équipe et avoir ainsi mis à ma disposition les moyens humains, matériels et financiers nécessaires au bon déroulement de cette étude. Je remercie également le Pr. Isabelle VILLENA et le Dr. Dominique AUBERT de m'avoir permise d'être rattachée au laboratoire de Parasitologie-Mycologie EA 3800 (UFR Médecine, Université de Reims Champagne-Ardenne) au cours de ces trois années de travail.

Cette étude a bénéficié du soutien financier apporté par la Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise et le Conseil Régional de Champagne-Ardenne au 2C2A-CERFE. Je n'aurais pu la conduire à bien sans l'attribution d'une bourse d'étude cofinancée par le Conseil Général des Ardennes et le Zoo d'Amnéville (Metz, Moselle) que je remercie ici vivement. Mes remerciements s'adressent en particulier à Monsieur Michel LOUIS, directeur du Zoo d'Amnéville, et à Monsieur Jean-Marc VICHARD, son adjoint.

Mes remerciements vont également au Pr. François GUÉROLD et au Pr. Luigi BOITANI (rapporteurs), ainsi qu'au Pr. Dominique PONTIER et au Dr. Sandrine RUETTE (examinatrices) pour leurs avis et critiques constructives sur ce travail.

J'adresse mes remerciements les plus chaleureux à Marie-Lazarine POULLE, ma directrice de thèse, pour l'encadrement dont elle m'a fait profiter pendant ces trois années de thèse. J'ai eu beaucoup de chance d'avoir une directrice aussi énergique, enthousiaste et disponible tant dans l'encadrement du travail de terrain que dans celui de l'art de la rédaction. Ce travail est l'aboutissement de nombreuses discussions, souvent constructives et, pour sûr, toujours enrichissantes ! Ses encouragements, ses conseils, son dynamisme et son écoute ont toujours résisté aux moments de découragement et de remise en questions. Le temps passant, Marie-Lazarine est devenue bien plus qu'une directrice de thèse.

Mes pensées les plus reconnaissantes s'adressent à Delphine HAUTH, assistante vétérinaire et éthologue du Zoo d'Amnéville qui m'a initiée à l'éthologie et aidée dans ma quête d'une demi-bourse de thèse. Je tiens particulièrement à remercier, ici, une amie.

Par ailleurs, je remercie sincèrement :

La Direction Régionale de l'Environnement de Champagne-Ardenne et le Conseil Scientifique Régional du Patrimoine Naturel, pour les autorisations de capture de chats forestiers sur la commune de Briquenay.

L'Office Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage, et, plus particulièrement, Sandrine RUETTE et François LÉGER, pour l'organisation de la collecte de cadavres de chats de morphotype forestier, le financement des typages génétiques de ces chats et, pour avoir mis à ma disposition la gestion de la base de données « Chat forestier », merci pour votre confiance.

Le laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive (UMR CNRS 5558, UCB Lyon 1) et, plus particulièrement, Emmanuelle FROMONT pour avoir pris en charge le coup financier de mes déplacements et de mes hébergements dans la Dombes mais aussi pour ses encouragements ; Dominique PONTIER, Sébastien DEVILLARD, Ludovic SAY pour le typage génétique des chats ; Thibaut JOMBART et Clément CALENGE pour leurs aides dans l'analyse des données.

Simon BENHAMOU (CEFE-CNRS, Montpellier) avec qui j'ai pris un réel plaisir à travailler. Merci pour la rapidité et l'enthousiasme avec lesquels tu as toujours su répondre à mes questions. C'était très motivant !

Toutes les personnes qui ont participé à la collecte des chats en France dont, notamment, les techniciens de l'ONCFS (SD 08, 18, 21, 23, 25, 39, 41, 54, 55 67, 71, 89) et les Fédérations de Chasse des départements 36, 39, 88 et 89.

Les agriculteurs Messieurs Rémi et Régis CABADET, Monsieur David REMACLY, Monsieur Joël LAMBERT et la famille RIMBAUT qui m'ont donné accès à leurs fermes pour pouvoir y capturer et y pister les chats domestiques.

Je tiens également à remercier vivement :

Laure GIAMBERINI et François GUÉROLD pour leurs encouragements et pour avoir éveillé en moi la folie de faire une thèse !

Madame Amandine SAGER et Monsieur Nicolas DELBARY, vétérinaires de la Clinique de l'Ile (Metz), ainsi que les vétérinaires de la Clinique de Buzancy (Ardennes), pour les échantillons d'urine de chats domestiques qui n'ont finalement pas pu être exploités dans le cadre de cette thèse.

Jordi RUIZ-OLMO (Direcció general del Medi Natural, Barcelone) et Martina DENK (Forschungsinstitut Senckenberg, Biebergemünd) pour avoir cru, comme moi, à nos collaborations qui n'ont finalement pas vu le jour.

Toute l'équipe du Zoo d'Amnéville et surtout Nicolas LEROUX (directeur zoologique), Alexis MAILLOT (vétérinaire), Philippe CAMMARATA (responsable du secteur de la fauverie et des ours polaires) et Emilie TREVIGLIO (soigneuse des chats sauvages) pour leur accueil lors de mes venues.

Edwige GUERLET, avec qui j'ai réalisé mon premier stage de recherche.

Céline SIMON, pour la correction des parties rédigées en anglais.

Toute l'équipe de la Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise et, en particulier, Monique, Marie-Laure, Karine, Juliette et Delphine pour leur aide administrative et leur accueil lors de mes « squats » de la photocopieuse.

Les éditions IMAV pour m'avoir donné l'autorisation d'utiliser un dessin des histoires du Petit Nicolas comme illustration de la page de garde de ce manuscrit.

C'est avec grand plaisir que je tiens à présenter toute ma reconnaissance à mes collègues et ami(e)s avec qui j'ai partagé ces trois années à Boult-aux-Bois :

Rémi (re !), pour m'avoir dit un jour autour d'un café (oui oui un café...) à 8h du matin : « Ça te dirait de faire une thèse au CERFE ? » et de m'avoir ainsi permis de réaliser une thèse sur un sujet passionnant et au sein d'une équipe unique. Je tiens également à remercier ses services SOS ArcView ouverts 24/24h 7/7j.

Les doctorants et docteurs du 2C2A-CERFE avec qui j'ai partagé les petits bonheurs et les petits tracasseries de la thèse. Merci Marie-Hélène pour les comptages aux phares des r'nards la nuit, quand il neige et qu'il fait froid, ça ne s'oublie pas... Je n'oublie pas non plus ces bonnes odeurs d'intestins dans le labo ! Merci Marina, pour notre partage des sessions de piégeage et l'odeur musquée (musclée ?) de la martre dans le labo... Merci Carole pour mon initiation au radio-pistage, à ArcView mais aussi pour les affûts blaireaux. Merci Eve pour tes conseils statistiques et pour m'avoir hébergée lors de mes venues sur Lyon. Merci Pauline pour ton aide au radio-pistage lorsque j'étais en déplacements pour les autopsies. Merci Cécile pour ton énergie positive. Merci à mes collègues préférés de bureau, Thomas & Thomas, pour l'équilibre parfait entre karaokés (je préfère les Fatals picards !) et zen attitude. Merci Rachel pour ton éternel soutien. Je n'oublie pas ceux et celles qui sont partis au début de ma thèse : Caroline, Diane, Emmanuel, Olivier, Nicolas et Vincent. Bref, merci à toutes et à tous pour la vie en communauté dans la joie, la bonne humeur, la démarche scientifique saupoudrée de quelques soirées bien animées !

Kevin, technicien pluri-disciplinaire du 2C2A-CERFE. Merci pour ton aide pour le radio-pistage des chats et l'analyse des contenus stomacaux de chats. J'ai beaucoup aimé travailler avec toi.

Jean-Michel, garde-chasse de la Commune de Briquenay. Merci pour avoir été mon guide du parfait piégeur des chats forestiers et pour m'avoir aidée à cartographier mon terrain d'étude. Ta participation dans ce travail a été très précieuse.

Anne, pour mon initiation aux statistiques descriptives mais aussi pour avoir donné, sans le savoir, à l'étudiante de maîtrise que j'ai été, l'espoir de la possibilité de faire une thèse en éthologie.

Ce travail a été réalisé grâce à la participation de stagiaires que je souhaite remercier. Pour le radio-pistage, merci à Philippe CHRISTOPHE, Alexandre GONCALVES et Carole BRENDEL pour votre courage et votre endurance pendant les longues nuits de radio pistage et ce, en faisant toujours preuve de beaucoup de motivation et surtout en gardant le sourire ! Pour les autopsies, merci à Jennifer LANNEAU, Mehdi GHARBI et Pauline PERROT, pour les quelques journées passées à mes côtés à découper des chats. Pour le régime alimentaire, merci aux étudiants de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon pour les contenus stomacaux qu'ils ont analysés pendant leur stage de formation.

Bien entendu, une thèse ce n'est pas seulement de l'aide pour le travail mais aussi un soutien au quotidien. Pour cela, mes pensées s'envolent vers ma famille et, plus particulièrement, vers Chantal et Jean-Jean, ainsi que vers mes deux amies de longue date : Sophie et Emilie. Je pense aussi à Romain avec qui j'ai partagé une bonne partie du chemin qui m'a conduit à ce travail. Je te remercie pour le soutien que tu m'as apporté et la patience dont tu as fait preuve à mon égard pendant tout ce temps.

Je n'oublie pas les acteurs de ce travail, ceux dont je ne parle qu'au travers de codes « scientifiquement corrects » : les chats ! Merci à Mystic (Wf2), Maouss, Punch (Hm1), Chimayne (Wf1), Moustic, Scoobidou, Petit Gervais, Clara (Wf2), Pom'Pote, Treize (Wf3), Haribot, Cookie, Grisou (Dm1), Bounty, Fifi (Dm2), Tortue (Df1), Salem (Dm3), Seyriel (Hf1), Croquette (Df2), Demi Lune (Wf4), Arès (Wm1), Chocolat (Df3), Sagrès (Dm4), Fida (Df4), Marguerite (Df5), Nonette (Df6), Vador (Dm5), Amidala (Df7), Barakouda (Hm2), Kluski (Dm6), Anisha (Hf2) et Mallow.



Enfin, il me reste à exprimer mes remerciements les plus précieux à celui qui partage ma vie, Julian. Pendant ces années de dur labeur, tu auras été ma bouffée d'oxygène, mon refuge pendant les moments de doute. Tu as toujours été là pour m'écouter d'une oreille attentive et me conseiller. Merci de m'aimer telle que je suis.

À mes parents et à mon frère.

Merci de m'avoir donné la chance de mener à bien toutes ces années d'étude.

Merci pour votre amour de tous les jours.

PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS SUR LE SUJET

- Germain E.**, Jombart T., Say L., Devillard S., Pontier D., Ruetten S., Léger F., Pouille M.-L. Ecological requirements of wildcats and their hybrids in France: conservation implications. Article en préparation.
- Germain E.**, Ruetten S., Léger F. & Pouille M.-L. Diet overlap between European wildcats, domestic cats and their hybrids in France. Article soumis.
- Germain E.**, Benhamou S. & Pouille M.-L. Spatio-temporal sharing between the European wildcat, the domestic cat, and their hybrids. Article soumis.
- Germain E.**, Ruetten S. & Pouille M.-L. Habitat selection by European wildcats, domestic cats and their hybrids in North-eastern France. Article en préparation.
- Germain E.**, Liénard E. & Pouille M.-L. 2007. Résultats préliminaires concernant le partage de l'espace entre le Chat sauvage d'Europe *Felis s. silvestris* (Schreber, 1777) et le Chat domestique *Felis s. catus* (Linnaeus, 1758) dans le nord-est de la France. In: Les dossiers forestiers, n°18, ONCFS, Actes du XXVIII^{ème} Colloque Francophone de Mammalogie de la Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères " Les mammifères forestiers ", 21-23 octobre 2005, Bergerie Nationale Rambouillet (78). 130-140.
- Germain E.**, Pontier D., Fromont E., Ruetten S., Léger F. & Pouille M.L. 2005. Determining the ecological and ethological factors conducive to the hybridization of the European wildcat and the domestic cat. Communication orale. Symposium International "Biology and Conservation of the European Wildcat (*Felis silvestris silvestris*)", 21-23 janvier 2005, Fischbach, Allemagne.

PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS SUR D'AUTRES SUJETS

- Germain E.**, Frézard A. & Hauth D. 2007. Effects of food enrichments on the activity of the captive Mandrill (*Mandrillus sphinx*). The Shape of Enrichment, 16:18-19.
- Germain E.**, Frézard A. & Hauth D. 2005. Effet de l'enrichissement alimentaire sur l'activité de trois Mandrills (*Mandrillus sphinx*) en captivité. Communication orale. XVIII^{ème} Colloque de la Société Francophone de Primatologie, 19-21 octobre 2005, Besançon.
- Afonso E., **Germain E.**, Pouille M.-L., Villena I., Aubert D., Ruetten S., Léger F. & Gilot-Fromont E.. Spatio-temporal variability in the prevalence of *Toxoplasma gondii* in definitive hosts in rural areas in France. Article en préparation.
- Frézard A. & **Germain E.** Improvement of living conditions of captive European wildcats (*Felis silvestris silvestris*). Article en préparation.

SOMMAIRE

CHAPITRE 1 : Introduction	19
1.1 L'hybridation dans le règne animal	19
1.1.1 Définitions	19
1.1.2 Circonstances de l'hybridation	20
1.1.3 Les différents « types » d'hybridation	22
1.1.4 Fréquence de l'hybridation	24
1.1.5 Conséquences de l'hybridation	25
1.2 Facteurs favorisant l'hybridation	27
1.2.1 Le réchauffement climatique	27
1.2.2 La modification et la fragmentation des habitats	28
1.2.3 La réduction de la densité d'un des taxa impliqués	30
1.2.4 L'introduction d'espèces non-natives	30
1.2.5 Facteurs restant à explorer	31
1.3 L'hybridation chez les Carnivores	32
1.4 Relations entre chats forestiers, domestiques et hybrides	35
1.4.1 Histoire de la sympatrie entre le Chat forestier et le Chat domestique	36
1.4.2 Déclin des populations de chats forestiers	37
1.4.3 Plasticité des populations de chats domestiques	38
1.4.4 Hybridation entre chats forestiers et chats domestiques	39
1.4.5 Coexistence entre chats forestiers et chats domestiques	41
1.5 Objectifs de l'étude	43
CHAPITRE 2 : Ecological requirements of wildcats (<i>Felis s. silvestris</i>) and their hybrids in France: conservation implications.	49
CHAPITRE 3 : Diet overlap between European wildcats (<i>Felis s. silvestris</i>), free-ranging domestic cats (<i>Felis catus</i>) and their hybrids in France.	71
CHAPITRE 4 : Spatio-temporal sharing between the European wildcat (<i>Felis s. silvestris</i>), the domestic cat (<i>Felis catus</i>) and their hybrids.	87
CHAPITRE 5 : Habitat selection of European wildcats (<i>Felis s. silvestris</i>), domestic cats (<i>Felis catus</i>) and their hybrids in North-eastern France.	111
CHAPITRE 6 : Discussion	123
6.1 Apport de l'étude à la connaissance de l'éco-éthologie des chats forestiers, des hybrides et des chats domestiques	124
6.1.1 Distribution des chats forestiers et des hybrides en France	124
6.1.2 Exigences écologiques des chats forestiers et des hybrides	125

6.1.3 Régime alimentaire des chats forestiers, des chats domestiques et des hybrides	125
6.1.4 Partage de l'espace entre chats forestiers, chats domestiques et hybrides	127
6.1.5 Sélection de l'habitat par les chats forestiers, les chats domestiques et les hybrides	128
6.1.6 Sens possibles de l'hybridation	128
6.1.7 Discrimination Chat forestier/Chat domestique	130
6.2 Apport de l'étude dans la mise en place de mesures de conservation	132
6.2.1 Quel type de chat conserver ?	133
6.2.2 Quel type d'habitat protéger ? Quel type de zones protéger ?	136
6.2.3 Limiter ou stériliser les populations de chats domestiques ?	138
6.2.4 Réintroduire des chats forestiers ?	139
6.2.5 Protéger les populations hybridées ?	141
CHAPITRE 7 : Conclusion	145
BIBLIOGRAPHIE DES CHAPITRES 1, 6 ET 7	149
ANNEXES	169

LISTE DES FIGURES

Figure 1-1 : Schématisation des barrières pré- et post-appariements (adaptée de Arnold 1997).	21
Figure 1-2 : Les différents types d'hybridation (d'après Woodruff 1973).	23
Figure 1-3 : Les différentes étapes qui conduisent à l'hybridation, à la disparition d'un taxon et à la naissance d'hybrides (C).	29
Figure 1-4 : Aire de répartition du Chat forestier d'Europe (extrait de Stahl & Léger 1992).	38
Figure 1-5 : Critères usuellement pris en compte dans l'identification du Chat forestier d'Europe et du chat domestique gris tigré (« Tabby cat ») (dessin Cl. Poivre in Stahl & Léger 1992).	41
Figure 2-1 : Locations of the wildcats and hybrids carcasses collected in France from 2001 to 2006.	57
Figure 2-2 : Correlation circle of the scaled principal component analysis (PCA) of 20,940 communes described by 10 quantitative variables.	58
Figure 2-3 : Communes scatterplot one of the first plane of the scaled PCA of commune data.	59
Figure 2-4 : Results for the first (m-S1) and the second (m-S2) Ecological niche factor analysis conducted on wildcats.	61
Figure 3-1 : Locations of wildcats, hybrids and domestic cats carcasses collected in France and stomachs of which were analysed.	75
Figure 4-1 : Schematic illustration of the computation of the overlap activity index.	93
Figure 4-2 : Some of the home ranges of wildcats, domestic cats and hybrids radio-tracked in 2005 and 2006 in the Ardennes region (France).	98
Figure 4-3 : Percentage of active locations for domestic cats, wildcats and hybrids per time period. The total number of locations per type of cats per time period is written above each bar.	99
Figure 5-1 : Results of the domestic cats K-select analysis.	115
Figure 5-2 : Results of the K-select analysis carried out on wildcats and hybrids.	117
Figure 6-1 : Enclos où sont maintenus les chats forestiers captifs (Centre de Lleida, Espagne).	132
Figure 6-2 : Photographies de trois chats forestiers femelles (mois de juin).	135
Figure 6-3 : Photographie de la blessure provoquée par un collet sur une des femelles chats forestiers suivies par radio pistage au cours de cette étude.	140

LISTE DES TABLEAUX

Table 1-1 : Cas d'hybridation répertoriés chez les carnivores (d'après Wayne & Brown 2001).	33
Table 2-1 : Ecological variables used for the determination of the ecological requirements of wildcats and hybrids.....	55
Table 3-1 : Number (n) of food items found in the stomachs of domestic cats, wildcats and hybrids collected in France from 2000 to 2006 and frequency of occurrence (%) of these items relatively to the total number of food items.	77
Table 4-1 : Characteristics of the cats tracked and seasonal home ranges estimated with the 95% kernel method.	95
Table 4-2 : Effects of the tested variables on the logarithmic home range size.....	97

SOMMAIRE DES ANNEXES

ANNEXE 1 : STATUT LEGAL DU CHAT FORESTIER DANS LES PAYS EUROPEENS.....	171
ANNEXE 2 : DO NON-HYBRID EUROPEAN WILDCATS (FELIS SILVESTRIS SILVESTRIS) PERSIST IN EASTERN FRANCE?.....	173
ANNEXE 3 : NOTES SUR L'ANALYSE FACTORIELLE DE LA NICHE ECOLOGIQUE.....	193
ANNEXE 4 : TERRAIN D'ETUDE DANS LE NORD-EST DES ARDENNES.....	195
ANNEXE 5 : NOTES SUR L'ANALYSE K-SELECT	197

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

CHAPITRE 1 : Introduction

Le Chat forestier d'Europe ou Chat sauvage (*Felis s. silvestris* Schreber 1777) et le Chat domestique (*Felis catus* L.) vivent en sympatrie, sont génétiquement proches et peuvent s'hybrider. Les hybrides issus de leurs accouplements sont fertiles. Cette hybridation potentielle semble pouvoir être préjudiciable aux populations de chats forestiers qui sont déjà menacées par d'autres facteurs comme la destruction et la fragmentation de leurs habitats. Les aspects écologiques et comportementaux des relations entre chats forestiers, chats domestiques et chats hybrides, très peu étudiés jusqu'à présent, font l'objet de la présente thèse.

Nous avons cherché à identifier les différences et les similitudes existantes entre ces trois taxa en s'intéressant aussi bien à leurs besoins en terme de niche écologique, qu'à la façon dont ils exploitent les ressources alimentaires, sélectionnent l'habitat et utilisent l'espace. Nous nous sommes particulièrement intéressés au comportement des hybrides qui n'avait, jusqu'à présent, fait l'objet que d'une seule publication. L'étude présentée dans ce mémoire a été conduite en France. Elle a pour objectif d'améliorer notre connaissance des facteurs écologiques et comportementaux impliqués dans le processus d'hybridation, tout en apportant des informations susceptibles d'aider à la mise en place de mesures de conservation des carnivores sauvages menacés par l'hybridation.

1.1 L'hybridation dans le règne animal

1.1.1 Définitions

L'hybridation peut être définie comme la reproduction entre individus appartenant à deux populations génétiquement distinctes, quel que soit le statut taxonomique des deux taxa (Arnold 1992 ; Rhymer & Simberloff 1996). Cette définition de l'hybridation présente l'avantage de se passer du statut phylogénétique discuté de certains taxa, parfois difficile à définir (espèce ? sous-espèce ?). Les taxa qui s'hybrident sont caractérisés par leur proximité

génétique (Seehausen 2004) et les descendants issus de leurs accouplements sont des hybrides de première génération (F1). Ils peuvent être viables ou non, fertiles ou stériles. S'ils sont viables et fertiles, ils peuvent, par ailleurs, se reproduire entre eux pour produire des hybrides de deuxième ou nième génération (F2...Fn), ou se reproduire avec des individus issus des populations parentales. Dans ce cas, il ne s'agit alors plus d'hybridation mais d'introgession (Arnold 1992 ; Seehausen 2004). L'hybridation et l'introgession peuvent être directionnelles (plus d'accouplements entre les mâles d'un taxa et les femelles de l'autre taxa) ou réciproques (même fréquence d'accouplements entre mâles et femelles des deux taxa) (e.g. Wirtz 1999 ; Bettles et al. 2005). Une distinction est, par ailleurs, faite entre l'hybridation naturelle et l'hybridation anthropogénique (Wayne & Brown 2001). L'hybridation entre populations peut, en effet, exister naturellement mais les activités humaines jouent maintenant un rôle déterminant dans ce phénomène, plus particulièrement, en l'intensifiant (Allendorf et al. 2001).

1.1.2 Circonstances de l'hybridation

L'hybridation se produit lorsque l'isolement géographique et l'isolement reproductif entre deux taxa sont rompus, c'est-à-dire lorsque les « mécanismes d'isolement » empêchant le passage d'un flux de gènes disparaissent (Arnold 1997 ; Orr & Smith 1998 ; Mallet 2005). Le terme de « mécanismes d'isolement » est associé au concept d'espèce (Mayr 1996) et implique que ces « mécanismes » aient été désignés par la sélection naturelle pour empêcher l'hybridation. Mallet (2005) préfère utiliser le terme plus neutre de « barrières reproductives ». L'isolement géographique entre deux populations est donc conditionné par des barrières physiques séparant ces populations (Bullini 1994 ; Seehausen 2004), alors que l'isolement reproductif entre deux populations repose sur l'existence de barrières pré-appariement et post-appariement (Butlin 1987 ; Arnold 1997, Figure 1-1). Ces barrières interviennent à chacun des stades nécessaires de l'hybridation, c'est-à-dire : 1) lors de la rencontre entre deux individus de taxa et de sexes différents, 2) lors de leurs tentatives de communication efficace, 3) en ce qui concerne leur compatibilité physiologique.

Lorsque les barrières géographiques sont rompues, la probabilité de rencontre entre individus peut être limitée par le fait que ces individus vivent dans des habitats distincts (isolement écologique), se reproduisent à des moments différents (isolement temporel) ou ont des comportements de pré-appariements différents (isolement comportemental). Par exemple,

le décalage dans les cycles reproducteurs ou des différences dans les activités journalières peuvent réduire la probabilité d'accouplement entre taxa proches, de même que les comportements de pré-appariements jouent un rôle majeur de barrières aux accouplements hétérospécifiques chez les amphibiens et les oiseaux (e.g. Baker & Baker 1990).

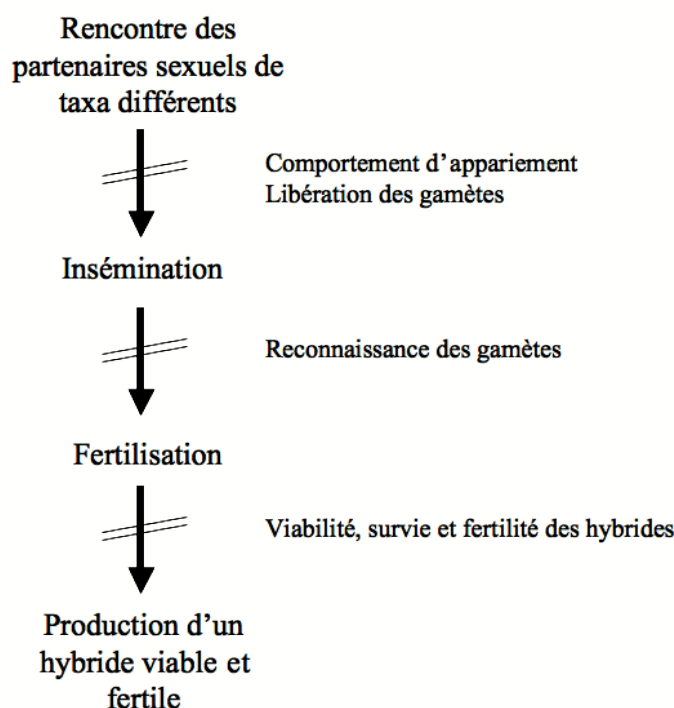


Figure 1-1 : Schématisation des barrières pré- et post-appariements (adaptée de Arnold 1997).

Chez ces animaux, le choix du partenaire sexuel a une forte influence sur l'existence ou non d'hybridation et d'introgession (Huxel 1999). Ainsi, chez les grenouilles et crapauds, le système de reconnaissance spécifique du partenaire de reproduction, fondé essentiellement sur des critères morphologiques (Duellman & Trueb 1994) et sur les caractéristiques de chant (Gerhardt 1994), contribuerait à l'isolement pré-zygotique. De même, chez les oiseaux, lorsque deux taxa génétiquement proches sont en présence, les couleurs et le chant interviennent également dans le choix du partenaire de reproduction : les femelles de la plus petite espèce en présence pourraient accepter les mâles de la plus grande mais l'inverse ne serait pas vrai car, pour les femelles de la plus grande espèce, les mâles de la plus petite transmettraient des stimuli sub-normaux (Grant & Grant 1997). Au contraire, chez les grenouilles vertes (e.g. *Rana ridibunda*, *R. lessonae*, *R. perezi*), les chants et les caractéristiques morphologiques différent

relativement peu, ce qui facilite certainement l'hybridation entre ces taxa (Lodé & Pagano 2000). Chez les poissons, la préférence des femelles *Pecos pupfish* pour les mâles d'un taxon proche au détriment des mâles de leur propre taxon, a certainement joué un rôle dans la rapidité du développement du taxon exotique et dans la perte du taxon natif (Echelle & Connor 1989). De même, le fait que la Truite marbrée (*Salmo marmoratus*) et la Truite brune (*S. trutta*) ne semblent pas avoir de préférence pour les partenaires sexuels de leur propre taxon, joue certainement un rôle dans la fréquence de l'hybridation entre leurs populations (Meldgaard et al. 2007).

Enfin, une possible incompatibilité physiologique entre taxa proches peut limiter ou empêcher l'hybridation puisqu'elle détermine la réussite de l'accouplement, la formation de l'œuf et sa viabilité. Au stade pré-zygotique, il peut y avoir incompatibilité de la forme des organes reproducteurs pour le transfert des gamètes, une mortalité des gamètes ou de l'œuf, un non-développement de l'embryon, ou un avortement (Arnold 1992). Au stade post-zygotique, s'il y a fécondation, les hybrides peuvent être peu, ou pas viables, de même qu'ils peuvent être peu fertiles ou stériles.

1.1.3 Les différents « types » d'hybridation

Trois types d'hybridation ont été définis par rapport à la répartition géographique des populations parentales s'hybridant : l'hybridation allopatrique, l'hybridation parapatrique et l'hybridation sympatrique (Figure 1-2).

Le terme d'hybridation allopatrique est contradictoire et, de ce fait, discuté et désapprouvé, notamment par Bigelow (1965), dans la mesure où, pour qu'il y ait hybridation, il faut qu'il y ait contact et donc, que des individus soient sympatriques. Toutefois, Woodruff (1973) note que le terme est applicable lorsque des populations parentales vivant en allopatrie sont séparées par une zone contenant leurs hybrides. Chez les populations allopatriques, l'isolement géographique est présent mais l'isolement reproductif est rare (Bullini 1994). C'est le cas notamment des deux sous-espèces de souris domestiques (*Mus musculus musculus* et *Mus musculus domesticus*) au Danemark dont les populations sont séparées par une zone composée d'hybrides (Hunt & Selander 1973).

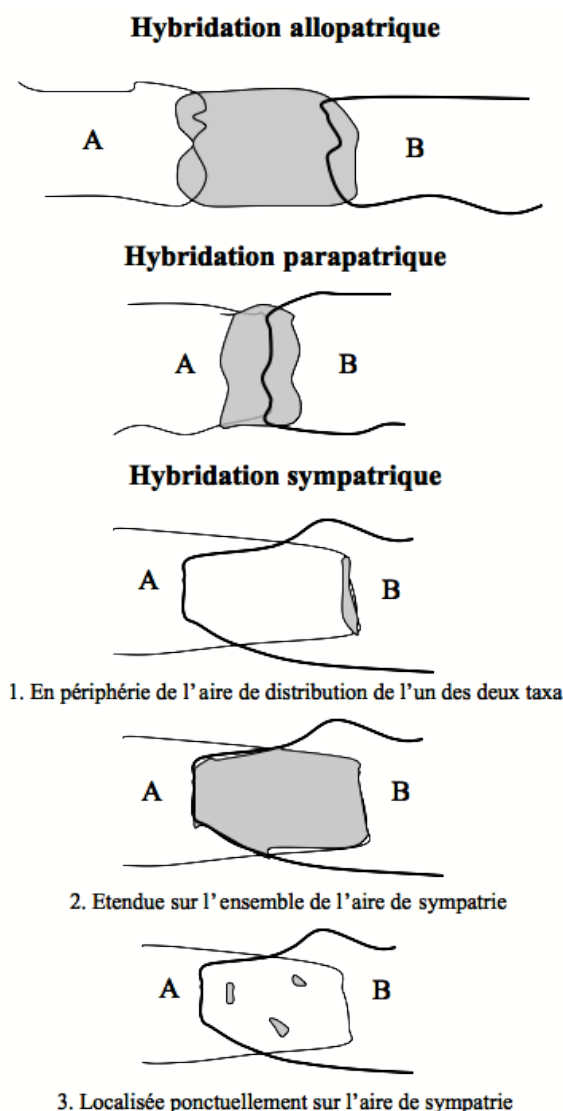


Figure 1-2 : Les différents types d'hybridation (d'après Woodruff 1973).

L'hybridation parapatrique, quant à elle, se produit lorsque les limites des aires de répartition géographique des populations parentales sont en contact. L'isolement géographique n'est donc pas complet. Dans ce cas de figure, l'hybridation se produit en marge des aires de répartition des deux populations et les hybrides n'occupent pas une aire qui leur est propre (Woodruff 1973). En fait, les espèces seraient plus vulnérables à l'hybridation à la périphérie de leur aire de répartition écologique et géographique compte tenu des densités qui y sont moins fortes et, par conséquent, de la rareté des partenaires de reproduction (Arnold 1997 ; Seehausen 2004). L'hybridation parapatrique est un cas particulier de l'hybridation sympatrique (Key 1968). Certaines populations parapatriques d'écureuils (*Tamias ruficaudus* et *T. amoenus*) s'hybrident à l'ouest de l'Amérique du nord (Good et al. 2003). L'hybridation

parapatric est également observée chez des populations de babouins (*Papio spp.*) à l'est de l'Afrique (Detwiler et al. 2005).

Enfin, l'hybridation sympatrique se produit quand les populations parentales sont en sympatrie géographique voire écologique (=syntopie). L'hybridation peut alors se produire de manière localisée en bordure ou à l'intérieur de l'aire de sympatrie, ou encore sur la totalité de la région de sympatrie (Woodruff 1973, Figure 1-2). Généralement, les espèces sympatriques sont isolées les unes des autres par une ou plusieurs barrières pré- ou post- appariement (Coyne & Orr 1989 ; Butlin 1995). Cependant, l'existence de l'hybridation atteste que ces barrières ne sont pas toujours existantes ou efficaces. Le cas du Rougequeue noir (*Phoenicurus ochruros*) et du Rougequeue à front blanc (*P. phoenicurus*) qui sont sympatriques en Europe et s'hybrident en est un bon exemple (Grosch 2003).

1.1.4 Fréquence de l'hybridation

L'hybridation a longtemps été considérée comme un phénomène rare chez les animaux (Arnold 1997 ; Allendorf et al. 2001). Ce sentiment de « rareté » était en partie dû à la difficulté de différencier morphologiquement les hybrides des parents (Dowling & Secor 1997). En effet, ils n'ont pas forcément des phénotypes intermédiaires à ceux des parents et, réciproquement, toutes les formes intermédiaires ne sont pas forcément des hybrides. Cependant, le récent développement des outils de la génétique moléculaire a modifié la vision des zoologistes en permettant l'identification des hybrides, même lorsque ceux-ci ne se distinguent pas morphologiquement des populations parentales, c'est-à-dire lorsqu'ils sont cryptiques (Dowling & Secor 1997 ; Allendorf et al. 2001 ; Mallet 2005). Il est à noter que la distinction entre hybrides de première génération et individus issus de l'introgession reste, cependant, généralement très difficile, voire impossible (Boecklen & Howard 1997).

D'après Mallet (2005), 10% des espèces animales seraient impliquées dans des mécanismes d'hybridation et d'introgession. C'est le cas notamment de certains amphibiens (e.g. le Sonneur à ventre jaune *Bombina variegata* et le Sonneur à ventre de feu *Bombina bombina*, Vörös et al. 2005), de reptiles (e.g. des lézards de Sicile *Podarcis sicula* et *P. wagleriana*, Capula 1993), d'oiseaux (e.g. des fauvettes d'Amérique du nord *Dendroica townsendi* et *D. occidentalis*, Pearson & Manuwal 2000), de poissons (e.g. la Truite marbrée

Salmo marmoratus et la Truite commune *S. trutta*, Meldgaard et al. 2007), et de mammifères herbivores (e.g. le Cerf élaphe *Cervus elaphus* et le Cerf sika *C. nippon*, Goodman et al. 1999), insectivores (e.g. le Grand murin *Myotis myotis* et le Petit murin *M. blythii*, Berthier et al. 2006) et carnivores (e.g. le Loup gris *Canis lupus* et le Coyote *C. latrans*, Lehman et al. 1991).

1.1.5 Conséquences de l'hybridation

La relative rareté des cas d'hybridation dans le règne animal a d'abord fait croire que l'hybridation influençait de manière mineure les populations animales, que ce soit d'un point de vue évolutif ou d'un point de vue biologique. Cependant, la mise en évidence de nombreux cas d'hybridation dans le règne animal a remis en cause cette idée et soulevé bien des débats (Arnold 1992 ; Barton 2001). En effet, alors que les botanistes voient l'hybridation comme une source de diversité, les zoologistes ont pendant longtemps eu tendance à la considérer comme une atteinte à la pureté des espèces (Grant & Grant 1992 ; Seehausen 2004 ; Mallet 2005). Maintenant, il semblerait que la plupart des scientifiques s'accordent sur le fait que l'hybridation influence significativement l'évolution, la répartition et la distribution de nombreuses espèces animales (Grant & Grant 1992 ; Rhymer & Simberloff 1996 ; Dowling & Secor 1997). L'importance de son implication dans l'évolution des espèces animales reste cependant sujette à débats (voir, notamment, Dowling & Secor 1997 ; Arnold 1992, 1997 ; Barton 2001). Les opinions divergent en particulier sur ce qui concerne le côté positif ou négatif de ses effets à long terme sur le devenir des populations parentales (Rhymer & Simberloff 1996 ; Wolf et al. 2001). Il s'avère que les conséquences de l'hybridation sur les populations parentales dépendent notamment de la survie des hybrides et de leur capacité à se reproduire (Arnold 1992 ; Arnold & Hodges 1995 ; Marshall et al. 2002).

Les hybrides viables et fertiles qui se reproduisent entre eux ou avec l'un ou les deux taxa parentaux permettraient l'échange de gènes entre les lignées existantes et contribueraient de ce point de vue, à l'émergence de nouveaux taxa recombinaisonnés (Barton 2001 ; Grant & Grant 1992). Comme chez les plantes (Rieseberg 1997), cela apparaît de plus en plus comme une réalité dans le règne animal, notamment chez les Vertébrés (Dowling & DeMarais 1993). De plus, les hybrides pourraient présenter de nouvelles combinaisons de gènes (Arnold 1992) et, de ce fait, être mieux adaptés aux habitats intermédiaires ou aux changements climatiques (Anderson 1948 ; Dowling & Secor 1997). Cette meilleure capacité d'accommodation des

hybrides F1 pourrait être notamment due au fait que chez eux, les allèles délétères récessifs des populations parentales ne s'expriment pas. Ce phénomène est appelé hétérosis ou vigueur hybride (Burke & Arnold 2001). Ainsi, comme chez les plantes, l'hybridation pourrait être considérée comme une source de variations pour l'adaptation à de nouveaux environnements (Lewontin & Birch 1966).

L'hybridation peut avoir des conséquences néfastes en termes de conservation car la production d'une descendance hybride peut être problématique pour la persistance des espèces rares (Rhymer & Simberloff 1996 ; Dowling & Secor 1997 ; Allendorf et al. 2001). En effet, l'hybridation peut représenter une menace pour l'intégrité génétique de ces espèces qui peut être modifiée suite à l'introgession de gènes provenant d'une autre espèce (Rhymer & Simberloff 1996). Les effets peuvent être très rapides puisque des extinctions peuvent survenir parfois au bout de seulement cinq générations (Wolf et al. 2001).

La production de descendants stériles est particulièrement préjudiciable en termes de conservation si les femelles de l'espèce rare sont impliquées dans des accouplements interspécifiques. En effet dans les petites populations, le nombre de femelles reproductrices fertiles est souvent limité (Schwartz et al. 2004), tandis que les hybrides peuvent être plus aptes à survivre et à se reproduire que leurs parents (Arnold & Hodges 1995). La population parentale sensible aux perturbations se retrouve alors fragilisée, en termes d'individus reproducteurs et de flux de gènes. La production d'une descendance hybride fertile est donc problématique dans ce cas, car l'espèce rare se retrouve dans une situation de compétition où elle est contrainte de se reproduire avec l'autre espèce et avec ses propres hybrides. C'est, notamment, la situation à laquelle est confronté le Lynx du Canada (*Lynx canadensis*) face au Lynx roux (*L. rufus*) (Schwartz et al. 2004).

L'hybridation est donc un facteur susceptible d'affecter les populations animales menacées et dont les biologistes de la conservation doivent tenir compte. Selon Allendorf et al. (2001), le fait que l'hybridation soit naturelle ou anthropique est l'un des points cruciaux à prendre en compte pour anticiper les effets néfastes ou bénéfiques de l'hybridation. Il est, par ailleurs, important de chercher à comprendre quels sont les facteurs qui tendent à favoriser l'hybridation pour, éventuellement, mettre en place des mesures visant à contrer ces facteurs.

1.2 Facteurs favorisant l'hybridation

L'ensemble des facteurs qui conditionnent la répartition et les effectifs des populations animales influence également indirectement la probabilité d'émergence d'accouplements hétérospécifiques. Ainsi, les changements climatiques, la dégradation et la fragmentation des habitats, la surexploitation et l'introduction de plantes et d'animaux contribuent à augmenter les risques d'hybridation (Rhymer & Simberloff 1996 ; Allendorf et al. 2001). Ces facteurs peuvent agir seuls ou de manière concomitante.

1.2.1 Le réchauffement climatique

Les espèces à l'origine allopatriques qui se retrouvent en sympatrie, seraient davantage sujettes à l'hybridation que les espèces sympatriques (Bullini 1994). En effet, comme elles proviennent de populations à l'origine géographiquement isolée, l'isolement reproductif est rarement développé (e.g. Pfennig & Simovich 2002). Or, suite aux changements climatiques, les aires de répartition de certaines espèces sont en train de se modifier (Gaston 2003 ; UNEP 2006). Ce phénomène est très flagrant notamment chez les oiseaux (voir notamment Boucher & Diamond 2001). Par ailleurs, les modifications climatiques n'agissent pas que de cette manière. Par exemple, dans le cas des îles Galápagos qui sont souvent sujettes au phénomène d'El Niño, Grant & Grant (1993) ont montré qu'après le passage de l'El Niño de 1982-1983, qui a modifié la disponibilité alimentaire, l'hybridation entre des taxa de pinsons (*Geospiza* sp.) a été plus fréquente et a conduit à l'échange de gènes. Ceci serait dû au fait que les hybrides ont mieux survécu que les parents dans ces conditions altérées. Les auteurs concluent que le réchauffement climatique global, à l'origine des phénomènes du type El Niño sur les îles Galápagos, est clairement impliqué dans les microévolutions locales des populations animales.

1.2.2 La modification et la fragmentation des habitats

Depuis le 19^{ème} siècle, les paysages subissent de très profondes modifications. L'openfield prend progressivement la place du bocage et les remembrements gommant les anciennes limites naturelles d'arbres et de haies. Or, l'expansion des zones urbaines, l'exploitation forestière intensive et l'implantation d'infrastructures de transport, ont une influence directe sur la répartition géographique des populations animales (Paterson 1999 ; Dudley et al. 2002 ; Gaston 2003). En effet, les modifications locales des habitats, d'origine naturelle ou anthropique, peuvent conduire au mélange de populations initialement distinctes, alors que des changements régionaux peuvent entraîner l'expansion d'un taxon sur l'aire de répartition d'un autre (Rhymer & Simberloff 1996). D'ailleurs, Anderson (1948) pense que la plupart des cas d'hybridation et d'introgession sont le résultat d'une « hybridation de l'habitat », c'est-à-dire d'une perturbation des habitats que des espèces initialement séparées se trouvent amenées à partager. Ces espèces se trouvent alors suffisamment proches l'une de l'autre pour que des rencontres surviennent et donc, que l'hybridation puisse se produire (Figure 1-3).

L'habitat est l'élément de la niche écologique le plus partagé chez les animaux, suivi par la nourriture (Shoener 1986). La sélection de l'habitat constitue l'un des principaux moyens permettant aux espèces de coexister (Rosenzweig 1981). Cependant, si deux taxa occupent la même niche écologique et s'il y a peu, ou pas, de différenciation entre eux, les deux taxa peuvent être en compétition et l'un des deux pourra avoir tendance à éliminer ou exclure l'autre (Creel et al. 2001). La spécificité de l'habitat de deux populations sympatriques peut donc réduire la nécessité de partager des mêmes ressources et limiter ainsi à la fois la compétition et l'hybridation (Gaubert et al. 2005). La forte compétition pour les habitats de fraie est ainsi une des raisons évoquées pour expliquer le fait que l'hybridation soit fréquente chez les poissons (Scribner et al. 2001).

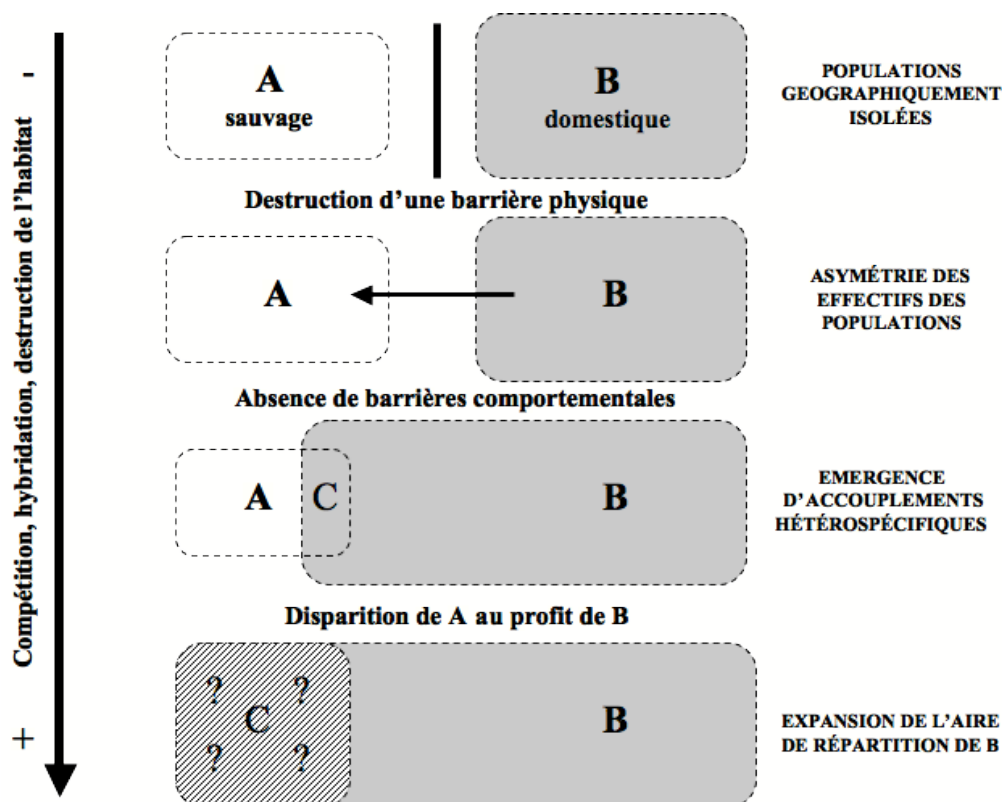


Figure 1-3 : Les différentes étapes qui conduisent à l'hybridation, à la disparition d'un taxon et à la naissance d'hybrides (C).

Par ailleurs, la fragmentation des habitats peut conduire à l'isolement géographique des populations d'un taxon dont la viabilité peut être alors compromise. C'est le cas notamment de la Chouette tachetée (*Strix occidentalis caurina*), espèce menacée de part la destruction de son habitat, qui s'hybride avec la Chouette barrée (*S. varia*), dont l'aire de répartition s'étend progressivement au nord-ouest du Pacifique (Peterson & Robins 2003). De plus, lorsque les habitats restants sont de petite superficie, des dysfonctions sociales peuvent apparaître chez les animaux, qui ont souvent besoin de se retrouver au voisinage de plusieurs individus (et donc sur des superficies continues d'habitat) pour améliorer leur chance de reproduction (Jaeger et al. 2005). Ceci peut pousser les individus à faire de grands déplacements dans leur quête d'un partenaire de reproduction. Ces déplacements augmentent le risque de rencontre avec les individus d'une autre population.

