



UNIVERSITE DE REIMS CHAMPAGNE-ARDENNE
ECOLE DOCTORALE SCIENCES TECHNOLOGIE SANTE (547)

THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE REIMS CHAMPAGNE-ARDENNE

Discipline : Biologie des populations et écologie

Présentée et soutenue publiquement

par

Marie-Amélie FORIN-WIART

le 19 décembre 2014

**Identification des facteurs de variation de la prédation exercée par les chats
domestiques (*Felis silvestris catus*) en milieu rural**

Laboratoire Protozooses Transmises par l'Alimentation (PROTAL) – EA3800

Rattachée à la plateforme CERFE (Centre de Recherche et de Formation en Eco-éthologie)

JURY

Mme Emmanuelle GILOT-FROMONT	, Président du jury
Mme Marie-Lazarine POULLE	, Directeur de thèse
M. Hervé FRITZ	, Rapporteur
M. Francis RAOUL	, Rapporteur
Mme Emmanuelle TITEUX	, Invité

UNIVERSITE DE REIMS CHAMPAGNE-ARDENNE
ECOLE DOCTORALE SCIENCES TECHNOLOGIE SANTE (547)

THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE REIMS CHAMPAGNE-ARDENNE

Discipline : Biologie des populations et écologie

présentée et soutenue publiquement

par

Marie-Amélie FORIN-WIART

le 19 décembre 2014

**Identification des facteurs de variation de la prédation exercée par les chats
domestiques (*Felis silvestris catus*) en milieu rural**



JURY

Mme Emmanuelle GILOT-FROMONT	, Président du jury
Mme Marie-Lazarine POULLE	, Directeur de thèse
M. Hervé FRITZ	, Rapporteur
M. Francis RAOUL	, Rapporteur
Mme Emmanuelle TITEUX	, Invité

Laboratoire Protozooses Transmises par l'Alimentation (PROTAL) – EA3800
Rattachée à la plateforme CERFE (Centre de Recherche et de Formation en Eco-éthologie)



Illustration page de garde : Calendrier Le Chat 2013 – Une année d’avenir, Philippe Geluck, 2012, Casterman éditions
© 2012 Carterman éditions / Geluck

« Tu deviens responsable pour toujours de ce que tu as apprivoisé. »
(Le Petit Prince, Antoine de Saint-Exupéry)

Remerciements

Cette étude a été réalisée grâce à l'implication et le soutien d'organismes, de laboratoires et de nombreuses personnes.

Je n'aurais pu mener à bien ce travail de thèse sans l'attribution d'une allocation doctorale cofinancée par le Conseil Régional de Champagne-Ardenne et le Conseil Général des Ardennes. Je remercie également vivement ici le groupe Diana Pet Food, en les personnes d'Isabelle GUILLER et de Claire FORGES, pour avoir subventionné une partie des analyses génétiques menées au cours de ce travail.

J'adresse de chaleureux remerciements au Dr. Hervé FRITZ et au Dr. Francis RAOUL qui m'ont fait l'honneur d'être rapporteurs du présent travail. Je remercie également vivement le Pr. Emmanuelle GILOT-FROMONT pour avoir accepté d'examiner l'aboutissement de ce travail de réflexion auquel elle a contribué, à de maintes reprises, par ses avis et conseils. Je remercie tout autant le Dr. Emmanuelle TITEUX, vétérinaire comportementaliste, pour son enthousiasme à examiner ce manuscrit. C'est très motivant de rencontrer une personne aussi passionnée.

Je tiens à remercier tout particulièrement ma directrice de thèse, le Dr. Marie-Lazarine POULLE pour m'avoir permis de bénéficier de son expérience et de son encadrement. Ses connaissances et son investissement au cours des discussions qui ont jalonné ce travail de réflexion et de terrain ont permis à ce manuscrit d'aboutir. Je la remercie très sincèrement de m'avoir fait confiance pour mener ces travaux pluridisciplinaires, alliant beaucoup de nouvelles technologies à un brin d'interrogations. Son encadrement m'a permis d'acquérir une grande autonomie. Qu'elle soit assurée de ma plus sincère et amicale considération pour m'avoir laissé monter dans ce train vers la recherche et les Ardennes en 2009.