1.2.3 La réduction de la densité d'un des taxa impliqués

L'asymétrie numérique entre populations crée des conditions propices à l'hybridation. Chez les Vertébrés, qu'il s'agisse de Primates, de Carnivores ou encore d'Oiseaux, l'hybridation se produit souvent en situation de rareté locale de partenaires de reproduction conspécifique, pour au moins l'un des deux taxa : en bordure de l'aire de répartition, dans des habitats fragmentés, espèce rare à cause de la compétition, de la faible qualité de l'habitat, des maladies ou de la prédation (voir notamment Lehman et al. 1991 et Randler 2002)

La chasse et le piégeage ont participé à fragiliser des taxa en entraînant la diminution des effectifs de leurs populations (de Planhol 2004). À la suite de ces éradications, des habitats se sont trouvés libérés de leurs occupants et donc disponibles pour d'autres espèces, peu ou pas du tout affectées par ces pressions. L'espèce persécutée, si elle n'est pas éliminée, a pu ainsi se trouver contrainte de coexister en infériorité numérique avec un taxon proche avec lequel elle peut s'hybrider. C'est notamment ce qui se passe en Amérique du Nord, où la réduction drastique des populations de Loup gris a permis au Coyote d'étendre sa propre aire de répartition (Moore & Parker 1992) ce qui l'a conduit à s'hybrider avec le loup, dont les populations restantes sont en très net déséquilibre numérique.

1.2.4 L'introduction d'espèces non-natives

Le plus fort facteur de déséquilibre numérique entre taxa proches est l'introduction, volontaire ou non, d'espèces non-natives domestiques ou exotiques. Ce type d'introduction d'espèce a une influence directe sur le devenir des populations natives (Mooney & Cleland 2001 ; Gurevitch & Padilla 2004 ; Pascal et al. 2006). En effet, les espèces introduites peuvent devenir des compétiteurs potentiels, être des prédateurs de la faune locale, détruire des habitats mais peuvent également s'hybrider avec leurs « cousins » sauvages (Rhymer & Simberloff 1996 ; Arnold 2004). L'extinction de taxa natifs est d'autant plus rapide que la population sauvage est en infériorité numérique. Elle est donc particulièrement préjudiciable pour les espèces rares (Allendorf et al. 2001 ; Rhymer et Simberloff, 1996).

Certaines espèces sont introduites volontairement. Dans ce cas, les individus viennent d'élevages et étaient donc en « allopatrie artificielle » vis-à-vis des espèces natives. Les

barrières pré-appariement ne se sont donc pas développées entre ces espèces issues de lignées divergentes. Ainsi, le Cerf sika introduit il y a moins de 100 ans du Japon en Ecosse, s'hybride maintenant avec le Cerf élaphe (Carr et al. 1986). De même, l'introduction, pour la pêche, de la Truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) au Canada menace actuellement la Truite fardée (*O. clarki lewisi*) (Ostberg et al. 2004), tandis que l'introduction de la Truite brune (*Salmo trutta*) menace la Truite marbrée (*S. marmoratus*) aux Etats-Unis (Meldgaard et al. 2007) et, dans une moindre mesure, le Saumon d'Atlantique (*S. salar*) en Europe (Garcia-Vazquez et al. 2001). De même, l'introduction de la Caille japonaise (*Coturnix c. japonica*) pour la chasse menace également la Caille européenne (*C. c. coturnix*) (Barinali et al. 2005).

L'introduction d'espèces non-natives est d'autant plus problématique que la forme non-native est familiarisée à la présence de l'Homme et à ses activités. En effet, les espèces non-natives introduites peuvent vivre en forte densité de manière commensale à l'Homme, comme c'est le cas notamment pour les populations de chats domestiques (Turner & Bateson 1988). Elles peuvent également vivre à l'état sauvage, en sympatrie avec leur « homonyme » natif, comme le font les chats et chiens dits « harets » qui partagent l'habitat des chats forestiers et des loups (voir Boitani et al. 1995 ; Molsher 1999 ; Brickner 2002, 2003 ; Butler et al. 2004).

1.2.5 Facteurs restant à explorer

Les espèces qui ont développé des mécanismes de reconnaissance de partenaire du même taxon et qui se différencient par leur niche, sont moins susceptibles de s'hybrider (voir notamment Strecker 2006). Cependant, plusieurs contre-exemples mettent en lumière le fait que les facteurs écologiques et éthologiques associés à l'hybridation nécessitent d'être davantage étudiés.

En effet, chez les Amphibiens, le Sonneur à ventre jaune et le Sonneur à ventre de feu ont des couleurs différentes, des chants différents, des traits d'histoire de vie différents, des habitats différents et, pourtant, il s'hybrident sur une zone qui s'étend sur près de 1000 km à l'est de l'Europe (Barton & Hewitt 1989). De même, les populations parapatriques d'écureuils (*Tamias sp.*) en Amérique du Nord s'hybrident (Good et al. 2003), bien que leur installation soit partitionnée par les préférences pour l'habitat et par la compétition interspécifique (Chapell 1978). L'existence d'hybridation entre deux espèces de cercopithèques (*Cercopithecus*) en

Afrique, qui font des regroupements interspécifiques temporaires, montre que la reconnaissance des partenaires de reproduction basée sur des critères morphologiques (pelage de la tête et du corps) et sur les vocalisations des mâles n'est pas toujours une barrière efficace à l'hybridation (Detwiler et al. 2005).

Les circonstances qui conduisent à l'hybridation et les facteurs impliqués sont de nature très variable et nécessitent de plus amples investigations, comme le soulignent Bettles et al. (2005). De même, Carr et al. (1986) soulignent que, dans le cas du Cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et du Cerf mulot (*O. hemionus*), les facteurs sociaux, comportementaux et écologiques, à l'origine de l'existence et du maintien de l'hybridation, n'ont pas encore été explorés expérimentalement. Ces auteurs notent qu'il serait important de prendre en compte le patron de dispersion spécifique de chaque sexe. De plus, toujours chez les Vertébrés, l'éco-éthologie des hybrides, leurs relations entre eux et avec les individus des populations parentales, a fait l'objet de très peu de travaux, alors que les hybrides sont directement impliqués dans le phénomène d'introgession des populations.

1.3 L'hybridation chez les Carnivores

Plusieurs espèces de carnivores appartenant à différentes familles sont concernées par l'hybridation (Gittleman et al. 2001a, Table 1-1). Si les espèces répertoriées sont le plus souvent des grands carnivores, c'est probablement du fait que les petits carnivores sont plus difficiles que les grands à étudier dans leur environnement naturel. Ces cas d'hybridation impliquent aussi bien des accouplements hétérospécifiques entre espèces sauvages, qu'entre espèces domestiques et sauvages. La plupart des études portant sur des carnivores impliqués dans l'hybridation sont souvent relatives au fait que ces espèces sont considérées comme menacées.

Table 1-1 : Cas d'hybridation répertoriés chez les carnivores (d'après Wayne & Brown 2001).

	Espèces	Localisation	Causes	Références
Espèces sauvages x Espèces sauvages	Felidae			
	Panthère de Floride (<i>Felis concolor coryi</i>) x Panthère américaine (<i>Felis concolor</i>)	Etats-Unis	Panthères captives relâchées	Roelke et al. 1993 ; Gross 2005
	Tigre d'Inde (<i>Panthera tigris tigris</i>) x Tigre de Sibérie (<i>Panthera tigris</i>)	Inde	-	Shankararayanan & Singh 1998
	Lynx du Canada (<i>Lynx canadensis</i>) x (<i>Lynx rufus</i>)	Etats-Unis	Naturelle	Schwartz et al. 2004
	Canidae			
	Loup gris (<i>Canis lupus</i>) x Coyote (<i>Canis latrans</i>)	Etats-Unis	Déséquilibre numérique	Lehman et al. 1991
	Loup rouge (<i>Canis rufus</i> or <i>Canis lycaon</i>) x Coyote (<i>Canis latrans</i>)	Etats-Unis	Déséquilibre numérique	Reich et al. 1999 ; Miller et al. 2003 ; Adams et al. 2007
	Renard véloce (<i>Vulpes velox</i>) x Renard nain (<i>Vulpes macrotis</i>)	Etats-Unis	Naturelle	Mercure et al. 1993
	Renard arctique (<i>Alopex lagopus</i>) x renards élevés en captivité	Scandinavie	Renards échappés d'élevage	Norén et al. 2005
	Lycaon de l'Afrique de l'est (<i>Lycaon pictus</i>) x Lycaon de l'Afrique du sud (<i>Lycaon pictus</i>)	Tanzanie et bostwana	Naturelle	Girman & Wayne 1997
	Ursidae			
	Ours brun de l'ouest (<i>Ursus arctos</i>) x Ours brun de l'est (<i>Ursus arctos</i>)	Roumanie	Naturelle	Kohn et al. 1995 ; Taberlet et al. 1995
	Ours noir nord américain de l'ouest (<i>Ursus americanus</i>) x Ours noir nord américain de l'est (<i>Ursus americanus</i>)	Amérique du Nord	Naturelle	Wooding & Ward 1997 ; Waits et al. 1998
	Mustelidae			
	Zibeline (<i>Martes zibellina</i>) x Martre des pins (<i>Martes martes</i>)	Russie	Naturelle	Yazan & Knorre 1964 in Wayne & Brown 2001
	Vison d'Europe (<i>Mustela lutreola</i>) x Vison d'Amérique (<i>Mustela vison</i>)	Europe	Spéculative ?	Maran & Henttonen 1995
	Vison d'Europe (<i>Mustela lutreola</i>) x Putois d'Europe (<i>Mustela putorius</i>)	Europe	Naturelle	Lodé et al. 2005
Espèces sauvages x Espèces domestiques	Felidae			
	Chat sauvage d'Europe (<i>Felis silvestris</i>) x Chat domestique (<i>Felis catus</i>)	Europe	Chats domestiques	Daniels et al. 1998, 2001 ; Beaumont et al. 2001 ; Randi et al. 2001 ; Lecis et al. 2006 ; Oliveira et al. 2007
	Chat sauvage d'Afrique (<i>Felis libyca</i>) x Chat domestique (<i>Felis catus</i>)	Afrique du sud	Chats domestiques	Nowell & Jackson 1996a
	Canidae			
	Loup d'Ethiopie (<i>Canis simensis</i>) x Chien (<i>Canis familiaris</i>)	Ethiopie	Chiens	Gottelli et al. 1994; Adams & Waits 2007
	Loup gris (<i>Canis lupus</i>) x Chien (<i>Canis familiaris</i>)	Europe	Chiens	Blanco et al. 1992 ; Vilà & Wayne 1999 ; Blanco et al. 2005 ; Milenković et al. 2006; Verardi et al. 2006
	Dingo (<i>Canis familiaris dingo</i>) x Chien (<i>Canis familiaris</i>)	Australie	Chiens	Elledege et al. 2006
	Mustelidae			
	Putois d'Europe (<i>Mustela putorius</i>) x Furet domestique (<i>Mustela furo</i>)	Angleterre	Furets "ensauvagés"	Davison et al. 1999

Chez les Mustélidés, la régression des populations de visons d'Europe (*Mustela lutreola*), en Europe de l'ouest, pourrait être liée à l'hybridation avec le Vison d'Amérique (*M. vison*) ou le Putois européen (*M. putorius*) (Maran & Henttonen 1995 ; Lodé et al. 2005). Ce dernier, éliminé de l'Angleterre par le piégeage, après la première guerre mondiale, y est actuellement menacé par la présence du Furet domestique (*M. furo*), avec lequel il s'hybride et qui a été introduit au XIV^{ème} siècle pour aider au contrôle des lapins (Davison et al. 1999).

Chez les Ursidés, les différentes populations d'ours bruns (*Ursus arctos*) s'hybrident entre elles en Europe et il en est de même pour les populations d'ours noirs (*Ursus americanus*) en Amérique. En fait, les populations d'ours isolées pendant les périodes glaciaires se sont rejointes naturellement lors de l'expansion des forêts, notamment au Canada, pour les ours noirs. Il existe une zone d'hybrides en Roumanie, où les trois clades d'ours bruns se retrouvent (Kohn et al. 1995). Il n'existe aucune différence morphologique entre ces différentes populations, que ce soit chez les ours bruns (Kohn et al. op.cit.) ou chez les ours noirs (Wooding & Ward 1997).

Chez les Félidés, les populations de chats forestiers d'Europe (*Felis s. silvestris*), de chats sauvages d'Afrique du Sud et du Proche-Orient (*Felis s. lybica*), seraient actuellement menacées par l'hybridation possible avec le Chat domestique (Hubbard et al. 1992 ; Nowell & Jackson 1996a ; Mendelsohn 1999). D'autres cas existent, mais il s'agit en fait d'« hybridation volontaire ». Par exemple, les populations de Panthère de Floride (*Puma concolor coryi*) aux Etats-unis (Cap Canaveral) ne comptaient plus qu'une cinquantaine d'individus et souffraient d'un fort taux de consanguinité. Elles étaient proches de l'extinction (Roelke et al. 1993) lorsqu'il a été entrepris d'introduire des individus issus d'une population génétiquement proche, localisée au Texas (Gross 2005 ; DRAFT 2006). Ceci a également été le cas du Tigre d'Inde (*Panthera tigris*). En 1978, des hybrides tigres sibériens–indiens ont été introduits afin d'augmenter la population de tigres d'Inde (Wayne & Brown 2001). L'existence d'individus possédant des marqueurs génétiques propres au tigre de Sibérie (*P. altaica*) (Shankaranayanan & Singh 1998), suggère que la descendance de ces hybrides persiste (Wayne & Brown op.cit.).

Chez les Canidés, les accouplements hétérospécifiques entre le Loup gris et le Coyote menacent la persistance des populations de loups gris, déjà fragilisées en Amérique du Nord (Lehman & Wayne 1991). Les coyotes sont moins sensibles à la présence de l'Homme que le Loup (Moore & Parker 1992). Des accouplements entre loups gris et chiens domestiques et/ou

errants ont été mis en évidence en Europe, plus particulièrement en Italie (Vilà & Wayne 1999 ; Verardi et al. 2006) alors qu'ils seraient exceptionnels en Espagne (Blanco et al. 1992). Après une réduction drastique de ses effectifs, la population italienne de loups aurait augmenté au travers de l'hybridation. Actuellement en Italie, les hybrides semblent plus confinés en marge de l'aire de répartition du Loup, près des habitations humaines et les hybrides ne se distinguent généralement pas des loups (Vilà & Wayne 1999 ; Verardi et al. 2006). Sur les hauts plateaux montagneux d'Ethiopie, loups d'Ethiopie (*Canis sinensis*) et chiens s'hybrident également (Gotteli et al. 1994).

La grande majorité des études conduites sur les carnivores impliqués dans l'hybridation sont du domaine de la génétique. Elles concernent l'identification des hybrides, nécessaire pour estimer le « degré » d'hybridation des populations concernées. Ces études suscitent, de nombreuses hypothèses sur les scénarios potentiels de l'hybridation (e.g. Davison et al. 1999 ; Beaumont et al. 2001 ; Verardi et al. 2006), sur le sens de l'hybridation et sur l'implication de certaines variables, comme la masse corporelle, la synchronisation de la période de reproduction, la structure sociale ou spatiale ou encore la dispersion (e.g. Lehman et al. 1991 ; Maran & Henttonen 1995 ; Vilà & Wayne 1999). Ces hypothèses s'appuient généralement sur des études conduites, de façon isolée, sur les taxa qui s'hybrident. En revanche, peu de travaux ont été menés sur l'hybridation des carnivores dans une problématique éco-éthologique, en étudiant simultanément l'éco-éthologie des taxa parentaux concernés ainsi que celle de leurs hybrides.

1.4 Relations entre chats forestiers, domestiques et hybrides

Le Chat forestier et le Chat domestique vivent en sympatrie, peuvent s'hybrider et les hybrides issus de ces accouplements sont fertiles (Ragni 1993). Les chats forestiers et les chats domestiques ne sont donc pas toujours reproductivement isolés (Pierpaoli et al. 2003). À l'heure actuelle, les facteurs écologiques et/ou comportementaux susceptibles d'influencer les processus d'hybridation ou d'introgession dans les populations de chats forestiers restent à définir (Beaumont et al. 2001 ; Pierpaoli et al. 2003 ; Kitchener et al. 2005).

1.4.1 Histoire de la sympatrie entre le Chat forestier et le Chat domestique

La classification des Félidés est très complexe et toujours sujette à débats (Ragni & Randi 1986). Toutefois, les classifications anciennes, fondées sur des critères morphologiques, et les classifications récentes, bénéficiant des outils de la génétique moléculaire, s'accordent sur le fait que le Chat forestier appartient à l'espèce polytypique *Felis silvestris* (Randi & Ragni 1991 ; Ragni & Possenti 1996 ; Essop et al. 1997). En effet, le chat de Martelli *Felis lunensis* Martelli 1906, apparu en Europe au début du Pléistocène (Kurtén 1965 in Kitchener 1991), serait à l'origine de deux groupes de félins : les proto-chaus (e.g. le Chat des roseaux *Felis chaus* Gldenstaedt 1776, le Chat de Gobi *Felis bieti* Milne-Edwards 1892, et le Chat des dserts *Felis margarita* Loche 1858) et les proto-silvestris ayant respectivement évolu vers l'est et vers l'ouest. De ces derniers a mrg, il y a 20 000 ans, l'espce polytique *Felis silvestris*, compose de trois sous-espces : le Chat forestier galement appel Chat sauvage d'Europe *Felis s. silvestris* Schreber 1777, le Chat gant galement appel Chat sauvage d'Afrique *Felis s. lybica* Forster 1780 et le Chat orn galement appel Chat sauvage d'Asie *Felis s. ornata* Gray 1832 (Holdenorth 1957 ; Ragni & Randi 1986 ; Randi & Ragni 1991).

Le Chat sauvage d'Afrique aurait t domestiqu en Egypte, il y a au moins 4 000  8 000 ans (Kitchener 1991) et il y a plus de 9000 ans  Chypre (Vigne et al. 2004). Le Chat domestique *Felis silvestris catus* ou *Felis catus* L.¹, issu de ce processus de domestication, s'est ensuite rpandu dans tout le pourtour mditerranen avec les expansions grecques et romaines, et a t introduit en Gaule au IV^{me} ou III^{me} sicle avant Jsus-Christ (Kitchener 1991). Il s'est ainsi retrouv en sympatrie avec le Chat forestier d'Europe, qui, contrairement aux croyances communes, est sensiblement de la mme taille (Cond & Schauenberg 1971), mais d'un aspect plus robuste et massif, avec un pelage non tachet, aux rayures peu marques (Jackson et al. 1996). Actuellement, *Felis silvestris silvestris* est sympatrique avec le Chat domestique partout dans son aire de rpartition (Nowell & Jackson 1996b).

Rcemment, en s'intressant aux relations volutives entre le Chat domestique et les diverses sous-espces sauvages du flin (celles d'Europe *Felis s. silvestris*, du Proche-Orient *Felis s. lybica*, d'Asie Centrale *Felis s. ornata*, d'Afrique du Sud *Felis s. cafra* et du dsert de Chine *Felis s. bieti*), Driscoll et al. (2007) ont montr que chaque sous-espce, ainsi que le

¹ Les taxa domestiques peuvent tre nomms de manire distincte de leurs ascendants sauvages. La combinaison *Felis catus*, descriptive et non phylogntique, est couramment utilise pour nommer le Chat domestique (voir Artois et al. 2002).

Chat domestique, correspondait à un groupe monophylétique, ou « clade », génétiquement distinct. La lignée, qui inclut le Chat domestique et plusieurs de ses parents sauvages, a une origine remontant à plus de 130 000 ans, donc plus ancienne que mentionnée précédemment. Le clade qui comprend le Chat domestique inclut aussi des chats sauvages du Proche-Orient, ce qui suggère que c'est de ce groupe que proviendrait la population ancestrale de tous les chats domestiques.

1.4.2 Déclin des populations de chats forestiers

Alors que le Chat domestique s'est rapidement répandu sur tous les continents en s'échappant, aux escales, des navires sur lesquels il était embarqué pour faire la chasse aux rats et souris (Sunquist & Sunquist 2002), l'aire de répartition du Chat forestier est, quant à elle, beaucoup plus restreinte et a régressé au début du XX^{ème} siècle (McOrist & Kitchener 1994). Cette régression serait due à l'expansion des populations humaines, à des modifications (destruction et fragmentation) de l'habitat et à une intensification de la pression de mortalité exercée sur l'espèce, du fait de modifications des pratiques cynégétiques et de piégeage (Stahl & Artois 1994 ; Balharry et al. 1997).

En Allemagne, l'ordre d'exterminer les carnassiers sauvages avait été donné dès 1820 (Suminski 1962). Ainsi, en un temps que l'auteur estime relativement court, l'ours, le loup et le lynx ont disparu de nombreuses régions d'Europe centrale. Le Chat forestier a, quant à lui, aussi fortement diminué, mais il n'a pas disparu, bien que la transformation des forêts mixtes en monocultures et les déboisements aient aussi joué un rôle dans le déclin de ses populations (Suminski 1962). Depuis les années 70, le Chat forestier bénéficie du statut juridique d'espèce protégée² sur la quasi-totalité de son aire de répartition (ANNEXE 1). Actuellement, ses populations sont présentes dans toute l'Europe, hormis la Scandinavie. Son aire de répartition est néanmoins fortement fragmentée (Figure 1-4) et le Chat forestier est toujours menacé (Stahl & Artois 1994).

² Le Chat forestier figure sur la liste de l'Annexe II de la Convention de Bern (espèce strictement protégée), dans l'Annexe II de la Convention de Washington (commerce international réglementé) et dans l'annexe IV de la directive européenne 92/43 "habitat" (espèce nécessitant une protection stricte).

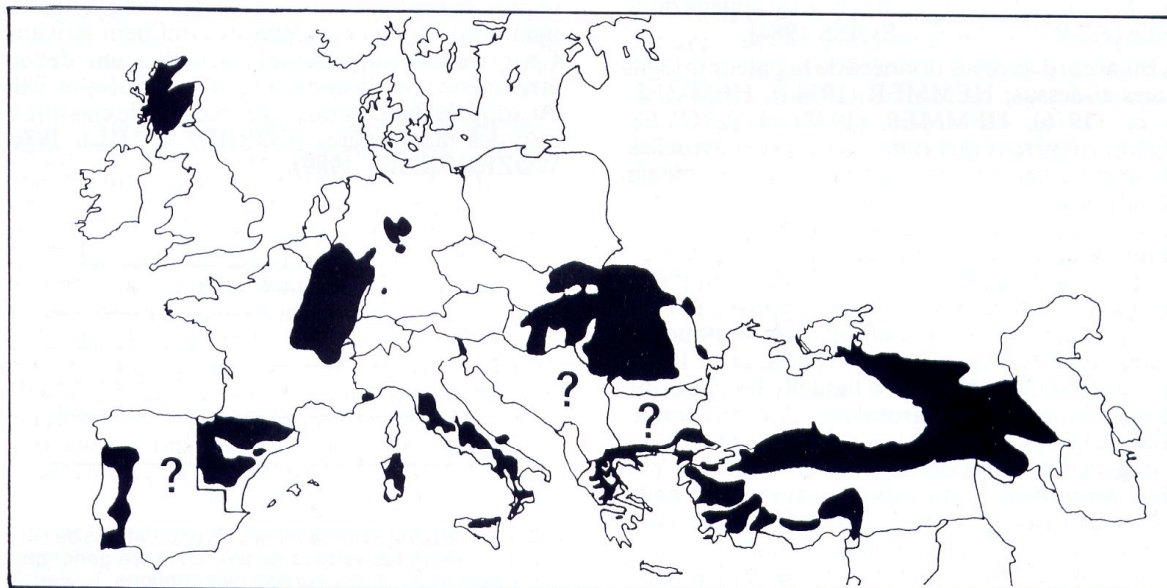


Figure 1-4 : Aire de répartition du Chat forestier d'Europe (extrait de Stahl & Léger 1992).

1.4.3 Plasticité des populations de chats domestiques

Les populations de chats domestiques se sont émancipées au rythme de l'expansion des hommes (Sunquist & Sunquit 2002). La fragmentation des habitats et la distribution spatiale des populations humaines déterminent leur densité et leur distribution spatiale (Pontier et al. 1995 ; Crooks 2002). Le chat domestique se rencontre donc partout dans le monde, dans des habitats très variés, voire extrêmes, comme le cercle polaire (e.g. îles Kerguelen, Say et al. 2002). Les chats domestiques peuvent vivre de manière solitaire ou, au contraire, en groupe. Cette variabilité de la structure sociale dépend, notamment, de la disponibilité de la nourriture et de l'habitat (Liberg & Sandell 1988). Le chat domestique est ainsi considéré comme une espèce plastique ou flexible (Liberg & Sandell 1988 ; Pontier et al. 2000). D'après la définition de Macdonald (1983), il s'agit surtout d'une *espèce* opportuniste, terme repris notamment par Pontier & Natoli (1996).

Une distinction est à faire parmi les chats domestiques, en fonction notamment de leur rapport à l'Homme (Artois et al. 2002) :

- le Chat haret ("feral cat") est un chat domestique retourné à l'état sauvage qui mène une vie indépendante de l'Homme (i.e subvient à ses besoins) et se tient loin de lui ;
- le Chat errant ("free-ranging cat") mène une vie sauvage, mais commensale à l'Homme pour une partie de la nourriture, tout en gardant son indépendance ;
- le Chat de propriétaire dépend de l'Homme qui l'abrite, le nourrit et le protège.

Les chats domestiques peuvent donc vivre près des Hommes (e.g. Palomares & Delibes 1994), ou à l'état sauvage comme le Chat forestier (e.g. Corbett 1979). Dans ce dernier cas, les chats harets vivent dans des territoires individuels avec une organisation spatiale proche de celle du Chat forestier (Corbett op.cit.). Certains des chats harets auraient d'ailleurs profité de l'absence des chats forestiers, lors de leur déclin, pour s'installer dans les habitats abandonnés. Cette hypothèse est appuyée par le fait que des chats harets ont été trouvés dans des terriers lors d'opération de déterrage conduite en Corrèze (Léger com.pers.).

1.4.4 Hybridation entre chats forestiers et chats domestiques

Le fort accroissement du nombre de chats domestiques, en contact régulier ou non avec l'homme semble à même de compromettre le maintien de l'intégrité génétique du Chat forestier (Beaumont et al. 2001). Bien que le Chat forestier et le Chat domestique vivent en sympatrie depuis plus de 2000 ans, la fréquence de l'hybridation pourrait avoir augmenté depuis le début du XX^{ème} siècle, du fait du morcellement de l'aire de répartition du Chat forestier et de la chute des effectifs de ses populations au XIX^e siècle (Stahl & Léger 1992).

D'après Suminski (1962), c'est en Allemagne suite aux observations de Blasius en 1878, que l'on prêta pour la première fois attention à ces « bâtards » de chats forestiers et de chats domestiques. À la même époque, des hybrides furent également observés en Ecosse, en Suisse, en Ukraine et en Pologne (Suminski op.cit.). Il ne s'agissait alors que de « simples » observations, sans validation génétique, mais des idées quant aux origines de cette hybridation

émergeaient d'ores et déjà, comme notamment, la contribution des campagnes de destruction des chats forestiers. En effet, faute de partenaire naturel, le Chat forestier se serait reproduit avec le Chat domestique, ce dernier étant « le plus proche et le plus facilement accessible » (Suminski 1962). En parallèle, l'augmentation de la présence de chats harets dans les habitats naturels du Chat forestier aurait contribué à leur hybridation (Hubbard et al. 1992).

Aujourd'hui, grâce au développement des outils de la biologie moléculaire, un diagnostic a pu être posé, pour certaines populations de chats forestiers, dans quelques régions d'Europe. Les populations semblent différemment touchées par l'hybridation dont le « taux » apparaît très variable d'un pays à l'autre. Il est en effet faible en Allemagne, en Bulgarie, en Italie et dans la Péninsule Ibérique (Randi et al. 2001 ; Pierpaoli et al. 2003 ; Eckert & Hartl 2005 ; Lecis et al. 2006 ; Oliveira et al. 2007) alors qu'il est élevé en Ecosse, en Hongrie et en France (Beaumont et al. 2001 ; Pierpaoli et al. 2003 ; Lecis et al. 2006 ; O'Brien et al. soumis). Cette variabilité dépendrait de facteurs historiques, démographiques et écologiques, dont l'importance relative reste cependant à déterminer (Pierpaoli et al. 2003). Par exemple, les différentes tendances démographiques résultantes de la déforestation, de la destruction du Chat forestier et du développement de l'agriculture, ont participé à l'expansion des populations de chats errants ou harets, augmentant ainsi le risque d'hybridation. A l'heure actuelle, les facteurs environnementaux et/ou comportementaux, qui influencent l'hybridation ou l'introgession, restent à identifier (Kitchener et al. 2005).

En fait, comprendre pourquoi l'hybridation se produit davantage dans certaines régions que dans d'autres, n'est pas chose aisée, car cela nécessite de pallier à des difficultés techniques. Par exemple, certains des hybrides, identifiés génétiquement, s'avèrent impossibles à distinguer de chats forestiers, sur la seule base des critères usuellement utilisés, tels que les critères craniométriques (Schauenberg 1969 ; French et al. 1988 ; Daniels et al. 1998), morphologiques ou encore morphométriques, comme la longueur de l'intestin et le patron de coloration (Schauenberg 1977 ; French et al. 1988 ; Suminski 1962) (Figure 1-5). L'identification du Chat forestier sur la base de ces critères est donc problématique (Kitchener & Easterbee 1992 ; Yamaguchi et al. 2004a, 2004b). Ainsi, des chats de « morphotype forestier » peuvent aussi bien être des chats forestiers que des hybrides (Daniels et al. 1998). Leur identification sur le terrain semble alors difficile sans l'aide de la génétique.

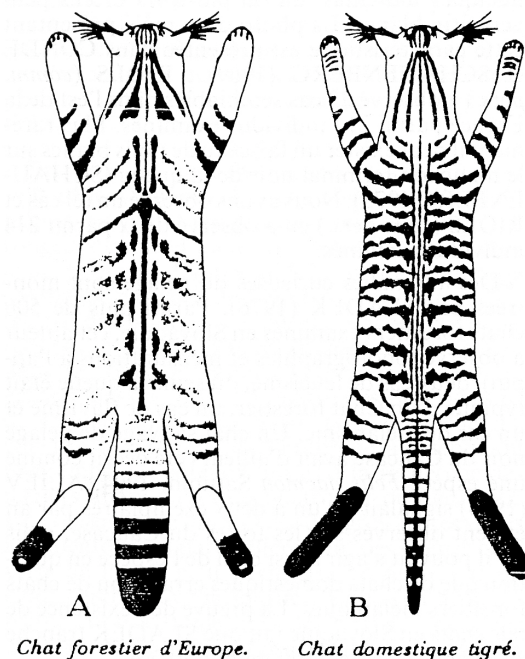


Figure 1-5 : Critères usuellement pris en compte dans l'identification du Chat forestier d'Europe et du chat domestique gris tigré (« Tabby cat ») (dessin Cl. Poivre in Stahl & Léger 1992).

La question se pose alors de savoir si, lorsque l'on constate un apparent maintien ou même une expansion de l'aire de répartition du Chat forestier (e.g. Parent 1975 ; Corbett 1978 ; 1978 ; Dötterer & Bernhart 1996 ; Heltai et al. 2006), il s'agit d'un signe de « bonne santé » des populations ou, au contraire, de la conséquence de l'apparition fréquente d'hybrides dans certaines de ses populations. Ainsi, l'expansion des populations de chats forestiers dans différentes régions d'Europe entre 1930 et 1960 (surtout après la seconde Guerre Mondiale - Haltenorth 1957), pourrait être attribuée en partie à l'hybridation, selon Suminski (1962), French et al. (1988) et Stahl & Léger (1992).

1.4.5 Coexistence entre chats forestiers et chats domestiques

Si la présence avérée d'hybrides atteste de l'existence d'accouplements entre chats forestiers et chats domestiques, beaucoup d'interrogations subsistent sur les conditions dans lesquelles ces accouplements surviennent et, notamment, sur les modalités de la coexistence

entre ces chats. En effet, seules de rares études ont été menées conjointement sur le Chat forestier et le Chat domestique (Corbett 1979 ; Biró et al. 2004).

Corbett (1979) fait état du suivi d'une femelle identifiée visuellement comme étant une hybride, dont la superficie du domaine vital était intermédiaire entre celle des chats forestiers et des chats domestiques. Dans l'étude de Stahl (1986) conduite en Lorraine, les domaines vitaux de deux chats forestiers mâles incluent deux villages. Szemethy et al. (1991) et Szemethy (1993) ont montré que les chats forestiers ont tendance à éviter les alentours des fermes, alors que les chats domestiques s'y déplacent de même qu'autour des villages et dans les pâtures. Parallèlement, Corbett (1979) et Stahl (1986) ont montré que les chats forestiers, contrairement à ce que laisse entendre leur nom, ne sont pas strictement inféodés au milieu forestier. En région méditerranéenne, par exemple, ils fréquentent préférentiellement les milieux bocagers, composés de mosaïques cultures-pâtures-parcelles de régénération, et leur présence semble davantage influencée par la structure que par la composition de la végétation (Lozano et al. 2003).

Les études menées jusqu'à présent sur les chats domestiques et les chats forestiers ont montré des variations de taille des domaines vitaux chez les deux types de chats. Chez les chats domestiques, la superficie moyenne des domaines vitaux peut varier de quelques hectares (Corbett 1979) à plusieurs centaines d'hectares (revue dans Artois et al. 2002) et, chez les chats forestiers, elle varie en fonction de la saison et des individus. Globalement, la superficie de leurs domaines vitaux oscille entre 200 ha pour les femelles et 1000 ha pour les mâles (e.g. Corbett 1979 ; Stahl 1986 ; Biró et al. 2004). Cependant, des valeurs extrêmes ont été trouvées par Liberek (1999) en Suisse avec 4100 hectares pour un mâle et 916 hectares pour une femelle, et par Wittmer (2001) en Allemagne avec 2500 hectares pour un mâle. De plus, l'organisation spatiale décrite varie, elle aussi, d'une étude à l'autre. D'après Corbett (1979), en Ecosse les domaines sont exclusifs entre femelles, entre mâles et entre mâles et femelles alors que, d'après Stahl (1986), en France, ils le sont entre mâles, entre femelles mais pas entre mâles et femelles. Les domaines des mâles peuvent également se recouvrir (Corbett 1979). Szemethy (1993) a montré, quant à lui, que les domaines vitaux des chats forestiers mâles peuvent s'accroître pendant la période de reproduction et atteindre les alentours des fermes.

Concernant les périodes de reproduction, contrairement aux chats domestiques mâles, l'activité sexuelle des mâles forestiers est saisonnière. En effet, chez les chats forestiers, la principale période de rut s'étend entre mi-janvier et fin février (Condé & Schauenberg 1969,

1974) et la période pendant laquelle peut se produire un oestrus chez la femelle, s'étend de janvier à août. Néanmoins, la période d'activité sexuelle des mâles et des femelles peut être beaucoup plus longue (fin-décembre à fin-juin), et des accouplements plus précoces ou plus tardifs ne sont pas rares (Stahl & Léger 1992). De plus, les femelles de chats forestiers sont polyoestriennes saisonnières. Dans le cas de la perte précoce d'une portée ou à la suite d'une copulation non fécondante, elles peuvent faire un second oestrus (Condé & Schauenberg 1969). Ce dernier peut survenir pendant la période où la spermatogénèse des mâles forestiers est interrompue, à savoir du mois d'août jusqu'au rut suivant.

Les données de la littérature suggèrent donc un certain degré de chevauchement dans le mode d'occupation de l'espace par les chats forestiers et les chats domestiques et des similitudes dans leur écologie qui peuvent favoriser la rencontre entre les deux taxa, notamment, en période d'activité sexuelle. Cependant, peu de données sont actuellement disponibles sur l'étude simultanée de l'utilisation de l'espace entre chats forestiers et chats domestiques, et encore moins sur leur utilisation de l'habitat ou de leur éventuelle compétition dans des contextes paysagers particuliers. Ces données sont pourtant d'une grande importance pour identifier les facteurs écologiques et éthologiques qui pourraient favoriser ou, au contraire, limiter leur hybridation. Il faut également souligner que les connaissances concernant les hybrides en termes de comportements sont, pour ainsi dire, inexistantes puisqu'une seule étude a été conduite dans ce sens, elle porte sur leur régime alimentaire (Bíró et al. 2005).

1.5 Objectifs de l'étude

C'est actuellement en France que la plus importante population de chats forestiers européens serait présente (S. Ruette com.pers.). On l'y rencontre dans le quart Nord-Est (Champagne-Ardenne, Bourgogne, Lorraine, Franche-Comté et Alsace), dans les Pyrénées et, elle serait apparemment en expansion vers les départements du Centre (e.g. l'Indre et le Cher) depuis les années 80 (Léger et al. in press). Cette expansion pourrait être due, au moins en partie, à la présence d'hybrides, notamment, dans les secteurs de récente colonisation et/ou recolonisation. En effet, la syntopie entre chats forestiers et chats domestiques pourrait être limitée à des zones particulières aux limites géographiques et écologiques de l'aire de distribution du Chat forestier (Randi et al. 2001), d'autant plus que, dans ces zones, la densité

de chats forestiers serait plus faible comparée à celle de chats domestiques (Lecis et al. 2006). Une étude conduite récemment par O'Brien et al. (soumis) (ANNEXE 2) met en évidence l'existence d'hybrides au sein des populations françaises de chats forestiers. L'hybridation du Chat forestier avec le Chat domestique pose donc un problème en ce qui concerne l'estimation de l'aire de répartition du Chat forestier mais également, pour ce qui est du devenir de ses populations à long terme en France.

Dans ce contexte, l'objectif de cette étude est d'approfondir nos connaissances sur les relations entre le Chat forestier d'Europe, le Chat domestique et leurs hybrides en France, et ce, d'un point de vue écologique et comportemental. Pour cela, nous avons travaillé, d'une part, à l'échelle de l'aire de répartition actuellement reconnue du Chat forestier en France et, d'autre part, à l'échelle locale, sur les domaines vitaux de quelques individus dans les Ardennes françaises, région située au cœur de l'aire de répartition historique du Chat forestier.

Les deux premières parties de cette étude, conduites sur l'ensemble de l'aire de répartition du Chat forestier en France, ont fait l'objet d'une collaboration créée avec le Centre National d'Etude et de Recherche Appliquées aux Prédateurs et Animaux Déprédateurs de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS, CNERA-PAD), qui a coordonné la collecte de cadavres de chats forestiers, le laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive (UMR CNRS 5558, Université Claude Bernard Lyon 1) qui a effectué le typage génétique des 122 chats collectés (O'Brien et al. soumis).

Nous nous sommes intéressés à la répartition des chats forestiers et des hybrides en France et aux caractéristiques écologiques de leurs lieux de collecte. Les questions que nous nous sommes posées sont les suivantes : est ce que les hybrides sont confinés dans des secteurs particuliers comme c'est le cas en Italie (Lecis et al. 2006) ? Les lieux où ils sont présents ont-ils les mêmes caractéristiques écologiques que ceux où sont présents les chats forestiers ? Par ailleurs, compte tenu de l'existence de l'hybridation, il était à craindre que les données collectées jusqu'à présent ne soient un mélange de données collectées sur des hybrides et des chats forestiers. Il s'est donc avéré pertinent de nous intéresser également à la description écologique des lieux où de « vrais » chats forestiers ont été collectés. Ainsi, afin d'exploiter au mieux « le matériel » mis à notre disposition, une méthode d'analyse adaptée pour caractériser les besoins écologiques des espèces rares ou discrètes a été choisie. Il s'agit de l'ENFA (Analyse Factorielle de la Niche Ecologique, Hirzel et al. 2002), une méthode multivariée qui présente l'avantage de ne pas nécessiter des données d'absence, qui ne sont pas toujours fiables

(ANNEXE 3). Cette première partie fait ainsi l'objet d'une publication en cours de préparation :

Estelle GERMAIN, Thibaut JOMBART, Ludovic SAY, Sébastien DEVILLARD, Dominique PONTIER, Sandrine RUETTE, François LÉGER & Marie-Lazarine POULLE. Ecological requirements of wildcats (*Felis s. silvestris*) and their hybrids in France: conservation implications.

Par ailleurs, l'étude récente menée en Hongrie par Biró et al. (2005) a montré que la niche trophique des hybrides, tout en étant intermédiaire entre les chats forestiers et les chats domestiques, recouvrait celles des chats forestiers. Les auteurs ont alors avancé l'hypothèse selon laquelle une compétition, au moins pour les ressources alimentaires, pourrait exister entre les chats forestiers et les hybrides. Les résultats de cette étude, pour l'instant unique dans son genre, nécessitaient d'être confirmés. C'est pourquoi, la deuxième partie de ce travail porte sur le régime alimentaire des chats forestiers, domestiques et hybrides estimés à partir de l'analyse des contenus stomacaux collectés sur l'ensemble de l'aire de répartition française du Chat forestier. Elle fait l'objet d'une publication soumise :

Estelle GERMAIN, Sandrine RUETTE & Marie-Lazarine POULLE. Diet overlap between wildcats (*Felis s. silvestris*), free-ranging domestic cats (*Felis catus*) and their hybrids in France.

Les troisième et quatrième parties de ce manuscrit présentent des résultats qui concernent le comportement des chats forestiers, des chats domestiques et des hybrides. Ils ont été collectés à une échelle plus fine, celle du domaine vital, dans les Ardennes où des individus ont été suivis par radio pistage. Le site d'étude d'une superficie de 1450 hectares, comprend un village (Briquenay) installé dans un contexte paysager propice à l'hybridation. En effet, le massif forestier de la Croix-aux-Bois (environ 8000 hectares) borde les limites du village qui est lui-même entouré de pâtures (ANNEXE 4). La densité humaine dans la région est faible (15

hab/km²) et la présence de chats domestiques libres y est manifeste. Deux fermes sont incluses dans le terrain d'étude, elles aussi occupées par de nombreux chats domestiques.

Les questions que nous nous sommes posées sont les suivantes : est-ce que le mode d'occupation de l'espace par les hybrides est proche de celui des chats forestiers ? Est-ce que l'hybridation se produit parce qu'il existe une forte concordance dans les patrons spatio-temporels entre chats de types différents ? Quels sont, a priori, les principaux acteurs de l'hybridation ou de l'introggression ? Répondre à ces questions est l'objectif de la troisième partie qui fait l'objet d'une publication soumise :

Estelle GERMAIN, Simon BENHAMOU & Marie-Lazarine POULLE. Spatio-temporal sharing between the European wildcat (*Felis s. silvestris*), the domestic cat (*Felis catus*) and their hybrids.

Enfin, la quatrième partie, présentée sous forme de *Research note*, porte sur la sélection de l'habitat à l'intérieur des domaines vitaux. En effet, la question posée était de savoir si, du point de vue de la sélection de l'habitat, les hybrides ont, comme pour le régime alimentaire (Biró et al. 2005), une place intermédiaire entre chats forestiers et chats domestiques. Pour répondre à cette question, nous avons utilisé une méthode adaptée pour la mise en évidence de typologie dans la sélection de l'habitat : la K-select (Calenge et al. 2005 , ANNEXE 5). Cette note de recherche est en cours de préparation :

Estelle GERMAIN, Anne FRÉZARD, Sandrine RUETTE & Marie-Lazarine POULLE. Habitat selection by European wildcats (*Felis s. silvestris*), domestic cats (*Felis catus*) and their hybrids in North-eastern France.

CHAPITRE 2

ECOLOGICAL REQUIREMENTS OF WILDCATS (*Felis s. silvestris*) AND THEIR HYBRIDS IN FRANCE: CONSERVATION IMPLICATIONS.

CHAPITRE 2 : Ecological requirements of wildcats (*Felis s. silvestris*) and their hybrids in France: conservation implications.

Article en préparation

E. Germain^{1,2}, T. Jombart³, L. Say³, S. Devillard³, D. Pontier³, S. Ruetten⁴, F. Léger⁴ & M.-L. Poulle^{1,2}

¹ Laboratoire Parasitologie-Mycologie, EA 3800, IFR 53, UFR Médecine, Université de Reims Champagne-Ardenne, 51 rue Cognacq-Jay, 51096 Reims, France

² 2C2A-CERFE, 5 rue de la Héronnière, 08240 Boulton-aux-Bois, France

³ UMR CNRS 5558, Laboratoire Biométrie et Biologie Evolutive, Université Claude Bernard Lyon1, 43 Bd du 11 Novembre 1918, F-69622 Villeurbanne Cedex

⁴ ONCFS CNERA PAD Montfort, F-01330 Birieux

Abstract. The European wildcat (*Felis s. silvestris*) can hybridize with the domestic cat (*Felis catus*) to produce cryptic fertile hybrids. We studied the ecological requirements of wildcats and their hybrids in France by using the Ecological Niche Factor Analysis (ENFA) based on presence-only data that takes into account the secretive behaviour of wildcats. Our results showed that wildcats need areas with landscape diversity composed mainly of continuous - deciduous or mix trees - forest with scrublands. A strong selection of forest cover and an avoidance of open field appeared to be the main determinant of their location in the range area. In contrast, the hybrids didn't seem to select or avoid one ecological characteristic or another in this area. Hybrids may be less sensitive to habitats perturbations and more able to colonize new habitats than wildcats because they seem to be more flexible in their ecological requirements. Hybrids may also play a more important role in hybridization than previously expected.

Key words: European wildcat, *Felis s. silvestris*, hybrids, ecological requirements, ENFA.

Introduction

The more similar the ecological requirements of two sympatric populations are, the more individuals from these populations have the chance to be in contact. Ecological requirements may thus play a major role in the hybridization process, defined as “the interbreeding of individuals from genetically distinct populations regardless of their taxonomic status” (Woodruff 1973; Rhymer & Simberloff 1996). Hybridization leads to a gene flow between populations of which individuals hybridize, and fertile hybrids can be responsible for introgression by interbreeding with individuals from their parental populations (Allendorf et al. 2001). The subsequent evolution of the parental populations depends on the context in which hybridization occurs.

Hybridization between native taxa can save one of them from extinction by allowing their genetic diversification (Dowling & Secor 1997). In contrast, hybridization between native and non-native taxa can be a threat to the genetic integrity of the native one - especially if it is rare - by reducing intra-taxa mating opportunities and leading to the possible loss of unique characteristics (see Wayne & Brown 2001). This phenomenon is clearly amplified when the non-native forms are domesticated or otherwise adapted to the presence of humans (Rhymer & Simberloff 1996; Allendorf et al. 2001). Some carnivore species have to face up to this situation. The European polecat (*Mustela putorius* L.) is clearly threatened by hybridization with the Domestic ferret (*Mustela furo* L.) in Britain (Davison et al. 1999), while the hybridization with the Domestic dog (*Canis familiaris* L.) leads to a dire situation for the conservation of the Ethiopian wolf (*Canis sinensis* Rüppell 1835 - Gotteli et al. 1994), the Dingo (*Canis lupus dingo* Meyer 1793 - Elledge et al. 2006) and the Gray wolf (*Canis lupus* L. - Boitani 2003; Verardi et al. 2006). Within the Felid family, one of the most dramatic example of hybridization between wild and domestic taxa involves the endangered European wildcat (*Felis s. silvestris* Schreber 1777 - Hubbard et al. 1992; Daniels et al. 2001; Beaumont et al. 2001; Randi et al. 2001; Pierpaoli et al. 2003) that can hybridize with the Domestic cat (*Felis catus* L.) to produce cryptic fertile hybrids (Ragni 1993).

At the present time, the hybridization rate of European wildcat populations is apparently low in Germany, Bulgaria, Iberian Peninsula and Italy (Randi et al. 2001; Pierpaoli et al. 2003; Eckert & Hartl 2005; Lecis et al. 2006; Oliveira et al. 2007), whereas it seems high

in Scotland and Hungary (Beaumont et al. 2001; Pierpaoli et al. 2003; Lecis et al. 2006). In Italy, hybridization seems to be geographically located and more frequent in marginal areas, where the density of free-ranging domestic cats is overwhelming compared to the wildcat population density (Lecis et al. 2006). This presence of wildcats into marginal area, observed in Italy (Lecis et al. op.cit.) and recently suspected in France (Léger et al. in press), raises the question of the accommodation of this small felid to the rapid and recent modification of the European landscape.

Until now, the characterization of wildcat ecological requirements has been based on old and rare presence/absence observations made by naturalists (e.g. Sládek 1973; Parent 1975), on presence/absence indexes (Lozano et al. 2003) or on radio-tracking data (Corbett 1979; Stahl 1986; Wittmer 2001; Sarmiento et al. 2006). Presence/absence methods are not well adapted to rare and cryptic species - as wildcat - because the species could not be detected even so it was present and even so the ecological conditions present in this area were suitable (Hirzel et al. 2002). Radio-tracking data are mainly use in order to provide ecological requirements inside home ranges and do not concern installation within the study area. Furthermore, considering that the distinction between wildcats and hybrids is very doubtful if only based on morphometric data (Daniels et al. 1998; Yamaguchi et al. 2004a, 2004b), the description of wildcat ecological requirements conducted without individuals' genetic identification has to be confirmed to be sure it does not correspond to a mix between ecological requirements of wildcats and their hybrids. Lastly, except for the studies of Biró et al. (2004, 2005) conducted on feeding habits in Hungary, no information is available on hybrids behaviour. The degree of similarity between their ecological requirements and those of wildcats has not yet been studied. This represents a crucial lack of knowledge in the field of wildcat conservation.

In that context, the aim of the present study was to characterise the ecological requirements of wildcats and their hybrids at the scale of the wildcat geographic range in France. In this country, the European wildcat was historically present in all the North-east quarter and in the Pyrenees, before its range area declined drastically at the end of the 19th (Stahl & Léger 1992). The species kept its own in some relict fragmented populations until the eighties, and has been legally protected since 1976. For some decades, its range area has been showing an apparent recent expansion from the French Northeastern regions to the Western and Southern regions (Stahl & Artois 1994; Léger et al. in press). At the present time, hybridization seems frequent in the French wildcat population (O'Brien et al. submitted).

We studied the ecological requirements of wildcats and their hybrids by using the ENFA (Ecological Niche Factor Analysis - Hirzel et al. 2002), which corresponds to a multivariate approach building on Hutchinson's concept of the ecological niche (Hutchinson 1957). This method is based on the presence-only data and thus, is typically adapted to rare animals with secretive behaviour. Geographical Information Systems (GIS) was used to characterize the French wildcat range area according to ecological variables we choose because they were assumed to be linked to the presence of wildcat, domestic cat or to a potential reproductive isolation between the two populations. Thus, we took into account the importance of forest and scrub-pastureland mosaic of habitats since they are associated with wildcat presence (Stahl 1986; Stahl & Léger 1992; Lozano et al. 2003). We also took into account the importance of human settlement because it is associated to domestic cat presence (Daniels et al. 1998), and the importance of highways, railways, and large rivers that can generate an anthropogenic "barrier effect" through habitat fragmentation, population isolation, movement restriction and mortality (Yanes et al. 1994; Rodriguez et al. 1997; Crooks 2002). We then characterized with a PCA the places where genetically identified cats were found in the French wildcat range area and we tested them for a difference with a discriminant analysis (Legendre & Legendre 1998). Finally, the ENFA was used to highlight ecological variables of importance for their respective presence, in comparison with the availability of these variables on the wildcat range area.

Material and methods

Source of data set

Between 1997 and 2006, the French Hunting and Wildlife Office (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, ONCFS) appealed to their rangers in order to collect of road casualty wild-living cats in all the regions where the presence of cats with a wildcat's phenotype was suspected or confirmed (Léger et al. in press). This area is made of 20,940 "communes" (i.e. the French territory is administratively cut-off in 36,679 "communes", each of them including at least one village and its surrounding landscape). A total of 122 cats were delivered to the ONCFS where autopsies were performed more particularly to take samples of

Chapitre 2 : Ecological requirements

hairs on each specimen for genetic identification (see O'Brien et al. submitted). Cats genetically identified and geographically assigned to a “commune” were used for our analysis.

Landscape mapping

The study area was mapped thanks to the Geographical Information System ArcView 3.2 (see <http://www.esri.com/>). We used Corine land cover (see www.ifen.fr) layers for landscape characterization, Sandre (see <http://sandre.eaufrance.fr/>) layers for water characterization, and layers from the *Institut Geographique National* for road characterization.

Landscape characterization

Ten ecological variables were taken into account (Table 2-1). Furthermore, as wildcats required a mosaic of habitats (Lozano et al. 2003), the Shannon index of habitat diversity H (Mladenoff 2006) was calculated for each commune (Table 2-1). Following Gustafson (1998) and Rutledge (2003), a spatial index was also calculated to describe patch attributes that contain relevant information to estimate the dispersion of the fragmented forest (Table 2-1). We chose the landscape index D described by Jaeger (2000) because it is a configuration index that corresponds to “the probability that two randomly chosen places in the landscape under investigation are not situated in the same undissected area”. It has the advantage to have a low sensitivity to the omission or addition of very small residual areas and to the different fragmentation phases (Jaeger 2000).

Ecological characteristics of the wildcat range area

The French wildcat range area (later named “ecological space”) was constituted of 20,940 communes, each of them being described by the 10 quantitative variables we took into account. A principal component analysis (PCA, Pearson 1901) was performed after centering and scaling variables so as to account for differences in variable dimensions. This PCA provided two types of interesting results: synthetic variables that were most correlated to every variables (scaled principal components) and linear combinations of variables that maximized the variance between the communes (principal axes). The first result provided a representation

of variables used to interpret the main structuring of the ecological space. The second result produced a representation of the communes as scattered as possible, preserving in a best way the distances among communes. The resulting scatterplots provided a background of “available” communes forming the ecological space.

Table 2-1 : Ecological variables used for the determination of the ecological requirements of wildcats and hybrids.

Type	Ecological variables	Abbreviations	Details	Biological meaning
Areas (hectares)	Urban areas	URBAN	areas covered by human settlements	linking to the presence of domestic cats (Daniels et al. 1998)
	Mix trees	MIX	areas covered by deciduous or coniferous trees where none of these essences predominate	linking to the wildcats ecological requirements (e.g. Stahl & Léger 1992)
	Deciduous trees	DECID	areas covered by deciduous trees	
	Coniferous trees	CONIF	areas covered by coniferous trees	
	Scrubland	SCRUB	areas covered by scrub, vegetation in mutation	
	Meadow	MEADOW	areas of meadows and/or grass lands	
	Openfield	OPEN	areas with a mosaïc of arable lands and meadows	
Density of linear (km/km ²)	Anthropogenic barriers	BARR	density of barriers like highway, rail way and river whose lenght range from 15m to 50m	linking to a "barrier effect" (Yanes et al. 1994; Crooks 2002)
Index	Shannon diversity index	H	$-\sum (n_i / N) \cdot \log_2(n_i / N)$ where $N = \sum n_i$	linking to the wildcats ecological requirements (Lozano et al. 2003)
	Division index	D	$1 - \sum (A_i / A_t)^2$ where $A_t \geq \sum A_i$ $\Phi = \{A_i i=1, \dots, n\}$ is the set of the n patches of the lanscape classe considered	linking to a "barrier effect" (Yanes et al. 1994; Crooks 2002)

Ecological differentiation between wildcats and hybrids

The “used” communes (i.e. where wildcats and hybrids corpses were collected) were represented onto the background of “available” communes to visualize the repartition of both types of cats in the ecological space.

To differentiate between the variable associated with the wildcats presence and the one associated with the hybrids presence, a discriminant analysis was performed. This method provided principal axes and associated commune coordinates as in PCA, but involved a different criterion. Whereas these coordinates had a maximum variance in PCA, the discriminant analysis maximized the variance between the two ecological requirements keeping the total variance constant. Therefore, this method was actually efficient to discriminate between communes occupied by different genotypes. However, the significance of the segregation between variables associated with wildcats and hybrids must have been assessed before we interpreted differences. This was achieved using a Monte-Carlo procedure based on the sum of the discriminant analysis eigenvalues.

Wildcats and hybrids ecological requirements

Whereas the PCA provided an optimal representation of the ecological space, it did not focus on the description of ecological requirements because it did not take into account essential features such as species marginality and specialization into account. For these reasons, the ENFA (Hirzel et al. 2002) was employed. It provided one axis summarizing the species marginality and a set of orthogonal axes decomposing the specialization. Scatterplots built upon the marginality axis and a specialization axis allowed us to identify which variables were actually structuring the ecological requirement of wildcats and hybrids, in term of differences between the mean available and the used values (marginality), and in term of ratio between available and used variability (specialization). The Ecological Niche Factor Analyses were conducted for wildcats and hybrids separately.

All the analyses were performed using the R free software (Ihaka & Gentleman 1996, R Development Core Team 2007), with the “ade4 package” (Chessel et al 2004, 2007) notably for multivariate methods and the “adehabitat package” for the ENFA (Calenge 2006).

Results

Wildcats and hybrids distribution

Among the 122 cats genetically identified, a total of 23 hybrids and 50 wildcats were geographically assigned to a commune and took into account in the following analysis. The distribution of wildcats and hybrids corpses was homogeneously distributed between the four seasons ($G=1.15$, $df=3$, $P=0.76$). One wildcat and one hybrid were collected in the Pyrenean region, all the other corpses being collected in the Central and Northeast French region (Figure 2-1). In that region, hybrids and wildcats corpses were spread out in a similar way in the sampled area (Figure 2-1). The analysis of the composition of the landscape surrounding the collecting place was made for the 73 considered cats, for a total amount of 68 different communes.

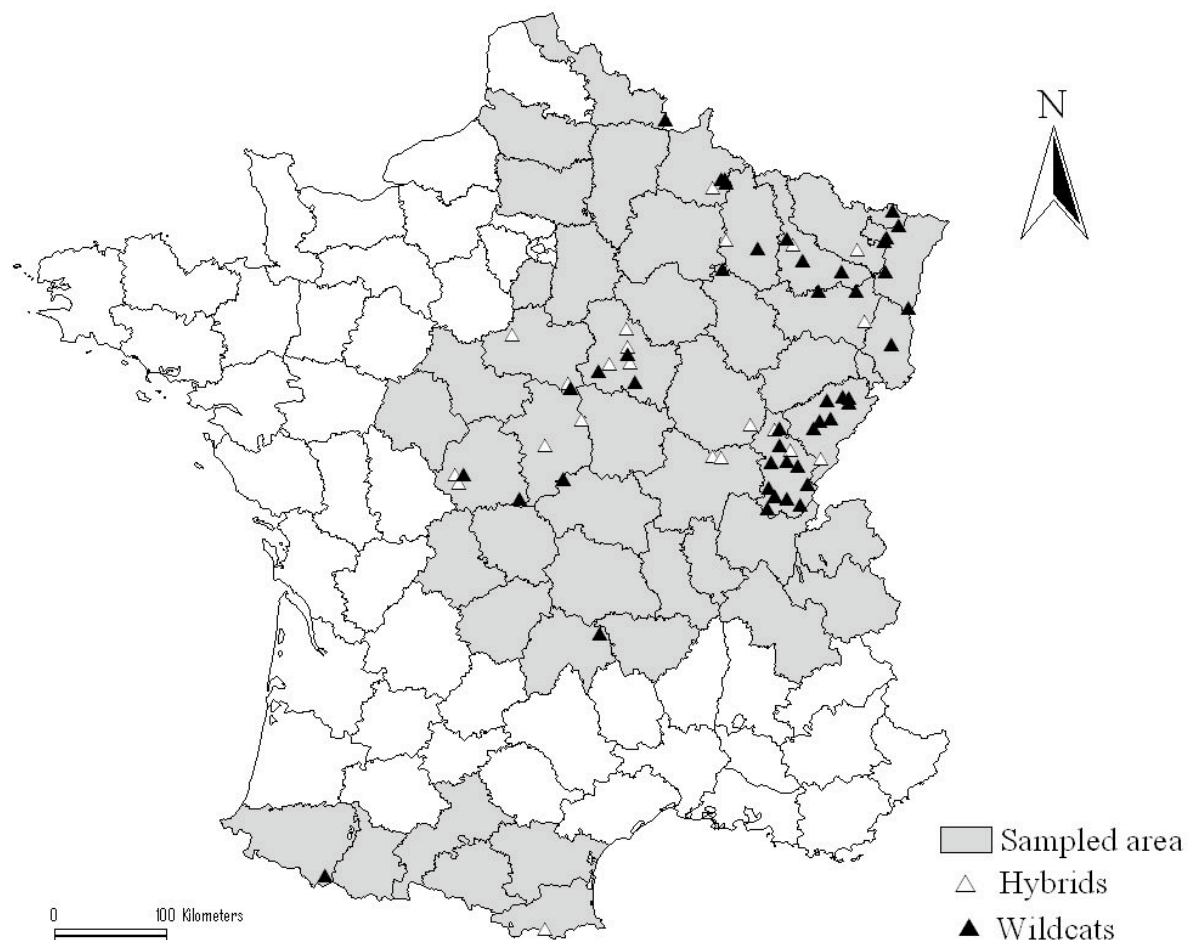


Figure 2-1 : Locations of the wildcats and hybrids carcasses collected in France from 2001 to 2006.

Ecological description of the French wildcat range area

The results from the PCA performed on the 20,940 communes are presented on Figure 2-2. The correlation circle of the two first PCA axes displayed 45 % of the whole correlation between variables. These two axes characterized the main ecological structuring of the “available” communes forming the ecological space. The first axis opposed diversified landscapes (*H*) and closed landscapes (deciduous trees + mix trees + coniferous trees + scrubland), to open field and fragmented forest (*D*). The second axis opposed urban area and barriers to gene flow on the positive side, and meadows on the negative side. Other axes were not deemed interpretable.

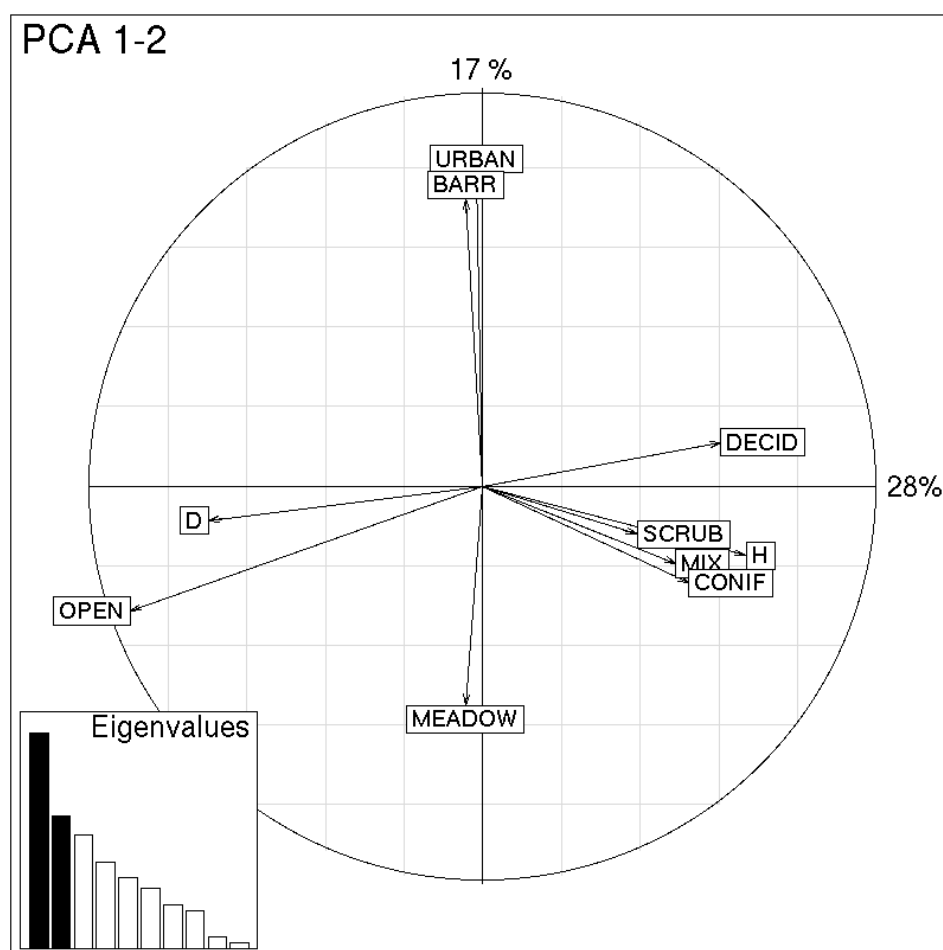


Figure 2-2 : Correlation circle of the scaled principal component analysis (PCA) of 20,940 communes described by 10 quantitative variables. This plane accounted for 45 % of the total correlation among variables. Variables close to the circle are well represented and thus interpretable.

Ecological requirements differentiation

The “used” communes of the 50 hybrids and 23 wildcats are represented onto the background of “available” communes to visualize the repartition of both types of cats (Figure 2-3). The wildcats and the hybrids shared a common part of the ecological space since their circles overlaped. Both were present in communes characterized by the presence of forest, especially deciduous ones, and by the relative rarity of urban area and anthropogenic barriers to movements. However, wildcats seemed to require more forest than hybrids, as shown by the fact that the wildcats circles were more displayed towards the right side of the axis 1 than the hybrids circles. The segregation between their ecological requirements was confirmed by the Monte-Carlo test associated to the discriminant analysis ($\lambda=0.03$, $p=0.008$ on 9999 simulations). These results suggested that wildcats and hybrids had not the same ecological requirements. Differences between their ecological specializations gave further information.

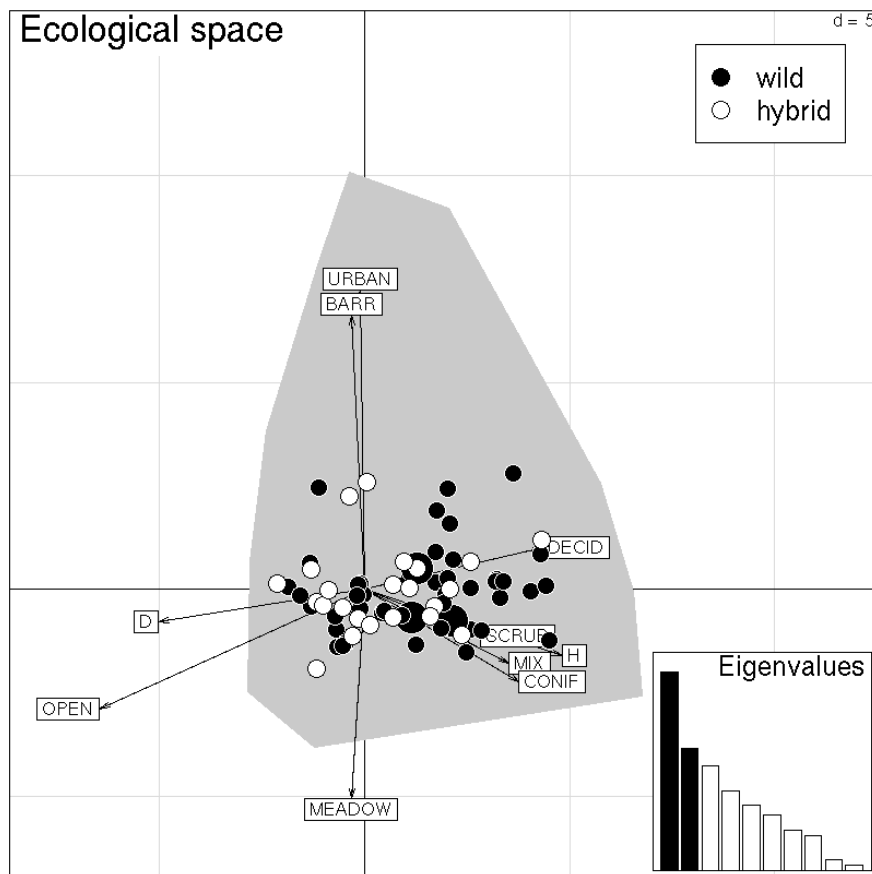


Figure 2-3 : Communes scatterplot one of the first plane of the scaled PCA of commune data. The meaning of the axes are given by figure 2-2 and summarised as Close-Open landscapes (x axis) and an urbanization cline (y axis). The grey polygon is the best representation of the ecological space in a plane: it was formed from the convex hull containing the 20,940 available communes. Circles are used to visualize the ecological requirements of the wildcats (black circles) and hybrids (white circles). The circle sizes are proportional to the number of observed individuals.

Chapitre 2 : Ecological requirements

Wildcats ecological requirements

For the wildcats, two specialization axes were retained in the ENFA (diagram of eigenvalues Figure 2-4). These two axes of specialization and the marginality axis accounted for the most important part of the information. The distance between the barycentre of the ecological space and the barycentre of wildcat requirements was high (Figures 2-4A, 2-4B) and attested of a large marginality: the ecological requirements of wildcats were different from the mean available conditions. The division index (D) and the open field (OPEN) on the negative side *versus* the diversity index (H), the mix of trees (MIX), the deciduous trees (DECID) and to a lesser extent the scrublands (SCRUB) on the positive side contributed the most to the marginality axis (Figures 2-4A, 2-4B). Wildcats searched for diversified landscapes, continuous forests of deciduous or mix trees and scrublands. They avoided open field and small forest patches.

The first scatterplot (Figure 2-4A) displayed a large specialization ($S \approx 10$), indicating that what wildcats used was 10 times narrower than what was available. Among the variables that contributed most to marginality, the deciduous trees (DECID) and the open field (OPEN) contributed also the most to the specialization axis (Figure 2-4A). Wildcat specialization went toward a strong selection for the forests of deciduous trees (DECID) and a strong avoidance of open fields (OPEN). The second scatterplot (Figure 2-4B) confirmed these results with high specializations ($S \approx 8$), specifying an avoidance for open landscapes (OPEN) and a selection toward deciduous forests (DECID).

Hybrids ecological requirements

For the hybrids, the eigenvalues did not show a decreasing structuration. Thus, the hybrids did not seem to select or to avoid one or another ecological characteristic of the wildcat range area.

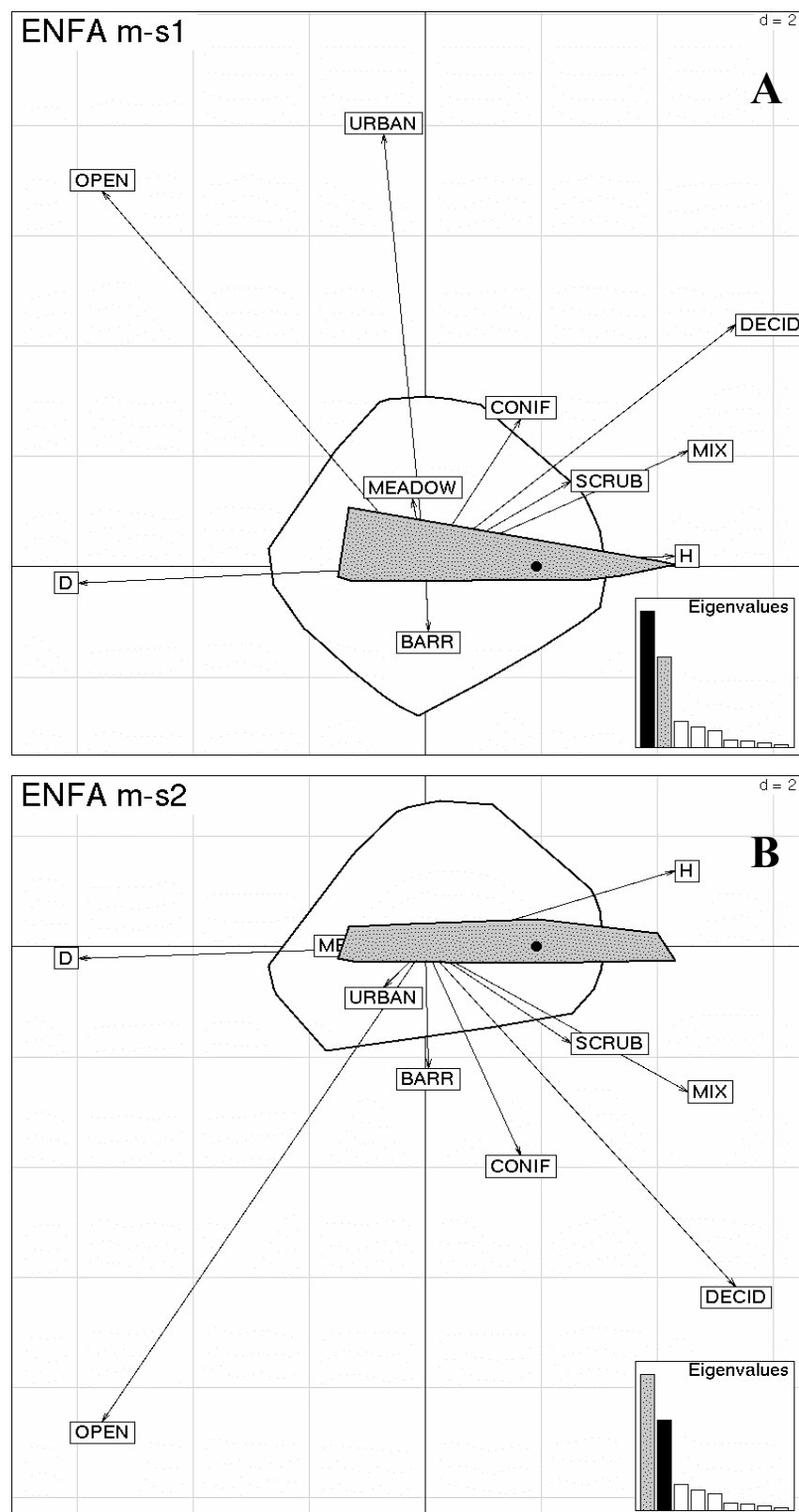


Figure 2-4 : Results for the first (m-S1) and the second (m-S2) Ecological niche factor analysis conducted on wildcats.

The scatterplot is formed respectively for m-S1 and m-S2, by the marginality axis (x axis) and the first specialization axis (y axis), and by the marginality axis (x axis) and the second specialization axis (y axis). For specialization, interpretable variables have large coordinates on both axes. The white polygon represents the ecological space, while the grey hull corresponds to the wildcat requirements, its centre being indicated by a black dot.

Discussion

Our study, conducted in France, is the first one to estimate the ecological requirements of European wildcats by using the Ecological Niche Factor Analysis and the first one to estimate the ecological requirements of hybrids.

The analysis we performed indicates that strict selection of deciduous forest and avoidance of open fields are the main characterization of the wildcat presence. Wildcats prefer forest cover characterized by its continuity and the presence of deciduous trees or mix trees, as observed by Parent (1975), Ragni (1978), Stahl (1986) and Stahl & Léger (1992). They also need a certain degree of landscape diversity (i.e. forest-scrub-pastureland mosaics) and of scrublands, in accordance with the observations of Corbett (1979) and Lozano et al. (2003). In contrast, small forest and open field are avoided. Thus, even if wildcats cannot be considered as a strictly forest carnivore, our results tend to confirm the assumption from Stahl & Artois (1994) that forest habitat loss and fragmentation may be a threat for wildcats.

Our results also indicate that even hybrids and wildcats shared a common part of the ecological space, hybrids did not select any ecological variable in particular. The co-existence of wildcats and hybrids suggests that they may be ecological competitors in France, as observed in Hungary where wildcats and hybrids are in competition for food resources (Biró et al. 2005). Moreover, from the apparent flexibility of hybrids ecological requirements, it can be expected, in accordance with Burke & Arnold (2001), that hybrid are less sensitive to habitats perturbations than wildcats (e.g. forest fragmentation), and are thus more able to survive in disrupt habitats and to colonize new habitats.

Furthermore, from our results, wildcats don't avoid urbanized areas, which are the predilection place for domestic cats (Daniels et al. 1998). Thus, the opportunity for wildcats and domestic cats to meet exists in urbanized area, even if it is probably a rare event. Hubbard et al. (1992) suggest that a part of the wildcat/domestic cat encounters is likely to lead to the killing of the domestic cat. The long term sympatry between wildcat and domestic cat (Sunquist & Sunquist 2002) supports this hypothesis since, in such a similar context of potential hybridization, meeting between gray wolves and coyotes (*Canis latrans* Say 1823) in North America often leads to hybridization when the two are in a recent sympatry, whereas it often leads to the killing of the coyote if the two are in a long-term sympatry (Lehman et al.

1991). If mating between wildcats and domestic cats are thus only very occasional, they can not be assumed to explain the high rate of hybridization of the French wildcat population that O'Brien et al. (submitted) displayed. This suggests that hybrids - and not domestic cats - could be the main current protagonists of the hybridization in France.

Indeed, it appears from our results that hybrids and wildcats should have no ecological barriers to reproduction between them and that the ecological requirements of hybrids seem to be flexible enough to allow them to be present as well in areas of predilection of domestic cats as in areas of predilection of wildcats. Hybrid/wildcat and hybrid/domestic cat encounters can thus be assumed to occur more frequently than wildcat/domestic cat ones. Furthermore, the hybrids we found were not aggregated in marginal areas, in contrast to the situation observed in Italy where hybridization is considered as more frequent in these areas because of the numerical asymmetry between wildcats and domestic cats populations (Randi et al. 2001; Lecis et al. 2006).

Thus, our results suggest that hybridization of the French wildcat population could be a process that could be more dependent on the relationship between wildcats and hybrids than on those between wildcats and domestic cats. The interbreeding between hybrids and wildcats, and some interbreeding between hybrids and domestic cats, could maintain the hybridization rate at a high level, even if interbreeding between wildcats and domestic cats is rare. The potential frequent introduction of hybrids genome into the wildcat one (i.e. introgression) makes conservation and recovery of the threatened European wildcat much more difficult than expected. It is known that, in extreme situations, hybrids backcrossing to one or both parental populations can lead to the loss of the genetically distinct parental taxon (Rhymer & Simberloff 1996) when the hybrid genome pervades and homogenizes the "pure" parental genome (Mallet 2005). After a few generations, all the individuals of the population are of hybrid origin: they form a hybrid swarm (Allendorf et al. 2001). According to Allendorf et al. (op.cit.), "once hybridization has begun, it is difficult to stop, especially if hybrids are fertile and mate both among themselves and with parental individuals".

The close sympatry between wildcats and hybrids populations, the flexible ecological characteristics of hybrids and their role in wildcats introgression brings up the question of the conservation of the French European wildcats populations. For such cases, Allendorf et al. (2001) explained that "efforts should focus on maintaining and expanding the remaining pure populations" and, if not possible, that "conservation of hybrids should be considered, because it

is the only available option if we are to avoid the complete loss of the hybridized species". Future researches should be focused on a better understanding of the ecological and ethological features of wildcats, domestic cats and hybrids relationships, in order to better take into account the role of hybrids in the evolution of wildcat populations.

Acknowledgments

We are very grateful to the rangers of the French Hunting and Wildlife Office for collecting wildcats corpses. We thank the persons who participated to the autopsies more particularly Julian Pichenot. We also sincerely thank Rémi Helder (2C2A-CERFE) for ArcView advices, Clément Calenge (UMR CNRS 5558 "Biométrie et Biologie Evolutive") for ENFA advices and Céline Simon for improving the English version. Financial and logistic support for this study was provided by the French Hunting and Wildlife, the UMR CNRS 5558 "Biométrie et Biologie Evolutive" laboratory, the "Conseil Général des Ardennes", the "Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise" and the "Zoo d'Amnéville" (Moselle, France). We particularly thank Delphine Hauth and the zoo managers, Michel Louis and Jean-Marc Vichard.

References

- Allendorf F.W., Leary R.F., Spruell P. & Wenburg J.K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 613-622.
- Beaumont M., Barrat E.M., Gottelli D., Kitchener A.C., Daniels M.J., Pritchard J.K. & Bruford M.W. 2001. Genetic diversity and introgression in the Scottish wildcat. *Molecular Ecology*, 10: 319-336.
- Biró Z., Szemethy L. & Heltai M. 2004. Home range sizes of wildcats (*Felis silvestris*) and feral domestic cats (*Felis silvestris f. catus*) in a hilly region of Hungary. *Mammalian Biology*, 69: 302-310.
- Biró Z., Lanszki J., Szemethy L., Helti M. & Randi E. 2005. Feeding habits of feral domestic cats (*Felis catus*), wild cats (*Felis silvestris*) and their hybrids: trophic niche overlap among cat groups in Hungary. *Journal of Zoology*, 266: 187-196.

- Boitani L. 2003. Wolf conservation and recovery. In: *Wolves behavior, ecology and conservation*. eds Mech L.D. & Boitani L. University of Chicago Press, Chicago. pp. 317-340.
- Burke J.M. & Arnold M.L. 2001. Genetics and the fitness of hybrids. *Annual Review of Genetics*, 33: 31-52.
- Calenge C. 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197: 516-519.
- Chessel D., Dufour A. & Dray S. 2007. The ade4 package - II: Two-table and K-table methods. *R News*.
- Chessel D., Dufour A. & Thioulouse J. 2004. The ade4 package-I- One-table methods. *R News*, 4: 5-10.
- Corbett L.K. 1979. Feeding ecology and social organization of wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*) in Scotland. PhD Thesis, University of Aberdeen. 295 p.
- Crooks K.R. 2002. Relative sensitivities of Mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation biology*, 16: 488-502.
- Daniels M.J., Balharry D., Hirst D., Kitchener A.C. & Aspinall R.J. 1998. Morphological and pelage characteristics of wild living cats in Scotland: implications for defining the "wildcat". *Journal of Zoology*, 44: 231-247.
- Daniels M.J., Beaumont M.A., Johnson P.J., Balharry D., Macdonald D.W. & Barratt E. 2001. Ecology and genetics of wild-living cats in the north-east of Scotland and the implications for the conservation of the wildcat. *Journal of Applied Ecology*, 38: 146-161.
- Davison A., Birks J.D.S., Griffiths H.I., Kitchener A.C., Biggins D. & Butlin R.K. 1999. Hybridization and phylogenetic relationship between polecats and domestic ferrets in Britain. *Biological Conservation*, 87: 155-161.
- Dowling T.E. & Secor C.L. 1997. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 593-619.
- Eckert I. & Hartl G.B. 2005. Conservation genetics of the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*) in Germany. In: Poster presentation in symposium of biology and conservation of the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*). January 21st-23rd 2005, Germany.
- Elledge A.E., Leung L.K., Allen L.R., Firestone K. & Wilton A.N. 2006. Assessing the taxonomic status of dingoes *Canis familiaris dingo* for conservation. *Mammal Review*, 36: 142-156.

- Gottelli D., Sillero-Zubiri C., Applebaum G.D., Roy M.S., Girman D.J., Garcia-Moreno J., Ostranders E.A. & Wayne R.K. 1994. Molecular genetics of the most endangered canid: the Ethiopian wolf *Canis simensis*. *Molecular Ecology*, 3: 301-312.
- Gustafson E.J. 1998. Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems*, 1: 143-156.
- Hirzel A.H., Hausser J., Chessel D. & Perrin N. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat suitability maps without absence data? *Ecology*, 83: 2027-2036.
- Hubbard A.L., McOrist S., Jones T.W., Boid R., Scott R. & Easterbee N. 1992. Is survival of European wildcats *Felis silvestris* in Britain threatened by interbreeding with domestic cats? *Biological conservation*, 61: 203-208.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Ihaka R. & Gentleman R. 1996. R: A language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 5: 299-314.
- Jaeger J.A.G. 2000. Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures of landscape fragmentation. *Landscape Ecology*, 15: 115-130.
- Lecis R., Pierpaoli M., Biró Z.S., Szemethy L., Ragni B., Vercillo F. & Randi E. 2006. Bayesian analyses of admixture in wild and domestic cats (*Felis silvestris*) using linked microsatellite loci. *Molecular Ecology*, 15: 119-131.
- Legendre P. & Legendre L. 1998. *Numerical ecology*. 2nd english ed. Elsevier Science, Amsterdam. 853 p.
- Léger F., Stahl P., Ruetten S. & Wilhelm J.L. in press. Evolution récente et répartition actuelle du Chat sauvage d'Europe (*Felis silvestris silvestris*, Schreber, 1777) en France continentale. *Faune Sauvage*, 280.
- Lehman N., Eisenhawer A., Hansen K., Mech L.D., Peterson R.O., Gogan P.J.P. & Wayne R.K. 1991. Introgression of coyote mitochondrial DNA into sympatric north American Gray wolf populations. *Evolution*, 45: 104-119.
- Lozano J., Virgós E., Malo A.F., Huertas D.L. & Casanovas J.G. 2003. Importance of scrub-pastureland mosaic for wild-living cats occurrence in a Mediterranean area: implications for the conservation of the wildcat (*Felis silvestris*). *Biodiversity and Conservation*, 12: 921-935.
- Mallet J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 229-237.

- Mladenoff D.J. 2006. Quantifying landscape pattern and fragmentation. In: *Principles of conservation biology*. eds Groom M.J., Meffe G.K. & Carroll C.R. 3rd edition, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. pp 220-221.
- O'Brien J., Devillard S., Vanthomme H., Say L., Léger F., Ruetten S. & Pontier D. Do non-hybrid European wildcats (*Felis silvestris silvestris*) persist in eastern France? Submitted.
- Oliveira R., Godinho R., Randi E., Ferrand N. & Alves P.C. 2007. Molecular analysis of hybridisation between wild and domestic cats (*Felis silvestris*) in Portugal: implications for conservation. *Conservation Genetics*, 9: 1-11.
- Parent G.H. 1975. La migration récente à caractère invasionnel du chat sauvage, *Felis silvestris silvestris* Schreber, en Lorraine Belge. *Mammalia*, 39: 251-288.
- Pearson K. 1901. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. *Philosophical Magazine*, 2: 559-572.
- Pierpaoli M., Biró Z.S., Herrmann M., Hupe K., Fernandes M., Ragni B., Szemethy L. & Randi E. 2003. Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domestic cats in Hungary. *Molecular Ecology*, 12: 2585-2598.
- R Development Core Team 2007. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Ragni B. 1978. Observations on the ecology and behaviour of the wild cat (*Felis silvestris* Schreber 1777) in Italy. *Carnivore Genetics Newsletter*, 3: 270-274.
- Ragni B. 1993. The crucial problem of *in vivo* identification of wildcat and recognition of hybrids with domestic cats. In: *Council of Europe 1992: Seminar on the biology and conservation of the wildcat (Felis silvestris)*. Council of Europe, Strasbourg. pp. 86-88.
- Randi E., Pierpaoli M., Beaumont M., Ragni B. & Sforzi A. 2001. Genetic identification of wild and domestic cats (*Felis silvestris*) and their hybrids using bayesian clustering methods. *Molecular Biology and Evolution*, 18: 1679-1693.
- Rhymer J.M. & Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 83-109.
- Rodriguez A., Crema G. & Delibes M. 1997. Factors affecting crossing of red foxes and wildcats through non-wildlife passages across a high-speed railway. *Ecography*, 20: 287-294.
- Rutledge D. 2003. *Landscape indices as measures of the effects of fragmentation: can pattern reflect process?* DOC. Science Internal Series n° 98. Department of Conservation, Wellington. pp. 1-27.

- Sarmiento P., Cruz J., Tarroso P. & Fonseca C. 2006. Space and habitat selection by female European wild cats (*Felis silvestris silvestris*). Wildlife Biology in Practice, 2: 79-89.
- Sládek J. 1973. Jahreszeitliche und jahresbedingte Veränderungen der Nahrung der Wildkatze (*Felis silvestris*, Schreber 1777) in den Westkarpaten. Zoological Listy, 22 : 127-144.
- Stahl P. 1986. Le Chat forestier d'Europe (*Felis silvestris*, Schreber 1777). Exploitation des ressources et organisation spatiale. PhD Thesis, Université de Nancy I. 356 p.
- Stahl P. & Léger F. 1992. Le chat sauvage (*Felis silvestris*, Schreber, 1777). In: *Encyclopédie des Carnivores de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris. 50 p.
- Stahl P. & Artois M. 1994. *Status and conservation of the wildcat (Felis silvestris) in Europe and around the Mediterranean rim*. Nature and Environment Series, N° 69. Council of Europe Press, Strasbourg. 78 p.
- Sunquist M. & Sunquist F. 2002. *Wild cats of the world*. The University of Chicago Press, Chicago. 452 p.
- Verardi A., Lucchini V. & Randi E. 2006. Detecting introgressive hybridization between free-ranging domestic dogs and wild wolves (*Canis lupus*) by admixture linkage disequilibrium analysis. Molecular Ecology, 15: 2845-2855.
- Wayne R.K. & Brown D.M. 2001. Hybridization and conservation of carnivores. In: *Conservation Biology 5 - Carnivore Conservation*. eds Gittleman J.L., Funk S.M., Macdonald D. & Wayne R.K. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 145-162.
- Wittmer H.U. 2001. Home range size, movements, and habitat utilization of three male European wildcats (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Saarland and Rheinland-Pfalz (Germany). Mammalian Biology, 66: 365-370.
- Woodruff D.S. 1973. Natural hybridization and hybrid zones. Systematic Zoology, 22: 213-218.
- Yanes M., Velasco J.M. & Suarez F. 1994. Permeability of roads and railways to vertebrates: the importance of culverts. Biological Conservation, 71: 217-222.
- Yamaguchi N., Driscoll C.A., Kitchener A.C., Ward J.M. & Macdonald D.W. 2004a. Craniological differentiation between European wildcats (*Felis silvestris silvestris*), African wildcats (*Felis s. lybica*) and Asian wildcats (*Felis s. ornata*): implications for their evolution and conservation. Biological Journal of the Linnean Society, 83: 47-63.
- Yamaguchi N., Kitchener A.C., Driscoll C.A., Ward J.M. & Macdonald D.W. 2004b. Craniological differentiation amongst wild-living cats in Britain and southern Africa: natural variation or the effects of hybridisation? Animal Conservation, 7: 339-351.

CHAPITRE 3

DIET OVERLAP BETWEEN EUROPEAN WILDCATS (*Felis s. silvestris*), FREE-RANGING DOMESTIC CATS (*Felis catus*) AND THEIR HYBRIDS IN FRANCE.

CHAPITRE 3 : Diet overlap between European wildcats (*Felis s. silvestris*), free-ranging domestic cats (*Felis catus*) and their hybrids in France.

Article soumis

E. Germain^{1,2}, S. Ruetten³ & M.-L. Pouille^{1,2}

¹ Laboratoire Parasitologie-Mycologie, EA 3800, IFR 53, UFR Médecine, Université de Reims Champagne-Ardenne, 51 rue Cognacq-Jay, 51096 Reims, France

² 2C2A-CERFE, 5 rue de la Héronnière, 08240 Boulton-aux-Bois, France

³ ONCFS CNERA PAD Montfort, F-01330 Birieux

Abstract. We investigated the diet overlap between European wildcats, *Felis s. silvestris*, free-ranging domestic cats, *Felis catus*, and their hybrids by analysing the contents of 65 stomachs from road-killed cats collected in North-eastern France and genetically identified. Small-sized mammals were the main component of the diets of the three types of cats and the proportion of meadow/forest rodents in the diets did not differ according to the type of the cats. The diet of the wildcats was completed by wild birds and other occasional food, while the diet of domestic cats was completed by food from anthropogenic origin. As previously observed in Hungary by Biró et al. (2005), hybrids had an intermediate diet and the broadest standardized trophic niche, followed by domestic cats and wildcats. Trophic niche overlap between wildcats and hybrids was high, and the trophic niche of the domestic cats overlapped more with the one of the hybrids than with the one of the wildcats.

Key words: *Felis s. silvestris*, *Felis catus*, diet overlap, European wildcat, hybrid.

Introduction

The European wildcat (*Felis s. silvestris* Schreber 1777) range area has been drastically declining since the very early 19th century, because of habitat fragmentation, habitat destruction and local eradication of the species by trapping and shooting (review in Stahl & Léger 1992). Nowadays, this wild felid is distributed in fragmented populations ranging from Russia to Portugal and from Scotland to the Near East (Nowell & Jackson 1996). The wildcat is at present considered as an endangered species, and is legally protected in most European countries (Stahl & Artois 1994). However, wildlife managers have to face the particular problems raised by its potential hybridization with the domestic cat (*Felis catus* L.) with which it can interbreed to produce fertile hybrids (Ragni 1993).

Domestic cats are present on the whole wildcat range area and their population densities average 10 to 200 individuals/km² (Liberg 1980; Pontier et al. 1995). In contrast, the density of one North-eastern France wildcat population was estimated to be around 0.1 to 0.5 individuals/km² (Stahl 1986). Wildcats and domestic cats are very similar in their size and weight (Condé & Schauenberg 1971; O'Connor 2007) - and thus in their energetic requirements - and in the size of their preys (Kitchener 1991). While the wildcat is considered as a facultative specialist carnivore (Stahl 1986; Moleón & Gil-Sánchez 2003; Malo et al. 2004; Lozano et al. 2006), the free-ranging domestic cat is considered as a generalist and opportunist one (review in Fitzgerald 1988). Nothing is known on the feeding ecology of their hybrids, with the exception of the study of Biró et al. (2005) who investigated the feeding habits of 264 domestic cats, 22 wildcats and 30 hybrids in Hungary. These authors showed that the composition of the diet of hybrids was intermediate between the one of wildcats and the one of domestic cats. For that reason, they suspected a potential competition for food between the three types of cats.