Je remercie aussi sincèrement le Pr. Isabelle VILLENA et le Dr. Dominique AUBERT pour m'avoir accueilli au sein du Laboratoire Protozooses Transmises par l'Alimentation (PROTAL – EA3800) de l'Université de Reims Champagne-Ardenne au cours de ces quatre années de thèse. Cette étude a nécessité une grande présence sur le terrain. Cela n'aurait pu être possible sans mon rattachement au plateau technique CERFE (Centre de Recherche et de Formation en Eco-éthologie) et la mise à disposition de moyens humains, matériels et financiers nécessaires au bon déroulement de ce travail.

La pluridisciplinarité de cette étude et l'accès à de nombreuses techniques innovantes n'aurait pas été possible sans les nombreuses collaborations établies lors de ces quatre dernières années et la confiance que m'ont témoignée les chercheurs avec qui j'ai pu travailler. Pour cela, je remercie vivement :

- Le Département Ecologie, Physiologie et Ethologie (DEPE) du CNRS de Strasbourg, en la personne du Dr. Odile PETIT, pour avoir accepté ma venue au DEPE à plusieurs reprises au cours de l'année 2012. Mes remerciements s'adressent tout particulièrement au Dr. Yves HANDRICH pour m'avoir accueilli et initié avec patience aux joies de l'accélérométrie. Son expérience et sa pédagogie m'ont permis de découvrir cet univers complexe. Par la même occasion, je remercie le Dr. Damien CHEVALLIER et le Dr. Jean-Yves GEORGES pour leurs conseils avisés et leur appui technique ainsi que le Dr. Guillaume CHELIUS de l'INRIA de Lyon pour le prêt de mes premières stations inertielles.
- L'équipe du Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP) de l'INRA de Montpellier, en la personne du Dr. Jean-François COSSON. Mes remerciements s'adressent tout particulièrement au Dr. Maxime GALAN et au Dr. Sylvain PIRY, pour avoir rendu possible les analyses par séquençage haut-débit sur les plateformes Ion PGM et MiSeq Illumina et de s'être pliés au délai relativement court qu'implique une

thèse. Par la même occasion, je remercie le Dr. Jean-François MARTIN pour nous avoir permis de compléter un de ses runs afin d'évaluer la pertinence de l'analyse des échantillons sur la plateforme MiSeq.

- L'unité de Surveillance Eco-Epidémiologique des Animaux Sauvages (SEEpiAS) de l'ANSES de Nancy, en la personne du Dr. Franck BOUE. Mes remerciements s'adressent tout particulièrement au Dr. Gerald UMHANG et à Vanessa HORMAZ qui ont tenté à l'aide de nombreuses techniques, et à maintes reprises, d'obtenir et d'améliorer le succès du génotypage. Par la même occasion, je remercie le Dr. Jenny KNAPP du Laboratoire Chrono-Environnement (Université de Besançon) pour ses conseils avisés concernant le génotypage sur de l'ADN rare.
- Le Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive de l'Université de Lyon 1, et plus particulièrement le Pr. Emmanuelle GILOT-FROMONT et le Dr. Cécile GOTTELAND sans qui la pose des colliers sur les chats en avril en septembre 2012 n'aurait pas pu être possible.

Je remercie le Dr. Dominique AUBERT, le Dr. Jean-Yves GEORGES, Dr. Estelle GERMAIN, le Pr. Emmanuelle GILOT-FROMONT, le Dr. Yves HANDRICH et le Dr. Sandrine RUETTE pour leur participation, les discussions et leurs idées apportées lors de mon comité de pilotage en novembre 2011. Par la même occasion, je remercie Gilles LE PAPE et Jean-François GERARD pour leurs conseils avisés en statistiques ainsi que pour le temps qu'ils m'ont accordé.

Ce travail de terrain est également le fruit d'une aide apportée par l'ensemble des stagiaires avec qui j'ai pu travailler : Camille BAUDOIN (Camille 0 – Lola 1), Thomas CROUCHET, Sébastien DERVIN, Steve GIGLIO, Natacha GRIFFAUT, Alban KEIBLER, Mathilde KUBIAK, Clémence LEBRUN, Pauline LALOUETTE, Dominique PIERRON-HORE (gare au clou !) et

Aude SCHUSTER. Je vous remercie pour certains d'avoir accepté de risquer votre intégrité physique pour faire avancer la science !

Etudier les comportements des animaux domestiques implique de travailler en étroite collaboration avec leurs propriétaires. Pour cela, je remercie l'ensemble des propriétaires de chats pour m'avoir fait confiance pour équiper le(s) membre(s) à part entière de leur famille avec des colliers, donné accès à leur maison, jardin & compagnons à 4 pattes. Je remercie également vivement ici, Mesdames & Messieurs CABADET Régis & Rémi, CHANCE, DUVAL, RAIMBEAUX et REMACLY, agricultrices et agriculteurs de Boult-aux-Bois et de Briquenay, pour m'avoir donné libre accès à leurs fermes et pour s'être accommodés de ma présence et de mes questions farfelues telles que 'Avez-vous remarqué des crottes bleues sur votre exploitation ?' ou 'Et selon vous, cette portée date de quand ?'. Je n'oublie pas non plus les stars de cette étude BOU001 à BOU163 et BRI007 à BRI243, sans oublier BRI107 (si un chat normalement constitué à 9 vies, Cacahuète lui dispose d'un forfait en illimité !). Georges Eliot a écrit que "Les animaux sont d'agréables compagnons. Ils ne posent jamais de questions, ne font aucune critique." Certes, mais ils m'ont tout de même menés la vie dure pendant 3 années de terrain, et certains de leurs comportements en accélérométrie me laisse encore perplexe !

Afin de mener à bien ce travail de thèse, une année supplémentaire a été nécessaire. Pour cela, je remercie l'unité Stress Environnementaux et BIOSurveillance des milieux aquatiques (SEBIO) de l'URCA, en la qualité du Pr. Alain GEFARD pour m'avoir permis de réaliser un ATER au sein de son équipe, et par la même occasion de découvrir l'univers universitaire (... de l'autre côté du bureau). Je remercie également Sabrina pour le temps qu'elle m'a accordé pour me former à la dissection Amphioxus – Cione et au rinçage de poissons formolés ! Je remercie également vivement Elise, Emilie et Ali pour l'accueil qu'ils m'ont réservé. Ce fut un réel plaisir de partager votre bureau et vos discussions, et je suis très heureuse d'y écrire ces

lignes à nouveau (mais sur une chaise vraiment plus confortable) ! Un grand merci également à Aurélie, Odile, Séverine, Stéphane, Fabrice, Marc & Isabelle, Laurence, Véronique, Gabrielle, Elodie, Alban, Thomas et Lauris avec qui j'ai partagé des enseignements et/ou des repas et de joyeuses discussions. Sans oublier mes comparses de fin de thèses, Laëtitia, Mélissa et Virginie, quatre à la suite les filles !

Je souhaite également remercier les personnes qui m'ont permis de toujours apprécier mes déplacements à Strasbourg. Pour cela, je remercie François CRISCUOLO, Akiko KATO, Yan ROPERT-COUDERT, Cédric SUEUR et Nicolas CHATELAIN pour leur accueil et les agréables discussions auxquelles j'ai pu prendre part. Je remercie également Valérie DUFOUR, Anne-Mathilde et Carole de m'avoir hébergé. Merci également à Antoine (c'est moi qui pilote !), Céline (souvenirs de Trio), Gaëlle (heu, tu crois qu'il fait quoi là le blaireau ??), Floriane (impossible d'oublier la fête du vin de Rodern !), Quentin (the contact œnologique) et Sophie (comment oublier tes anniversaires ...), pour tous ces à-côtés qui m'ont permis d'avoir une vie en dehors du DEPE.