Such an inter-specific competition for food is frequent in carnivore species (Neale & Sacks 2001), especially when the concerned species show similar body size (Barrientos & Virgós 2006). It can be a limiting factor for some endangered species, as it is the case for the African wild dogs (*Lycaon pictus* Temminck 1820) which is in competition with lions (*Panthera leo* L.) and spotted hyenas (*Crocuta crocuta* Erxleben 1777) (Creel & Creel 1996). The estimation of the diet overlap between wildcats, domestic cats and hybrids is a necessary

prerequisite to evaluate the potential role of food competition as a limiting factor for wildcat populations. Furthermore, the important result on the diet of hybrids provided by Biró et al. (2005) needs to be confirmed with data from other populations.

In that context, we compared the diets of wildcats, hybrids and domestic cats in attempt to identify their potential niche breadth. Diet composition was assessed through the identification of undigested remains found in the stomachs of road-killed cats collected in Northeast France. In this area, the wildcat population is considered to be one of the more preserved because of the considerable continuity of the forested ranges and wooded zones (Stahl & Artois 1994).

Material and methods

Sampling

An amount of 122 cat corpses were collected from 1997 to 2006 by the French Hunting and Wildlife Office (ONCFS) in all the French regions where the presence of cats with a wildcat phenotype was suspected or confirmed (Léger et al. in press). These cats were genetically identified from hair samples (see O'Brien et al. submitted), and autopsied to collect their stomachs. Cats small in size and/or with teeth not fully erupted were classified as “juveniles” while the others were classified as “adults”. Only adults were used in the following analysis. The homogeneity of the distribution of the number of wildcats, domestic cats and hybrids stomachs collected per seasons was tested using a G-test (Fowler et al. 1998; Krebs 1999).

Identification of food items

Stomachs were decontaminated at -80°C before being defrosted and washed in water above a sieve (mesh size: 500 μ). Macro-components were hand-sorted by food item (e.g. hairs, teeth, feathers, etc.). The identification of undigested remains was conducted from feathers for birds, from bones and skin for amphibians, from chitin shell for insects and from

the general aspect of individuals and/or microscopic examination of the medulla pattern of hairs for mammals (Keller 1981a). Rodents species identification was based both on the macroscopic examination of teeth and on the microscopic examination of cross-section of hairs through the plate method (Brunner & Coman 1974). Teeth and hairs characteristics were compared to reference manuals from Day (1966), Brunner & Coman (1974), Keller (1981a, b, c), Debrot et al. (1982), Erome & Aulagnier (1982) and Teerink (1991). Furthermore, 76 % of the rodent identification from teeth or hairs was confirmed thanks to the general appearance of the individual (body size, tail and ear length and/or shape of the muzzle) because corpses were just at the beginning of the digestion process. All the identifications of the undigested remains were validated by only one of us (MLP) who has valuable experience in the analysis of carnivorous diet (see Poulle & Artois 1992; Poulle et al. 1993; Poulle et al. 1997).

Relative occurrence of food categories

Following the recommendations of Corbett (1989), Reynold & Aebischer (1991) and Ciucci et al. (1996), results were expressed in term of relative occurrences. The relative occurrence of a given food item corresponds to the number of its occurrences multiplied by 100 and divided by the total number of food items. Difference in the distribution of all the food items between wildcats, hybrids and domestic cats was tested using a G-test.

Niche breadth and niche overlap

To estimate the degree of specialization of the diets of wildcats, domestic cats and hybrids, we used the standardized niche breadth index B_A (Levins 1968 in Krebs 1999):

$$B_A = (B-1) / (n-1)$$

with $B = 1/\sum p_j^2$ and $p_j = N_j/Y$ where $Y = \sum n_j$ is the total number of food item and N_j is the number of food occurrence in the j_{th} taxon. This index ranges from 0 (very specialized diet: all the remains found are from the same food item) to 1 (very generalist diet: all the remains found are from different food items). We also estimated the degree of overlap between the diets of wildcats, domestic cats and hybrids by using the Niche overlap index O_{jk} (Pianka 1973):

$$O_{jk} = [\sum p_{ij} p_{ik}] / [\sqrt{(\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2)}]$$

where j and k are the species compared, p_{ij} and p_{ik} are the proportions of the resource i used by species j and k respectively and n is the total number of resource taxa. The Niche overlap index ranges from 0 (no overlap) to 1 (full overlap).

Results

Among the 122 cats collected, 57 had an empty stomach. The content of the 65 others cats found in the North-eastern France (Figure 3-1) was examined. More than 87 % of the analyzed stomachs were from cats collected between 2004 and 2006. A total of 28, 15 and 22 stomachs from wildcats, hybrids and domestic cats respectively were available for diet analysis. These stomachs were homogeneously distributed among the four seasons, whatever the type of the cats ($G=6.49$, $df=6$, $P=0.37$).

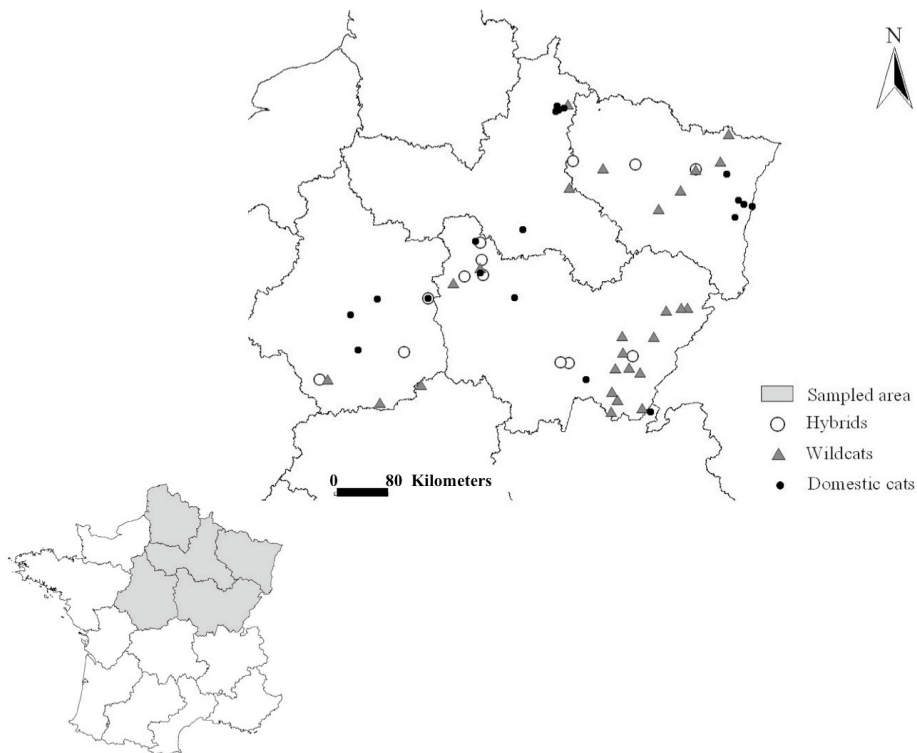


Figure 3-1 : Locations of wildcats, hybrids and domestic cats carcasses collected in France and stomachs of which were analysed.

Diet composition

A total of 53, 26 and 38 food items belonging to 12, 9 and 10 different types of food items were respectively found in wildcats, hybrids and domestic cats (Table 3-1), for a total amount of 117 food items belonging to 17 different types of food items. The relative occurrence of food items significantly differed according to the type of the cat ($G=66.61$, $df=32$, $P < 0.001$). However, it did not differ between wildcats and hybrids ($G=20$, $df=16$, $P=0.22$).

Small-sized mammals were the main component of the wildcats, hybrids and domestic cats diets, since they occurred respectively in 87 % (46/53), 69 % (16/26) and 52 % (20/38) of the stomachs analyzed (Table 3-1). The diet of wildcats was completed by wild birds (9 %). The occasional consumption (only one occurrence) of amphibians and medium-sized mammals (consumption of one cat by a wildcat, and of one muskrat *Ondatra zibethicus* by an hybrid) by both wildcats and hybrids has to be noted (Table 3-1). In contrast with wildcats, human linked food (pet food, human food and poultry) was also found in 11 % (3/26) of hybrids' stomachs and 34 % (13/38) of domestic cats' stomachs. Wild birds and insects respectively completed the diet of hybrids and domestic cats (Table 3-1).

Consumption of small-sized mammals

We found ten species (or genus) of small mammals in the stomachs we analyzed. Five of them occurred in a varying proportion in wildcats stomachs: *Microtus spp.* (28 %), *Apodemus spp.* (26 %), *Clethrionomys glareolus* (15 %), *Mus musculus* (4 %) and *Sorex spp.* (6%). Four others just occurred in one stomach each: *Arvicola terrestris*, *Glis glis*, *Eliomys quercinus* and *Talpa europea*. In contrast, four and six of different small-sized mammals were respectively found in the stomachs of hybrids and domestic cats (Table 3-1). As for wildcats, *Microtus spp.* and *Apodemus spp.* were the most frequently found items in stomachs of hybrids and domestic cats. The third most frequently eaten small-sized mammals were *Clethrionomys glareolus* and *Mus musculus* for hybrids and domestic cats respectively. Only one occurrence of the Norway rat *Rattus norvegicus* was observed, in the stomach of one domestic cat.

Table 3-1 : Number (n) of food items found in the stomachs of domestic cats, wildcats and hybrids collected in France from 2000 to 2006 and frequency of occurrence (%) of these items relatively to the total number of food items.

Categories	Food items	Wildcat		Hybrid		Domestic cat	
		(28 samples)		(15 samples)		(22 samples)	
		n	%	n	%	n	%
Small-size mammals	Field vole <i>Microtus spp.</i>	15	28.3	8	30.8	7	18.4
	Water vole <i>Arvicola terrestris</i>	1	1.9	0	0	0	0
	Field mouse <i>Apodemus spp.</i>	14	26.4	7	26.9	6	15.8
	Bank vole <i>Clethrionomys glareolus</i>	8	15.1	2	7.7	1	2.6
	Edible dormouse <i>Glis glis</i>	1	1.9	0	0	0	0
	Garden dormouse <i>Eliomys quercinus</i>	1	1.9	0	0	0	0
	House mouse <i>Mus musculus</i>	2	3.8	0	0	4	10.5
	Norway rat <i>Rattus norvegicus</i>	0	0	0	0	1	2.6
	Shrew <i>Sorex spp.</i>	3	5.7	0	0	1	2.6
Medium-size mammals	Mole <i>Talpa europea</i>	1	1.9	1	3.8	0	0
	Muskrat <i>Ondatra zibethicus</i>	0	0	1	3.8	0	0
Birds	Carnivores (Cat <i>Felis sp.</i>)	1	1.9	0	0	0	0
Other animals	Passeriformes <i>spp.</i>	5	9.4	2	7.7	2	5.3
	Insects (Crickets)	0	0	0	0	2	5.3
	Amphibians (Frog spawn, lizard)	1	1.9	1	3.8	0	0
Human-linked food	Pet food and human food	0	0	3	11.5	13	34.2
	Poultry	0	0	1	3.8	1	2.6
Total		53	100	26	100	38	100

As small-sized mammals, especially voles and mouse, seemed to be the main components in the diets of wildcats and hybrids, and a relatively important component of the diet of domestic cats, a possible competition for this food resource could exist providing that these rodents are preyed in the same habitat type. For that reason, we made a distinction between the meadow rodents (*Microtus spp.* and *Arvicola terrestris*) and the forest rodents (*Apodemus spp.* and *Clethrionomys glareolus*) (Macdonald & Barrett 1995). Meadow rodents accounted for 35%, 44% and 35% of the small rodents found in the stomachs of wildcats, hybrids and domestic cats respectively, whereas forest rodents accounted for 48%, 50% and 35% of the small rodents found in these stomachs. Moreover, whatever the type of the cat, the proportion of meadow/forest rodents in stomachs was around 50% (wildcats 16/22; hybrids 8/9; domestic cats 7/7).

Niche breadth and niche overlap

Hybrids had the broadest standardized trophic niche ($B_A \text{ hybrids} = 0.51$) followed by domestic cats ($B_A \text{ domestic cat} = 0.46$) and wildcats ($B_A \text{ wildcat} = 0.39$). Trophic niche overlap (Pianka index) between wildcats and hybrids was high (0.92). The trophic niche of domestic cats overlapped more with the one of the hybrids than with the one of the wildcats: 0.74 versus 0.56.

Discussion

The present study and the one of Biró et al. (2005) are the only ones to have simultaneously investigated the feeding habits of wildcats, domestic cats and their hybrids. Despite our sample was small and scattered over a relatively large time period, our results confirm those of Biró et al. (2005) and bring some complementary information about the diet overlap between the three types of cat. Furthermore, even if the local prey availability probably varied with time and space over the study period, we were able to compare the diet of wildcats, domestic cats and their hybrids since these three types of cats were similarly distributed over the study area.

The diet of wildcats appeared to be mainly composed of small-sized mammals, as already observed in other study areas (Condé & Schauenberg 1971; Condé et al. 1972; Ragni 1978; Corbett 1979; Stahl 1986; Tryjanowski et al. 2002). However, the niche breadth of the wildcats was not very low: $B_{A \text{ wildcat}} = 0.39$. This may be due to the diversity of the small rodent species preyed. Moreover, our results tend to confirm that the *Microtinae* family (voles) and the *Murinae* family (mice) are the main preys of wildcats, as previously shown in France (Condé & Schauenberg 1971; Stahl 1986), in Italy (Ragni 1978) and in Slovakia (Tryjanowski et al. 2002). In accordance with the results of Riols (1988), the bank vole was the third species of importance in the diet of wildcats, maybe because of its relative rarity compared to the availability of *Microtus spp.* and *Apodemus spp.* in France (Fayard et al. 1984). Insectivorous species are known to be the least palatable preys for foxes (Macdonald 1977). However, these species did not seem to be avoided by the wildcats since we found moles and shrews in their stomachs. Aymerich (1982) and Riols (1988) made similar observations in Spain and in France respectively. The presence of house mice in the diet of wildcats let suppose that wildcats can approach villages and farms. Passerine birds completed the diet of wildcats in our study area but in a very low proportion compared to small mammals, as observed by Sládek (1973) and Sarmento (1996). The presence of insects and amphibians is often mentioned in the diet of wildcats but in an anecdotal manner (e.g. Riols 1988; Biró et al. 2005).

Domestic cats had a large niche breadth ($B_{A \text{ domestic cat}} = 0.46$) - notably because of human-linked food - confirming that they are generalist and opportunist species (Fitzgerald 1988). Their diet is known to contain principally small mammals (e.g. mice, rats and rabbits) but birds, frogs, reptiles and insects can also be found (review in Fitzgerald 1988; Hall et al. 2000; Woods et al. 2003; Biró et al. 2005). The consumption of wild preys by domestic cats suggests that free-ranging domestic cats may forage as well in human-linked environment as in wild habitats, as already described by Turner & Meister (1988).

Hybrids have the largest niche breadth ($B_{A \text{ hybrid}} = 0.51$). As wildcats and domestic cats, they consumed mainly small-sized mammals whereas birds and amphibians can be eaten but in low proportions. Moreover, hybrids distinguish from wildcats by their consumption of human-linked food. The presence of this food item indicates that hybrids can come close to villages and farms.

The niche trophic overlap between wildcats, hybrids and domestic cats was apparently mainly based on an intensive use of small-sized mammals. Our results tend thus to confirm the finding of Biró et al. (2005) that, when comparing the three types of cats, hybrids have the widest trophic niche, and there is a high niche overlap between the three types, especially between wildcats and hybrids. Our results also show that the wildcats, but especially the hybrids, may search for food near human settlements, and that the domestic cats may search for food in the wild environment. Furthermore, meadow and forest rodents had the same importance in the diet of the three types of cats. Thus, wildcats could be potentially in competition with hybrids and domestic cats for this food resource. Further investigations are needed to see how the trophic niche overlap we observed may contribute to favour competition and/or to favour meeting - and thus potential interbreeding - between the three types of cats.

Acknowledgments

The authors are very grateful to the French Hunting and Wildlife Office's rangers for collecting cat corpses, to the persons who participate to the autopsies, and to Kevin Georgin and students from the National Veterinary School of Lyon for their contribution to the stomach analysis. The authors also sincerely thank Céline Simon for improving the English version. Financial and logistic support for this study was provided by the French Hunting and Wildlife Office, the UMR CNRS 5558 "Biométrie et Biologie Evolutive", the "Conseil Général des Ardennes", the "Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise" and the "Zoo d'Amnéville" (Moselle, France). We particularly thank Delphine Hauth and the zoo managers, Michel Louis and Jean-Marc Vichard. All the statistical analysis was performed using R 2.5. free software (www.r-project.org).

References

- Aymerich M. 1982. Etude comparative des régimes alimentaires du lynx pardelle (*Lynx pardina* Temminck, 1824) et du chat sauvage (*Felis silvestris* Schreber, 1777) au centre de la péninsule Ibérique. *Mammalia*, 46: 515-521.
- Barrientos R. & Virgós E. 2006. Reduction of potential food interference in two sympatric

- carnivores by sequential use of shared resources. *Acta Oecologia*, 30: 107-116.
- Biró Z., Lanszki J., Szemethy L., Helti M. & Randi E. 2005. Feeding habits of feral domestic cats (*Felis catus*), wild cats (*Felis silvestris*) and their hybrids: trophic niche overlap among cat groups in Hungary. *Journal of Zoology*, 266: 187-196.
- Brunner H. & Coman B.J. 1974. *The identification of mammalian hair*. Inkata Press, Melbourne. 173 p.
- Ciucci P., Boitani L., Pelliccioni E.R., Rocco M. & Guy I. 1996. A comparison of scat-analysis methods to assess the diet of the wolf *Canis lupus*. *Wildlife Biology*, 2: 37-48.
- Condé B. & Schauenberg P. 1971. Le poids du Chat forestier d'Europe (*Felis silvestris* Schreber 1777). *Revue Suisse de Zoologie*, 78: 295-315.
- Condé B., Nguyen-Thi-Thu-Cuc, Vaillant F. & Schauenberg P. 1972. Le régime alimentaire du Chat forestier (*F. silvestris* Schr.) en France. *Mammalia*, 36: 112-119.
- Corbett L.K. 1979. Feeding ecology and social organization of wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*) in Scotland. PhD Thesis, University of Aberdeen. 295 p.
- Corbett L.K. 1989. Assessing the diet of dingoes from feces: a comparison of three methods. *Journal of Wildlife Management*, 53: 343-346.
- Creel S. & Creel N.C. 1996. Limitation of African wild dogs by competition with larger carnivores. *Conservation Biology*, 10: 526-538.
- Day M.G. 1966. Identification of hairs and feather remains in guts and faeces of stoats and weasels. *Journal of Zoology*, 148: 201-217.
- Debrot S., Fivaz G., Mermoud C. & Weber J.-M. 1982. *Atlas des poils de mammifères d'Europe*. Université de Neuchâtel. 208 p.
- Erôme G. & Aulagnier S. 1982. Contribution à l'identification des proies des rapaces. *Bièvre*, 4: 129-135.
- Fayard A., Saint-Girons M.-C. & Maurin H. 1984. *Atlas des mammifères sauvages de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris. 299 p.
- Fitzgerald B.M. 1988. Diet of domestic cats and their impact on prey populations. In: *The domestic cat: the biology of its behaviour*. eds Turner D.C. & Bateson P. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 123-145.
- Fowler J., Cohen L. & Jarvis P. 1998. *Practical Statistics for Field Biology*. 2nd Edition. John Wiley & Sons Ltd, Chichester. 272 p.
- Hall L.S., Kasparian M.A., Van Vuren D. & Kelt D.A. 2000. Spatial organization and habitat use of feral cats (*Felis catus* L.) in Mediterranean California. *Mammalia*, 64: 19-28.
- Keller A. 1981a. Détermination des mammifères de la Suisse par leur pelage: II. Diagnose des

- familles. III. Lagomorpha, Rodentia. *Revue Suisse de Zoologie*, 87: 781-796.
- Keller A. 1981b. Détermination des mammifères de la Suisse par leur pelage: IV. Cricetidae et Muridae. *Revue Suisse de Zoologie*, 88: 463-473.
- Keller A. 1981c. Détermination des mammifères de la Suisse par leur pelage: V. Carnivora, VI Artiodactyla. *Revue Suisse de Zoologie*, 88: 803-820.
- Kitchener A. C. 1991. *The natural history of the wild cats*. Cornell University Press, New York. 280 p.
- Krebs C.J. 1999. *Ecological methodology*. 2nd Edition. Addison-Wesley, New-York. 620 p.
- Léger F., Stahl P., Ruetten S. & Wilhelm J.L. in press. Evolution récente et répartition actuelle du Chat sauvage d'Europe (*Felis silvestris silvestris*, Schreber 1777) en France continentale. *Faune Sauvage*, 280.
- Liberg O. 1980. Spacing pattern in a population of rural free-roaming domestic cats. *Oikos*, 35: 336-349.
- Lozano J., Moleón M. & Virgós E. 2006. Biogeographical patterns in the diet of the wildcat, *Felis silvestris* Schreber, in Eurasia: factors affecting the trophic diversity. *Journal of Biogeography*, 33: 1076-1085.
- Macdonald D.W. 1977. On food preference in the red fox. *Mammal Review*, 7: 7-23.
- Macdonald D.W. & Barrett P.B. 1995. *Guide complet des mammifères de France et d'Europe*. delachaux & niestlé. Les guides du naturaliste. 304 p.
- Malo A.F., Lozano J., Huertas D.L. & Virgós E. 2004. A change in the diet from rodents to rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Is the wildcat (*Felis silvestris*) a specialist predator? *Journal of Zoology*, 263: 401-407.
- Moleón M. & Gil-Sánchez J.M. 2003. Food habits of the wildcat (*Felis silvestris*) in a peculiar habitat: the Mediterranean high mountain. *Journal of Zoology*, 260: 17-22.
- Neale J.C.C. & Sacks B.N. 2001. Food habits and space use of gray foxes in relation to sympatric coyotes and bobcats. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 1794-1800.
- Nowell K. & Jackson P. 1996. European wildcat, *Felis silvestris silvestris* group Schreber, 1775. In: *Wild cats: Status survey and conservation action plan*. eds Nowell K. & Jackson P. IUCN, Gland. pp. 110-113.
- O'Brien J., Devillard S., Vanthomme H., Say L., Léger F., Ruetten S. & Pontier D. Do non-hybrid European wildcats (*Felis silvestris silvestris*) persist in eastern France? Submitted.
- O'Connor T.P. 2007. Wild or Domestic? Biometric Variation in the Cat *Felis silvestris*

- Schreber. International Journal of Osteoarchaeology, 17: 581-595.
- Pianka E.R. 1973. The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics, 4: 53-74.
- 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.
- Poulle M.-L. & Artois M. 1992. Eco-éthologie du Renard roux en Lorraine: distribution des proies, tolérance entre individus et relations sociales. In: *Encyclopédie des Carnivores de France*. Les Carnivores, XV^{ème} Colloque Francophone de Mammalogie. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris. pp. 71-73.
- Poulle M.-L., Crête M. & Lemieux R. 1993. Prédation exercée par le Coyote, *Canis latrans*, sur le Cerf de Virginie, *Odocoileus virginianus*, dans un ravage en déclin de l'Est du Québec. Canadian Field-Naturalist, 107: 177-185.
- Poulle M.-L., Carles L. & Lequette B. 1997. Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour mountains (Southeastern France). Revue d'Ecologie (Terre & Vie), 52: 357-367.
- Ragni B. 1978. Observations on the ecology and behaviour of the wild cat (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Italy. Carnivore Genetics Newsletter, 3: 270-274.
- Ragni B. 1993. Status and conservation of the wildcat in Italy. In: *Council of Europe 1992: Seminar on the biology and conservation of the wildcat* (*Felis silvestris*). Council of Europe, Strasbourg. pp. 40-41.
- Reynolds J.C. & Aebischer N.J. 1991. Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique, with recommendations, based on a study of the Fox *Vulpes vulpes*. Mammal Review, 21: 97-122.
- Riols C. 1988. Etude du régime alimentaire du Chat forestier (*Felis silvestris*) dans l'Est de la France. Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse, 121: 22-27.
- Sarmento P. 1996. Feeding ecology of the European wildcat *Felis silvestris* in Portugal. Acta Theriologica, 41: 409-414.
- Sládek J. 1973. Jahreszeitliche und jahresbedingte Veränderungen der Nahrung der Wildkatze (*Felis silvestris*, Schreber 1777) in den Westkarpaten. Zoological Listy, 22: 127-144.
- Stahl P. 1986. Le Chat forestier d'Europe (*Felis silvestris*, Schreber 1777). Exploitation des ressources et organisation spatiale. PhD Thesis, Université de Nancy I. 356 p.
- Stahl P. & Léger F. 1992. Le chat sauvage (*Felis silvestris*, Schreber, 1777). In: *Encyclopédie des Carnivores de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris. 50 p.

- Stahl P. & Artois M. 1994. *Status and conservation of the wildcat (Felis silvestris) in Europe and around the Mediterranean rim*. Nature and Environment Series, N°69. Council of Europe Press, Strasbourg. 78 p.
- Teerink B.J. 1991. *Hairs of west European mammals*. Cambridge University Press, Great Britain. 232 p.
- Tryjanowski P., Antczak M., Hromada M., Kuczynski L. & Skoracki M. 2002. Winter feeding ecology of male and female European wildcats *Felis silvestris* in Slovakia. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 48: 49-54.
- Turner D.C. & Meister O. 1988. Hunting behaviours of the domestic cat. In: *The domestic cat: the biology of its behaviour*. eds Turner D.S. & Bateson P. Cambridge University Press, Cambridge. pp.111-122.
- Woods M., McDonald R.A. & Harris S. 2003. Predation of wildlife by domestic cats *Felis catus* in Great Britain. *Mammal Review*, 33: 174-188.

CHAPITRE 4

SPATIO-TEMPORAL SHARING BETWEEN THE EUROPEAN WILDCAT (*Felis s. silvestris*), THE DOMESTIC CAT (*Felis catus*) AND THEIR HYBRIDS.

CHAPITRE 4 : Spatio-temporal sharing between the European wildcat (*Felis s. silvestris*), the domestic cat (*Felis catus*) and their hybrids.

Article soumis

E. Germain^{1,2}, S. Benhamou³ et M.-L. Poulle^{1,2}

¹ Laboratoire Parasitologie-Mycologie, EA 3800, IFR 53, UFR Médecine, Université de Reims Champagne-Ardenne, 51 rue Cognacq-Jay, 51096 Reims, France

² 2C2A-CERFE, 08240 Boulton-aux-Bois, France

³ CEFE-CNRS, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5, France

Abstract. The European wildcat (*Felis s. silvestris*), which can hybridise with the domestic cat (*Felis catus*) to produce fertile hybrids, is threatened by hybridisation. To identify the behavioural processes that can affect interbreeding, we investigated the spatio-temporal sharing between wildcats, domestic cats and their hybrids in a rural area of North-eastern France where hybridisation is frequent. Five wildcats, 13 domestic cats and four hybrids were simultaneously radio-tracked. Wildcats' and hybrids' home ranges were similar in sizes, they were larger than those of domestic cats, and they did not vary according to sex, body mass, season and reproductive period. In contrast, home ranges of domestic cats varied according to body mass and were larger in summer. The three types of cats had similar daily activity rhythms but the concordance between their space use patterns was low or null. Hybridisation seems to be more probably due to rare and punctual excursions made by the cats outside of their home ranges. Moreover, hybrids may play a key role in hybridisation by behaving as wildcats and by sharing at least a part of the space they used with wildcats as well as with domestic cats. Behavioural barriers between them and wildcats may be inexistent because of their similarity in morphology and spatial behaviour.

Key words: Space-sharing, activity rhythms, overlaps activity index, hybridisation, *Felis s. silvestris*, *Felis catus*, hybrids.

Introduction

Spacing patterns of mammals are influenced by inter-specific competition through active avoidance or direct killing (review in Creel et al. 2001). For genetically close species living in sympatry, this competition may act as a behavioural barrier that limits interbreeding (Lehman et al. 1991). However, human activities can weaken these barriers through urbanisation, habitat destruction, fragmentation or predator control (Anderson 1948; Wayne & Brown 2001). This can lead to non-natural inter-specific hybridisation and thereby to the local genetic extinction of the more fragile taxon, especially if one of the taxa is domesticated or adapted to the presence of humans (Rhymer & Simberloff 1996; Wayne & Brown 2001).

Such a situation is likely to occur for the European wildcat (*Felis s. silvestris*), which can hybridise with the domestic cat (*Felis catus*) to produce fertile hybrids (Ragni 1993). The hybrids themselves can be responsible for introgression by mating with wildcats and domestic cats (Beaumont et al. 2001; Lecis et al. 2006; Oliveira et al. 2007). During the XIXth and XXth centuries, the wildcat populations drastically decreased everywhere in Europe due to trapping and poisoning (Stahl & Artois 1994). This decline was accentuated by the parallel loss and fragmentation of the wildcats' habitats and the invasive urbanisation (Kitchener & Easterbee 1992; Stahl & Artois 1994; McOrist & Kitchener 1994; Oliveira et al. 2007). Nowadays, the European wildcat is distributed in fragmented populations ranging from Russia to Portugal, and from Scotland to the Near East (Nowell & Jackson 1996).

Despite it has full legal protection in most European countries, the European wildcat is seriously threatened, in particular by hybridisation (Stahl & Artois 1994; Wayne & Brown 2001). Indeed, habitats modifications as well as the presence of relatively high population density of feral domestic cats in Europe make the restoration of their populations difficult (French et al. 1988; Hubbard et al. 1992). Its conservation urgently needs data on the temporal and space use patterns of wildcats and domestic cats in relation to their mating behaviour, in order to identify the behavioural processes that can favour or act against interbreeding.

Wildcats are mostly nocturnal, and their home range sizes may differ with sexes and seasons (Corbett 1979; Artois 1985; Stahl et al. 1988; Liberek 1999; Wittmer 2001; Genovesi & Boitani 1993). Males are in sexual activity only in winter and spring (no spermatogenesis in summer and autumn) whereas females generally have one oestrus during the winter-spring

period, and can have a second one in late spring or early summer if their first litter fails (Condé & Schauenberg 1974; Corbett 1979; Stahl et al. 1984; Szemethy et al. 1991). In contrast, free-ranging domestic cats have various activity rhythms (Langham & Porter 1991; Barrat 1997). They live close to human settlements, and their home range size varies with population density and with food availability and distribution (Laundré 1977; Kerby & Macdonald 1988; Szemethy et al. 1991; Biró et al. 2004). Males can reproduce all the year round whereas females can reproduce only from January to October (Artois et al. 2002).

Wildcats home ranges are generally larger than those of free-ranging domestic cats (Corbett 1979; Szemethy 1993; Biró et al. 2004). During the breeding season, the home ranges of male wildcats may shift or cover farms and home ranges of female free-ranging domestic cats, whereas outside the breeding season, wildcats do not approach farms (Szemethy 1993). Male domestic and wild cats disperse further and faster than females (Artois et al. 2002; Hubbard et al. 1992), and thus are assumed to play a major role in hybridisation of wildcat populations (Szemethy et al. 1991; Kitchener & Easterbee 1992). Interbreeding requires a minimal degree of concordance in time and space use patterns of wildcats, domestic cats and hybrids in relation to their reproductive periods. However, only a few studies (Szemethy et al. 1991; Szemethy 1993; Biró et al. 2004) have provided information concerning the joint spatial use of wildcats and domestic cats, and the behaviour of the hybrids has not been studied yet.

We conducted a radio-tracking study to investigate the spatio-temporal sharing between sympatric wildcats, domestic cats and their hybrids in a rural area of North-eastern France. We first explored how the home range sizes of these three types vary in relation with sex, body mass, season, and mating periods. Then, we compared their activity rhythms and we quantified the concordance in their space use pattern in order to identify potential spatio-temporal barriers to hybridisation.

Material and methods

Study area

The field study was carried out from May 2005 to December 2006 in a 1450 ha rural area located in the Argonne-Ardennaise region (North-Eastern France), where wildcats have

been present for centuries (Stahl & Artois 1994). Human density is very low (around 15 inhabitants / km²). The study area includes a small village (49°24'19"N, 49°52'41"E) close to a 3300 ha hardwood and surrounded by a mosaic of pastures, cultures and grasslands, and also by three farms. This area offers a very suitable habitat for wildcats, due to the forest continuity, as well as a potential landscape context where hybridisation might occur because of the close proximity between forest and villages or farms (Stahl & Artois 1994; Pierpaoli et al. 2003).

Trapping

Cats were live-trapped in cage traps placed in specific target locations. Series of 10 to 30 day trapping sessions were conducted from May 2005 to July 2006, amounting to of 4545 night-traps. Traps were checked daily in the early morning. Juveniles were released immediately, whereas adults were anaesthetised by an intramuscular injection (0,07ml/kg Ketamine hydrochloride 1000 and 0,15ml/kg Domitor). Cats were sexed, weighted and measured (body size: from the muzzle to the basis of the tail), before being fitted with a 50g (i.e. less than 2% of the cat body mass) radio-collar with activity sensor. A trapping session was conducted to remove the collars at the end of the study.

On each trapped cat hairs were collected for genotype determination using 13 microsatellite markers (Menotti-Raymond et al. 1999). This analysis was conducted by O'Brien, Devillard, Vanthomme, Say, Léger, Ruetten & Pontier (unpublished data) following the method described by Beaumont et al. (2001) and Randi et al. (2001). They used the programme STRUCTURE v2.1 (Pritchard et al. 2000) to differentiate hybrids from purebred individuals (Vähä & Primmer 2006). All the trapped cats genetically identified as hybrids presented the "wildcat phenotype" described by Beaumont et al. (2001).

Radio-tracking

Cats were radio-tracked from a vehicle equipped with a three-meter high mast supporting a 4-element Yagi antenna. Each radio-location was obtained by triangulation based on three successive compass bearings acquired within 15 min. Radio-tracking sessions were carried out four times a week to ensure location independency, at any time in the range 0-24 h. During each session, all collared cats were searched for, and a single fix was determined for

each individual. The location and precision of the fixes were calculated by LOAS (Ecological Software Solutions), using a standard deviation for the system error of 4° (corresponding to a confidence sector of about 16°). Only the fixes of which error surface area was smaller than 10 ha were taken into account (it was generally under 0.1 ha for domestic cats as most of their locations were confirmed by a direct observation).

Home ranges sizes

Individual seasonal home ranges were estimated with the 95% kernel using ArcView by ESRI, with "least-squares-cross-validation" to determine the optimum smoothing factor (Worton 1989; Seaman & Powell 1996; Kernohan et al. 2001). We attempted to obtain a minimum of 30 fixes per individual per season. However, when several fixes corresponded to the same resting site were recorded, only one of them was taken into account in order to avoid biasing the space use pattern by including several inactive signal locations.

Linear mixed models fitted by maximum likelihood were used, with individuals as sources of random effect, to investigate the relationship between the logarithm (to normalise the data) of the seasonal home range sizes and the following variables used as fixed effects: *Nloc* (location number), *Type* (with three modalities: wildcat – domestic cat – hybrid), *Sex* (male-female), *Body mass*, *Season* (spring, summer, autumn and winter) and *Repro* (rut: winter and spring, and “sexual rest”: summer and autumn). First, we tested the effect of *Type* on seasonal home range sizes. As it was significant (see results) we took it into account when verifying that *Nlocs* did not influence the seasonal home ranges size. Then, for each type of cats separately, the other variables (*Sex*, *Body mass*, *Season*, *Repro*) were first tested alone in separated models and then, the statistically significant variables were introduced in a maximal model.

For each model, random effects were tested using Likelihood Ratio Test (LRT) with $P = 0.2$ and were removed when non-significant (Pinheiro & Bates 2000). F-tests were used to assess the global significance of the fixed effects. Post-hoc Tukey tests (Honestly Significant Difference) were used to compare any pair of two categorical variables (e.g. *Type* and *Season*) when significant according to previous F-tests. The normality of the residuals was verified with the Shapiro-Wilks (SW) test.

Concordance in activity rhythms

The radio-tracking locations were sorted into active and inactive ones, based on activity-sensor signals. For each type of cats, we calculated the proportion of active locations by six time classes of four hours each. These locations were differentially counter-weighted so that all individuals within a given type had the same weight. A chi-squared test was used to compare the temporal distributions of active locations between types of cats.

Concordance in individual space use patterns

The concordance between the space use patterns of two individuals is usually computed based on the ratio of the sizes or location number of the overlap area over the total or mean value obtained for the two home ranges (e.g. Gehrt & Fritzell 1998). This method implicitly assumes that activity is uniformly distributed in space, whereas the core area, defined as the minimum area encompassing 50% of the activity, is usually far smaller than the half of the total home range size. To take into account the actual activity distributions, we computed an overlap index that estimates the degree of similarity between two space use distributions. This index, previously used to estimate space-sharing in badgers (Bodin 2005) involves that any location is characterised by a value equal to the lower of the two local activity densities occurring there, these minimal values being assumed to reflect the likelihood of encounter between the two focal individuals (Figure 4-1; see Schmidt & Schmidt 2006 for additional statistical information).

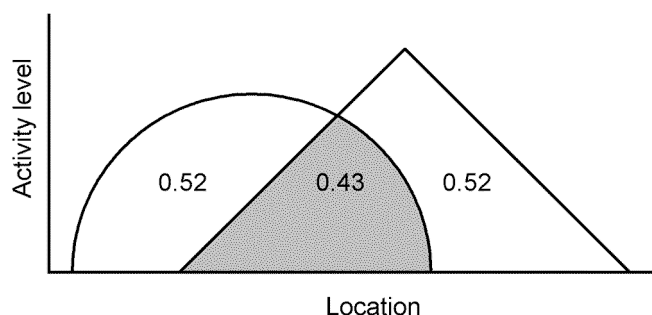


Figure 4-1 : Schematic illustration of the computation of the overlap activity index.

In this basic example, there are two one-dimensional (i.e. linear) home ranges whose utilisation distributions are hemi-circular and triangular (each one encompassing 95% of the activity). The area in grey corresponds to the overlap activity index (in this example the index value is $0.43/0.95=0.45$). The overlap index for two two-dimensional home ranges is computed similarly by considering the overlapping volumes rather than areas.

For this purpose, the study area was covered with a virtual 2x2m grid. For each individual I , we computed an activity matrix each square of which (at the intersection of the r^{th} row and the c^{th} column) displayed the local "activity level" $A_{r,c}(I)$, computed as the proportion of activity time spent by individual I at this location, as estimated by the kernel method. As the home range was defined as the minimum area encompassing 95% of the total activity, the set of the least used squares (i.e. whose sum of activity densities were lower than 5% of the total activity) was removed from analysis. Then, for any pair of two focal individuals J and K , we compared their activity matrices square by square, in order to build up a third matrix each square of which (r,c) took a value $M_{r,c}(J,K)$ equal to the lower activity value occurring there: $M_{r,c}(J,K) = M_{r,c}(K,J) = \text{Minimum}[A_{r,c}(J), A_{r,c}(K)]$. The overlap index $O(J,K)$ was then computed as the sum of all these minimal activity values over the whole grid, divided by 0.95: $O(J,K) = O(K,J) = \sum_r \sum_c M_{r,c}(J,K)/0.95$, ranging from 0 (no area shared) to 1 (identical same space use patterns).

Results

Five juveniles (one domestic cat and four wildcats, not tracked) and 24 adult cats were trapped, but two male hybrids were lost shortly after being radio-collar fitted. Finally, 13 domestic cats (seven females, six males), five wildcats (four females, one male) and four hybrids (two females, two males) were radio-tracked during at least one season (Table 4-1). At the end of the study period, all the radio-tracked wildcats and hybrids were apparently in good health, but six domestic cats were dead because of diseases, collisions with cars or poisoning.

The body mass of the tracked individuals ranged from 2.1 to 5.7 kg (Table 4-1). Mean body mass $\pm$ SE were 3.2 ± 0.2 , 3.8 ± 0.6 and 3.8 ± 0.3 kg for domestic cats, wildcats and hybrids respectively, and did not vary significantly in accordance with the cat type ($F_{2,19} = 1.13$; $P = 0.34$; SW test $P=0.09$). Similarly, mean body sizes $\pm$ SE were 55.2 ± 1.1 , 58.2 ± 0.9 and 57.3 ± 2.2 cm for domestic cat, wildcats and hybrids respectively, and did not vary significantly between them ($F_{2,11} = 1.05$; $P = 0.38$; SW test $P = 0.44$).

Table 4-1 : Characteristics of the cats tracked and seasonal home ranges estimated with the 95% kernel method.

Body size: head-body length, from the muzzle to the basis of the tail.

D= domestic cats; W= wildcats; H= hybrids; m= male; f= female; *n* = number of fixes.

Name	Body mass (kg)	Body size (cm)	Duration of tracking (days)	Seasonal home ranges (ha)						Mean (ha)	Standard deviation
				Summer 2005	Autumn 2005	Winter 2005	Spring 2006	Summer 2006	Autumn 2006		
Df1	2.8	56	392		2.5 (<i>n</i> =16)	4 (<i>n</i> =23)	4 (<i>n</i> =32)	74 (<i>n</i> =29)	1 (<i>n</i> =29)	17	32
Df2	3.5	-	320			5 (<i>n</i> =22)	56 (<i>n</i> =38)	119 (<i>n</i> =24)	5 (<i>n</i> =33)	46	54
Df3	2.8	-	287				2 (<i>n</i> =37)	4 (<i>n</i> =37)	1 (<i>n</i> =23)	2	1
Df4	2.5	-	105				5 (<i>n</i> =16)	61 (<i>n</i> =19)		33	40
Df5	2.9	-	240				10 (<i>n</i> =18)	82 (<i>n</i> =31)	0.5 (<i>n</i> =29)	31	45
Df6	2.9	52	238				5 (<i>n</i> =18)	48 (<i>n</i> =25)	0.5 (<i>n</i> =27)	18	26
Df7	2.7	-	233					24 (<i>n</i> =17)	0.4 (<i>n</i> =21)	12	17
Dm1	4.7	-	470	63 (<i>n</i> =17)	26 (<i>n</i> =51)	18 (<i>n</i> =46)	12 (<i>n</i> =35)	190 (<i>n</i> =38)	265 (<i>n</i> =16)	96	106
Dm2	2.1	51	71		7 (<i>n</i> =21)	0.1 (<i>n</i> =16)				4	5
Dm3	4.3	57	377		7.5 (<i>n</i> =17)	16 (<i>n</i> =33)	15 (<i>n</i> =20)	219 (<i>n</i> =30)	1 (<i>n</i> =26)	52	94
Dm4	2.4	53	184				1 (<i>n</i> =19)	70 (<i>n</i> =21)		35	49
Dm5	4.5	62	242				134 (<i>n</i> =29)	400 (<i>n</i> =21)	126 (<i>n</i> =25)	220	156
Dm6	3.1	-	165					26 (<i>n</i> =28)	0.3 (<i>n</i> =17)	13	18
Hf1	3.3	53	338			33 (<i>n</i> =44)	78 (<i>n</i> =65)	103 (<i>n</i> =50)	91 (<i>n</i> =47)	76	31
Hf2	3.1	-	148					428 (<i>n</i> =32)	288 (<i>n</i> =46)	358	99
Hm1	4.5	57	538	549 (<i>n</i> =30)	278 (<i>n</i> =45)	440 (<i>n</i> =46)	185 (<i>n</i> =42)	267 (<i>n</i> =40)	372 (<i>n</i> =17)	348	132
Hm2	4.1	62	109					366 (<i>n</i> =41)		-	-
Wf1	2.5	56	371	265 (<i>n</i> =32)	292 (<i>n</i> =43)	261 (<i>n</i> =50)	163 (<i>n</i> =35)			245	57
Wf2	3.6	59	340	148 (<i>n</i> =35)	103 (<i>n</i> =55)	145 (<i>n</i> =47)	91 (<i>n</i> =40)			122	29
Wf3	2.9	58	175				159 (<i>n</i> =30)	137 (<i>n</i> =45)	86 (<i>n</i> =44)	127	37
Wf4	4.2	57	316			229 (<i>n</i> =30)	108 (<i>n</i> =53)	151 (<i>n</i> =45)	157 (<i>n</i> =46)	161	50
Wm1	5.7	61	202				512 (<i>n</i> =47)	296 (<i>n</i> =32)		404	153

Spatial distributions

All cats were located in more than 95% of the tracking sessions. A total of 42, 17 and 13 seasonal home ranges were estimated for domestic cats, wildcats and hybrids respectively. Their sizes (95% kernels) ranged between 0.4 and 549 ha (Table 4-1). The location number did not have a significant effect on home ranges sizes (LRT: $P = 0.07$; $F_{1,67} = 1.1$; $P = 0.3$; SW test $P = 0.4$). Wildcats and hybrids had larger home range sizes than domestic cats (Table 4-1), and sometimes approached farms and habitations (Figure 4-2). There was a significant effect of the cat type on home range sizes in the final linear mixed model (LRT: $P = 0.06$; SW test: $P = 0.12$), but wildcats' and hybrids' home range sizes did not differ significantly (post-hoc Tukey tests: Hybrid-Domestic $P < 0.0001$; Wild-Domestic $P < 0.0001$; Wild-Hybrid $P = 0.98$). None of the tested variables (sex, body mass, season, reproduction status) significantly explained the variations in wildcats and hybrids home range sizes (Table 4-2).

Domestic cats had relatively small home ranges centered on farms where they were captured (Figure 4-2), but sometimes moved far away (1500 m for the female Df5 and 2500 m for the male Dm3). Dm3 shifted from one farm to another during a winter night but came back to the first farm the next autumn. The individual distances from farms were positively correlated with temperature (Spearman rank correlation test: $r_s = 0.35$, $P < 0.001$) but not with rainfall ($r_s = 0.03$, $P = 0.38$). In the final linear model (LRT: $P = 0.55$; SW test $P = 0.59$), the home range size depended on the body mass (the heavier domestic cats having the larger home ranges) and on the season (Table 4-2). Home ranges were also larger in summer than during the rest of the year (there was no difference between spring, autumn and winter).

Table 4-2 : Effects of the tested variables on the logarithmic home range size.

LM: Linear Model; LMM: Linear Mixed Model

LRT: Likelihood Ratio Test: when $P > 0.2$, the random effects are removed from the model and the fixed effects are tested in a LM.

SW: Shapiro Wilk Normality Test

		LRT	SW	F or Tukey test	
	Effects tested alone (LM or LMM)	P	P		P
Wildcats	Sex	0.1	0.23	$F_{1,15}=7.45$	0.07
	Weight	0.01	0.18	$F_{1,15}=1.78$	0.27
	Season	< 0.01	0.83	$F_{3,13}=0.88$	0.49
	Repro	0.01	0.22	$F_{1,15}=0.09$	0.76
	Effects tested alone (LM or LMM)				
Hybrids	Sex	0.08	0.5	$F_{1,10}=1.61$	0.33
	Weight	0.04	0.47	$F_{1,10}=0.76$	0.47
	Season	0.01	0.97	$F_{3,8}=0.95$	0.48
	Repro	0.01	1	$F_{1,10}=2.56$	0.15
	Effects tested alone (LM or LMM)				
Domestic cats	Sex	0.52	0.09	$F_{1,40}=2.8$	0.1
	Weight	0.99	0.24	$F_{1,40}=12.87$	< 0.0001
	Season	0.01	0.36	$F_{3,38}=13.06$	< 0.0001
	Repro	0.16	0.16	$F_{1,40}=0.63$	0.43
	Final model :				
	Weight + Season	0.55	0.59		
	Weight			$F_{1,37}=23.81$	< 0.0001
	Season			$F_{3,37}=12.34$	< 0.0001
	spring-autumn				0.11
	summer-autumn				< 0.0001
	winter-autumn				0.99
	summer-spring				0.02
	winter-spring				0.46
	winter-summer				< 0.002

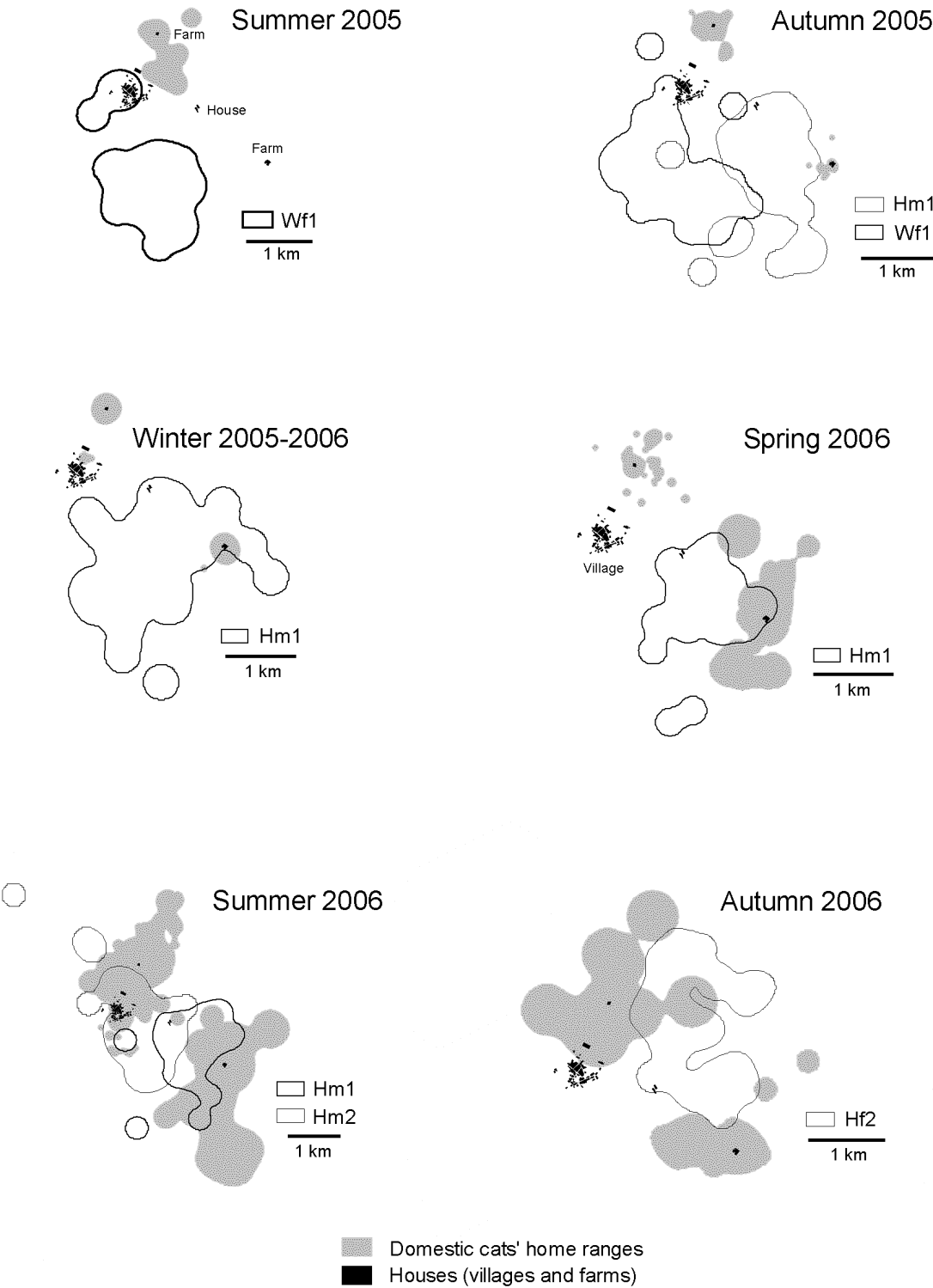


Figure 4-2 : Some of the home ranges of wildcats, domestic cats and hybrids radio-tracked in 2005 and 2006 in the Ardennes region (France).

Concordance in activity and space use patterns

No significant difference between the three types was observed in the temporal distributions of active fixes within the six temporal classes ($\chi^2 = 8.10$, $df = 10$, $P = 0.62$). For each type, the proportion of active fixes seemed to be slightly higher by night, but none of the types could be considered as strictly nocturnal (Figure 4-3).

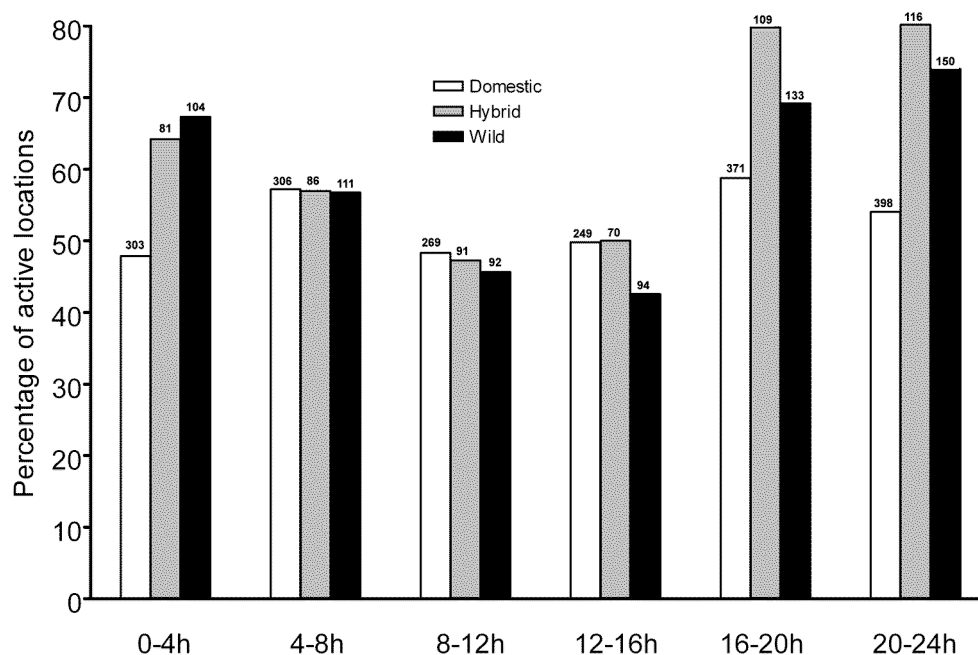


Figure 4-3 : Percentage of active locations for domestic cats, wildcats and hybrids per time period. The total number of locations per type of cats per time period is written above each bar.

Overlap activity indexes were calculated for all the couples of individuals of opposite sexes for each of the four seasons separately. Globally, most of the values obtained were low. Those concerning a wildcat and a domestic cat were all null, and those concerning a hybrid and a domestic cat were all inferior to 0.1. In contrast, three out of the eight indexes concerning a male hybrid and a female wildcat were equal to or above 0.1. For the single male wildcat Wm1, the overlap index was relatively high with Wf4 in spring (0.36) and summer (0.16), and it was null otherwise, and also null with any other female of any type at any season. Wf4 also presented null or very small (<0.05) overlap indexes with other male cats. Wf2 did not overlapped any known male cat of any type at any season. The other two female wildcats overlapped only male hybrid Hm1, but values greater than 0.05 were obtained only for Wf1 in summer (0.21) and winter (0.20), and for Wf3 in autumn (0.44), i.e. at periods during which

they not likely to be in oestrus. Hm1 also overlapped Hf2 in summer (0.09) and Df2 in spring and summer (0.05); other values at other seasons or with any other female were null or very low. Other overlap indexes of Hf2 were null or very low (<0.05), except with Df4 in summer (0.07), as well as all the overlaps of Hf1. The largest overlapping indexes were unsurprisingly obtained for the domestic cats living in the same farm: the mean $\pm$ SD values ranged between 0.21 ± 0.20 in winter and 0.51 ± 0.18 in spring (maximum: 0.74 for Dm1 and Df5 in spring).

Discussion

Out of the 15 cats with a wildcat phenotype we captured, less than 60% were genetically identified as “pure wildcats”. This proportion is very similar to the one reported by Biró et al. (2004) in Hungary, where hybridisation is widespread (Pierpaoli et al. 2003). Hence, hybridisation should be frequent in our study area too. Our study is the first to investigate the spatiotemporal relationship between wildcats, domestic cats and hybrids in order to better understand the behavioural processes that can potentially conduce to hybridisation.

The wildcats' home range sizes we estimated (100 to 500 ha) were similar to those previously obtained in France (Stahl et al. 1988) or in Hungary (Biró et al. 2004), but smaller than those obtained in Switzerland (Liberek 1999) or in Slovenia (Potočnik et al. 2005). For domestic cats, the home range sizes we estimated (1 ha to 400 ha) did not leave the range of values reported in Scotland (Daniels et al. 2001), but were quite high compared to the less than 10 ha figures reported in some of the other study areas (review in Artois et al. 2002). Differences in landscape composition and resource availability may explain these differences.

One of the most interesting results we obtained is that hybrids and wildcats home ranges did not differ in size. Like Corbett (1979) and Biró et al. (2004), we found that the home range sizes of domestic cats were generally smaller than those of sympatric wildcats, and depended on the body mass. Biró et al. (2004) argued that wildcats have larger home range than domestic cats because they are heavier, but the three types had similar mean body masses in our study. Wildcats, as well as hybrids, may need larger home ranges to compensate for the pluri-annual and seasonal variations in the abundance of small rodents (Stahl et al. 1988; Liberek 1999). In contrast, domestic cats easily find food and shelters in human settlements (Liberg & Sandell

1988), and thus do not require large home ranges to ensure their security and energetic requirements.

Although wildcats home range size was described to vary with sex (Stahl et al. 1988), our results tend to confirm those of Corbett who show no sex effect on home range size (1979). Furthermore, contrary to Corbett (1979) and Stahl et al. (1988), we did not find any significant effect of season and reproductive period on the home range size of wildcats, nor of hybrids. In contrast, we found that the home ranges of domestic cats were smaller during the cold period (autumn to spring) than in summer. The relative confinement of domestic cats inside farm buildings during the cold months while wildcats display reproductive activity should limit the opportunities for hybridisation in our study area. Like Laundré (1977), Barratt (1997) and Szemethy (1993), we found home ranges of domestic cats being centered on farms. Unsurprisingly, the higher overlap values we obtained were for these cats, confirming that farm cats have a communal living leading to a strong overlap between the home range of individuals sharing the same farm (Kerby & Macdonald 1988).

The concordance in space use pattern between male and female wildcats was low but not null, at least in spring (i.e. mating season) and summer. Similarly, space use patterns of male and female hybrids overlapped at least to a small extent during summer. In contrast, we found almost inexistent inter-sex overlap indexes between wildcats and domestic cats: our results hence indicated that cats of opposite sexes have more chances to meet a partner of their own type than one of another type.

The most important information from our data is that an important degree of concordance between the space use patterns of wildcats and domestic cats is not a necessary prerequisite for hybridisation. This suggests that meetings between domestic cats and wildcats of opposite sex are probably relatively rare in our study area. They may occur through rare excursions of domestic cats far from their home ranges as observed by Say & Pontier (2004) and Yamane et al. (1996) in populations of urban or feral cats. Wildcats can also make excursions far from their usual home ranges during mating season, as assumed by Szemethy et al. (1991), Kitchener & Easterbee (1992) and Hubbard et al. (1992) and be present near farms and villages as observed by and Biró et al. (2004). Such exceptional excursions during breeding seasons also occurred in strictly territorial mammals (e.g. the American red squirrel, *Tamiasciurus hudsonicus* Erxleben 1777, see Benhamou 1996). As the distance domestic cats moved away

from farm appeared to increase with temperature, hybridisation should be more frequent in regions characterised by mild winter than in colder regions.

Besides, the wildcats may exhibit a very agonistic behaviour against domestic cats (Corbett 1979), which may act against their hybridisation (Easterbee et al. 1991) like agonistic behaviour of grey wolf (*Canis lupus* L.) against coyote (*Canis latrans* Say 1823) is assumed to reduce hybridisation between these two interbreeding species (Lehman et al. 1991). Although differences in cat type morphology may affect the success of interbreeding (e.g. Leyhausen 1979), differences in size as well as temporal segregation are unlikely to act as hybridisation barriers in our area because the three types have similar body mass and sizes, and similar activity rhythms. Wildcats appeared to be mainly active at night, as already shown by Artois (1985) and Stahl et al. (1988), but were also active during the day, in accordance with the results of Artois (1985) and Scott et al. (1993). Wildcats, hybrids and domestic cats have thus opportunities to come into contact during nocturnal as well as during diurnal periods.

We therefore showed that hybridisation can be relatively frequent even when wildcats and domestic cats do not exploit shared areas. Moreover, our results highlight the major potential role of hybrids themselves in the hybridisation of wildcat populations. Their home ranges presented characteristics quite similar to those of wildcats. A minimal degree of concordance in space use pattern between male hybrids and female wildcats or between hybrids and domestic cats of both sexes existed all year long (especially in summer) even if the overlap indexes presented low values. Except those concerning only domestic cats, the direct observations of interactions between different types of cats of the opposite sex concerned only a hybrid male (Hm1) and a wildcat female (Wf1), which were once seen at less than 30m apart during the wildcat reproductive period, and a domestic male (Dm1) and a hybrid female (Hf2), which were seen at less than 15m apart in summer. Just because of their space use patterns, male and female hybrids have thus opportunities of potential interbreeding with wildcats as well as with domestic cats, especially at the period during which wildcat females can have their second oestrus. The spatial segregation between hybrids and the other types of cats seemed to be less important than between wildcats and domestic cats. Finally, behavioural barriers between hybrids and wildcats may be inexistent because of their similarity in morphology and spatial behaviour.

Acknowledgments

We are very grateful to Philippe Christophe, Alexandre Goncalves, Carole Brendel for their assistance in trapping and radio-tracking. We also sincerely thank the 2C2A-CERFE members for their help during trapping sessions, Remi Helder and Carole Bodin for ArcView advices, Eve Afonso for statistical advices, and Dominique Pontier, Sébastien Devillard and Ludovic Say from the UMR CNRS 5558 "Biométrie et Biologie Evolutive" for having genetically identified the trapped cats. We are also very grateful to Céline Simon for improving the English version and to the two anonymous referees that made comments on the first version of the manuscript. Financial and logistic support was provided by the "Conseil Général des Ardennes", the "Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise" and the "Zoo d'Amnéville" (Moselle, France). We particularly thank Delphine Hauth and the zoo managers, Michel Louis and Jean-Marc Vichard. The authorisations for wildcat captures were provided by the "Direction Régionale de l'Environnement" and the "Conseil Scientifique Régional du Patrimoine Naturel". All the statistical analysis was performed using R 2.4. free software (www.r-project.org).

References

- Anderson E. 1948. Hybridization of the habitat. *Evolution*, 2: 1-9.
- Artois M., Duchêne M.J., Pericard J.M. & Xemar V. 2002. Le chat domestique errant ou haret (*Felis silvestris catus*, Linnaeus, 1758). In: *Encyclopédie des Carnivores de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris. 50 p.
- Artois M. 1985. Utilisation de l'espace et du temps chez le renard (*Vulpes vulpes*) et le chat forestier (*Felis silvestris*) en Lorraine. *Gibier Faune Sauvage*, 3: 33-57.
- Barratt D.G. 1997. Home range size, habitat utilisation and movements patterns of suburban and farm cats *Felis catus*. *Ecography*, 20: 271-280.
- Beaumont M., Barrat E.M., Gottelli D., Kitchener A.C., Daniels M.J., Pritchard J.K. & Bruford M.W. 2001. Genetic diversity and introgression in the Scottish wildcat. *Molecular Ecology*, 10: 319-336.
- Benhamou S. 1996. Space use and foraging movements in the American red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Behavioural Processes*, 37: 89-102.

- Biró Z., Szemethy L. & Heltai M. 2004. Home range sizes of wildcats (*Felis silvestris*) and feral domestic cats (*Felis silvestris f. catus*) in a hilly region of Hungary. *Mammalian Biology*, 69: 302-310.
- Bodin C. 2005. Partage de l'espace et relations de voisinage dans une population continentale de blaireaux européens (*Meles meles*). PhD Thesis, Université de Montpellier II. 135 p.
- Condé B. & Schauenberg P. 1974. Reproduction du Chat forestier (*F. silvestris* Schr.) dans le nord-est de la France. *Revue Suisse de Zoologie*, 81: 45-52
- Corbett L.K. 1979. Feeding ecology and social organization of wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*) in Scotland. PhD Thesis, University of Aberdeen. 295 p.
- Creel S., Spong G. & Creel N. 2001. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores. In: *Conservation Biology 5 - Carnivore Conservation*. eds Gittleman J.L., Funk S.M., Macdonald D. & Wayne R.K. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 35-60.
- Daniels M.J., Wright C.M., Bland K.P. & Kitchener A.C. 2001. Seasonality and reproduction in wild-living cats in Scotland. *Acta Theriologica*, 47: 73-84.
- Easterbee N., Hepburn L.V. & Jefferies D.J. 1991. *Survey of the status and distribution of the wildcat in Scotland, 1983-1987*. Nature Conservancy Council for Scotland, Edinburgh. 52 p.
- French D.D., Corbett L.K. & Easterbee N. 1988. Morphological discriminant of Scottish wildcats (*Felis silvestris*), domestic cats (*Felis catus*) and their hybrids. *Journal of Zoology*, 214: 235-259.
- Gehrt S.D. & Fritzell E.K. 1998. Resource distribution, female home range dispersion and male spatial interactions: group structure in a solitary carnivore. *Animal Behaviour*, 55: 1211-1227.
- Genovesi P. & Boitani L. 1993. Spacing pattern and activity rhythms of a wildcat (*Felis silvestris*) in Italy. In: *Council of Europe 1992: Seminar on the biology and conservation of the wildcat (Felis silvestris)*. Council of Europe, Strasbourg. pp. 98-101.
- Hubbard A.L., McOrist S., Jones T.W., Boid R., Scott R. & Easterbee N. 1992. Is survival of European wildcats *Felis silvestris* in Britain threatened by interbreeding with domestic cats? *Biological conservation*, 61: 203-208.
- Kerby G. & Macdonald D.W. 1988. Cat society and the consequences of colony size. In: *The domestic cat: the biology of its behaviour*. eds Turner D.C. & Bateson P. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 67-81.

- Kernohan B.J., Gitzen R.A. & Millspaugh J.J. 2001. Analysis of animal space use and movements. In: *Radio tracking and animal populations*. eds Millspaugh J.J. & Marzluff A.M. Academic Press, San Diego, California. 125-166.
- Kitchener A.C. & Easterbee N. 1992. The taxonomic status of black wild felids in Scotland. *Journal of Zoology*, 227: 342-346.
- Langham N.P. & Porter R.E. 1991. Feral cats (*Felis catus* L.) on New Zealand farmland. I. Home range. *Wildlife Research*, 18: 741-760.
- Laundré J. 1977. The daytime behaviour of domestic cats in a free-roaming population. *Animal Behaviour*, 25: 990-998.
- Lecis R., Pierpaoli M., Biró Z.S., Szemethy L., Ragni B., Vercillo F. & Randi E. 2006. Bayesian analyses of admixture in wild and domestic cats (*Felis silvestris*) using linked microsatellite loci. *Molecular Ecology*, 15: 119-131.
- Lehman N., Eisenhawer A., Hansen K., Mech L.D., Peterson R.O., Gogan P.J.P. & Wayne R.K. 1991. Introgression of coyote mitochondrial DNA into sympatric north American Gray wolf populations. *Evolution*, 45: 104-119.
- Leyhausen P. 1979. *Cat behavior. The predatory and social behavior of domestic and wild cats*. Garland Publishing, Inc. New York. 340 p.
- Liberek M. 1999. Eco-éthologie du Chat sauvage *Felis s. silvestris*, Schreber 1777 dans le Jura vaudois (Suisse). Influence de la couverture neigeuse. PhD Thesis, Université de Neuchatel. 258 p.
- 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 Turner D.C. & Bateson P.. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 83-98.
- McOrist S. & Kitchener A.C. 1994. Current threats to the European wildcats, *Felis silvestris*, in Scotland. *Ambio*, 23: 243-245.
- Menotti-Raymond M., David V.A., Lyons L.A., Schäffer A.A., Tomlin J.F., Hutton M.K. & O'Brien S.J. 1999. A genetic linkage map of microsatellites in the domestic cat (*Felis catus*). *Genomics*, 57: 9-23.
- Nowell K. & Jackson P. 1996. European wildcat, *Felis silvestris*, *silvestris* group, Schreber, 1775. In: *Wild cats: Status survey and conservation action plan*. eds Nowell K. & Jackson P. IUCN, Gland. pp. 110-113.
- Oliveira R., Godinho R., Randi E., Ferrand N. & Alves P.C. 2007. Molecular analysis of hybridisation between wild and domestic cats (*Felis silvestris*) in Portugal: implications for conservation. *Conservation Genetics*, 9: 1-11.

- Pierpaoli M., Biró Z.S., Herrmann M., Hupe K., Fernandes M., Ragni B., Szemethy L. & Randi E. 2003. Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domestic cats in Hungary. *Molecular Ecology*, 12: 2585-2598.
- Pinheiro J.C. & Bates D.M. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer. 528 p.
- Pritchard J.K., Stephens M. & Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945-959.
- Potočnik H., Skrbinišek T., Kljun F. & Kos I. 2005. Habitat utilization and social interactions of wildcats (*Felis silvestris*) in Dinaric Mountains (Slovenia). In: *Extended abstracts of the XXVIIth congress of the International Union of Game Biologists, Hannover*. eds Polhmeyer K. DSV-Verlag, Hamburg. pp. 440-441.
- Ragni B. 1993. Status and conservation of the wildcat in Italy. In: *Council of Europe 1992: Seminar on the biology and conservation of the wildcat (Felis silvestris)*. Council of Europe, Strasbourg. pp. 86-88.
- Randi E., Pierpaoli M., Beaumont M., Radni B. & Sforzi A. 2001. Genetic identification of wild and domestic cat populations (*Felis silvestris*) and their hybrids using Bayesian clustering methods. *Molecular Ecology & Evolution*, 18: 1679-1693.
- Rhymer J.M. & Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 83-109.
- Say L. & Pontier D. 2004. Spacing pattern in a group of stray cats: effects on male reproductive success. *Animal Behaviour*, 68: 175-180.
- Schmid F. & Schmidt A. 2006. Nonparametric estimation of the coefficient of overlapping - theory and empirical application. *Computational Statistics and Data Analysis*, 50: 1583-1596.
- Scott R., Easterbee N. & Jefferies D. 1993. A radio-tracking study of wildcats in western Scotland. In: *Council of Europe 1992: Seminar on the biology and conservation of the wildcat (Felis silvestris)*. Council of Europe, Strasbourg. pp. 94-97.
- Seaman D.E. & Powell R.A. 1996. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology*, 77: 2075-2085.
- Stahl P., Léger F. & Artois M. 1984. Quelques observations sur la reproduction du chat forestier (*Felis silvestris*) en Lorraine. *Ciconia*, 8: 69-74.
- Stahl P., Artois M. & Aubert M.F.A. 1988. Organisation spatiale et déplacements des chats forestiers adultes (*Felis silvestris*, Schreber, 1777) en Lorraine. *Revue d'Ecologie (Terre & Vie)*, 43 : 113-132.

- Stahl P. & Artois M. 1994. *Status and conservation of the wildcat (Felis silvestris) in Europe and around the Mediterranean rim*. Nature and Environment Series, N° 69. Council of Europe Press, Strasbourg. 78 p.
- Szemethy L. 1993. The actual status of the wildcat (*Felis silvestris*). In: *Council of Europe 1992: Seminar on the biology and conservation of the wildcat (Felis silvestris)*. Council of Europe, Strasbourg. pp 52.
- Szemethy L., Barcza Z., Lucas M. & Szerényi V. 1991. Preliminary results on home ranges of coexisting wild and feral domestic cat population in Hungary. In: *Proceedings of the XXth Congress of the International Union of Game Biologists*. eds Csányi S. & Ernhaft J. Gödöllő, Hungary. pp. 515.
- Vähä J-C. & Primmer C.R. 2006. Efficiency of model-based Bayesian methods for detecting hybrid individuals under different hybridization scenarios and with different numbers of loci. *Molecular Ecology*, 15: 63-72.
- Wayne R.K. & Brown D.M. 2001. Hybridization and conservation of carnivores. In: *Conservation Biology 5 - Carnivore Conservation*. eds Gittleman J.L., Funk S.M., Macdonald D. & Wayne R.K. Cambridge University Press, Cambridge. pp.179-195.
- Wittmer H.U. 2001. Home range size, movements, and habitat utilization of three male European wildcats (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Saarland and Rheinland-Pfalz (Germany). *Mammalian Biology*, 66: 365-370.
- Worton B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70: 164-168.
- Yamane A., Doi T. & Ono Y. 1996. Mating behaviors, courtship rank and mating success of male feral cat. *Journal of Ethology*, 14: 35-44.

CHAPITRE 5

HABITAT SELECTION OF EUROPEAN WILDCATS (*Felis s. silvestris*), DOMESTIC CATS (*Felis catus*) AND THEIR HYBRIDS IN NORTH-EASTERN FRANCE.

CHAPITRE 5 : Habitat selection of European wildcats (*Felis s. silvestris*), domestic cats (*Felis catus*) and their hybrids in North-eastern France.

Note de recherche en préparation

E. Germain^{1,2}, A. Frézard³, S. Ruelle⁴ & M.-L. Poulle^{1,2}

¹ Laboratoire Parasitologie-Mycologie, EA 3800, IFR 53, UFR Médecine, Université de Reims Champagne-Ardenne, 51 rue Cognacq-Jay, 51096 Reims, France

² 2C2A-CERFE, 5 rue de la Héronnière, 08240 Boult-aux-Bois, France

³ Nocturnia, Bois de Roucy, F-08250 OLIZY-PRIMAT

⁴ ONCFS CNERA PAD Montfort, F-01330 Birieux

Abstract. Five wildcats, nine domestic cats and three hybrids were radio-tracked from January to December 2006 in the Ardennes region (North-eastern France). Habitat composition of their home ranges was characterized and habitat selection within their home ranges was investigated. Habitat composition of the home ranges of domestic cats differed from the one of wildcats and the one of hybrids home ranges. Only the meadows were common in the habitat composition of wildcats', hybrids' and domestic cats' home ranges. Domestic cats selected clearly human settlements whereas there was no typical habitat selection pattern for wildcats or hybrids. When oaks with shrub cover were available, wildcats or hybrids selected them and when they were not available, wildcats and hybrids selected poplar trees. These results confirm the behavioural similarities between wildcats and hybrids previously observed for their feeding habits.

Key words: home range, habitat selection, wildcats, hybrids, domestic cats

Despite it has full legal protection in most European countries, the European wildcat (*Felis s. silvestris* Schreber 1777) is one of the most threatened carnivore species, in particular by hybridisation (Stahl & Artois 1994; Wayne & Brown 2001). This small felid can interbreed with the domestic cat (*Felis catus* L.) to produce fertile hybrids (Ragni 1993). Information upon the nature and the importance of the relationship between wildcats, domestic cats and hybrids is urgently needed to take into account hybridisation in wildcat conservation programmes (Wayne & Brown 2001). Simultaneous or comparative investigations of wildcats and domestic cats have been carried out in Scotland (Corbett 1979; Daniels et al. 2001) but, except for one study, the hybrids ecology and behaviour have not been studied yet. Biró et al. (2005) investigated the feeding habits of feral domestic cats, wildcats and their hybrids in Hungary. They found that the diet composition of hybrids was between the one of wildcats and the one of feral domestic cats, but closer to the one of wildcats. They concluded that wildcat populations may be affected negatively by trophic relations with feral cats and hybrid cats. In that context, the aim of our study is to provide additional information about relationships between sympatric wildcats, domestic cats and hybrids by comparing the habitat types present in the home ranges of each type of cats and by comparing the typology of habitat selection inside the home ranges of each type of cats.

From May 2005 to December 2006, five wildcats, three hybrids and nine domestic cats were trapped and radiotracked in a 1450 ha rural area located in the Ardennes region, North-eastern France (Germain et al. submitted). Radio-locations were obtained by triangulation or direct observations. Radio-tracking sessions were carried out four times each week and all cats were searched for during each session. Locations were calculated by LOAS (Ecological Software Solutions). Annual individual home ranges were estimated by kernel 95%, with "least-squares-cross-validation" to determine the optimum smoothing factor (Worton 1989; Seaman & Powell 1996; Kernohan et al. 2001).

Home ranges habitat composition was investigated using ArcView 3.2. Geographical Information System (ESRI). Habitat variables were chosen according to their importance for wildcats (see Stahl & Léger 1992) or domestic cats (see Artois et al. 2002). We measured the superficies (hectares) of coniferous trees, oak trees *Quercus spp.*, poplar trees *Populus spp.*, other deciduous, arable lands, meadows and urban areas (i.e. farms and villages). Only habitat items represented in at least 6% of the home range were conserved for habitat use analysis.

Habitat selection within home ranges was investigated by using K-select analysis which is a multivariate method particularly appropriate to define one or several groups of

animals selecting the same habitat characteristics (see Calenge et al. 2005; Calenge 2006, 2007). According to the habitat composition of home ranges, the following habitat maps were used for habitat selection: superficies (ha) of oak trees (“OAK”), of poplar trees (“POPLAR”), of arable lands (“ARABLE”), of meadows (“MEADOW”) and the distance (km) from urban farms and villages (“d-urban”). Forest habitats were also associated to the density of shrub cover (“SHRUB”). All habitat maps were drawn with 1:25000 maps and landscape details were collected directly on the field.

The mean percentages of meadows, arable land and urban areas in domestic cat's home ranges were of 54 %, 23 % and 14 % respectively, whereas the mean percentages of coniferous trees, oaks trees, poplar trees and other trees in these home ranges were below 6 %. The composition of wildcats and hybrids home ranges was very similar: meadows averaged 44 % and 47 % of their size respectively, arable lands 12 % and 15 %, oaks 19 % and 14 % and poplars 12 % and 13 %. The mean percentages of coniferous trees and urban areas in wildcats and hybrids home ranges were below 6 %. Thus, we performed two different K-select: one for the domestic cats by taking into account “MEADOW”, “ARABLE” and “d_urban”, another for wildcats and hybrids, by taking into account “MEADOW”, “ARABLE”, “SHRUB”, “POPLAR” and “OAK” (Figures 5-1 and 5-2).

Eigenvalues of the domestic cats K-select (Figure 5-1) indicated that 93% of the marginality (i.e. habitat selection) is explained by the first axis, characterized by the presence of “d-urban” and “MEADOW” on its negative side, which means areas far from urban zones where meadows were present (Figure 5-1A). There was no variation among individuals (Figures 5-1B, 5-1C): the domestic cats strongly selected urban areas (the marginality vectors have big size and point to the positive side of the axis 1) even if what was meanly available (represented by the origin of the vectors) in individual home ranges contain areas far from urban areas and meadows. This was the case of the male Dm5 (Figure 5-1B): the basis of its marginality vectors was on the negative side of the axis 1 but pointed to the positive side.

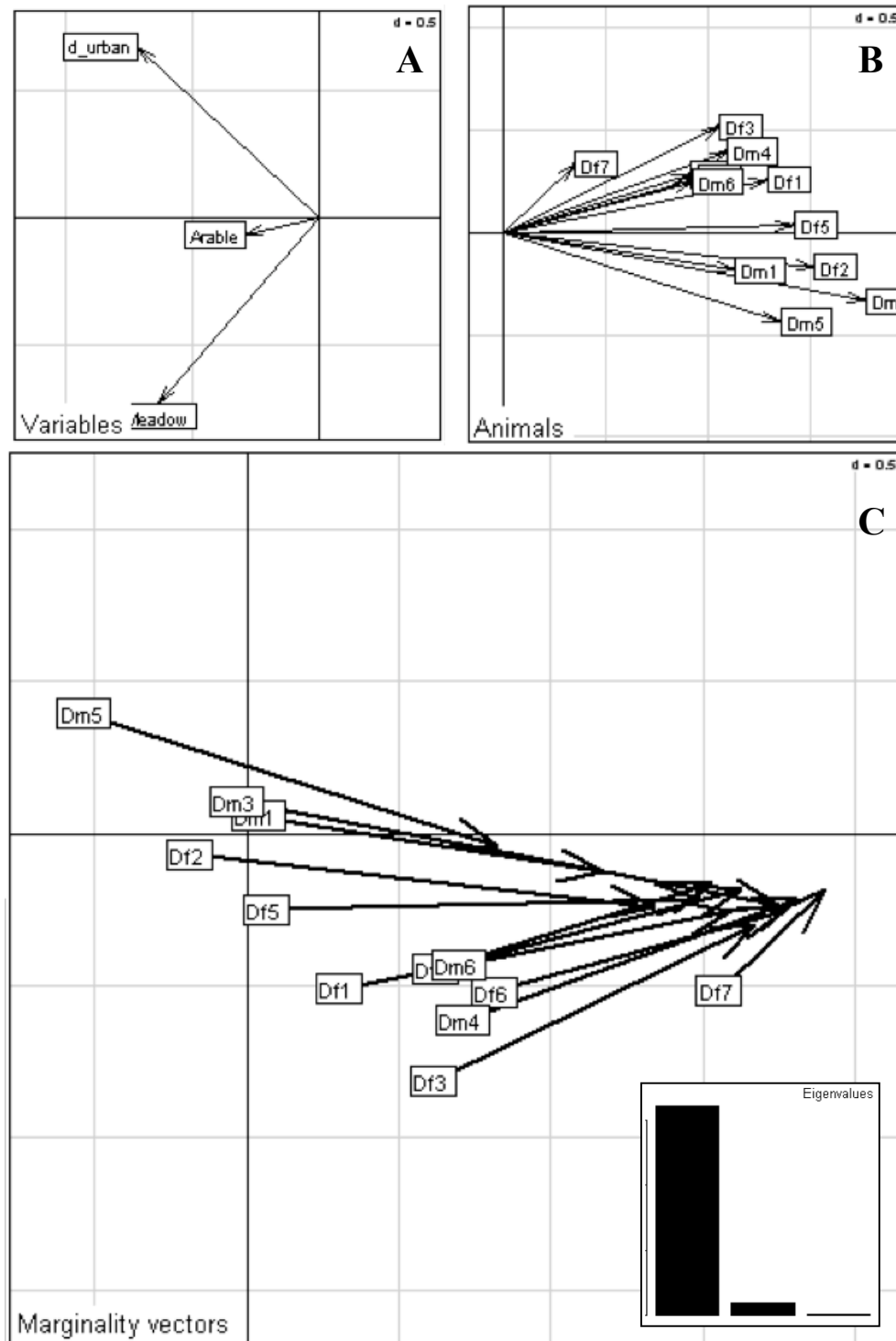


Figure 5-1 : Results of the domestic cats K-select analysis.

(A) the scores of the environmental variables on the axes of the k-select analysis, (B) the uncentered vectors of marginality (the origin of the arrow indicates the centroid of the cloud of available points and its end indicates the centroid of the cloud of used points), (C) scores of the recentred marginality vectors on the first axes of the analysis.

“D”: domestic cats; “m”= male; “f”: female.

The eigenvalues of the wildcats/hybrids K-select (Figure 5-2) indicated that the first two axes explained 91% of the marginality. The axis 1 was characterized by "MEADOW" on the positive side and by "SHRUB" correlated to "OAK" (0.52) on the negative side (Figure 5-2A). The axis 2 was characterised by "POPLAR" on the positive side and by "ARABLE" on the negative side (Figure 5-2A). Wildcats and hybrids had no distinct typical pattern of habitat use and the uncentered marginality vectors showed a global strong selection (vectors with big size) that varied among individuals (Figure 5-2B): Wm1 selected meadows. Wf2, Wf4 and Hm1 selected poplar trees whether poplar trees were present (Wf2) or not (Wf4 and Hm1) in their mean available habitats (Figures 5-2B, 5-2C). For instance, the basis of the marginality vector of Wf2 was close to the positive side of the axis 2 and pointed to this positive side whereas the basis of Wf4 was close to the negative side of the axis 2 and pointed to the positive side. Wf1, Wf3, Hf1 and Hf2 selected scrublands and oaks when there were available in their mean habitats (Figures 5-2B, 5-2C).

Our results confirm that domestic cats' home ranges are characterized by a mosaic of arable lands, meadows, urban areas and some patches of forests when they are in an agricultural context (Laundré 1977; Corbett 1979). They also show that domestic cats strongly select human settlements. This result is in accordance with the observation of Barratt (1997) according to which home ranges of farm cats are typically centred on farms or villages, which are source of food and rest sites (Liberg & Sandell 1988). In contrast, wildcats' and hybrids' home ranges are characterized by a mosaic of forest with shrub cover and pasture and the absence or the rarity of human settlements. Ragni (1978), Corbett (1979) and Lozano et al. (2003) associated these habitat needs to specific activities: closed land for rest and breeding, open land for hunting. In accordance with Stahl & Léger (1992) and Sarmiento et al. (2006), we confirm that oaks are a main component of wildcats' home ranges but we also show that if wildcats and hybrids select oaks when they are available, they can use poplar trees when they are not. Wittmer (2001) suggested that, to a certain extent, wildcats can adapt and live in forested landscape modified by humans (with artificial plants of poplar trees for example). Our results seem also to confirm this observation for the hybrids.

To conclude, only the meadows are common to habitat composition of wildcats', hybrids' and domestic cats' home ranges. However, none of the three types of cats has selected it typically. The composition of hybrids' and wildcats' home ranges is very similar and so is the way they select the habitat. Our results tend thus to confirm the similitude of

hybrids' and wildcats' behaviour already observed by Biró et al. (2005) for food habits but hybrids don't seem to be an intermediate between wildcats and domestic cats.

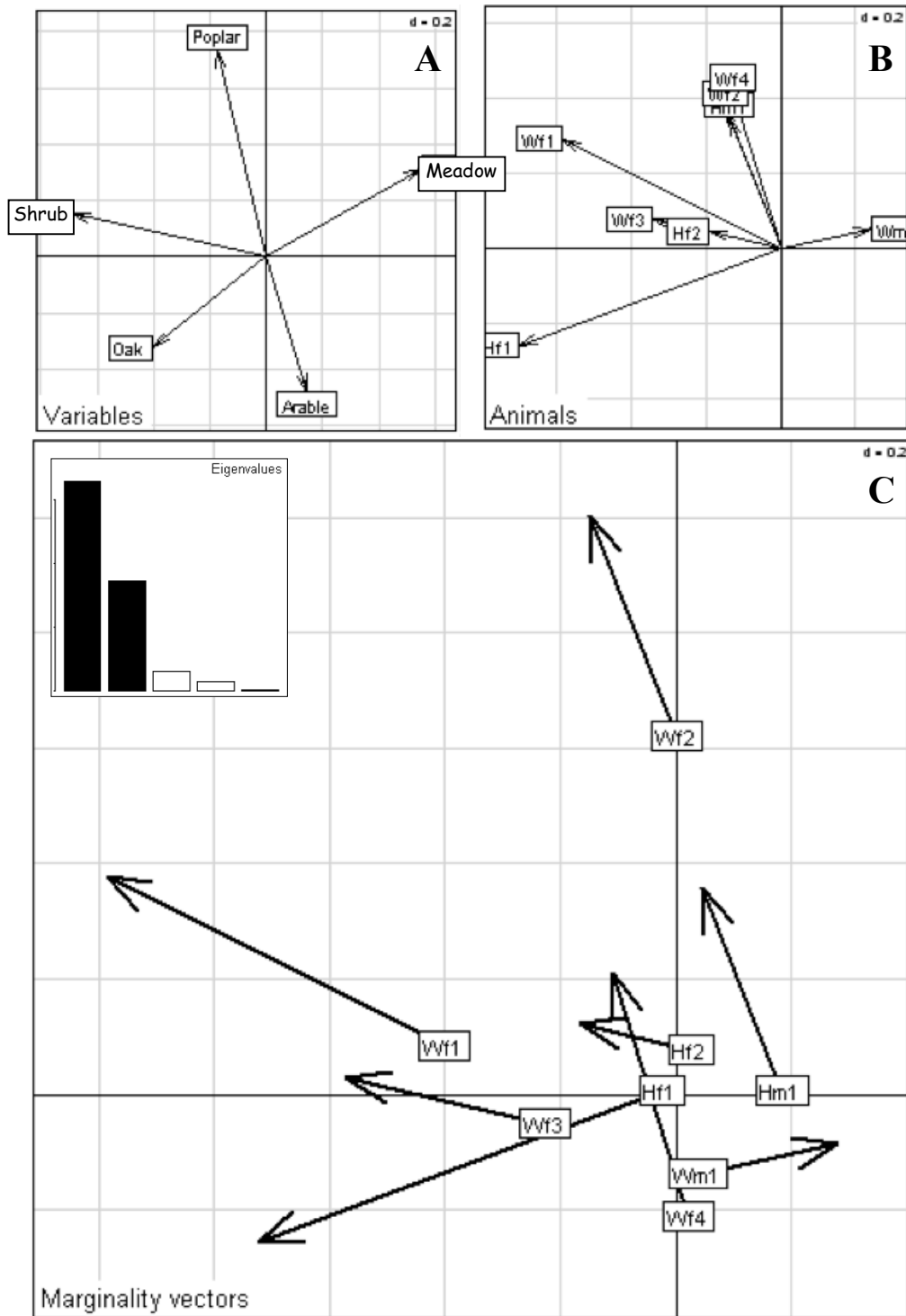


Figure 5-2 : Results of the K-select analysis carried out on wildcats and hybrids.
 “W”: wildcats; “H”: hybrids; “m”= male; “f”: female.

The authors thank the 2C2A-CERFE members who participated to the fieldwork. The authors also sincerely thank Jean Michel Hannequin for helping the habitat characterisation, Clément Calenge for his advices concerning the K-select analysis and Céline Simon for improving the English. This research was financially supported by the “Communauté de Communes de l’Argonne Ardennaise”. Estelle Germain received grants from the “Conseil Général des Ardennes” and the “Zoo d’Amnéville”. All the statistical analysis was performed using R 2.4. free software (www.r-project.org).

LITTERATURE CITED

- Artois M., Duchêne M.J., Pericard J.M. & Xemar V. 2002. Le chat domestique errant ou haret (*Felis silvestris catus*, Linnaeus, 1758). In: *Encyclopédie des Carnivores de France*. Société Française pour l’Etude et la Protection des Mammifères, Paris. 50 p.
- Barratt D.G. 1997. Home range size, habitat utilisation and movements patterns of suburban and farm cats *Felis catus*. *Ecography*, 20: 271-280.
- Biró Z., Lanszki J., Szemethy L., Helti M. & Randi E. 2005. Feeding habits of feral domestic cats (*Felis catus*), wild cats (*Felis silvestris*) and their hybrids: trophic niche overlap among cat groups in Hungary. *Journal of Zoology*, 266: 187-196.
- Calenge C. 2007. Exploring habitat selection by wildlife with adehabitat. *Journal of Statistical Software*, 22: 1-19.
- Calenge C. 2006. The Package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals, *Ecological modelling*, 197: 516-519.
- Calenge C., Dufour A.B. & Maillard D. 2005. K-select method: a new method to analyse habitat selection in radio-tracking study. *Ecological Modelling*, 186: 143-153.
- Corbett L.K. 1979. Feeding ecology and social organization of wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*) in Scotland. PhD Thesis, University of Aberdeen. 295 p.
- Daniels M.J., Wright C.M., Bland K.P. & Kitchener A.C. 2001. Seasonality and reproduction in wild-living cats in Scotland. *Acta Theriologica*, 47: 73-84.
- Germain E., Benhamou S. & Poulle M.-L. Spatio-temporal sharing between the European wildcat, the domestic cat and their hybrids. Submitted.
- Kernohan B.J., Gitzen R.A. & Millspaugh J.J. 2001. Analysis of animal space use and movements. In: *Radio tracking and animal populations*. eds Millspaugh J.J. & Marzluff J.M. Academic Press, London. pp. 126-166.

- Laundré J. 1977. The daytime behaviour of domestic cats in a free-roaming population. *Animal Behaviour*, 25: 990-998.
- 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 Turner D.C. & Bateson P.. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 83-98.
- Lozano J., Virgós E., Malo A.F., Huertas D.L. & Casanovas J.G. 2003. Importance of scrub-pastureland mosaic for wild-living cats occurrence in a Mediterranean area: implications for the conservation of the wildcat (*Felis silvestris*). *Biodiversity and Conservation*, 12: 921-935.
- Ragni B. 1978. Observations on the ecology and behaviour of the wild cat (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Italy. *Carnivore Genetics Newsletter*, 3: 270-274.
- Ragni B. 1993. Status and conservation of the wildcat in Italy. In: *Council of Europe 1992: Seminar on the biology and conservation of the wildcat (Felis silvestris)*. Council of Europe, Strasbourg. pp. 40-41.
- Sarmento P., Cruz J., Tarroso P. & Fonseca C. 2006. Space and habitat selection by female European wild cats (*Felis silvestris silvestris*). *Wildlife Biology in Practice*, 2: 79-89.
- Seaman D.E & Powell R.A. 1996. An Evaluation of the Accuracy of Kernel Density Estimators for Home Range Analysis. *Ecology*, 77: 2075-2085.
- Stahl P. & Léger F. 1992. Le chat sauvage (*Felis silvestris*, Schreber, 1777). In: *Encyclopédie des Carnivores de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris. 50 p.
- Stahl P. & Artois M. 1994. *Status and conservation of the wildcat (Felis silvestris) in Europe and around the Mediterranean rim*. Nature and Environment Series, N° 69. Council of Europe Press, Strasbourg. 78 p.
- Wayne R.K. & Brown D.M. 2001. Hybridization and conservation of carnivores. In: *Conservation Biology 5 - Carnivore Conservation*. eds Gittleman J.L., Funk S.M., Macdonald D. & Wayne R.K. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 145-162.
- Wittmer H.U. 2001. Home range size, movements, and habitat utilization of three male European wildcats (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Saarland and Rheinland-Pfalz (Germany). *Mammalian Biology*, 66: 365-370.
- Worton B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70: 164-168.