C'est avec un grand plaisir que je témoigne ici de mon amitié à mes amis ardennais :

- à Laureline, Laurent, Mila & Sidonie, pour m'avoir permis de vivre ma passion équestre dans les Ardennes et de découvrir une discipline géniale, de travailler de top juments et d'avoir le sourire après 40 km ! Longue vie à Kébévoa ..., et il est encore temps de changer d'avis, je suis sûre qu'avec Valkyrie nous pourrions tout déchirer aux prochains JEM ...
- à ceux qui ont partagé mon quotidien (mais j'crois qu'ont mangé des knackis ?!) et mes obsessions félines, un temps ou (trop) longtemps : Pauline (et cette fève alors ?) & Philippe pour m'avoir écouté et nourri en dépit de mon regard bovin (sans oublier Nico & Lilie, mes petits promeneurs et gardiens de Cookie !), Clara & Jo mes complices de

bals à toute épreuve (à quand le Stella ?!...), Carole & Rémi qui m'ont permis de siroter des bières belges face à un coucher de soleil sur une terrasse à la vue imprenable (... 'a y est) ; à vous, ardennaisement vôtre !

- à mes amis boutâts : Dom merci d'avoir permis un peuplement félin stable durant ma thèse (sans oublier ta maman et ta grand-mère), Eric & Maëlle que de bons souvenirs dans votre petit studio (tchin Chloé !), Caro & Oliv' (à quand un petit Mont d'Or ?) et gros Pilou désolée mais mes jantes ne sont plus disponibles, Benoît & Blandine (Salim la voie est libre, tu peux chasser à ta guise rue de la Potière), Jacky merci pour les pizzas maison, Claire & Pascal que de souvenirs avec Soquette, Fred & Mimie (musicalement merci les Briquenay'sbires).
- à ceux qui ont peuplé ou peuplent actuellement le petit bureau : Yolán (ça y est j'ai fini de hanter le CERFE à toute heure de la nuit), Matthieu (qui pourrait rêver d'un meilleur compagnon de bureau !), Julie (miss stats, Cookie va regretter de ne plus se faire flatter la bedaine !), je vous souhaite par la même occasion bonne chance dans vos projets.
- aux anciens CERFEux and Co dont j'ai eu le plaisir de croiser la route : Maud (que de bons souvenirs ces captures chats !), Cécile grenouille oh toi ma sauveuse rémoise, Cécile avec qui j'ai piégé des chats, des chiens, des renards, des hérissons, des rats et une fouine, Marina & Fred, Estelle & Julian, Anne & Nico, Marie-Hélène & Kévin, Carole (la blonde déjantée), Xavier (le protecteur de Pinpin).

Enfin, un grand merci à mes amis hors-labo et recherche (ma petite Saucisse qui vit à 2000 à l'heure, Dom & Guga, Philou). Tom merci de m'avoir substanté et supporté de près ou de loin au cours de ces 2 dernières années. A ma Tatie Gre adorée, à Scaro (mon grand frère, mais uniquement par la taille !), à ma Tantie, merci d'avoir été présents et d'être présents. Mounette, je te dois tout, je n'aurais jamais pu arriver jusque-là et partir aux 4 coins du monde sans toi qui veille sur mes quatre pattes adorés ! Merci de m'avoir donné la

chance de faire des études et de m'avoir toujours soutenu dans mon chemin non-linéaire d'étudiante. A vous mes étoiles qui m'avaient conduite chacune à votre manière au cours de ma jeune route, je vous dédie cette thèse.