CHAPITRE 6

DISCUSSION

CHAPITRE 6 : Discussion

Actuellement, de nombreuses espèces de carnivores, dont plusieurs affaiblies par des siècles de chasse, de piégeage et de destruction systématiques (de Planhol 2004), sont menacées d'extinction par de nombreux facteurs, dont la destruction et la fragmentation des habitats par l'Homme et aussi, pour certaines, par l'hybridation (voir Gittleman et al. 2001a ; Cardillo et al. 2004). L'amélioration des connaissances sur la biologie, l'écologie et le comportement des carnivores sauvages, apparaît actuellement nécessaire à la mise en place de programmes de conservation de ces espèces. Il s'avère, cependant, que les études conduites dans ce domaine sont relativement rares, surtout en ce qui concerne les petits carnivores (Boitani 2002). Ce type d'étude est, en effet, mal aisé à mettre en place, notamment du fait de la relative rareté des carnivores et de leurs mœurs nocturnes et discrètes (Gittleman et al. 2001b). Les études portant sur les félins, en particulier, se heurtent au fait que ces derniers vivent généralement dans des endroits reculés et difficile d'accès (Liberg & Sandell 1988).

En ce qui concerne le Chat forestier, au début des années 90, Stahl & Léger (1992) notaient que « l'hybridation avec le Chat domestique, la démographie, la dispersion des jeunes, l'évolution récente de la répartition, les relations prédateurs-proies et l'organisation sociale constituent les thèmes majeurs sur lesquels devraient être entreprises des recherches ». Depuis, plusieurs études ont été conduites sur l'éco-éthologie du Chat forestier (Liberek 1999 ; Wittmer 2001 ; Sarmiento et al. 2006), notamment sur son régime alimentaire (Biró et al. 2005 ; Lozano et al. 2006) et son mode d'utilisation de l'habitat (Lozano et al. 2003 ; Sarmiento et al. 2006). Cependant, seules de rares études se sont intéressées simultanément au comportement des chats forestiers et des chats domestiques (Corbett 1979 ; Biró et al. 2004). De plus, à l'exception de la présente étude et de celle de Biró et al. (2005), aucune n'a été conduite sur le comportement des hybrides. L'hybridation a généralement été abordée du seul point de vue de la génétique, afin d'essayer de discriminer les chats forestiers des chats domestiques, d'identifier les hybrides et d'avoir une idée du « niveau » d'introggression des populations de chats forestiers (Daniels et al. 1998 ; Beaumont et al. 2001 ; Lecis et al. 2006 ; Oliveira et al. 2007).

Dans ce contexte, la présente étude enrichie et réactualise nos connaissances sur l'écologie et le comportement des chats forestiers, des hybrides et des chats domestiques, ainsi que sur les relations qu'entretiennent entre elles ces trois populations. Les données originales

qu'elle apporte ont été collectées grâce au récent développement des méthodes d'identification génétique, à celui des analyses de données de présence (ENFA) et de sélection de l'habitat (K-select) et, également, grâce à la mise en place d'indices de concordance des patrons d'utilisation de l'espace. Jusqu'à cette étude, les données les plus récentes publiées sur le Chat forestier en France remontaient aux années 80 (Stahl 1986 ; Stahl et al. 1984 ; Stahl et al. 1988 ; Stahl & Léger 1992 ; Stahl & Artois 1994). Notre étude réactualise donc nos connaissances dans ce domaine. De plus, nos données sur les exigences écologiques, le régime alimentaire et le mode d'utilisation de l'espace par les hybrides apportent une importante contribution à la connaissance de leur éco-éthologie et de leur implication potentielle dans le processus d'hybridation et le devenir des populations de chats forestiers.

6.1 Apport de l'étude à la connaissance de l'éco-éthologie des chats forestiers, des hybrides et des chats domestiques

6.1.1 Distribution des chats forestiers et des hybrides en France

L'identification génétique des chats de morphotype forestier collectés par l'ONCFS en France et qui font l'objet de la présente étude (chapitres 2 et 3), met en évidence la présence d'hybrides en France (O'Brien et al. soumis), tout en confirmant celle du chat forestier sur l'ensemble de son aire de répartition connue. Cette aire de répartition semble s'étendre actuellement (Léger et al. in press), comme tend à l'indiquer la collecte de chats génétiquement typés forestiers dans les départements du Centre (chapitre 2, Figure 2-1), dont ils étaient supposés avoir disparu (F. Léger com.pers.).

Notre étude montre que les hybrides ont également été collectés sur l'ensemble de l'aire de répartition du Chat forestier et ne sont donc pas strictement localisés en marge de cette aire, contrairement à ce qui est observé en Italie (Lecis et al. 2006). La colonisation de nouveaux départements et la présence d'hybrides sur toute l'aire de répartition du Chat forestier laissent à penser que le retour du Chat forestier dans certains départements n'est pas un artefact lié à une éventuelle présence d'hybrides et, donc, que la population française de chats forestiers est effectivement actuellement en expansion. La protection légale dont bénéficie l'espèce depuis

1976 est probablement en grande partie responsable de ce résultat encourageant en termes de conservation. Le fait que les hybrides ne soient pas restreints à la marge de l'aire de répartition du Chat forestier indique également que ces deux taxa sont étroitement liés.

6.1.2 Exigences écologiques des chats forestiers et des hybrides

Les chats forestiers ont été collectés sur des communes dont les caractéristiques écologiques se distinguent de l'ensemble des communes présentes dans l'aire de répartition du Chat forestier (chapitre 2). Nos résultats indiquent en effet que, même si le Chat forestier affectionne les paysages composés d'une mosaïque de forêt, de milieux ouverts et de broussailles, l'élément déterminant pour expliquer sa présence est celle de la forêt, et de la forêt de feuillus en particulier. Ce résultat est en accord avec Corbett (1979) qui estime que la densité de chats forestiers est étroitement corrélée à la présence de forêts continues. L'analyse que nous avons conduite indique également que les hybrides n'affectionnent pas un item paysager en particulier. Ils semblent donc plus flexibles que les chats forestiers pour ce qui est des besoins écologiques, car ils ne semblent pas être tributaires d'un habitat en particulier. Ils pourraient donc être plus à même de coloniser de nouveaux milieux et de résister à des modifications paysagères comme la dégradation des forêts ou l'urbanisation. Nos résultats tendent donc à confirmer les hypothèses d'Anderson (1948) sur la flexibilité comportementale des hybrides et leur aptitude à coloniser de nouveaux milieux et à s'accommoder aux environnements changeants. Cette apparente flexibilité des hybrides se retrouve dans leur régime alimentaire.

6.1.3 Régime alimentaire des chats forestiers, des chats domestiques et des hybrides

L'analyse des estomacs que nous avons réalisée a montré que les petits rongeurs constituent les proies les plus consommées par les chats forestiers, les hybrides et les chats domestiques (chapitre 3). Nos résultats indiquent également que les hybrides ont un régime alimentaire semblable à celui des chats forestiers, tout en recouvrant en partie celui des chats domestiques. En effet, des denrées alimentaires d'origine anthropique ont été retrouvées dans leur estomac (croquettes, pâtée pour chat, reste de viande cuisinée). Nos résultats confirment

donc ceux de l'unique étude similaire conduite à ce jour (Biró et al. 2005). Les caractéristiques du mode d'exploitation des ressources alimentaires par les hybrides, décrites par ces auteurs qui ont travaillé en Hongrie, sont donc transposables au contexte de la France, située à des milliers de kilomètres. Le caractère intermédiaire du régime alimentaire des hybrides, proches de celui des chats forestiers, mais relativement généraliste, comme celui des chats domestiques, pourrait donc être généralisable à d'autres populations d'hybrides. Il dénote à nouveau de la flexibilité comportementale des hybrides qui, de ce fait, pourraient être moins sensibles que les chats forestiers aux fluctuations de la disponibilité en proies.

Nos résultats confirment également ceux de Malo et al. (2004) et Lozano et al. (2006) sur le fait que les chats forestiers sont des spécialistes facultatifs. Ils sont « spécialistes » du fait que leur régime alimentaire est basé essentiellement sur un type de proie (des petits rongeurs dans notre cas). Ils sont « spécialistes facultatifs » dans le sens où les petits rongeurs qu'ils consomment appartiennent, comme nous l'avons montré, à une grande diversité d'espèces (chapitre 3). De plus, ils peuvent se spécialiser dans la consommation de lapins au lieu des petits rongeurs, si cette ressource est abondante, comme c'est le cas en Espagne (Moleón & Gil-Sánchez 2003; Lozano et al. 2006). Il est à noter que le fait que nous ayons trouvé des souris domestiques *Mus musculus*, espèce commensale à l'Homme, dans l'estomac de chats forestiers indique que ces derniers peuvent s'approcher des habitations. Par ailleurs, la présence de petits rongeurs sauvages et commensaux à l'Homme, de nourriture d'origine anthropique, d'insectes, d'oiseaux (passereaux ou poule) confirme le caractère généraliste du régime alimentaire du Chat domestique, déjà mis en évidence par Fitzgerald (1988).

Par ailleurs, nous nous attendions à ce que les chats domestiques chassent leurs proies sauvages à proximité des habitations et, donc, essentiellement en milieu prairial. En fait, les rongeurs sauvages que nous avons trouvés dans leur estomac provenaient, pour autant de la forêt, que du milieu ouvert, comme c'est le cas pour les chats forestiers et les hybrides. En accord avec Biró et al. (2005), le recouvrement, que nous avons mis en évidence dans les régimes alimentaires, suggère l'existence d'un potentiel de compétition entre les trois types de chats. Cette possible compétition pourrait, selon nos données, concerner principalement la consommation des petits rongeurs forestiers et prairiaux. Elle se manifesterait surtout si la disponibilité de ce type de proies était faible (Pianka 1973). L'exploitation du même type de ressources alimentaires par les trois types de chats et, donc, la similitude et le recouvrement de leurs niches trophiques augmentent, par ailleurs, leur probabilité de rencontre et d'utilisation partagée d'un même espace.

6.1.4 Partage de l'espace entre chats forestiers, chats domestiques et hybrides

Le suivi par radio-pistage des chats forestiers, des chats domestiques et des hybrides sur la commune de Briquenay dans les Ardennes, a montré que les chats domestiques avaient des superficies de domaines vitaux plus petites que les chats forestiers et les hybrides, alors qu'il n'y a pas de différences entre les superficies des domaines vitaux des chats forestiers et des hybrides (chapitre 4). De plus, seules les superficies des domaines vitaux des chats domestiques varient en fonction de la masse corporelle des individus et des saisons. Les domaines des chats forestiers et des hybrides ne varient ni en fonction du sexe, ni de la masse corporelle, ni de la saison ou de la période de reproduction. Un des apports majeurs de cette étude est la mise en évidence du fait qu'un fort recouvrement entre les patrons spatio-temporels d'utilisation de l'espace entre chats forestiers et chats domestiques n'est pas une condition nécessaire à la présence d'hybrides. En effet, peu de recouvrements ont été mis en évidence entre individus de sexes et de types opposés. Les quelques recouvrements observés concernent principalement les hybrides et les chats domestiques. Bien que les hybrides semblent se comporter spatialement comme des chats forestiers, ils ont des recouvrements plus importants avec les chats domestiques que les chats forestiers n'en ont avec ces derniers.

L'observation de chats au morphotype forestier à l'affût dans des prés en pleine journée corrobore le fait que l'activité humaine n'influe pas sur le rythme d'activité des chats (Liberek 1999). Nous avons montré que, sur notre terrain, les chats forestiers, les chats domestiques et les hybrides ne diffèrent pas pour ce qui est de leurs rythmes d'activité, aucun des trois n'est strictement nocturne. Ils peuvent donc se rencontrer de jour comme de nuit. Nous avons pu constater que des chats forestiers et des hybrides peuvent approcher les fermes et les villages. Par exemple, en 2005, la femelle « forestière » Wf1 a été observée de nuit, à quatre reprises, à moins de 100 m des habitations (deux fois en été et deux fois en automne). Deux mâles hybrides ont également été localisés à moins de 100 m d'une ferme (deux fois en été et une fois en hiver).

Par ailleurs, nous avons mis en évidence que, plus les températures sont clémentes, plus les chats domestiques s'éloignent des fermes, ce qui laisse à penser que leur rôle dans l'hybridation pourrait être accru dans les régions où les températures hivernales sont douces. Nos résultats tendent donc à confirmer l'hypothèse de Condé (cité par Léger com.pers.) selon laquelle la probabilité de rencontre entre un chat forestier et un chat domestique serait, en

France, plus élevée au sud et à l'ouest du noyau historique de présence de l'espèce qu'au cœur de ce noyau, car le climat y est favorable à la sortie des chats domestiques en plein hiver, période du rut des chats forestiers (Stahl & Léger 1992).

6.1.5 Sélection de l'habitat par les chats forestiers, les chats domestiques et les hybrides

L'analyse K-select que nous avons faite met en évidence une grande similarité dans la composition des domaines vitaux des chats forestiers et des hybrides suivis par radiopistage (chapitre 5). Ces domaines vitaux sont composés principalement de feuillus (Chêne ou Peuplier), de prairie et de culture. Les habitations y sont très peu représentées, sauf dans le domaine vital d'un mâle hybride. De plus, nos données ne font pas apparaître de différence de typologie de sélection de l'habitat entre chats forestiers et hybrides. Par contre, les chats forestiers comme les hybrides pourraient, dans une certaine mesure, sélectionner d'autres essences forestières même directement issues de l'action de l'Homme, comme les plantations de peupliers, si les essences qu'ils « préfèrent », comme les chênes, ne sont pas, ou sont peu, disponibles. Les chats domestiques, quant à eux, se distinguent des chats forestiers et des hybrides : ils sélectionnent les villages et les fermes, et leurs domaines vitaux sont composés de prairie et de culture.

6.1.6 Sens possibles de l'hybridation

Les quelques observations faites aux cours de cette étude sont trop parcellaires pour être directement exploitables mais méritent cependant d'être signalées, car elles apportent des informations sur le sens possible de l'hybridation. En effet, tous les hybrides que nous avons capturés dans les Ardennes, l'ont été dans les pièges situés en forêt, comme cela a été le cas pour les chats forestiers. Aucun n'a été capturé dans les pièges situés dans les fermes et leurs environs, où tous les chats domestiques suivis ont été capturés. De plus, nos données indiquent que les hybrides tendent à se comporter comme des chats forestiers, aussi bien pour ce qui est de l'alimentation que pour l'utilisation de l'espace et la sélection des habitats.

Ces observations laissent ainsi supposer que les hybrides ne proviennent pas de femelles domestiques et, s'ils sont de première génération (hybrides F1), qu'ils ont été élevés et sociabilisés par une femelle forestière et non par une femelle domestique. De ce fait, si l'on se fie à l'exemple des hybrides issus des accouplements entre loups d'Éthiopie et chiens, ils ne doivent pas avoir de mal à s'intégrer dans l'organisation sociale des chats forestiers. Chez les loups d'Éthiopie, lors de la période de reproduction, les femelles quittent leur meute pour aller s'accoupler avec les mâles voisins (Sillero-Zubiri & Gotteli 1995). Comme les mâles conspécifiques sont peu nombreux, la probabilité de s'apparier avec un chien est élevée. Une fois l'appariement effectué, les femelles élèvent les jeunes hybrides qu'elles ont mis au monde avec les individus de la meute. Les hybrides élevés en meute n'ont, en théorie, pas de mal à intégrer d'autres meutes par la suite. Au contraire, chez les loups gris, les femelles qui dispersent ne retournent pas dans leur meute d'origine, mais en forment une nouvelle avec le mâle avec lequel elles s'apparient (Vilà & Wayne 1999). Si ce mâle est un chien errant, il ne prodigue pas de soins aux jeunes. D'après Vilà & Wayne (op.cit.), les jeunes hybrides issus de ces accouplements auraient donc moins de chance de survivre que ceux élevés en meute et, même s'ils y parviennent, ils ne seront pas sociabilisés comme les individus d'une meute et ne pourront donc pas en intégrer une.

Le fait que tous les hybrides que nous avons identifiés aient, a priori, une mère chat forestier, laisse également à penser que l'hybridation se fait principalement dans le sens mâle chat domestique x femelle chat forestier. Les barrières comportementales inter-types (chat forestier/chat domestique) seraient plus efficaces, pour limiter les accouplements de mâle chat forestier et femelle chat domestique, que pour limiter les accouplements entre mâle chat domestique et femelle chat forestier. Cette différence d'efficacité pourrait être due au fait que les mâles chats forestiers ont, contrairement aux chats mâles domestiques une période d'inactivité sexuelle. De la même façon, Lehman et al. (1991) supposent que les croisements entre chiens et loups se font essentiellement entre les chiens mâles et les loups femelles, car les aptitudes physiologiques des loups mâles ne sont pas synchronisés avec les oestrus des chiens femelles.

6.1.7 Discrimination Chat forestier/Chat domestique

Notre étude a porté sur les facteurs écologiques et comportementaux associés à la probabilité de rencontre entre chats forestiers, chats domestiques et hybrides. La mise en évidence d'hybrides au sein de la population de chats forestiers étudiée en France (O'Brien et al. soumis) indique qu'au moins une partie de ces rencontres conduit à des accouplements et à la naissance de descendants. Il serait important, pour évaluer la part de ces rencontres qui conduisent à un accouplement, de savoir si les chats de types différents se discriminent comme tels (auquel cas, cela ne les empêcherait pas pour autant de parfois s'accoupler) ou si les accouplements inter-type sont dus au fait que les chats ne se discriminent pas comme appartenant à des types différents. Aussi, un des objectifs initiaux de ma thèse consistait à étudier les capacités de discrimination (dans les sens de Christophe & Baudoin 1998 et de Heth & Todrank 2000) entre chat forestier et chat domestique, dans la continuité de l'étude conduite par Liénard (2003). Bien que ce volet de ma thèse n'ait finalement pas pu être conduit à bien pour des raisons matérielles, les recherches et expérimentations préliminaires que j'ai réalisées renseignent sur la difficulté de conduire ce type d'étude.

Le principe de l'expérimentation réalisée par Liénard (2003) consistait à analyser (via enregistrement en continu et dépouillement des séquences vidéo) le comportement de chats soumis à deux échantillons d'urine : une de leur type et une de l'autre type. Un même chat était soumis à un test d'habituation (45mn), puis à un test de discrimination (15mn). Pour s'assurer de tester une discrimination forestier/domestique et non individu connu/inconnu, seule l'urine d'individus inconnus était présentée aux chats, qu'ils soient forestiers ou domestiques. Cette expérimentation a nécessité de disposer, d'une part, d'urine fraîche ou vieillie (prélevée sur des cadavres et congelée) de plusieurs chats forestiers et chats domestiques mâles adultes et, d'autre part, de plusieurs chats forestiers et domestiques, mâles et femelles, sur lesquels tester l'urine. Les résultats de Liénard (2003) indiquent, en premier lieu, qu'il est difficile de contourner les biais associés à la vie en captivité des chats forestiers, comme le simple effet de la nouveauté. Par ailleurs, les chats s'intéressent peu à l'urine vieillie ce qui impliquerait que, dans la nature, en imaginant que la plupart des marquages olfactifs trouvés par les chats sont anciens, la discrimination olfactive ne constituerait pas une barrière à l'hybridation. Cependant, les résultats de Liénard montrent une légère tendance (mais non significative) à la discrimination inter-type, qui pourrait être plus importante chez les chats domestiques que chez les chats forestiers.

Mon objectif était de confirmer et compléter cette étude. Malheureusement, je n'ai pas pu le conduire à bien dans le temps qui m'était imparti, en raison de deux difficultés majeures : la rareté des chats forestiers détenus en captivité et la difficulté d'obtenir de l'urine fraîche de ces chats. Il existe, en effet, très peu d'établissements possédant des chats forestiers européens en captivité. En France, seuls quelques individus sont disponibles et ils sont dispersés entre le Zoo d'Amnéville (Moselle), le Parc de Sainte Croix (Moselle), le Zoorama de Chizé (Charente maritime) et « Les félins d'Auneau » (région parisienne). Six individus étaient également recensés en septembre 2005 dans un élevage en Allemagne (Bavière, Rothenbuch). Dans certains parcs, les chats forestiers présentés n'appartenaient pas à la sous-espèce européenne et la collecte d'urine s'avérait mal aisée. De plus, les manipulations préliminaires que j'ai conduites en 2005 au Zoo d'Amnéville se sont révélées peu encourageantes pour la suite de l'étude.

Aussi, c'est avec beaucoup d'intérêt que j'ai accueilli la proposition de Jordi Ruiz-Olmo de venir conduire des observations au Centre de Faune de Lleida (Espagne) qu'il dirige et qui comprend une structure d'élevage et de réintroduction de chats forestiers (Figure 6-1). Cependant, sur place, il s'est avéré difficile de récupérer de l'urine autrement qu'en pressant ou ponctionnant la vessie des chats, lorsqu'ils sont anesthésiés pour des soins divers, et ces occasions sont rares. De plus, les chats, étant tous familiers entre eux, ne sortaient pas de leurs abris en présence des humains. Enfin, bien que des images aient été obtenues, grâce à des caméras de vidéosurveillance, leur qualité ne s'est pas avérée suffisante pour permettre une analyse fine des comportements. Le Centre de Lleida s'est donc révélé peu adapté à l'étude des capacités de discrimination olfactive des chats, étude par ailleurs compliquée à mettre en place du fait de la difficulté de se procurer de l'urine et de connaître son origine (urine métabolique/urine excrétée, urine pendant et hors période de rut, urine mâles/femelles, adulte/juvénile, etc.).

Par ailleurs, comme l'identification spécifique de l'urine de lion faite par Andersen & Vulpius (1999), à partir de l'analyse des composés volatiles, et ceux de Račnik et al. (2004) sur la composition du sang et de l'urine chez les chats forestiers, suggéraient une piste de recherche intéressante, j'ai pré-initié une démarche de collaboration avec un chercheur de l'Université de Metz, afin de comparer la composition biochimique des urines de chats forestiers et chats domestiques. Cette étude n'a cependant pas pu, finalement, être mise en place, là aussi pour des raisons matérielles.



Figure 6-1 : Enclos où sont maintenus les chats forestiers captifs (Centre de Lleida, Espagne).

6.2 Apport de l'étude dans la mise en place de mesures de conservation

Le Chat forestier occupe une place qui lui est propre au sein de l'écosystème agro-forestier européen. Il participe, notamment, à l'équilibre des biocénoses forestières et des groupements de lisière. En effet, il occupe le sommet d'une pyramide trophique, place qu'aucun autre prédateur ne saurait lui contester (Parent 1974). Sa disparition ou sa raréfaction aurait donc un impact sur la dynamique de populations de ses proies, de la même façon que la raréfaction du Dingo australien (*Canis familiaris dingo*) pourrait accroître la prédation sur les animaux natifs de petite taille, du fait d'une augmentation de la densité de mésoprédateurs comme le Renard roux (*Vulpes vulpes*) (Flemming et al. 2001 cité par Elledge et al. 2006). Il est donc important de protéger les populations de chats forestiers afin de préserver la fonction de ce petit carnivore et, par conséquent, l'équilibre de l'écosystème auquel il appartient (McLaren & Peterson 1994).

Les données de la présente étude apportent des informations qui peuvent permettre d'aider au choix des mesures les plus adaptées à la France, parmi l'ensemble des mesures de

conservation envisagées ou mises en place au niveau européen. Elles contribuent également à la réflexion plus générale sur les problèmes rencontrés et les solutions envisageables pour la conservation du Chat forestier.

6.2.1 Quel type de chat conserver ?

La mise en place de mesures de conservation d'un taxa nécessite au préalable la définition de son statut taxonomique (O'Brien & Mayr 1991 ; Shankaranayanan & Singh 1998). Or, selon le concept biologique de l'espèce (Mayr 1996), deux espèces sont différentes si elles ne peuvent pas se reproduire entre elles et donner une descendance fertile. Ainsi, dès lors qu'il est avéré que deux espèces se reproduisent entre elles, l'espèce initialement protégée peut perdre son statut légal de protection en même temps qu'elle perd celui d'espèce (Arnold 1997). Les difficultés rencontrées pour établir le statut taxonomique du Chat forestier, du fait qu'il se reproduit avec sa forme domestique, ont donc des implications importantes en termes de conservation de ce taxon (Balharry et al. 1997 ; Daniels et al. 1998).

En effet, peu d'éléments tendent à faire considérer le Chat forestier et le Chat domestique comme des espèces distinctes (Balharry et al. 1997 ; Daniels et al. 1998). De plus, il est impossible de savoir depuis quand l'hybridation se produit dans les populations de chats forestiers, ni à quelle fréquence (Daniels et al. 1998 ; Randi et al. 2001). En effet, comme il n'existe aucune population de chats forestiers qui serait restée isolée des chats domestiques et pourrait ainsi servir de témoin, les caractéristiques du Chat forestier avant l'introduction de chats domestiques en Europe sont donc inconnues (French et al. 1988). Comme le soulignent Daniels et al. (1998) et Randi et al. (2001), il n'existe donc pas, pour le Chat forestier, de population de référence, que ce soit d'un point de vue génétique ou morphologique.

Selon Balharry & Daniels (1998), le spécimen type décrit par Schreber en 1777 est probablement peu représentatif de l'ancêtre originel du Chat forestier, puisque déjà issu de centaines d'années de sympatrie avec le chat domestique. C'est cependant sur la base de ce spécimen type qu'ont été, notamment, constituées toutes les collections naturalisées de chats forestiers exposées dans les musées écossais, en rejetant, ou reléguant systématiquement au rang d'hybrides, tous les individus dont les caractéristiques s'en éloignaient (Balharry & Daniels 1998). Le résultat est une collection de chats se ressemblant remarquablement, et

donnant l'impression de l'existence d'une population distincte qui pourrait être identifiée sur la base de critères morphologiques, comme le pelage. Cette façon de procéder n'a donc pas tenu compte de la variabilité du pelage des chats forestiers mise en évidence par plusieurs auteurs (Dötterer & Bernhart 1996 ; Daniels et al. 1998). J'ai pu constater cette variabilité par moi-même en comparant, d'ailleurs, les photographies de chats génétiquement identifiés comme forestiers récoltés en France, ou capturés sur le terrain d'étude des Ardennes (Figure 6-2).

De plus, les chats domestiques et forestiers se sont tellement croisés que, dans de nombreux cas, il est virtuellement impossible de distinguer les deux sur la base de critères morphologiques (Driscoll et al. 2007). En effet, les critères génétiques et morphologiques de différenciation sont corrélés lorsque les deux groupes sont géographiquement bien isolés, comme c'est le cas dans le nord de l'Ecosse. Une diagnose fiable est en revanche beaucoup plus difficile lorsqu'ils sont présents au même endroit, du fait des hybrides fertiles (Beaumont et al. 2001). Les hybrides eux-mêmes ne semblent pas différenciables sur la base de critères morphologiques ou de coloration de pelage (French et al. 1988 ; Reig et al. 2001) et il n'existe pas de « kit de terrain » permettant rapidement de les identifier sur la base de leur ADN (Daniels & Corbett 2003).

Comme le soulignent Balharry & Daniels (1998), il faut reconsidérer la validité de l'utilisation du « spécimen type », décrit par Schreber, comme base fondamentale de la définition actuelle des populations de chats forestiers à conserver. D'ailleurs, Yamaguchi et al. (2004b) insistent sur la nécessité de définir scientifiquement et du point de vue de la conservation, ce qu'est un Chat forestier. Au final, les problèmes posés par la conservation du Chat forestier relancent donc le débat sur la vision traditionnelle de l'espèce « reproductivement isolée » comme unité de conservation. O'Brien & Mayr (1991) confirment la nécessité d'une différenciation à ce niveau et indiquent que, pour des besoins de conservation, une sous-espèce peut être reconnue comme ayant une aire de distribution unique, un habitat unique et une histoire naturelle unique.

Selon Balharry et al. (1997), deux solutions alternatives sont alors envisageables pour contrer le problème de la difficulté rencontrée pour définir quel Chat forestier conserver : définir ce qui n'est pas un chat domestique ou définir le chat forestier par rapport à son habitat.

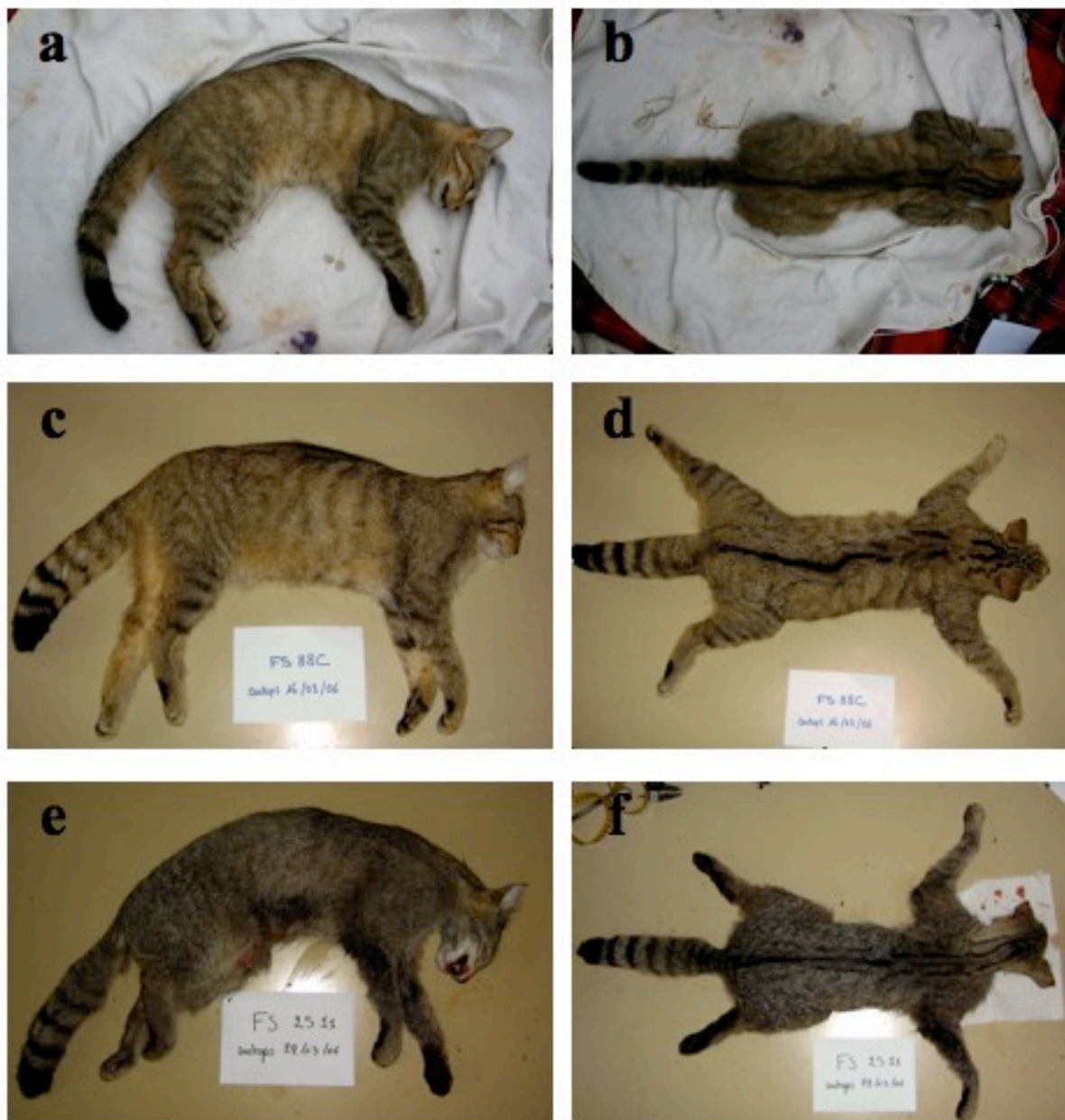


Figure 6-2 : Photographies de trois chats forestiers femelles (mois de juin).

Noter les différences de teinte des pelages (ocre à gris), les rayures plus ou moins marquées, la queue plus ou moins épaisse et courte. a et b : chat capturé et suivi par radio pistage dans les Ardennes ; c et d (Vosges), e et f (Doubs) : chats collectés par l'ONCFS (collision).

6.2.2 Quel type d'habitat protéger ? Quel type de zones protéger ?

La conversion des habitats naturels en habitats utiles pour l'homme, incluant le développement urbain, l'agriculture, l'industrie, et l'exploitation forestière, réduit très nettement les habitats naturels intacts et fragmentent ceux qui restent (Saunders et al. 1991). Ceci constitue une menace majeure pour les carnivores, qui sont d'autant plus sensibles à ces changements que les effectifs de leurs populations sont réduits (Noss et al. 1996 ; Gittleman et al. 2001b ; Crooks 2002 ; McKinney 2002 ; Miller & Hobbs 2002 ; Riley et al. 2003). Dans le cas particulier de l'hybridation, les individus appartenant à de petites populations isolées entre elles mais en contact avec les individus d'autres taxa, sont plus susceptibles que les autres de s'hybrider compte tenu de la difficulté qu'ils ont à trouver un partenaire de reproduction du même taxa (Rhymer & Simberloff 1996).

Dans le cas du Chat forestier, la fragmentation du paysage accentue l'isolement de ses populations tout en accroissant les probabilités de rencontre avec des chats domestiques (Crooks 2002). Au contraire, à mesure que l'on s'éloigne des aires urbanisées, l'abondance de chats domestiques tend à diminuer. De nombreux auteurs estiment que le Chat forestier est actuellement toujours menacé par la destruction de son habitat (e.g. Hubbard et al. 1992 ; Lozano et al. 2007) et Stahl & Artois (1994) se demandent si la perte de son habitat ne constitue pas une plus grande menace pour le Chat forestier que l'hybridation. Nos résultats confirment la dépendance du Chat forestier à la présence de forêts, notamment de feuillus et confirment donc les hypothèses de ces auteurs selon lesquelles la destruction et la fragmentation des forêts sont susceptibles d'empêcher la reconstruction ou le simple maintien des populations de chats forestiers. De plus, l'isolement géographique provoqué par la fragmentation des habitats et la destruction des corridors écologiques contribuent à la différenciation génétique des populations de chats forestiers (Pierpaoli et al. 2003 ; Oliveira et al. 2007). C'est ainsi qu'une population de chats forestiers est isolée au nord de l'Allemagne (régions de Harz et Solling), tandis qu'une autre est connectée aux populations de l'est de la France, du Luxembourg et de la Belgique (voir Hille et al. 2000 ; Pierpaoli et al. 2003 ; Haltenorth 1957).

L'une des étapes importantes pour le maintien des populations de chats forestiers serait d'encourager son actuelle expansion en préservant et/ou en aménageant les habitats naturels, notamment en ce qui concerne la restauration des corridors aidant à la dispersion et au

déplacement (Pierpaioli et al. 2003 ; Randi 2003). La restauration des habitats naturels, vivement recommandée par Dobson et al. (1997) constituerait probablement la stratégie la plus efficace pour faire diminuer le taux d'hybridation des populations natives de carnivores en leur permettant de s'accroître et en réduisant les appariements hétérospécifiques (Wayne & Brown 2001). Dans cette perspective de protection des habitats, Stahl & Artois (1994) suggèrent de s'intéresser en priorité aux zones : 1) dans lesquelles les populations de chats forestiers ont souffert d'un fort déclin au cours des dernières décennies ; 2) de récente colonisation par le chat forestier; 3) où ses populations sont petites et isolées ; 4) où la densité humaine a augmenté avec une augmentation concomitante de celle des chats domestiques ; 5) où l'habitat est transformé (agriculture intensive, plantation de forêt).

Daniels et al. (1998, 2001) proposent, quant à eux, de protéger les régions dans lesquelles les chats forestiers divergent le plus des chats domestiques, d'un point de vue écologique, morphologique et génétique. Si l'hybridation et les campagnes de destruction sont minimisées dans ces zones, les chats forestiers resteront ou continueront à s'adapter à l'environnement tout en ayant moins de contacts avec les chats domestiques (Hubbard et al. 1992 ; Daniels et al. 2001 ; Daniels & Corbett 2003). Bien qu'elle soit proposée par de nombreux auteurs (e.g. Pierpaoli et al. 2003 ; Kitchener et al. 2005 ; Oliveira et al. 2007), cette approche par région semble cependant inappropriée à la conservation du Chat forestier en France. En effet, elle ne prend en compte que l'hybridation entre chats forestiers et chats domestiques, sans tenir compte du rôle potentiel des hybrides, pourtant responsables d'introgression. Nos données montrent, au contraire, que les hybrides devraient être pris en compte dans les programmes de conservation car ils sont très proches des chats forestiers, tout en assurant, en quelque sorte, la liaison avec les populations de chats domestiques.

Les propositions de conservation des habitats ou de conservation par zones vont systématiquement de paire avec celles d'autres moyens à mettre en œuvre. Daniels & Corbett (2003) ainsi que Lecis et al. (2006) proposent ainsi d'interdire ou de stériliser les chats domestiques aux alentours des zones dans lesquelles l'accent serait mis sur la conservation de populations de chats forestiers les plus proches possibles du type souhaité.

6.2.3 Limiter ou stériliser les populations de chats domestiques ?

Les résultats de la présente étude suggèrent que, au moins dans le contexte français, bien que les chats domestiques aient l'occasion de rencontrer des chats forestiers et des hybrides, en exploitant le même type de ressources alimentaires qu'eux, ou à l'occasion d'excursions hors de leurs domaines vitaux, notamment pour aller d'une ferme à l'autre, leur rôle actuel dans l'hybridation doit être ponctuel. Toutefois, la densité croissante de chats domestiques, qui plus est dans des endroits de plus en plus isolés, pourrait accroître leur rôle dans le processus d'hybridation. Il y a 20 ans, la population de chats domestiques en France était estimée à 8 millions d'individus (Bradshaw 1992). En 2006, une enquête FACCO-SOFRES évaluait ses effectifs à 10 millions d'individus. À ces millions d'individus, s'ajoutent les chats harets dont le nombre est difficile à estimer et, par conséquent, dont le rôle dans l'hybridation est également difficile à évaluer.

Certains auteurs suggèrent donc la limitation et le contrôle des populations de chats domestiques (e.g. Pierpaoli et al. 2003 ; Yamaguchi et al. 2004a ; Lecis et al. 2006). La mise en place de ce type de programmes d'éradication est cependant risquée pour le Chat forestier, étant donnée la ressemblance entre chats harets, chats forestiers et hybrides (Hubbard et al. 1992). Par conséquent, la mise en place de programmes d'éradication des chats domestiques semble être davantage préjudiciable que bénéfique pour le Chat forestier, compte tenu du risque de confusion.

Kitchener et al. (2005) et Oliveira et al. (2007) recommandent la stérilisation des chats errants. Cependant, Natoli et al. (2006) estiment qu'elle constitue une perte de temps, d'argent et d'énergie, s'il n'y a pas, en amont, de campagnes de sensibilisation des propriétaires au contrôle de la reproduction de leurs chats. Daniels et al. (2001) insistent sur la nécessité de responsabiliser les propriétaires de chats domestiques dans les zones de présence du Chat forestier. Hubbard et al. (1992) insistent également sur l'importance des programmes éducatifs, afin de prévenir l'entrée des chats domestiques dans l'habitat des chats forestiers. Le développement de campagnes de sensibilisation sur la spécificité du Chat forestier est également à considérer. En effet, en discutant de mon travail avec diverses personnes, j'ai pu me rendre compte combien ce petit carnivore est mal connu. La plupart des gens pense qu'il s'agit d'un chat domestique retourné à l'état sauvage.

6.2.4 Réintroduire des chats forestiers ?

Dans le cas où une population parentale menacée ne s'est pas encore transformée en une nuée d'hybrides et contient encore un nombre relativement élevé d'individus issus des populations parentales, elle peut être sauvée en mettant en place des programmes d'élevage et de réintroduction (Allendorf et al. 2001). Ainsi, l'hybridation avec le chien errant étant identifiée comme une importante menace qui pèse sur les populations de Loup en Europe, un programme d'élevage en captivité a été établi dans le but de maintenir 90% de la variabilité génétique des loups pour les 200 prochaines années (Boitani 1992).

French et al. (1988) proposent de réintroduire des chats forestiers là où il n'y en a plus. La mise en place de programmes de réintroduction de chats forestiers, ou de renforcement de leurs populations, pourrait aider à soutenir les mécanismes de recolonisation déjà en marche, mais également à éviter l'extinction de populations isolées (Randi 2003). Plusieurs projets ont été menés en Europe et notamment en Suisse (Hartmann 2005), en Allemagne (Eckert & Hartl 2005 ; Böhle & Kleisinger 2005) et en Espagne (Ruiz-Olmo & Mino 1993 ; Such et al. 2005). L'expérience menée en Allemagne a été un succès (Breitenmoser & Breitenmoser-Würsten 2002) mais, globalement, pour le moment, les conséquences de ces réintroductions sur la dynamique des populations de chats forestiers, et sur celle de l'hybridation, restent difficiles à mesurer.

Stahl & Artois (1994) insistent d'ailleurs sur l'intérêt de prendre des précautions avant de mettre en place des programmes de réintroduction. En effet, de manière générale, il semblerait, même en tenant compte des recommandations de l'IUCN (1995) concernant les réintroductions, qu'il soit difficile de trouver une corrélation entre la prise en compte de ces recommandations et la réussite d'un projet. Comme le disent Breitenmoser & Breitenmoser-Würsten (2002) : « Ceci souligne très clairement l'aspect stochastique de la démographie d'une espèce animale et l'importance des conflits avec l'homme dans l'évolution de tels programmes ».

Il faut également souligner que la réintroduction d'une espèce ne va pas sans sa protection légale (Breitenmoser & Breitenmoser-Würsten 2002) et que celle du Chat forestier devrait être renforcée (Randi et al. 2001). En effet, bien que légalement protégé, le Chat forestier est toujours directement persécuté par la chasse et le piégeage (Virgós & Travaini

2005 ; Lozano et al. 2007). À titre d'exemple, j'ai retrouvé des plombs dans le corps de certains chats forestiers autopsiés et une femelle de chat forestier, suivie dans les Ardennes, a été retrouvée prise dans un collet (Figure 6-3).



Figure 6-3 : Photographie de la blessure provoquée par un collet sur une des femelles chats forestiers suivies par radio pistage au cours de cette étude.

Enfin, les programmes de réintroduction doivent être fondés sur des connaissances approfondies de l'autécologie des espèces. En effet, ce type de programme n'est efficace que si les besoins écologiques de l'espèce réintroduite, ou des populations locales de cette espèce, sont bien identifiés (Hirzel et al. 2004). Comme le recommandent Schadt et al. (2002), il est nécessaire de mener des analyses de viabilité des populations (e.g. Lindenmayer & Lacy 2002) afin de décider si les aires ciblées pour la réintroduction sont suffisamment grandes pour accueillir des populations de chats, et dans quelle mesure la viabilité de ces populations peut être influencée par les facteurs locaux, comme la présence de fermes et de villages (menace de l'intégrité génétique) ou de facteurs de mortalité. En fait, prédire les habitats favorables à une espèce constituent la base même des programmes de réintroduction, comme le montre l'exemple des programmes concernant le Loup (Mladenoff et al. 1995) ou le Lynx (Schadt et al. 2002). Notre étude a apporté quelques informations à ce sujet. Toutefois, d'autres recherches seront nécessaires, notamment à l'échelle locale, pour approfondir encore notre connaissance sur l'écologie et le comportement des chats forestiers et des hybrides.

6.2.5 Protéger les populations hybridées ?

Il est possible que l'introgression à l'oeuvre dans les populations de chats forestiers soit un phénomène mineur dans le temps et dans l'espace et que des barrières comportementales puissent inhiber les accouplements hétérospécifiques dans certaines régions à certaines périodes. Il apparaît ainsi que l'introgression de gènes domestiques dans les populations de chats forestiers ait été épisodique et certainement moins fréquente récemment que dans le passé (Beaumont et al. 2001). En Italie, par exemple, il semblerait que le Chat forestier et le Chat domestique se distinguent génétiquement, soient reproductivement isolés, et que l'introgression de gènes domestiques chez les chats forestiers soit limitée et localisée géographiquement (Randi 2003). De même, French et al. (1988) supposent qu'il existe actuellement une tendance à la diminution de l'hybridation dans des populations reconstituées.

Cependant, d'après Allendorf et al. (2001), une fois que l'hybridation a commencé, elle est difficile à enrayer, surtout si les hybrides sont fertiles et qu'ils se reproduisent entre eux ou avec les populations parentales. Dans ce cas, une nuée d'hybrides peut se former et ce, même si une pression de sélection s'exerce plus fortement sur les hybrides que sur les populations parentales. Ainsi, tous les descendants de tous les accouplements deviendront des hybrides et les générations se succédant, le nombre d'hybrides augmentera progressivement. Dans une telle situation, la seule solution de conservation envisageable est la protection des hybrides eux-mêmes. Une réflexion doit donc être menée sur la place et le rôle des hybrides dans les populations de chats forestiers. En effet, si les hybrides ressemblent à des chats forestiers et se comportent comme des chats forestiers, on est en droit de se demander s'ils constituent réellement un risque pour le Chat forestier. La conception que nous avons des deux groupes est peut-être trop académique, compte tenu de leurs ressemblances et de leur coexistence. L'hybridation potentielle des populations de chats forestiers apparaît effectivement moins importante si l'on considère que le Chat forestier appartient à une espèce polytypique, que si l'on considère qu'il s'agit d'une espèce à part, distincte du Chat domestique (Nowell & Jackson 1996c).

Nos données sur la concordance dans les ressources exploitées et pour les patrons spatio-temporels d'utilisation de l'espace indiquent également une compétition potentielle entre hybrides et chats forestiers. Une compétition de ce type a été mise en évidence entre chiens féroces et renards en Australie (Mitchell & Banks 2005). Cependant, en considérant que

les chats forestiers et les hybrides appartiennent, du fait de leurs similitudes écologiques et éthologiques, à une seule et même population, la compétition potentielle existe, mais simplement entre individus.

Il est également légitime de penser que les hybrides, puisqu'ils ressemblent aux chats forestiers et se comportent comme eux, contribuent à l'expansion et au maintien des populations de Chat forestier. De part leur position intermédiaire, ils pourraient, de plus, constituer des barrières à l'hybridation entre les chats forestiers et les chats domestiques : les accouplements hétérospécifiques se feraient plutôt entre hybrides et chats domestiques ou entre hybrides et chats forestiers. Cependant, cette barrière n'empêcherait pas le flux de gène entre les populations domestiques et hybrides. En effet, l'introgression de gènes domestiques dans les populations hybrides peut tout de même entraîner indirectement l'introgression de gènes domestiques dans les populations de chats forestiers, par le biais des accouplements hybrides/forestiers. Dès lors on peut imaginer un glissement progressif de l'éco-phénotype forestier vers un éco-phénotype plus flexible et donc, à long terme, la perte du maillon « chat forestier » dans l'écosystème agro-forestier. Néanmoins, même dans cette situation la gestion des hybrides est clairement impossible étant donné que, dans la plupart des cas, les hybrides ressemblent à des chats forestiers (Kitchener et al. 2005) et qu'il n'existe aucun critère exclusif permettant de faire un « test » définitif pour établir si un animal est « pur » par rapport à sa forme domestique (Daniels & Corbett 2003).

La présente étude, en montrant que les hybrides sont plus flexibles que les chats forestiers du point de vue de leurs besoins écologiques, du type de ressources exploitées ou encore de la capacité à s'approcher des lieux habités, pose la question de l'origine de cette apparente flexibilité. Pourrait-elle, comme le supposent Anderson (1948) et Dowling & Secor (1997), être due à une nouvelle combinaison de gènes résultant de l'hybridation et de l'introgression ?

CHAPITRE 7

CONCLUSION

CHAPITRE 7 : Conclusion

Le Chat forestier vit depuis longtemps en sympatrie avec le Chat domestique, avec lequel il peut s'hybrider pour produire des hybrides fertiles qui sont responsables d'introgression (chapitre 1). Nous avons vu que cette situation pose un problème du point de vue du statut taxonomique du Chat forestier et, par conséquent, pour sa conservation (chapitre 6). Cependant, la conclusion de Randi (2003) selon laquelle le Chat forestier n'existerait plus est à nuancer. Il existe toujours, mais probablement sous une forme différente de celle de ses ancêtres (Daniels & Corbett 2003). Ce n'est pas parce que son type est difficile à déterminer, car probablement en évolution, que le Chat forestier ne doit pas être protégé. Protéger les animaux par « type » s'avère en effet illogique et surtout impraticable (Daniels & Corbett 2003). Les mesures de conservation devraient donc se concentrer sur la valeur « fonctionnelle » du Chat forestier dans les habitats qu'il occupe, plutôt que sur sa définition précise et sa pureté génétique.

À ce titre, la conservation du Chat forestier apparaît d'un intérêt crucial du point de vue de la biodiversité. La diversité biologique étant définie comme « la somme totale de toutes les choses vivantes – l'immense richesse et variation du monde vivant » (Orians & Groom 2006), la biodiversité peut être perçue à différents niveaux, tous légitimes, selon la discipline scientifique à laquelle on appartient. Il peut en effet s'agir de la diversité génétique d'une espèce, ou bien encore de la diversité des espèces dans un écosystème par exemple (Redford & Richter 1999). De plus, au delà du contexte scientifique, le Chat forestier a une image culturelle et historique forte à préserver (Balharry et al. 1997). En effet, comme le soulignent Scott et al. (1989) : « We humans have an ethical responsibility to assist the recovery of species we have driven to the brink of extinction ».

Quoi qu'il en soit, le cas du Chat forestier montre donc qu'une nouvelle approche est nécessaire pour définir les espèces de mammifères confrontés à l'introgression avec leur forme domestique et aux modifications rapides de leur environnement (Daniels & Corbett 2003). À ce titre, comme le souligne Boitani (1984), il faut rappeler qu'une des premières priorités de la biologie de la conservation est « (...) to maintain the potentialities for evolutionary processes rather than to freeze the contemporary picture of the biological world ». Tous les facteurs influençant la répartition des espèces et, par conséquent l'hybridation, doivent, dans la mesure

du possible, être étudiés à l'échelle de l'aire de répartition, mais également à une échelle plus fine : celle du domaine vital. La présente étude apporte des informations dans ce sens, pour ce qui est de la situation du Chat forestier en France.

La collecte de chats forestiers et d'hybrides a montré que ces deux types de chats sont répartis de façon similaire dans l'aire de répartition française du Chat forestier (chapitre 2). L'analyse des lieux de collecte de chats forestiers montre qu'ils se trouvent dans des communes caractérisées, d'une part, par la présence de couvert forestier (notamment feuillu) et, d'autre part, par une relativement faible emprise anthropique. Cependant, la présence d'hybrides n'est associée ni à une sélection, ni à un évitement particulier pour ce qui est des variables de description du paysage retenues. Ces résultats suggèrent des exigences écologiques plus prononcées pour le Chat forestier que pour les hybrides.

Notre analyse des contenus stomacaux de ces chats collectés en France et typés génétiquement, confirme cette tendance (chapitre 3). En effet, le régime alimentaire des hybrides est très proche de celui des chats forestiers, tout en recouvrant partiellement celui des chats domestiques. Les hybrides, comme les chats forestiers et les chats domestiques, consomment en majorité des petits rongeurs. Cependant, alors que les aliments consommés par les chats forestiers proviennent presque exclusivement d'une prédation en milieu naturel, une partie non négligeable du régime alimentaire des hybrides est d'origine anthropique. De plus, les petits rongeurs, non commensaux à l'Homme, consommés par les hybrides, les chats forestiers et les chats domestiques, proviennent pour moitié du milieu ouvert et pour moitié du milieu forestier. Les trois types de chats pourraient donc être en compétition pour ce type de ressource. Enfin, la consommation de rongeurs commensaux à l'Homme et/ou de nourriture d'origine anthropique par les chats forestiers et les hybrides, indique que ces derniers peuvent parfois s'approcher des habitations, ce que nous avons confirmé en suivant des chats par radiopistage dans les Ardennes pendant 19 mois (chapitre 4).

Les chats forestiers, les hybrides et les chats domestiques suivis ont effectivement été parfois localisés à proximité des fermes et villages, pour ce qui est des deux premiers types, à distance de ces fermes et villages dont ils sont originaires, pour ce qui est du dernier type (chapitre 4). Ces excursions ponctuelles semblent les plus à même d'expliquer la relativement forte proportion d'hybrides trouvée, aussi bien sur le terrain d'étude des Ardennes que sur la France (O'Brien et al. soumis). En effet, la concordance entre patron spatio-temporel d'utilisation de l'espace s'est avérée être faible entre les individus suivis, bien qu'elle soit

quand même un peu plus élevée entre les hybrides et les deux autres types de chats, qu'entre les chats forestiers et les chats domestiques. Ce résultat confirme, une fois de plus, le caractère intermédiaire des hybrides. Là encore, s'ils sont intermédiaires, ils sont cependant plus proches du Chat forestier que des chats domestiques, notamment pour ce qui est de la superficie de leur domaine vital et des facteurs susceptibles de la faire varier. Cette similitude entre chats forestiers et hybrides apparaît également dans notre analyse de la composition des domaines vitaux (chapitre 5). Les patrons de sélection de l'habitat ne diffèrent pas entre chats forestiers et hybrides, tandis que les chats domestiques, eux, sélectionnent nettement les lieux habités (village et fermes) dans leurs domaines vitaux.

Les apports de notre étude peuvent être pris en compte lors de la mise en place de mesures de conservation (chapitre 6). De telles mesures doivent être envisagées à l'échelle de la population, comme le recommandent Kitchener et al. (2005). Notre étude indique qu'elles devraient également tenir compte du rôle des hybrides, et moins se focaliser sur celui des chats domestiques. La conservation des hybrides pourrait, pour les chats forestiers, être une solution incontournable en plus d'autres moyens de conservation (Allendorf et al. 2001). En effet, il ne semble pas exister de barrières éco-éthologiques aux accouplements entre chats forestiers, chats domestiques et leurs hybrides. On retrouve, pour ainsi dire, le concept de cline ou de gradient, du chat domestique au chat forestier, mis en évidence pour les caractéristiques anatomiques par French et al. (1988), Daniels et al. (1998) et Reig et al. (2001), c'est-à-dire un gradient de chats vivant à l'état sauvage.

Du fait de l'existence de ce gradient, la réduction des populations de chats domestiques ou d'hybrides au travers de campagnes d'élimination serait préjudiciable au Chat forestier et ce, même en restreignant cette gestion à des zones particulières. En effet, comme on l'a vu, le Chat forestier est parfois difficile à identifier et, de plus, il occupe des milieux variés et peut approcher les fermes et les villages. Au contraire, la réintroduction de chats forestiers « purs » pourrait être envisagée, en l'associant à des campagnes publiques d'information sur la spécificité du Chat forestier, l'intérêt de sa conservation et l'importance de faire stériliser les chats errants. De tels investissements seront vains si, en parallèle, le respect de la loi de protection du Chat forestier n'est pas renforcé sur le terrain.

La protection des habitats est, bien sûr, à privilégier, notamment pour empêcher la création d'obstacles aux déplacements des chats forestiers. La disparition de son habitat originel du fait de l'urbanisation, du développement des infrastructures de transport et de

l'intensification de l'agriculture, associée à la chasse et au piégeage, serait la principale menace qui pèse sur les populations de chats forestiers (Stahl & Artois 1994 ; McOrist & Kitchener 1994).

Si l'hybridation est considérée comme une menace pour le Chat forestier, beaucoup d'autres menaces ne sont pas identifiées, compte tenu du manque d'études menées sur l'écologie de l'espèce (Lozano et al. 2007). Il serait intéressant de travailler à l'échelle de l'aire de répartition globale du Chat forestier, au delà des barrières géopolitiques, pour définir quelle serait la méthode la plus adaptée pour préserver l'intégrité génétique ou biologique des chats forestiers (Rodrigues & Gaston 2002). En effet, les besoins du Chat forestier en France peuvent ne pas refléter exactement ses besoins sur l'ensemble de son aire de répartition. Boitani (2002) insiste, à propos du Loup, sur la nécessité d'approfondir les connaissances concernant sa biologie afin d'établir au mieux des programmes pour sa conservation. Les études menées sur les chats en captivité peuvent nous apporter des informations quant au sens de l'hybridation ou à l'existence d'une possible discrimination inter-type sur la base d'odeurs ou de vocalisations mais l'interprétation de ce type de données est difficile compte tenu du contexte de vie en captivité. Les études en milieu naturel sont donc à privilégier. Il faudrait notamment apporter une attention toute particulière aux zones qui ne sont pas encore trop affectées par l'hybridation (Pierpaoli et al. 2003) afin de comprendre ce qui les différencie des autres.

BIBLIOGRAPHIE
DES CHAPITRES 1, 6 ET 7

A

- Adams J.R. & Waits L.P. 2007. An efficient method for screening faecal DNA genotypes and detecting new individuals and hybrids in the red wolf (*Canis rufus*) experimental population area. *Conservation Genetics*, 8: 123-131.
- Adams J.R., Lucash C., Schutte L. & Waits L.P. 2007. Locating hybrid individuals in the red wolf (*Canis rufus*) experimental population area using a spatially targeted sampling strategy and faecal DNA genotyping. *Molecular Ecology*, 16: 1823-1834.
- Allendorf F.W., Leary R.F., Spruell P. & Wenburg J.K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 613-622.
- Andersen K.F. & Vulpus T. 1999. Urinary volatile constituents of the Lion, *Panthera leo*. *Chemical Senses*, 24: 179-189.
- Anderson E. 1948. Hybridization of the habitat. *Evolution*, 2: 1-9.
- Arnold M.-L. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 237-261.
- Arnold M.-L. & Hodges S.A. 1995. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 67-71.
- Arnold M.-L. 1997. *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford University Press. 215 p.
- Arnold M.-L. 2004. Natural hybridization and the evolution of domesticated, pest and disease organisms. *Molecular Ecology*, 13: 997-1007.
- Artois M., Duchêne M.J., Pericard J.M. & Xemar V. 2002. Le chat domestique errant ou haret (*Felis silvestris catus*, Linnaeus, 1758). In: *Encyclopédie des Carnivores de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris. 50 p.

B

- Baker M.C. & Baker A.E. 1990. Reproductive behavior of female buntings: isolating mechanisms in a hybridizing pair of species. *Evolution*, 44: 332-338.
- Balharay D., Daniels D. & Barratt E.M. 1997. Wildcats: can genetics help their conservation? In: *The role of genetics in conserving small population*. eds Tew T.E., Crawford T.J., Spencer J.W., Stevens D.P., Usher M.B. & Warren J. Peterborough, JNCC. pp. 102-111.
- Balharay D. & Daniels M.J. 1998. Wild living cats in Scotland. Scottish Natural Heritage Research, Survey and Monitoring Report, n° 23. 83 p.
- Barinali M., Deregnaucourt S., Gallego S., Galli L., Mucci N., Piombo R., Puigcerver M., Rimondi S., Rodríguez-Teijeiro J.D., Spanò S. & Randi E. 2005. Detecting hybridization

- in wild (*Coturnix c. coturnix*) and domesticated (*Coturnix c. japonica*) quail populations. *Biological Conservation*, 126: 445-455.
- Barton N.H. & Hewitt G.M. 1989. Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature*, 341: 497-503.
- Barton N.H. 2001. The role of hybridization in evolution. *Molecular Ecology*, 10: 551-568.
- Beaumont M., Barrat E.M., Gottelli D., Kitchener A.C., Daniels M.J., Pritchard J.K. & Bruford M.W. 2001. Genetic diversity and introgression in the Scottish wildcat. *Molecular Ecology*, 10: 319-336.
- Berthier P., Excoffier L. & Ruedi M. 2006. Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences*, 273: 3101-3109.
- Bettles C.M., Docker M.F., Dufour B. & Heath D.D. 2005. Hybridization dynamics between sympatric species of trout: loss of reproductive isolation. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 1220-1233.
- Bigelow R.S. 1965. Hybrid zones and reproductive isolation. *Evolution*, 19: 449-458.
- Biró Z., Szemethy L. & Heltai M. 2004. Home range sizes of wildcats (*Felis silvestris*) and feral domestic cats (*Felis silvestris f. catus*) in a hilly region of Hungary. *Mammalian Biology*, 69: 302-310.
- Biró Z., Lanszki J., Szemethy L., Helti M. & Randi E. 2005. Feeding habits of feral domestic cats (*Felis catus*), wild cats (*Felis silvestris*) and their hybrids: trophic niche overlap among cat groups in Hungary. *Journal of Zoology*, 266: 187-196.
- Blanco J.C., Reig S. & de la Cuesta L. 1992. Distribution, status and conservation problems of the wolf *Canis lupus* in Spain. *Biological conservation*, 60: 73-80.
- Blanco J.C., Cortés Y. & Virgós E. 2005. Wolf response to two kinds of barriers in an agricultural habitat in Spain. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 312-323.
- Boecklen W.J. & Howard D.J. 1997. Genetic analysis of hybrid zones: numbers of markers and power of resolution. *Ecology*, 78: 2611-2616.
- Böhle U.R. & Kleisinger H. 2005. 20 years of wildcat reintroduction in Bavaria: a validation by molecular techniques. In: Oral presentation in symposium of biology and conservation of the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*). Germany, January 21st-23rd 2005.
- Boitani L. 1984. Genetic considerations on wolf conservation in Italy. *Bolletino di Zoologia*, 51: 367-373.
- Boitani L. 1992. Wolf research and conservation in Italy. *Biological conservation*, 61: 125-132.

- Boitani L. 2002. Préface. In: *L'étude et la conservation des carnivores*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris. 167 p.
- Boitani L., Francisci F., Ciucci P. & Andreoli G. 1995. Population biology and ecology of feral dogs in central Italy. In: *The domestic dog: its evolution, behaviour and interactions with people*. ed Serpell J. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 217-245.
- Boucher J.J. & Diamond A.W. 2001. *The effects of climate change on migratory birds: an annotated bibliography*. Atlantic Cooperative Wildlife Ecology Research Network University of New Brunswick Fredericton, N.B. 71 p.
- Bradshaw J. 1992. *The behaviour of the domestic cat*. CABI Publishing, Wallingford. 240 p.
- Breitenmoser U. & Breitenmoser-Würsten C. 2002. Un bilan des réintroductions des carnivores en Europe. In: *L'étude et la conservation des carnivores*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris. pp. 17-19.
- Brickner I. 2002. The impact of the domestic dogs (*Canis familiaris*) on wildlife welfare and conservation: a literature review. With a situation summary from Israel. 31 p.
- Brickner I. 2003. The impact of the domestic cats (*Felis catus*) on wildlife welfare and conservation: a literature review. With a situation summary from Israel. 37 p.
- Bullini L. 1994. Origin and evolution of animal hybrid species. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 422-426.
- Burke J.M. & Arnold M.L. 2001. Genetics and the fitness of hybrids. *Annual Review of Genetics*, 33: 31-52.
- Butler J.R.A., du Toit J.T. & Bingham J. 2004. Free-ranging domestic dogs (*Canis familiaris*) as predators and prey in rural Zimbabwe: threats of competition and disease to large wild carnivores. *Biological Conservation*, 115: 369-378.
- Butlin R. 1987. Speciation by reinforcement. *Trends in Ecology and Evolution*, 2: 8-13.
- Butlin R.K. 1995. Reinforcement: an idea evolving. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 432-434.

C

- Calenge C., Dufour A.B. & Maillard D. 2005. K-select method: a new method to analyse habitat selection in radio-tracking study. *Ecological Modelling*, 186: 143-153.
- Capula M. 1993. Natural hybridization in *Podarcis sicula* and *P. wagleriana* (Reptilia: Lacertidae). *Biochemical Systematics*, 21: 373-380.

- Cardillo M., Purvis A., Sechrest W., Gittleman J.L., Bielby J. & Mace G.M. 2004. Human population density and extinction risk in the world's carnivores. *PLoS Biology*, 2: 909-914.
- Carr S.M., Ballinger S.W., Derr J.N., Blankenship L.H. & Bickham J.W. 1986. Mitochondrial DNA analysis of hybridization between sympatric white-tailed deer and mule deer in west Texas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 83: 9576-9580.
- Chapell M.A. 1978. Behavioral factors in the altitudinal zonation of chipmunks (*Eutamias*). *Ecology*, 59: 565-579.
- Christophe N. & Baudoin C. 1998. Olfactory preferences in two strains of wild mice, *Mus musculus musculus* and *Mus musculus domesticus*, and their hybrids. *Animal Behaviour*, 56: 365-369.
- Condé B. & Schauenberg P. 1969. Reproduction du chat forestier d'Europe (*Felis silvestris* Schreber) en captivité. *Revue Suisse de Zoologie*, 76: 183-210.
- Condé B. & Schauenberg P. 1971. Le poids du chat forestier d'Europe (*Felis silvestris* Schreber 1777). *Revue Suisse de Zoologie*, 78: 295-315.
- Condé B. & Schauenberg P. 1974. Reproduction du Chat forestier (*F. silvestris* Schr.) dans le nord-est de la France. *Revue Suisse de Zoologie*, 81: 45-52
- Corbett L.K. 1978. Current research on wildcats: why have they increased? *Scottish Wildlife*, 14: 17-21.
- Corbett L.K. 1979. Feeding ecology and social organization of wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*) in Scotland. PhD Thesis, University of Aberdeen. 295 p.
- Coyne J.A. & Orr H.A. 1989. Patterns of speciation in *Drosophila*. *Evolution*, 43: 362-381.
- Creel S., Spong G. & Creel N. 2001. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores. In: *Conservation Biology 5 - Carnivore Conservation*. eds Gittleman J.L., Funk S.M., Macdonald D. & Wayne R.K. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 35-60.
- Crooks K.R. 2002. Relative sensitivities of Mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation biology*, 16: 488-502.

D

- Daniels M.J., Balharry D., Hirst D., Kitchener A.C. & Aspinall R.J. 1998. Morphological and pelage characteristics of wild living cats in Scotland: implications for defining the "wildcat". *Journal of Zoology*, 44: 231-247.

- Daniels M.J., Beaumont M.A., Johnson P.J., Balharry D., Macdonald D.W. & Barratt E. 2001. Ecology and genetics of wild-living cats in the north-east of Scotland and the implications for the conservation of the wildcat. *Journal of Applied Ecology*, 38: 146-161.
- Daniels M.J. & Corbett L. K. 2003. Redefining introgressed protected mammals: when is a wildcat a wild cat and a dingo a wild dog? *Wildlife research*, 30: 213-218.
- Davison A., Birks J.D.S., Griffiths H.I., Kitchener A.C., Biggins D. & Butlin R.K. 1999. Hybridization and phylogenetic relationship between polecats and domestic ferrets in Britain. *Biological Conservation*, 87: 155-161.
- de Planhol X. 2004. *Le paysage animal. L'homme et la grande faune : une zoogéographie historique*. Librairie Arthème Fayard, Poitiers. 1127 p.
- Detwiler K.M., Burrell A.S. & Jolly C.J. 2005. Conservation implications of hybridization in African cercopithecine monkeys. *International Journal of Primatology*, 26: 661-684.
- Dobson P., Bradshaw A.D. & Baker A.J.M. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science*, 277: 515-521.
- Dötterer M. & Bernhart F. 1996. The occurrence of wildcats in the southern Swiss Jura Mountains. *Acta Theriologica*, 41: 205-209.
- Dowling T.E. & DeMarais B.D. 1993. Evolutionary significance of introgressive hybridization in cyprinid fishes. *Nature*, 362: 444-446.
- Dowling T.E. & Secor C.L. 1997. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 593-619.
- DRAFT 2006. *Florida panther recovery plan (Puma concolor coryi)*. Third revision. 196 p.
- Driscoll C.A., Menotti-Raymond M., Roca A., Hupe K., Johnson W.E., Gelfen E., Harley E.H., Delibes M., Pontier D., Kitchener A.C., Yamaguchi N., O'Brien S.J. & Macdonald D.W. 2007. The Near Eastern Origin of Cat Domestication. *Science*, 317: 519-523.
- Dudley J.P., Ginsberg J.R., Plumptre A.J., Hart J.A. & Campos L.C. 2002. Effects of war and civil strife on wildlife and wildlife habitat. *Conservation Biology*, 16: 319-329.
- Duellman W.E. & Trueb L. 1994. *Biology of Amphibians*. John Hopkins University Press. Chapitre 3, pp. 51-86.

E

- Echelle A.A. & Connor P.J. 1989. Rapid, geographically extensive genetic introgression after secondary contact between two Pupfish species (Cyprinodon, Cyprinodontidae). *Evolution*, 43: 717-727.

- Eckert I. & Hartl G.B. 2005. Conservation genetics of the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*) in Germany. In: Poster presentation in symposium of biology and conservation of the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*). January 21st-23rd 2005, Germany.
- Elledge A.E., Leung L.K., Allen L.R., Firestone K. & Wilton A.N. 2006. Assessing the taxonomic status of dingoes *Canis familiaris dingo* for conservation. *Mammal Review*, 36: 142-156.
- Essop M.F., Mda M., Flamand J. & Harley E.H. 1997. Mitochondrial DNA comparisons between African wild cat, European wild cat and the domestic cat. *South African Journal of Wildlife Research*, 27: 71-72.

F

- FACCO-SOFRES 2006. Résultats de l'enquête. <http://www.facco.fr/resultats.htm>.
- Fitzgerald B.M. 1988. Diet of domestic cats and their impact on prey populations. In: *The domestic cat: the biology of its behaviour*. eds Turner D.C. & Bateson P. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 123-145.
- French D.D., Corbett L.K. & Easterbee N. 1988. Morphological discriminant of Scottish wildcats (*Felis silvestris*), domestic cats (*Felis catus*) and their hybrids. *Journal of Zoology*, 214: 235-259.

G

- Garcia-Vazquez E., Moran P., Martinez J.L., Perez J., de Gaudemar B. & Beall E. 2001. Alternative mating strategies in Atlantic salmon and brown trout. *Journal of Heredity*, 92: 46-149.
- Gaston K.J. 2003. *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press, Oxford. 266 p.
- Gaubert P., Taylor P.J., Fernandes C.A., Bruford M.W. & Veron G. 2005. Patterns of cryptic hybridization revealed using an integrative approach: a case study on genetids (Carnivora, Viverridae, *Genetta* spp.) from the southern African subregion. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86: 11-33.
- Gerhardt H.C. 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25: 293-324.
- Girman D.J. & Wayne R.K. 1997. Genetic perspectives on wild dog conservation. In: *The African Wild Dog, Status Survey and Conservation Action Plan*. eds Woodroffe R., Ginsberg J. & Macdonald D. IUCN/SSC Canid Specialist Group. pp. 7-10.

- Gittleman J.L., Funk S.M., Macdonald D.W. & Wayne R.K. 2001a. *Conservation Biology 5 - Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. 690 p.
- Gittleman J.L., Funk S.M., Macdonald D.W. & Wayne R.K. 2001b. Why 'carnivore conservation'? In: *Conservation Biology 5 - Carnivore Conservation*. eds Gittleman J.L., Funk S.M., Macdonald D. & Wayne R.K. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 1-7.
- Good J.M., Demboski J.R., Nagorsen D.W. & Sullivan J. 2003. Phylogeography and introgressive hybridization: chipmunks (Genus *Tamias*) in the northern rocky mountains. *Evolution*, 57: 1900-1916.
- Goodman S.J., Barton N.H., Swanson G., Abernethy K. & Pemberton J.M. 1999. Introgression through rare hybridization: a genetic study of a hybrid zone between red and sika deer (Genus *Cervus*) in Argyll, Scotland. *Genetics Society of America*, 152: 355-371.
- Gottelli D., Sillero-Zubiri C., Applebaum G.D., Roy M.S., Girman D.J., Garcia-Moreno J., Ostranders E.A. & Wayne R.K. 1994. Molecular genetics of the most endangered canid: the Ethiopian wolf *Canis simensis*. *Molecular Ecology*, 3: 301-312.
- Grant B.R. & Grant P.R. 1993. Evolution of Darwin's finches caused by a rare climatic event. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B Biological-Sciences*, 251: 111-117.
- Grant P.R. & Grant B.R. 1992. Hybridization in bird species. *Science*, 256: 193-197.
- Grant P.R. & Grant B.R. 1997. Mating patterns of Darwin's finch hybrids determined by song and morphology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60: 317-343.
- Grosch K. 2003. Hybridization between two insectivorous bird species and the effect on prey-handling efficiency. *Evolutionary Ecology*, 17: 1-17.
- Gross L. 2005. Why not the best? How science failed the Florida panther? *PLoS Biology*, 3: 1-7.
- Gurevitch J. & Padilla D.K. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 470-474.

H

- Haltenorth T. 1957. Die Wildkatze. Die Neue Brehm-Bücherei 189. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt. 101 p.

- Hartmann M. 2005. Reproduction and behaviour of European wildcats in species-specific enclosures. In: Oral presentation in symposium of biology and conservation of the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*). January 21st-23rd 2005, Germany.
- Heltai M., Biró Z. & Szemethy L. 2006. The changes of distribution and population density of wildcats *Felis silvestris* Schreber, 1775 in Hungary between 1987-2001. Nature Conservation, 62: 37-42.
- Heth G. & Todrank J. 2000. Individual odour similarities across species parallel phylogenetic relationships in the *S. ehrenbergi* superspecies of mole-rats. Animal Behaviour, 60: 789-795.
- Hille A., Pelz O., Trinzen M., Schlegel M. & Peters G. 2000. Using micro-satellite markers for genetic individualization of European wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats. Bonner Zoologische Beiträge, 49: 165–176.
- Hirzel A.H., Hausser J., Chessel D. & Perrin N. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat suitability maps without absence data? Ecology, 83: 2027-2036.
- Hirzel A.H., Posse B., Oggier P.-A., Crettenand Y., Glenz C. & Arlettaz R. 2004. Ecological requirements of reintroduced species and the implications for release policy: the case of the bearded vulture. Journal of Applied Ecology, 41: 1103-1116.
- Hubbard A.L., McOrist S., Jones T.W., Boid R., Scott R. & Easterbee N. 1992. Is survival of European wildcats *Felis silvestris* in Britain threatened by interbreeding with domestic cats? Biological conservation, 61: 203-208.
- Hunt W.G. & Selander R.K. 1973. Bio-chemical genetics of hybridisation in European house mice. Heredity, 31: 11-33.
- Huxel G.R. 1999. Rapid displacement of native species by invasive species: effects of hybridization. Biological Conservation, 89: 143-152.

I

IUCN / SSC. 1995. <http://www.iucn.org/themes/ssc/publications/policy/reintf.htm>.

J

- Jackson P., Jackson A.F., Dallet R. & de Crem J. 1996. *Les félins - toutes les espèces du monde*. delachaux & niestlé, Lausanne. 272 p.
- Jaeger J.A.G., Bowman J., Brennan J., Fahring L., Bert D., Bouchard J., Charbonneau N., Frank K., Gruber B. & Tluk von Toschanowitz K. 2005. Predicting when animal

populations are at risk from roads: an interactive model of road avoidance behavior. *Ecological Modelling*, 185: 329-348.

K

Key K.H.L. 1968. The concept of stasipatric speciation. *Systematic Zoology*, 17: 14-22.

Kitchener A.C. 1991. *The natural history of the wild cats*. Cornell University Press, New York. 280 p.

Kitchener A.C. & Easterbee N. 1992. The taxonomic status of black wild felids in Scotland. *Journal of Zoology*, 227: 342-346.

Kitchener A.C., Yamaguchi N., Ward J.M. & Macdonald D.W. 2005. A diagnosis for the Scottish wildcat (*Felis silvestris*): a tool for conservation action for a critically-endangered felid. *Animal Conservation*, 8: 223-237.

Kohn M, Knauer F, Stoffella A, Schröder W & Pääbo S. 1995. Conservation genetics of the European brown bear: a study using excremental PCR of nuclear and mitochondrial sequences. *Molecular Ecology*, 4: 95-103.

L

Lecis R., Pierpaoli M., Biró Z.S., Szemethy L., Ragni B., Vercillo F. & Randi E. 2006. Bayesian analyses of admixture in wild and domestic cats (*Felis silvestris*) using linked microsatellite loci. *Molecular Ecology*, 15: 119-131.

Léger F., Stahl P., Ruetz S. & Wilhelm J.L. in press. Evolution récente et répartition actuelle du Chat sauvage d'Europe (*Felis silvestris silvestris*, Schreber, 1777) en France continentale. *Faune Sauvage*, 280.

Lehman N. & Wayne R.K. 1991. Analysis of Coyote mitochondrial DNA genotype frequencies: estimation of the effective number of alleles. *Genetics*, 128: 405-416.

Lehman N., Eisenhawer A., Hansen K., Mech L.D., Peterson R.O., Gogan P.J.P. & Wayne R.K. 1991. Introgression of coyote mitochondrial DNA into sympatric north American Gray wolf populations. *Evolution*, 45: 104-119.

Lewontin R.C. & Birch L.C. 1966. Hybridization as a source of variation for adaptation to new environment. *Evolution*, 20: 315-336.

Liberek M. 1999. Eco-éthologie du Chat sauvage *Felis s. silvestris*, Schreber 1777 dans le Jura vaudois (Suisse). Influence de la couverture neigeuse. PhD Thesis, Université de Neuchâtel. 258 p.

- 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 Turner D.C. & Bateson P. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 83-98.
- Liénard E. 2003. Contribution à l'étude des carnivores sauvages comme sentinelles de la fièvre hémorragique avec syndrome rénal. Veterinary Thesis, Nantes. 145 p.
- Lindenmayer D.B. & Lacy R.C. 2002. Small mammals, habitat patches and PVA models: a field test of model predictive ability. *Biological Conservation*, 103: 247-265.
- Lodé T. & Pagano A. 2000. Variations in call and morphology in male water frogs: taxonomic and evolutionary implications. *Life Sciences*, 323: 995-1001.
- Lodé T., Guiral G. & Peltier D. 2005. European mink-polecat hybridization events: hazards from natural process? *Journal of Heredity*, 96: 89-96.
- Lozano J., Virgós E., Malo A.F., Huertas D.L. & Casanovas J.G. 2003. Importance of scrub-pastureland mosaic for wild-living cats occurrence in a Mediterranean area: implications for the conservation of the wildcat (*Felis silvestris*). *Biodiversity and Conservation*, 12: 921-935.
- Lozano J., Moleón M. & Virgós E. 2006. Biogeographical patterns in the diet of the wildcat, *Felis silvestris* Schreber, in Eurasia: factors affecting the trophic diversity. *Journal of Biogeography*, 33: 1076-1085.
- Lozano J., Virgós E., Cabezas-Díaz S. & Mangas J.G. 2007. Increase of large game species in Mediterranean areas: Is the European wildcat (*Felis silvestris*) facing a new threat? *Biological Conservation*, 138: 321-329.

M

- Macdonald D.W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, 301: 379-389.
- Mallet J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 229-237.
- Malo A.F., Lozano J., Huertas D.L. & Virgós E. 2004. A change in the diet from rodents to rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Is the wildcat (*Felis silvestris*) a specialist predator? *Journal of Zoology*, 263: 401-407.
- Maran T. & Henttonen H. 1995. Why is the European mink (*Mustela lutreola*) disappearing? A review of the process and hypotheses. *Annual Journal of Zoology*, 32: 47-54.
- Marshall J.L., Arnold M.L. & Howard D.J. 2002. Reinforcement: the road not taken. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 558-563.
- Mayr E. 1996. What is a species, and what is not? *Philosophy of Science*, 63: 262-277.

- McKinney M.L. 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience*, 52: 883-890.
- McLaren B.E. & Peterson R.O. 1994. Wolves, moose, and tree rings on Isle Royale. *Science*, 266: 1555-1558.
- McOrist S. & Kitchener A.C. 1994. Current threats to the European wildcats, *Felis silvestris*, in Scotland. *Ambio*, 23: 243-245.
- Meldgaard T., Crivelli A.J., Jesensek D., Poizat G., Rubin J.F. & Berrebi P. 2007. Hybridization mechanisms between the endangered marble trout (*Salmo marmoratus*) and the brown trout (*Salmo trutta*) as revealed by in-stream experiments. *Biological Conservation*, 136: 602-611.
- Mendelssohn H. 1999. The wildcat in Israel. *Cat News*, 31: 21-22.
- Mercure A., Ralls K., Koepfl K.P. & Wayne R.K. 1993. Genetic subdivisions among small canids: mitochondrial DNA differentiation of Swift, Kit, and Arctic Foxes. *Evolution*, 47: 1313-1328.
- Milenković M., Habijan-Mokeš V. & Matić R. 2006. Cases of spontaneous interbreeding of wolf and domestic dog in the region of southeast Banat (Serbia). *Archives of Biological Sciences*, 58: 225-231.
- Miller J.R. & Hobbs R.J. 2002. Conservation where people live and work. *Conservation Biology*, 16: 330-337.
- Miller C.R., Adams J.R. & Waits L.P. 2003. Pedigree-based assignment tests for reversing coyote (*Canis latrans*) introgression into the wild red wolf (*Canis rufus*) population. *Molecular Ecology*, 12: 3287-3301.
- Mitchell B.D. & Banks P.B. 2005. Do wild dogs exclude foxes? Evidence for competition from dietary and spatial overlaps. *Austral Ecology*, 30: 581-591.
- Mladenoff D.J., Sickley T.A., Haight R.G. & Wydeven A.P. 1995. A regional landscape analysis and prediction of favorable grey wolf habitat in the Northern Great Lakes Region. *Conservation Biology*, 9: 279-294.
- Moleón M. & Gil-Sánchez J.M. 2003. Food habits of the wildcat (*Felis silvestris*) in a peculiar habitat: the Mediterranean high mountain. *Journal of Zoology*, 260: 17-22.
- Molsher R.L. 1999. The ecology of feral cats, *Felis catus*, in open forest in new south wales: interactions with food resources and foxes. PhD Thesis, University of Sidney. 257 p.
- Mooney H.A. & Cleland E.E. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98: 5446-5451.

Moore G.C. & Parker, G.R. 1992. Colonization by the Eastern coyote (*Canis latrans*). In: *Ecology and Management of the Eastern Coyote*. ed Boer A.H. Wildlife Research Unit, New Brunswick. pp. 23-38.

N

Natoli E., Maragliano L., Cariola G., Faini A., Bonanni R., Cafazzo S. & Fantini C. 2006. Management of feral domestic cats in the urban environment of Rome (Italy). *Preventive Veterinary Medicine*, 77: 180-185.

Norén K., Dalén L., Kvaløy K. & Angerbjörn A. 2005. Detection of farm fox and hybrid genotypes among wild arctic foxes in Scandinavia. *Conservation Genetics*, 6: 885-894.

Noss R.F., Quigley H.B., Hornocker M.G., Merrill T. & Paquet P.C. 1996. Conservation biology and carnivore conservation in the Rocky Mountains. *Conservation Biology*, 10: 949-963.

Nowell K. & Jackson P. 1996a. African wildcat, *Felis silvestris*, *lybica* group (Foster, 1770). In: *Wild cats: Status survey and conservation action plan*. eds Nowell K. & Jackson P. IUCN, Gland. pp. 32-35.

Nowell K. & Jackson P. 1996b. European wildcat, *Felis silvestris*, *silvestris* group (Schreber, 1775). In: *Wild cats: Status survey and conservation action plan*. eds Nowell K. & Jackson P. IUCN, Gland. pp. 110-113.

Nowell K. & Jackson P. 1996c. *Wild cats: Status survey and conservation action plan*. eds Nowell K. & Jackson P. IUCN, Gland. 383 p.

O

O'Brien S.J. & Mayr E. 1991. Bureaucratic mischief: recognizing endangered species and subspecies. *Science*, 251: 1187-1188.

O'Brien J., Devillard S., Vanthomme H., Say L., Léger F., Ruetten S. & Pontier D. Do non-hybrid European wildcats (*Felis silvestris silvestris*) persist in eastern France? *Soumis*.

Oliveira R., Godinho R., Randi E., Ferrand N. & Alves P.C. 2007. Molecular analysis of hybridisation between wild and domestic cats (*Felis silvestris*) in Portugal: implications for conservation. *Conservation Genetics*, 9: 1-11.

Orians G.H. & Groom M.J. 2006. Global biodiversity, patterns and processes. In: *Principles of conservation biology*. eds Groom M.J., Meffe G.K. & Carroll C.R. 3rd edition, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. pp. 27-62.

Orr M.R. & Smith T.B. 1998. Ecology and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 502-506.

Ostberg C.O., Slatton L. & Rodriguez R.J. 2004. Spatial partitioning and asymmetric hybridization among sympatric coastal steelhead (*Oncorhynchus mykiss irideus*), coastal cut-throat trout (*O. clarki clarki*) and interspecific crosses. *Molecular Ecology*, 13: 2773–2788.

P

Palomares F. & Delibes M. 1994. A note on the movements of a free-ranging male domestic cat in south-western Spain. *Hystrix*, 5: 119-123.

Parent G.H. 1974. Plaidoyer pour le Chat sylvestre ou dix excellentes raisons pour protéger cet animal méconnu en Belgique... et ailleurs. *Spécial enseignement. L'homme et la nature*, 10: 1-15.

Parent G.H. 1975. La migration récente à caractère invasionnel du chat sauvage, *Felis silvestris silvestris* Schreber, en Lorraine Belge. *Mammalia*, 39: 251-288.

Pascal M., Lorvelec O. & Vigne J.-D. 2006. *Invasions biologiques et extinctions : 11 000 ans d'histoire des vertébrés en France*. Belin-Quae, Paris. 350 p.

Paterson B.D. 1999. Contingency and determinism in mammalian biogeography: the role of history. *Journal of Mammalogy*, 80: 345-360.

Pearson S.F. & Manuwal D.A. 2000. Influence of niche overlap and territoriality on hybridization between hermit warblers and townsend's warblers. *The Auk*, 117: 175-183.

Peterson A.T. & Robins C.R. 2003. Using ecological-niche modelling to predict barred owl invasions with implications for spotted owl conservation. *Conservation Biology*, 17: 1161-1165.

Pfennig K.S. & Simovich M.A. 2002. Differential selection to avoid hybridization in two toad species. *Evolution*, 56: 1840-1848.

Pianka E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.

Pierpaoli M., Biró Z.S., Herrmann M., Hupe K., Fernandes M., Ragni B., Szemethy L. & Randi E. 2003. Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domestic cats in Hungary. *Molecular Ecology*, 12: 2585-2598.

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 story. *Behavioural Processes*, 37: 85-88.

Pontier D., Auger P., de la Parra R.B. & Sanchez E. 2000. The impact of behavioural plasticity at individual level on domestic cats population dynamics. *Ecological modelling*, 133: 117-124.

R

Račnik J., Skrbinšek T., Tozon N., Nemec A., Potočnik H., Kljun F., Kos I. & Bidovec A. 2004. Blood and urine values of free-living European wildcats in Slovenia. *European Journal of Wildlife Research*, 50: 44-47.

Ragni B. 1993. Status and conservation of the wildcat in Italy. In: *Council of Europe 1992: Seminar on the biology and conservation of the wildcat (Felis silvestris)*. Council of Europe, Strasbourg. pp. 40-41.

Ragni B. & Randi E. 1986. Multivariate analysis of craniometric characters in European wild cat, Domestic cat and African wild cat (genus *Felis*). *Zeitschrift fur Säugetierkunde*, 51: 243-251.

Ragni B. & Possenti M. 1996. Variability of coat-colour and marking system in *Felis silvestris*. *Italian Journal of Zoology*, 63: 285-292.

Randi E. 2003. Conservation genetics of carnivores in Italy. *Compte Rendus de Biologie*, 326: S54-S60.

Randi E. & Ragni B. 1991. Genetic variability and biochemical systematics of domestic and wild cat populations (*Felis silvestris*: Felidae). *Journal of Mammalogy*, 72: 79-88.

Randi E., Pierpaoli M., Beaumont M., Ragni B. & Sforzi A. 2001. Genetic identification of wild and domestic cats (*Felis silvestris*) and their hybrids using bayesian clustering methods. *Molecular Biology and Evolution*, 18: 1679-1693.

Randler C. 2002. Avian hybridization, mixed pairing and female choice. *Animal Behaviour*, 63: 103-119.

Redford K.H. & Richter B.D. 1999. Conservation of biodiversity in a world of use. *Conservation Biology*, 13: 1246-1256.

Reich D.R., Wayne R.K. & Goldstein D.B. 1999. Genetic evidence for a recent origin by hybridization of red wolves. *Molecular Ecology*, 8: 139-144.

Reig S., Daniels M.J. & Macdonald D.W. 2001. Craniometric differentiation within wild-living cats in Scotland using 3D morphometrics. *Journal of Zoology*, 253: 121-132.

Rhymer J.M. & Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 83-109.

- Rieseberg L.H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 359-389.
- Riley S.P.D., Sauvajot R.M., Fuller T.K., York E.C., Kamradt D.A., Bromley C. & Wayne R.K. 2003. Effects of urbanization and habitat fragmentation on bobcats and coyotes in Southern California. *Conservation Biology*, 17: 566-576.
- Rodriguez A.S.L. & Gaston K.J. 2002. Rarity and conservation planning across geopolitical units. *Conservation Biology*, 16: 674-682.
- Roelke M.E., Martenson J.S. & O'Brien S.J. 1993. The consequences of demographic reduction and genetic depletion in the endangered Florida panther. *Current Biology*, 3: 340-350.
- Rosenzweig M.L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology*, 62: 327-335.
- Ruiz-Olmo J. & Mino A. 1993. Reintroduction of wildcats in Catalonia (NE Spain). In: *Council of Europe 1992: Seminar on the biology and conservation of the wildcat (Felis silvestris)*. Council of Europe, Strasbourg. pp. 111-114.

S

- Sarmento P., Cruz J., Tarroso P. & Fonseca C. 2006. Space and habitat selection by female European wild cats (*Felis silvestris silvestris*). *Wildlife Biology in Practice*, 2: 79-89.
- Saunders D.A., Hobbs R.J. & Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5: 18-32.
- Say L., Devillard S., Natoli E. & Pontier D. 2002. The mating system of feral cats (*Felis catus* L.) in a sub-Antarctic environment. *Polar Biology*, 25: 838-842.
- Schadt S., Revilla E., Wiegand T., Knauer F., Kaczensky P., Breitenmoser P., Bufka L., Cervený J., Koubek P., Huber T., Stanisa C. & Trepl L. 2002. Assessing the suitability of central European landscapes for the reintroduction of Eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology*, 39: 189-203.
- Schauenberg P. 1969. L'identification du Chat forestier d'Europe *Felis s. silvestris* Schreber 1777 par mesure ostéométrique. *Revue Suisse de Zoologie*, 76: 433-441.
- Schauenberg P. 1977. Longueur de l'intestin du Chat forestier *Felis silvestris* Schreber. *Mammalia*, 41: 357-360.
- Schoener T.W. 1986. Resource partitioning. In: *Community Ecology: Pattern and Process*. eds Kikkawa J. & Anderson D.J. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 91-126.

- Schwartz M.K., Pilgrim K.L., McKelvey K.S., Lindquist E.L., Claar J.J., Loch S. & Ruggiero L.F. 2004. Hybridization between Canada lynx and bobcats: genetic results and management implications. *Conservation Genetics*, 5: 349-355.
- Scott J.M., Csuti B., Anderson H., Estes J.E. & Dahlberg K.A. 1989. Biodiversity. *Science*, 243: 589.
- Scribner K.T., Page K.S. & Bartron M.L. 2001. Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10: 293-323.
- Seehausen O. 2004. Hybridization and adaptative radiation. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 198-207.
- Shankaranayanan P. & Singh L. 1998. Mitochondrial DNA sequence divergence among big cats and their hybrids. *Current Science*, 75: 919-923.
- Sillero-Zubiri C. & Gottelli D. 1995. Spatial organization in the Ethiopian wolf *Canis simensis*: large packs and small stable home ranges. *Journal of the Zoology*, 237: 65-81.
- Stahl P. 1986. Le Chat forestier d'Europe (*Felis silvestris*, Schreber 1777). Exploitation des ressources et organisation spatiale. PhD Thesis, Université de Nancy I. 356 p.
- Stahl P., Léger F. & Artois M. 1984. Quelques observations sur la reproduction du chat forestier (*Felis silvestris*) en Lorraine. *Ciconia*, 8: 69-74.
- Stahl P., Artois M. & Aubert M.F.A. 1988. Organisation spatiale et déplacements des chats forestiers adultes (*Felis silvestris*, Schreber, 1777) en Lorraine. *Revue d'Ecologie (Terre & Vie)*, 43 : 113-132.
- Stahl P. & Léger F. 1992. Le chat sauvage (*Felis silvestris*, Schreber, 1777). In: *Encyclopédie des Carnivores de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris. 50 p.
- Stahl P. & Artois M. 1994. *Status and conservation of the wildcat (Felis silvestris) in Europe and around the Mediterranean rim*. Nature and Environment Series, N° 69. Council of Europe Press, Strasbourg. 78 p.
- Strecker U. 2006. Genetic differentiation and reproductive isolation in a *Cyprinodon* fish species flock from Laguna Chichancanab, Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39: 865-872.
- Such A., López-Martín J.M., Martínez D. & Pinyol C. 2005. Effect of different captive environments and release techniques of dispersion movements of releases captive-reared wildcats (*Felis silvestris*). In: Oral presentation in symposium of biology and

- conservation of the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*). January 21st-23rd 2005, Germany.
- Suminski P. 1962. Les caractères de la forme pure du chat sauvage *Felis silvestris* Schreber. Archives des Sciences, 15 : 277-297.
- Sunquist M. & Sunquist F. 2002. *Wild cats of the world*. The University of Chicago Press, Chicago. 452 p.
- Szemethy L. 1993. The actual status of the wildcat (*Felis silvestris*). In: *Council of Europe 1992: Seminar on the biology and conservation of the wildcat (Felis silvestris)*. Council of Europe, Strasbourg. pp 52.
- Szemethy L., Barcza Z., Lucas M. & Szerényi V. 1991. Preliminary results on home ranges of coexisting wild and feral domestic cat population in Hungary. In: *Proceedings of the XXth Congress of the International Union of Game Biologists*. eds Csányi S. & Ernhaft J. Gödöllő, Hungary. pp. 515.