Résumé

La prédation exercée par le Chat domestique (*Felis silvestris catus*) joue un rôle majeur dans la conservation de certaines espèces proies et la prévention de zoonoses. L'objectif de cette étude était d'identifier les facteurs de variation de cette prédation en milieu rural. L'étude a été conduite dans les Ardennes. La population étudiée comptait 143 individus, dont 44% de chats de propriétaire (nourris *ad libitum*, 80% stérilisés) et 56% de chats de ferme (peu nourris, non stérilisés). Le DNA metabarcoding et le génotypage ont permis de détecter la fréquence d'apparition des aliments dans des fèces collectées sur le terrain et d'attribuer ces fèces à l'une ou l'autre des catégories de chats. Des individus ont été équipés de colliers GPS et d'accéléromètres tridimensionnels. L'éthogramme accélérométrique d'une séquence de chasse a été construit afin de pouvoir, à terme, relever les événements de prédation et de consommation des proies des individus équipés. Enfin, des variables associées à la prédation ont été mise en relation avec leur sociabilité envers les humains. Les chats ont essentiellement consommé des rongeurs et des aliments d'origine anthropique. En été, les chats de propriétaire chassaient aussi fréquemment que les chats de ferme, tandis qu'en hiver ils chassaient beaucoup moins souvent que ces derniers. Les chats de propriétaire ont de plus petits domaines vitaux que les chats de ferme. Les deux catégories de chats ont un rayon d'action restreint lorsque la pluviométrie est élevée et ont pour proies principales *Microtus arvalis* et *Arvicola terrestris*. Le degré de sociabilité des chats vis-à-vis des humains semble affecter leur succès de capture diurne de proies.

Mots clés : écologie comportementale ; *Felis silvestris catus* ; milieu rural ; régime alimentaire ; taux de prédation ; rongeurs ; utilisation de l'espace ; degré de nourrissage ; conditions climatiques ; variabilité interindividuelle

Abstract

Identification of the factors influencing the predation exerted by domestic cats (*Felis silvestris catus*) in a rural area

The predation exerted by the Domestic cat (*Felis silvestris catus*) is of special concerns for conservation and prevention of zoonosis issues. This study aims to identify the factors of variation of the predation exerted by cats in a rural landscape. It has been conducted in the Ardennes region. The population studied was composed of 143 individuals, including 44% of house cats (fed *ad libitum*, 80% sterilized) and 56% of farm cats (poorly fed, not sterilized). DNA metabarcoding and genotyping techniques allowed to detect occurrences of food items in field-collected feces and to attribute those feces to one or the other cat categories. Some individuals were equipped with a collar composed by a GPS unit and a tri-axial accelerometer device. The ethogram of a hunting sequence based on accelerometry was constructed to gather information concerning the occurrences of predation and the consumption of the preys by the equipped individuals. Finally, some variables associated to the predation were put in relation with the sociability of cats towards humans. The cats essentially consumed rodents and anthropogenic food. During the summer, the house cats were hunting as frequently as the farm cats, whereas during the winter they were hunting a lot less comparing to the farm cats. Both cat categories have smaller daily movement range during high rainfall periods and their main preys are *Microtus arvalis* and *Arvicola terrestris*. The sociability degree of the cats towards humans seems to affect their diurnal stalk success.

Key words : behavioural ecology ; *Felis silvestris catus* ; rural landscape ; diet ; predation rate ; rodents ; space use ; feeding degree ; weather ; individual variability