T

- Taberlet P., Swenson J.E., Sandegren F. & Bjärvall A. 1995. Localization of a contact zone between two highly divergent mitochondrial DNA lineages of the brown bear *Ursus arctos* in Scandinavia. *Conservation Biology*, 9: 1255-1261.
- Turner, D.C. & Bateson, P. 1988. *The domestic cat: the biology of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge. 222 p.

U

- UNEP. 2006. *Migratory species and climate change. Impacts of a changing environment on wild animals*. ed Frisch H. UNEP/CMS, Bonn. 64 p.

V

- Verardi A., Lucchini V. & Randi E. 2006. Detecting introgressive hybridization between free-ranging domestic dogs and wild wolves (*Canis lupus*) by admixture linkage disequilibrium analysis. *Molecular Ecology*, 15: 2845-2855.
- Vigne J.-D., Guilaine J., Debue K., Haye L. & Gérard P. 2004. Early taming of the cat in Cyprus. *Science*, 304: 259.
- Vilà C. & Wayne R.K. 1999. Hybridization between wolves and dogs. *Conservation Biology*, 13: 195-198.
- Virgós E. & Travaini A. 2005. Relationship between small-game hunting and carnivore diversity in central Spain. *Biodiversity and Conservation*, 14: 3475-3486.

- Vörös J., Alcobendas M., Martínez-Solano I. & García-París M. 2005. Evolution of *Bombina bombina* and *Bombina variegata* (Anura : Discoglossidae) in the Carpathian basin: A history of repeated mt-DNA introgression across species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38: 705-718.

W

- Waits L.P., Talbot S.L., Ward R.H. & Shields G.F. 1998. Mitochondrial DNA phylogeography of the north American brown bear and implications for conservation. *Conservation Biology*, 12: 408-417.
- Wayne R.K. & Brown D.M. 2001. Hybridization and conservation of carnivores. In: *Conservation Biology 5 - Carnivore Conservation*. eds Gittleman J.L., Funk S.M., Macdonald D. & Wayne R.K. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 145-162.
- Wirtz P. 1999. Mother species-father species: unidirectional hybridization in animals with female choice. *Animal Behaviour*, 58: 1-12.
- Wittmer H.U. 2001. Home range size, movements, and habitat utilization of three male European wildcats (*Felis silvestris* Schreber, 1777) in Saarland and Rheinland-Pfalz (Germany). *Mammalian Biology*, 66: 365-370.
- Wolf D.E., Takebayashi N. & Rieseberg L.H. 2001. Predicting the risk of extinction through hybridization. *Conservation Biology*, 15: 1039-1053.
- Wooding S. & Ward R. 1997. Phylogeography and Pleistocene evolution in the North American black bear. *Molecular Biology and Evolution*, 14: 1096-1105.
- Woodruff D.S. 1973. Natural hybridization and hybrid zones. *Systematic Zoology*, 22: 213-218.

Y

- Yamaguchi N., Driscoll C.A., Kitchener A.C., Ward J.M. & Macdonald D.W. 2004a. Craniological differentiation between European wildcats (*Felis silvestris silvestris*), African wildcats (*Felis s. lybica*) and Asian wildcats (*Felis s. ornata*): implications for their evolution and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83: 47-63.
- Yamaguchi N., Kitchener A.C., Driscoll C.A., Ward J.M. & Macdonald D.W. 2004b. Craniological differentiation amongst wild-living cats in Britain and southern Africa: natural variation or the effects of hybridisation? *Animal Conservation*, 7: 339-351.

ANNEXES

ANNEXE 1 : STATUT LEGAL DU CHAT FORESTIER DANS LES PAYS EUROPEENS

Pays	Convention de Bern	CITES	Statut national
Albanie	1999	2003	
Algérie		1983	protégé depuis 1983
Autriche	1983	1982	protégé
Belgique	1990	1984	protégé
Bulgarie	1991	1991	chassable, piégeable et destruction des portées autorisée*
République Tchèque	1998	1993	protégé en république tchécoslovaque depuis 1976
Slovaquie	1997	1993	chassable en république slovaque
Egypte		1978	
France	1990	1978	protégé depuis 1976
Allemagne	1985	1976	protégé depuis 1990
Grèce	1983	1993	protégé depuis 1991
Hongrie	1990	1985	protégé depuis 1954
Israël		1980	
Italie	1982	1979	indirectement protégé
Lybie		2003	
Luxembourg	1982	1984	protégé
Maroc		1976	protégé depuis 1974
Pays-Bas	1980	1984	
Pologne	1996	1990	protégé depuis 1948
Portugal	1982	1981	protégé
Roumanie	1993	1994	chassable toute l'année*
Espagne	1986	1986	protégé depuis 1980
Suisse	1981	1975	protégé depuis 1962
Syrie		2003	
Tunisie		1975	
Turquie	1984	1996	protégé depuis 1976
Royaume Uni	1982	1976	protégé depuis 1988
Russie		1992	

(d'après Stahl & Artois 1994, mise à jour)

* sauf dans les parcs et réserves naturels.

CITES : Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction.

Convention de Bern : Convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe.

Le Chat forestier n'est pas listé par l'IUCN (International Union for the Conservation and Natural Resources).

ANNEXE 2 : DO NON-HYBRID EUROPEAN WILDCATS (FELIS SILVESTRIS SILVESTRIS) PERSIST IN EASTERN FRANCE?

John O'Brien, Sébastien Devillard, Hadrien Vanthomme, Ludovic Say, Francois Leger, Sandrine Ruelle, Dominique Pontier. (article soumis)

Do non-hybrid European Wildcats (*Felis silvestris silvestris*) persist in eastern France?

John O'Brien¹, Sébastien Devillard¹, Hadrien Vanthomme¹, Ludovic Say¹, Francois Leger²,
Sandrine Ruetten², Dominique Pontier^{1*}.

¹UMR-CNRS 5558 "Biométrie et Biologie Évolutive", Université Claude Bernard Lyon 1, 43 Bd
du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex, FRANCE.

²Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Montfort, 01330 Birieux, FRANCE.

*Corresponding author:

UMR-CNRS 5558 "Biométrie et Biologie Évolutive", Université Claude Bernard Lyon 1, 43 Bd du
11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex, FRANCE.

Phone: + (33) 4 72 43 13 37

Fax: + (33) 4 72 43 13 88

Email: dpontier@biomserv.univ-lyon1.fr

Keywords: Bayesian admixture analysis, Conservation genetics, European Wildcats, *Felis silvestris*,
Hybridization, Domestic cats

Running title: Hybridization in European wildcats

25

26 **Abstract**

27 Hybridization is a significant threat to the genetic integrity of endangered species. Here, we
28 investigate the presence in eastern France of free-living cats showing typical phenotype patterns and
29 genotypes distinct from those of domestic cats (*Felis s. catus*) that we refer to as “purebred”
30 European Wildcats (*F. s. silvestris*), and which may be worthy of legal protection. Among the 131
31 putative wildcat samples genotyped at 13 microsatellite loci, approximately 68% of putative wildcat
32 specimens were assigned as purebred European Wildcats both in an endemic region and a recently
33 colonised area. Our results may suggest that the fairly recent southward colonisation by wildcats
34 arose through the appropriation of new habitats, without extensive admixture with free-living
35 domestic cats.

36

Introduction

The identification of definable taxonomic units is fundamental to the legislation and implementation of effective conservation management. Typically, these units take the form of species or subspecies designations, evolutionary significant units (ESU's, Ryder 1986) or isolated populations. However, defining such units unambiguously continues to challenge conservation policy-makers, particularly in cases where threatened species hybridise with sympatric, colonising or invasive species. The species complex *Felis silvestris* is a typical example of such difficulties. Current consensus indicates that European Wildcats (*F. s. silvestris*), African Wildcats (*F. s. libyca*), Asian Wildcats (*F. s. ornata*) and domestic cats (*F. s. catus*, of North and East African origin) are recently diverged subspecies of a single polytypic species (Randi and Ragni 1991). Domestication of the African lineage (*F. s. libyca*) is reported to have begun between approximately 4,000 and 8,000 years ago (Randi and Ragni 1991) and although pelage characteristics of domestic cats have diversified into the multiple breeds now recognised, the basic morphology has remained remarkably consistent with that of their wild forbears (Randi *et al.* 2001). However, human-mediated dispersal of the domestic cat pan-globally has generated an increasing problem of hybridization of this subspecies with its' wild congeners. The offspring of hybrids of wild and domestic cats are fertile (Pierpaoli *et al.* 2003), facilitating continuing dilution of the wild genotype over progressive generations. Fragmentation of wildcat habitat, favouring the invasive domestic cat, is further exacerbating the threat of hybridization. In fact, hybridization has already been implicated in the extinction of localised populations of wildcats in central Europe (Suminski 1962) and the prevention of hybridization has been identified as the greatest priority for the persistence of the subspecies (Yamaguchi *et al.* 2004).

Wildcats are protected globally by the Convention on International Trade in Endangered Species (CITES Appendix II, UNEP-WCMC 2006) and in Europe by European Directive 92/43/EEC (EUROP 1992). However, only the Scottish Wildcat (*F. s. grampia*) is classified as Vulnerable by the World Conservation Union (IUCN), with all other wildcats classified as Least Concern (IUCN 2005). This inconsistency between the main conservation bodies on the status of wildcats in Europe highlights the confusion surrounding the subspecies and its' conservation requirements. Given the problem of hybridization with domestic cats, there is a growing need to identify genetically 'pure' individuals and populations of European Wildcat in order to protect the genetic integrity of this subspecies. The use of phenotypic traits such as pelage characteristics has proven unreliable for unequivocally identifying non-hybrid cats (Daniels *et al.* 1998; Hubbard *et al.* 1992; but see Kitchener *et al.* 2005). This is generally attributed to the recent divergence of the subspecies and the absence of domestication-induced morphological divergence (Randi *et al.* 2001). Studies in Europe have indicated varying degrees of hybridization between wild and domestic cats, indicating that risk of hybridization is not uniform throughout the continent or across habitat types (Lecis *et al.* 2006; Oliveira *et al.* 2005; Pierpaoli *et al.* 2003; Eckert, 2003; Randi *et al.* 2001; Beaumont *et al.* 2001). Thus, studies of genetic introgression by domestic cats are required throughout the range of European Wildcats in order to facilitate a European-wide management plan and the efficient and effective targeting of conservation resources.

The situation in France has previously been undocumented. As is the case in most other countries where the subspecies persists, in France the distribution of the European Wildcat is discontinuous. Two endemic populations have been identified – one in the Pyrenees on the French/Spanish border and another in the northeast of the country (Fig. 1). More recently, evidence is accumulating that the European Wildcat is expanding its range southwards from the northeastern endemic region (F.

Leger, unpublished data). Our study focuses on the northeast endemic region and this newly colonised territory. We identify cats showing typical phenotype patterns and genotypes distinct from those of domestic cats, which may be worthy of legal protection. We refer these cats as “purebred” European Wildcats, even though some authors have suggested that it is unlikely that any European Wildcat does not possess any domestic cat ancestry and that such ancestry would be difficult to demonstrate (Beaumont *et al.* 2001). Moreover, our sampling provided us with the unique opportunity to examine if there is a lower preponderance of purebred European Wildcats in the newly colonised region compared to the endemic zone. In the case of European Wildcats, this may be due to greater encounter rates with domestic cats as they travel through more fragmented landscapes (Lecis *et al.* 2006).

Material and methods

Sampling

Free-living domestic cats (n = 130) were trapped in two locations (Barisey-la-Côte BAC, n = 50; Nancy, n = 50) in the wildcat endemic zone and one location (Saint Just Chaleyssin SJT, n = 30) in the recently colonised area in eastern France (Fig. 1). All 130 specimens are used in our analyses as a reference genetic pool for domestic cats. It is noteworthy that Nancy is a large French city and encounters between wild and domestic cats are unlikely. Putative wildcats were sampled within a 170 km radius of Nancy from the wildcat endemic zone and within a 170 km radius of SJT from the recently colonised zone. In order to maximise our chances of finding “purebred” European Wildcats in the studied areas, technicians of the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, familiar with the differentiation between wild and domestic cats, collected wildcat samples, based on the pelage characteristics of Beaumont *et al.* (2001). European Wildcats were sampled as road-killed

individuals, with 99 samples from the endemic zone and 32 from the colonised area. Hair samples were collected from each specimen and stored in individual envelopes.

Microsatellite markers

Genomic DNA was extracted from hair using a Chelex extraction method (Estoup *et al.* 1996). Thirteen microsatellite markers (Fca8, Fca26, Fca31, Fca43, Fca58, Fca77, Fca78, Fca80, Fca90, Fca96, Fca124, Fca126 and Fca668; Menotti-Raymond *et al.* 1999) were amplified by Polymerase Chain Reaction. PCR products were visualised with a MegaBACE 1000 Sequencer (Amersham Bioscience) and analysed with the software supplied with this hardware (MegaBACE Genetic Profiler 1.5).

Data Analysis

We tested for deviations from genotypic distributions expected at Hardy-Weinberg Equilibrium (HWE) using the exact test in GENEPOP Version 3.2 (Raymond and Rousset 2000). The program GENETIX Version 4.03 (Belkhir *et al.* 2000) was used to test for linkage disequilibrium between loci-pairs following Black and Krafur (1985), to calculate genetic diversity indices and to evaluate *F*-statistics in the complete data set and for each pre-defined population separately. Probability values for multiple tests were adjusted using a Bonferroni correction procedure (Rice 1989). Wilcoxon sign-rank pairs tests were used to compare genetic diversity parameters between populations.

We used the programme STRUCTURE v2.1 (Pritchard *et al.* 2000) to a) identify population substructure among the samples in terms of the number of K clusters and b) to assign the proportion of each individual's genotype derived from each of these K clusters. STRUCTURE uses Bayesian Monte-Carlo Markov Chain sampling to identify the optimal number of clusters for a given multi-

locus dataset by minimising departures from Hardy-Weinberg and linkage equilibrium expectations, without the need to identify population subunits *a priori*. We used 500,000 generations, of which the first 20,000 were discarded as burn-in, and applied the admixture model with correlated allele frequencies due to the possibility of hybrid individuals being present in the sample set. We simulated the dataset for $K = 1$ through to $K = 10$ and performed 20 STRUCTURE runs for each value of K . We then employed the method of Garnier *et al.* (2004) to verify the optimal value of K , since Rosenberg *et al.* (2002) reported that the log probability of the data output (P_{LnD}) of STRUCTURE is likely to give misleading results in structured populations. Simultaneously, STRUCTURE calculates the proportion (q_{ik}) of each genotype of individual samples that is derived from each of the K clusters. Individual samples can have membership in multiple clusters, but membership coefficients (q_{ik} values) sum to unity across clusters. Thus, the values of q_{ik} can be effectively used to identify first generation hybrid or admixed animals if their q_{ik} value is split between different clusters. We chose a threshold value of $q_{ik} > 0.9$ to assign individuals as purebred (Vähä and Primmer 2006).

Results

Hardy-Weinberg Equilibrium (HWE) and Linkage Equilibrium (LE)

Tests for HWE and LE were carried out separately on all five pre-defined populations to avoid a Wahlund effect (Wahlund 1928). Significant genotypic departures from Hardy-Weinberg expectations following sequential Bonferroni corrections (revised $\alpha = 0.0033$) were widespread in all populations and for all loci. However, only one locus (Fca77) departed significantly from Hardy Weinberg expectations in all five populations and only the wildcat population from the recently colonised zone departed from HWE at all loci but one (Fca124, $P = 0.025$). Again, there was evidence of extensive linkage disequilibrium ($P < 0.001$) after correction for multiple tests in both

populations (data not shown). However, Menotti-Raymond *et al.* (1999) reported that each of the loci that are used in this study are at least 11 CM from each other. We assert that physical linkage can be ruled out and that linkage disequilibrium is likely the result of demographic effects such as inbreeding, hybridization, admixture and/or migration or by random effects such as genetic drift.

Genetic diversity and heterozygosity

Mean numbers of alleles for the pooled wildcat and domestic cat samples were 14.23 and 14.62 respectively and were not significantly different ($P = 0.58$). But, mean number of alleles was significantly different between the two wildcat populations (11.08 *versus* 13.77, $P = 0.0004$) and between the SJT and the two other domestic cat populations (10.23 *versus* 11.92 and 12.00, $P < 0.05$). Overall mean observed heterozygosity H_o for the pooled domestic dataset was slightly higher than for wildcats (respectively 0.64 (SE 0.12) and 0.71 (SE 0.10), $P = 0.06$).

Population substructure

Genetic differentiation between free-living domestic cats and wildcats is relatively low, albeit significant ($F_{st} = 0.05$, $P < 0.001$). This F_{st} value is similar to the one found among the different groups of free-living domestic cats ($F_{st} = 0.06$, $P < 0.001$) but higher than the F_{st} value calculated between the two groups of wildcats (endemic *versus* new colonised area, $F_{st} = 0.01$, $P < 0.001$). The results of analysis with STRUCTURE are presented in Figure 2. $\ln P(D)$ indicated that $K = 4$. This was substantiated by analysis of the values of $\ln P(D)$ for values of $K = 1$ to $K = 10$ using the method of Garnier *et al.* (2004). STRUCTURE differentiates between wildcats (2 clusters) and domestic cats (2 clusters). Although STRUCTURE identifies two wildcat clusters when $K = 4$, the proportions of membership of our pre-defined wildcat populations are partitioned relatively evenly between these clusters. The SJT domestic cat population is shown to be relatively distinct. The

population from Nancy is also identified as being relatively isolated. Cat genotypes from the BAC domestic cat population are almost equally partitioned between these two domestic cat clusters. None of the domestic population have a proportion of membership in “wild” clusters higher than 0.093 (Tab. 1). Similarly, the proportion of membership of the wild population is never higher than 0.123 in the “domestic” clusters (Tab. 1).

Proportion of non-hybrid wildcats in population samples

Of the 99 wildcat individuals sampled from the endemic region, 53 (53.5%) had q_{ik} values above 0.9 in one of the wildcat clusters. When the q_{ik} values for the two wildcat clusters were summed for each individual, a further 15 individuals had q_{ik} values greater than 0.9. In total, 68.8% of the wildcat samples from the endemic region could be classified as purebred. Interestingly, STRUCTURE also identified 7 individuals that may have been misidentified on the basis of their phenotypic characters since their q_{ik} values were at least 0.7 in one of the domestic cat clusters, and five of which had q_{ik} values greater than 0.9. Almost 47% ($n = 15$) of the wildcats sampled from the newly colonised region had q_{ik} values above 0.9 in one of the wildcat clusters, with one potentially misidentified individual (a q_{ik} value greater than 0.7 in one of the two domestic cat clusters). A further 7 individuals could be considered as purebreds when q_{ik} values are summed across the two wildcat clusters. Thus, similar to the proportion of non-hybrids in the endemic zone, 68.7% of wildcat samples from the newly colonised region are ‘purebred’ European wildcats.

Discussion

STRUCTURE is one of the most commonly used methods to assign probabilities for individuals to have recent co-ancestry in two or more populations and appears particularly useful to differentiate hybrids from purebred individuals (Vähä & Primmer 2006). Using a threshold value of $q_{ik} > 0.9$ the

percentage of “purebred” individuals in the pooled French wildcat sample is 68% (90/131). This threshold value facilitates accurate classification of purebreds and hybrids with the highest efficiency, in spite of the fact that the low level of genetic differentiation among groups (overall F_{st} value is 0.05) may lead to an underestimation of the proportion of purebred wildcats (Vähä & Primmer 2006).

The percentage of purebred wildcats in our sample is lower than that found in an Italian (98%) and Sardinian (100%) wildcat sample (Randi *et al.* 2001), but is higher than the percentage of non-hybrid individuals found in a Scottish sample (58%, Beaumont *et al.* 2001). Nevertheless, because of the different sampling processes and analyses, comparison of the proportion of “purebred” wildcats found here with results reported in other parts of Europe may be difficult. When domestic cats are sampled through veterinarian practices, domestic and wildcat gene pools are very different (F_{st} values higher than 0.10) and proportions of purebred wildcats are high (e.g. Randi *et al.* 2001). In contrast, when domestic cats are sampled among free-living cats, genetic structure between wildcats and domestic cats is weak ($F_{st}<0.05$) and proportions of purebred wildcats are lower (e.g. this study, Beaumont *et al.* 2001, Lecis *et al.* 2006 for the Hungarian sample). In addition, the number of clusters is defined by STRUCTURE in some studies (Lecis *et al.* 2006), whereas it is constrained by authors in others (Beaumont *et al.* 2001, Randi *et al.* 2001, Pierpaoli *et al.* 2003). But the assignment processes, and consequently the proportion of hybrids, are sensitive to the K-value.

The optimal number of K-value generated here by STRUCTURE was 4. Two clusters clearly comprised wildcats, whereas the other two were composed of domestic cats. Partitioning of pre-defined domestic cats populations into more than one cluster is not surprising. At the spatial scale that we sampled domestic cats, geographic distances associated with the functioning of free-living cat populations results in complex among-population genetic structure (Say 2000, Say *et al.* 2003,

Devillard *et al.* 2004). Assignment of wildcats into two clusters is more difficult to explain since the proportion of membership of the samples of European Wildcats from the endemic zone and the colonised zone was equally split between the two wildcat clusters.

Lecis *et al.* (2006) suggested that hybridization may be more frequent in areas where the density of wildcats is low and the density of free-living cats is high, *i.e.* in zones recently colonised by wildcats or in marginal areas. Here, there is no evidence of a lower preponderance of purebred European Wildcats in the newly colonised region compared to the endemic zone. Together with the low genetic structure reported here between the two wildcat sampling locations and their equal partitioning within the two clusters, our results may suggest the existence of a colonisation front arising from southward migration rather than the existence of a small isolated residual population of wildcats. Thus, the fairly recent (within the past 20 years, F. Leger unpublished results) southward colonisation of wildcats may have arisen through the appropriation of new vacant habitats without an increase in encounter rates with domestic cats in recently colonised areas.

To conclude, we have highlighted the existence in eastern France of individuals we refer to as “purebred” European Wildcats and which may have high conservation value. These individuals are colonising new habitats, potentially free of domestic cats. So conditions may be suitable in these areas for reinforcement of the European Wildcat population since “purebred” wildcats and free-living domestic cats may be occupying quite different ecological niches. Our results are thus encouraging and argue for a more complete evaluation of habitat use and selection by the two subspecies to provide adequate management solutions to limit the diffusion of free-ranging domestic cats and to define and preserve the integrity of the natural habitat newly occupied by “purebred” wildcats.

Acknowledgments

We thank Luc Baudot, Olivier Hubert, E. Lienard and all the technicians for their help in the collection of cats and in the laboratory work. Genetic analyses were carried out at the DTAMB in the University Lyon 1. This study was supported by the Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage and the CNRS.

References

- Beaumont M, Barratt EM, Gottelli D, Kitchener AC, Daniels MJ, Pritchard JK, Bruford MW (2001) Genetic diversity and introgression in the Scottish wildcat. *Molecular Ecology*, **10**, 319-336.
- Belkhir K, Borsa P, Goudet J, Chikhi L, Bonhomme F (1996-2000) *Genetix, logiciel sous WindowsTM pour la génétique des populations*. Université de Montpellier II, Montpellier, France. Website : <http://www.univ-montp2.fr/~genetix/genetix.htm>
- Black WC, Krafur ES (1985) A FORTRAN program for the calculation and analysis of two-locus linkage disequilibrium coefficients. *Theoretical and Applied Genetics*, **70**, 491-196.
- Daniels MJ, Balharry D, Hirst D, Kitchener AC, Aspinall RJ (1998) Morphological and pelage characteristics of wild living cats in Scotland: implications for defining the 'wildcat'. *Journal of Zoology (London)*, **244**, 231-247.
- Devillard S, Say L, Pontier D (2004) Molecular and behavioural analyses reveal male-biased dispersal between social groups of domestic cats. *Ecoscience*, 11:175-180
- Eckert I (2003) *DNA-Analysen zum genetischen Status der wildkatze (Felis silvestris) in Deutschland*. PhD Thesis, Christian-Albrechts Universität, Kiel, Germany.
- Estoup A, Largiadere CR, Perrot E, Chourrout D (1996) Rapid one-tube DNA extraction for reliable PCR detection of fish polymorphic markers and transgenes. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **5**, 295-298.

- 275 EUROP (1992) Council Directive 92/43/EEC of 21st May 1992 on the Conservation of Natural
276 Habitats and of Wild Fauna and Flora. Appendix IV. Office for Official Publications of the
277 European Union. Date of Access: 20 March, 2006. Website: <http://europa.eu.int/>
- 278 Garnier S, Alibert P, Audiot P, Prieur B, Rasplus J-Y (2004) Isolation by distance and sharp
279 discontinuities in gene frequencies: implications for the phylogeography of an alpine insect
280 species *Carabus solieri*. *Molecular Ecology*, **13**, 1883-1897.
- 281 Hubbard AL, McOrist S, Jones TW, Boids R, Scott R, Easterbee N (1992) Is the survival of
282 European wildcats *Felis silvestris* in Britain threatened by interbreeding with domestic cats?
283 *Biological Conservation*, **61**, 203-208.
- 284 IUCN (2005) 2004 IUCN Red List of Threatened Species. Date of access: 17 March, 2006.
285 Website: <http://www.redlist.org>
- 286 Kitchener AC, Yamaguchi N, Ward JM, Macdonald DW (2005) A diagnosis for the Scottish
287 wildcat (*Felis silvestris*): a tool for conservation action for a critically-endangered felid. *Animal*
288 *Conservation*, **8**, 223-237.
- 289 Lecis R, Pierpaoli M, Birò ZS, Szemethy L, Ragni B, Vercillo F, Randi E (2006) Bayesian analyses
290 of admixture in wild and domestic cats (*Felis silvestris*) using linked microsatellite loci.
291 *Molecular Ecology*, **15**, 119-131.
- 292 Menotti-Raymond M, David VA, Lyons LA, Schäffer AA, Tomlin JF, Hutton MK, O'Brien SJ
293 (1999) A genetic linkage map of microsatellites in the domestic cat (*Felis catus*). *Genomics*, **57**,
294 9-23.
- 295 Oliveira R, Godhino R, Pierpaoli M, Randi E, Ferrand N, Alves PC (2005) *Genetic diversity of*
296 *Portugese wildcat (Felis silvestris) populations and detection of hybridization with domestic*
297 *cats*. Symposium Abstracts: Biology and Conservation of the European wildcat (*Felis silvestris*
298 *silvestris*). Germany, 21st-23rd January, 2005, pp 14.

- 299 Pierpaoli M, Birò ZS, Hermann M, Hupe K, Fernandes M, Ragni B, Szemethy L, Randi E (2003)
 300 Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe and hybridization with
 301 domestic cats in Hungary. *Molecular Ecology*, **12**, 2585-2598.
- 302 Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus
 303 genotype data. *Genetics*, **155**, 945-959.
- 304 Randi E, Pierpaoli M, Beaumont M, Ragni B, Sforzi A (2001) Genetic identification of wild and
 305 domestic cat populations (*Felis silvestris*) and their hybrids using Bayesian clustering methods.
 306 *Molecular Biology and Evolution*, **18**, 1679-1693.
- 307 Randi E, Ragni B (1991) Genetic variability and biochemical systematics of domestic and wild cat
 308 populations (*Felis silvestris*: Felidae). *Journal of Mammalogy*, **72**, 79-88.
- 309 Raymond M, Rousset F (2000) GENEPOP Version 3.2: an updated, version of GENEPOP (Version
 310 1.2), population genetics software for exact tests and ecumenism. *Journal of Heredity*, **86**, 248-
 311 249.
- 312 Rice WS (1989) Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, **43**, 223-225.
- 313 Rosenberg NA, Pritchard JK, Weber JL, Cann HM, Kidd KK, Zhivotovsky LA, Feldman MW
 314 (2002) Genetic structure of human populations. *Science*, **298**, 2381-2385.
- 315 Ryder OA (1986) Species conservation and systematic: the dilemma of subspecies. *Trends in*
 316 *Ecology and Evolution*, **1**, 9-10.
- 317 Say L (2000) *Système d'appariement et succès de reproduction chez le chat domestique (Felis catus*
 318 *L.). Conséquences sur la distribution de la variabilité génétique*. PhD thesis. University of
 319 Lyon, France, 157p.
- 320 Say L, Bonhomme F, Desmarais E, Pontier D (2003) Microspatial genetic heterogeneity and gene
 321 flow in stray cats (*Felis catus* L.): a comparison of coat colour and microsatellite loci.
 322 *Molecular Ecology*, **12**, 1669-1674.

- 323 Suminski P (1962) Les caractères de la forme pure du chat sauvage *Felis silvestris* Schreber.
 324 *Archeological Science*, **15**, 277-296.
- 325 UNEP-WCMC (2006) Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna
 326 and Flora. Appendix II. Date of access: 21 March 2006. Website: <http://www.cites.org>.
- 327 Vähä J-C, Primmer CR (2006) Efficiency of model-based Bayesian methods for detecting hybrid
 328 individuals under different hybridization scenarios and with different numbers of loci.
 329 *Molecular Ecology*, **15**, 63-72.
- 330 Wahlund S (1928) The combination of populations and the appearance of correlation examined
 331 from the standpoint of the study of heredity. *Hereditas*, **11**, 65-106.
- 332 Yamaguchi N, Driscoll CA, Kitchener AC, Ward JM, Macdonald DW (2004) Craniological
 333 differentiation between European wildcats (*Felis silvestris silvestris*), African wildcats (*F. s.*
 334 *lybica*) and Asian wildcats (*F. s. ornata*): implications for their evolution and conservation.
 335 *Biological Journal of the Linnean Society*, **83**, 47-63.
- 336

336 **Figure 1** Map of distribution and sampling area.

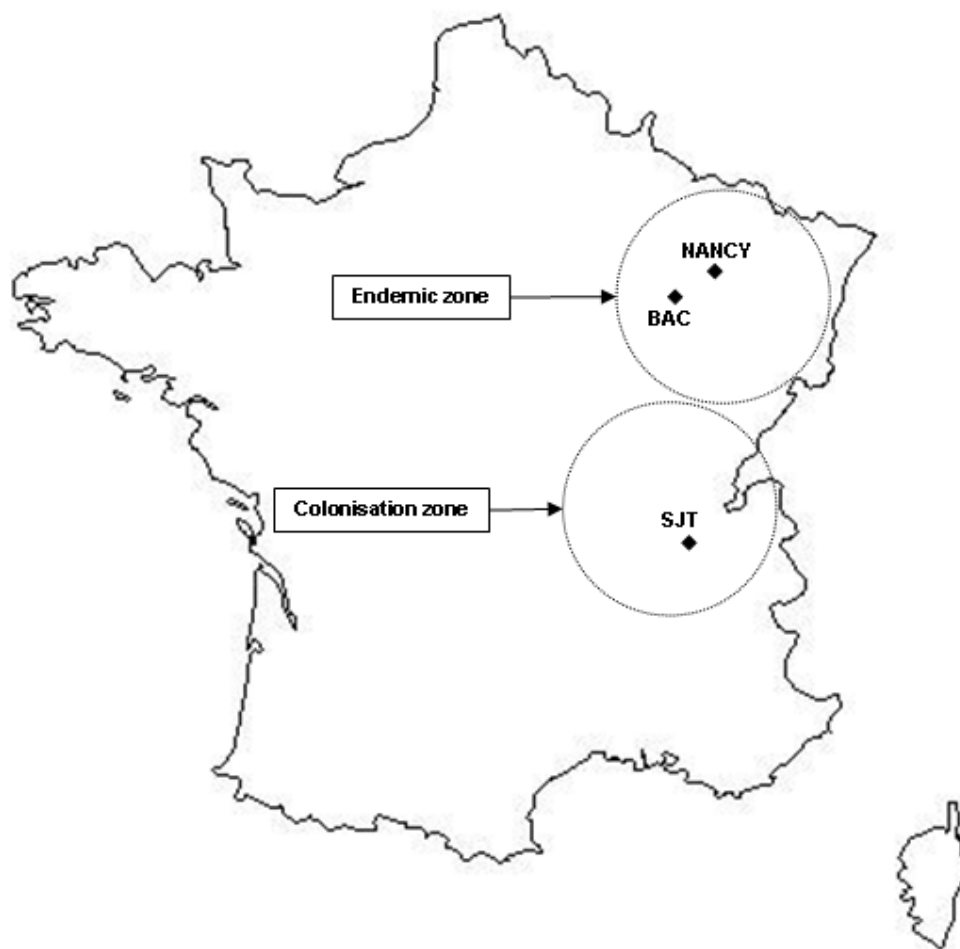
337

338 **Figure 2** Mean ($\pm$ SD) of $\ln P(D)$ over 20 *STRUCTURE* runs for successive K values on the overall
339 dataset.

340

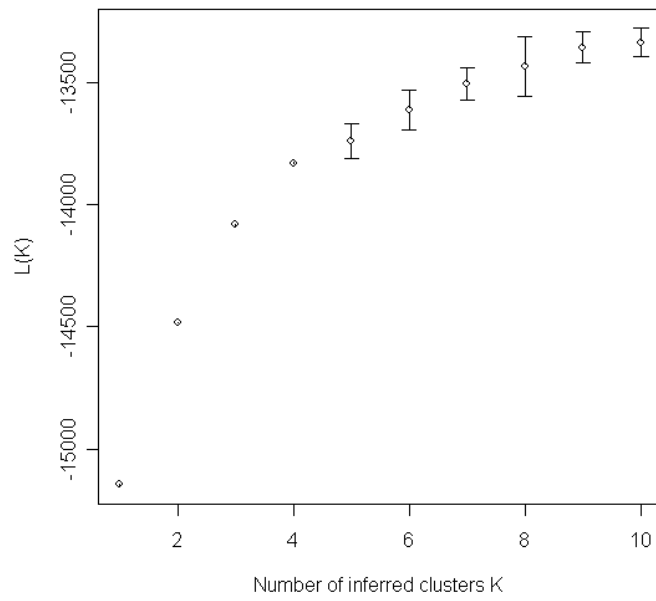
Table 1 Proportions of membership in the four inferred clusters for the five pre-defined populations of domestic (SJT, BAC and Nancy) and wild (Endemic and Colonising) cats. C1 and C2 are “domestic” clusters, and C3 and C4 are “wild” clusters.

	C1	C2	C3	C4	Sample size
SJT	0.824	0.051	0.032	0.093	30
BAC	0.435	0.522	0.022	0.021	50
Nancy	0.109	0.830	0.036	0.025	50
Endemic Wildcats	0.123	0.035	0.339	0.503	99
Colonising Wildcats	0.089	0.044	0.505	0.362	32



345

346



346

ANNEXE 3 : NOTES SUR L'ANALYSE FACTORIELLE DE LA NICHE ECOLOGIQUE

L'Analyse Factorielle de la Niche Ecologique (ENFA) est une méthode multivariée fondée sur le concept de niche, développée par Hutchinson (1957) pour étudier la distribution géographique des espèces (Hirzel et al. 2002). Son principal avantage réside dans le fait que son utilisation requiert uniquement des données de présence. En effet, d'après Hirzel et al. (2002), les données d'absence peuvent refléter des situations de « fausse » absence. Certaines espèces discrètes peuvent être présentes, mais ne pas être détectables, alors que d'autres peuvent être absentes pour des raisons historiques et ce, même si les conditions écologiques présentes lui sont favorables.

Techniquement, l'ENFA compare dans l'espace écologique des variables écogéographiques (ou EGVs), la distribution des localisations où l'espèce étudiée a été observée (=présence), à celles de toutes les localisations correspondantes de l'aire d'étude prise en compte (=disponible). Comme l'Analyse en Composante Principale, l'ENFA résume l'information en quelques facteurs retenant la majeure partie de l'information.

Le premier facteur extrait représente et maximise **la marginalité** (notée M) de l'espèce étudiée, c'est-à-dire la spécialisation par éloignement de la moyenne (Basille 2004³). Il s'agit de la distance écologique (vecteur O_dO_p) entre les conditions d'habitat moyennes utilisées par l'espèce (*Niche used*) et les conditions d'habitat moyennes dans l'environnement disponible (*Environment available*). L'axe de marginalité (m) passe par le centre de gravité du nuage de points disponibles (ellipse *Environment available*) et celui du nuage de points de présence (ellipse *Niche used*).

Les autres facteurs maximisent **la spécialisation** (notée S) de l'espèce, c'est-à-dire le rapport entre la variance écologique de l'habitat moyen et la variance écologique de l'habitat de l'espèce étudiée. On parle également de spécialisation par étroitesse de niche (Basille 2004).

Il est possible de comparer les ENFA de deux taxa dans la mesure où l'espace écologique de référence (i.e. l'habitat disponible) est le même (Hirzel et al. 2002).

³ Basille M. 2004. Le lynx, l'ENFA et le SIG. Histoire de la sélection de l'habitat chez le lynx. Rapport de DEA, Université Claude Bernard Lyon 1. 38 p.

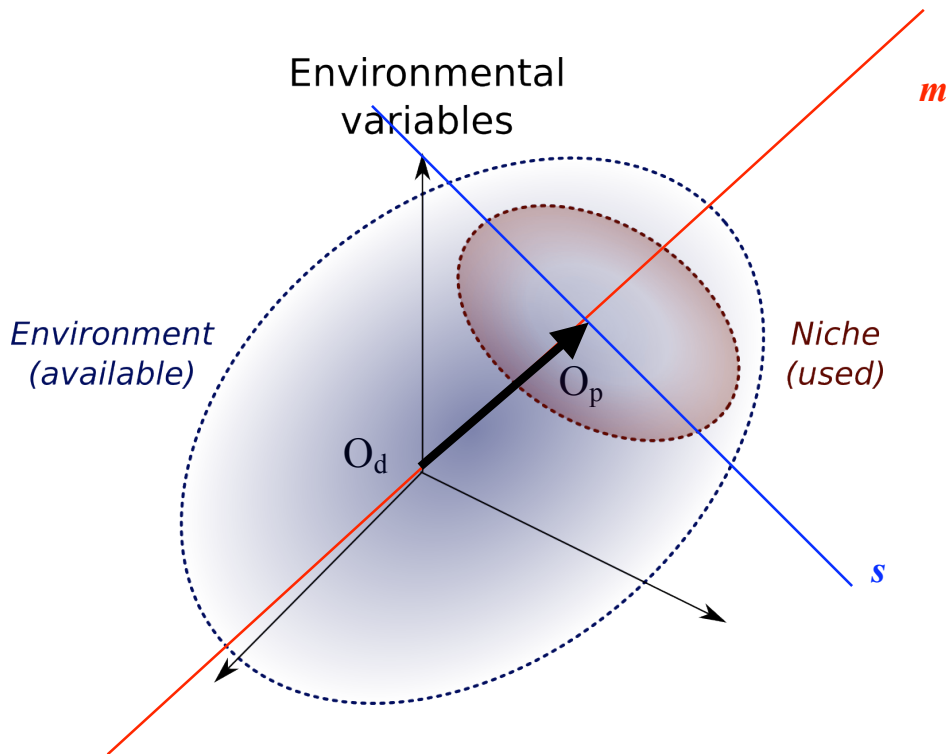
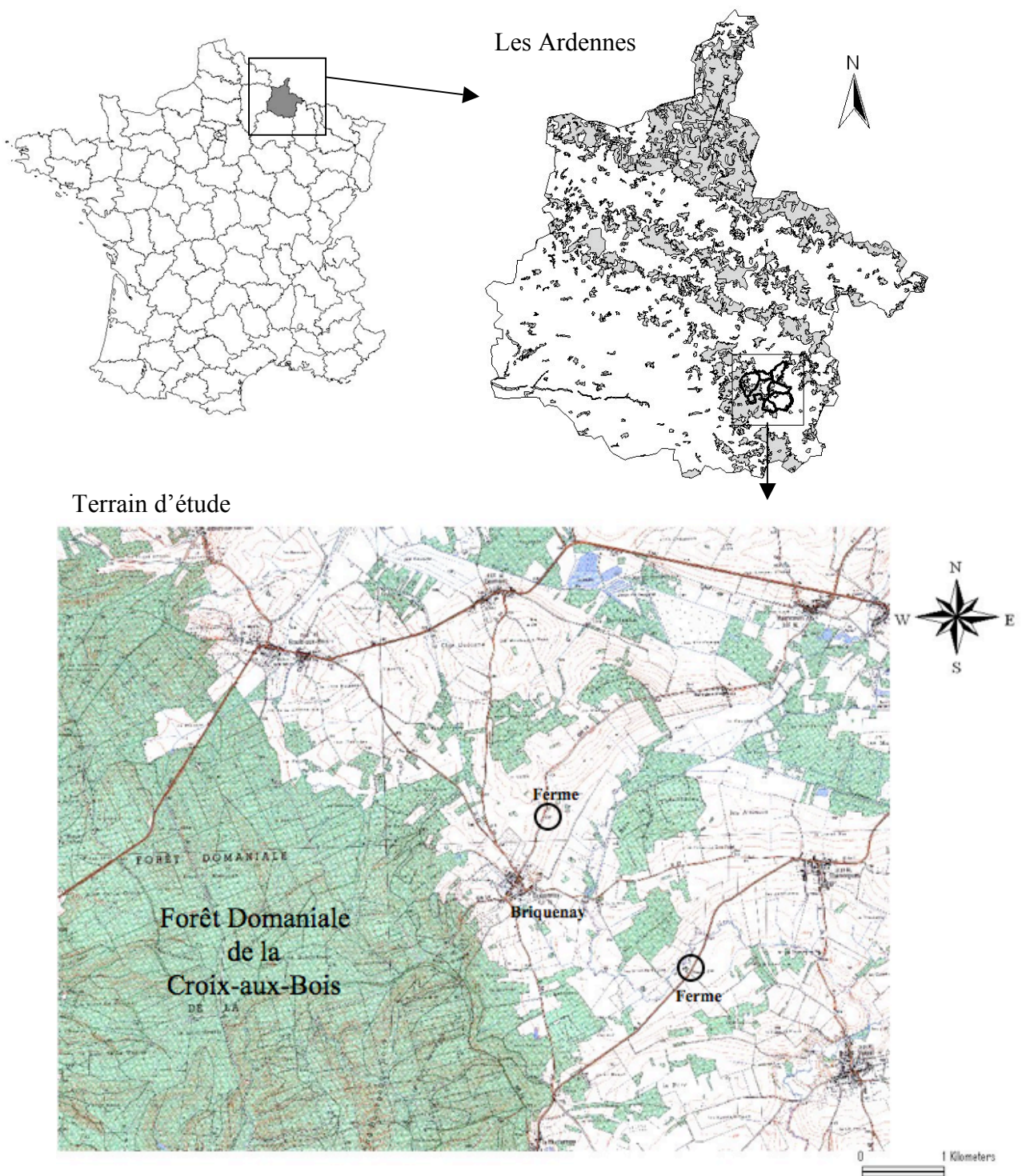


Illustration géométrique de l'ENFA (adaptée du GRAS réseau habitat http://biomserv.univ-lyon1.fr/spip_habitat/ et de Basille 2004). L'axe de marginalité m (en rouge) passe par les centres de gravité O_d et O_p de l'ellipse de disponibilité (Environment available) et de présence (Niche used). Le premier axe de spécialisation s (en bleu) maximise le rapport de variance entre l'ellipse de disponibilité et l'ellipse de présence.

ANNEXE 4 : TERRAIN D'ETUDE DANS LE NORD-EST DES ARDENNES



ANNEXE 5 : NOTES SUR L'ANALYSE K-SELECT

L'analyse K-select est une analyse factorielle développée par Calenge et al. (2005) afin d'étudier la sélection de l'habitat à partir des données de radio-pistage, tout en restant fidèle au concept même d'habitat. En effet, selon Hall et al. (1997)⁴ l'habitat correspond aux “resources and conditions present in an area that produce occupancy – including survival and reproduction – by a given organism”. Le concept d'habitat est donc multivarié par définition, comme le souligne Calenge (2007).

Comme l'ensemble des études de sélection de l'habitat, l'analyse K-select compare un ensemble de variables écologiques identifiées comme étant disponibles pour l'animal à l'intérieur de son domaine vital, à leur utilisation par l'animal. Ce qui différencie la K-select des autres méthodes est qu'elle dérive des méthodes multivariées fondées sur le concept de niche écologique (Hutchinson 1957).

Pour un individu, les valeurs des variables environnementales dans les pixels appartenant à son domaine constituent *l'habitat disponible* alors que le nombre de localisations mesurées dans chacun de ces pixels constitue *l'habitat utilisé*. Ensuite, « il s'agit d'établir une typologie des animaux, en fonction de leur sélection de l'habitat, en se concentrant uniquement sur les vecteurs de marginalités des individus » (Calenge 2005)⁵. C'est donc une décomposition factorielle de la marginalité qui est une mesure de sélection de l'habitat.

L'analyse K-select présente trois avantages principaux (Calenge et al. 2005) : (1) elle tient compte de la variabilité individuelle et résume le choix de l'habitat, (2) elle n'est pas limitée par le nombre de variables ou par le nombre d'individus, (3) les éventuelles corrélations entre les variables n'ont pas d'effets négatifs.

⁴Hall L.S., Krausman P.R. & Morrison M.L. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. Wildlife Society Bulletin, 25: 173-182.

⁵ Calenge C. 2005. Des outils pour l'analyse des semis de points dans l'espace écologique. PhD Thesis, Université Claude Bernard Lyon 1. 166 p.

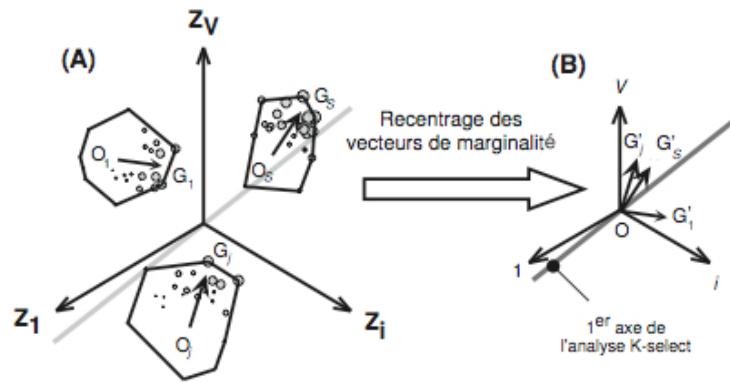


Figure de Calenge (2005) illustrant le principe de la K-select. (A) Chaque individu possède son propre espace disponible (représenté par les polygones) dans l'espace écologique. L'espace écologique est défini quant à lui par les variables z_i . Chaque point disponible (non représentés) est associé à un poids d'utilisation. Le vecteur de marginalité de l'individu j est calculé en reliant le barycentre des points disponibles O_j au barycentre des points utilisés G_j . L'axe qui, dans l'espace écologique, explique le plus possible la marginalité présente dans les données (ici en gris clair) passe par un recentrage (B). Ainsi, tous les vecteurs de marginalité ont une origine commune.