Publications et communications sur le sujet

Publications

- M.-A. Forin-Wiart**, C. Gotteland, E. Gilot-Fromont and M.-L. Poulle (2014) Assessing the homogeneity of individual scat detection probability using the bait-marking method on a monitored free-ranging carnivore population. *European Journal of Wildlife Research* 60 (4), 665-672
- C. Gotteland, E. Gilot-Fromont, D. Aubert, M.-L. Poulle, E. Dupuis, M.-L. Dardé, **M.-A. Forin-Wiart**, M. Rabilloud, B. Riche and I. Villena (2014) Spatial distribution of soil contamination with *Toxoplasma gondii* in a rural area: influence of cats and land use. *Veterinary Parasitology*, 205, 629-637.
- M.-A. Forin-Wiart**, P. Hubert, P. Sirguy and M.-L. Poulle. Performance and accuracy of lightweight and low-cost GPS data loggers according to antenna positions, fix intervals, habitats and animal movements. *Soumis à PLoS ONE*
- M.-A. Forin-Wiart**, M. Galan, G. Umhang, S. Piry, V. Hormaz, P. Hubert, J.-F. Martin, F. Boué, J.-F. Cosson, C. Larose and M.-L. Poulle. Combination of DNA-based methods on faecal and fur samples to investigate the importance of prey consumption in a free-ranging domestic cat population (*Felis s. catus*) according to feeding degrees and seasons. En préparation.
- G. Umhang, **M.-A. Forin-Wiart**, V. Hormaz, C. Caillot, J.-M. Boucher, M.-L. Poulle and F. Boué. Contribution in the lifecycle of *Echinococcus multilocularis* and zoonotic role of cats in rural areas. En préparation

Communications orales

- G. Umhang, **M.-A. Forin-Wiart**, V. Hormaz, C. Caillot, J.-M. Boucher, M.-L. Poulle and F. Boué (2014). Contribution in the lifecycle of *Echinococcus multilocularis* and zoonotic role of cats in rural areas. European Scientific Counsel Companion Animal Parasites (ESCCAP), Vilnius, Lithuania
- M.-A. Forin-Wiart**, M. Galan, G. Umhang, S. Piry, V. Hormaz, P. Hubert, J.-F. Martin, F. Boué, J.-F. Cosson, C. Larose and M.-L. Poulle (2014). Comparison of prey consumption between outdoor and farm cats in a rural free-ranging population of domestic cats (*Felis silvestris catus*). 1st Feline Science Forum, Lincoln, UK.
- E. Gilot-Fromont, C. Gotteland, L. Limpalaër, D. Aubert, M.-L. Poulle, E. Dupuis, **M.-A. Forin-Wiart**, M. Rabilloud, M.-L. Dardé and I. Villena (2014). Contamination des sols et eaux par *Toxoplasma gondii* : variations spatiales et temporelles dans quatre communes françaises. Congrès de la Société Française de Parasitologie, Reims, France.
- G. Umhang, **M.-A. Forin-Wiart**, V. Hormaz, C. Caillot, J.-M. Boucher, M.-L. Poulle and F. Boué (2014). Evaluation du rôle du chat dans la transmission d'*E. multilocularis* en milieu rural. Congrès de la Société Française de Parasitologie, Reims, France.

M.-A. Forin-Wiart, C. Gotteland, E. Gilot-Fromont and M.-L. Poulle (2013). What else than sex moves domestic cats (*Felis s. catus*)? 9th Meeting of Ecology and Behaviour, Strasbourg, France.

C. Gotteland, **M.-A. Forin-Wiart**, M.-L. Poulle, N. Charbonnel, I. Villena and E. Gilot-Fromont (2012). Spatial distribution of soil and animal contamination by *Toxoplasma gondii* in a rural area. 10th European Multicolloquium of Parasitology, Cluj-Napoca, Romania.

M.-A. Forin-Wiart, C. Gotteland, E. Gilot-Fromont and M.-L. Poulle (2012). Use of the bait-marking method to compare the diet of free-roaming house cats and farm cats in a rural area. 8th Meeting of Ecology and Behaviour, Chizé, France.

Communications affichées

M.-A. Forin-Wiart, M.-L. Poulle, P. Hubert, D. Chevallier, J.-Y. Georges and Y. Handrich (2014). Use of tri-axial accelerometers: towards the identification of when and how often cats hunt ? 5th Bio-logging Science Symposium, Strasbourg, France.

J. Simon, **M.-A. Forin-Wiart**, C. Gotteland, M. Lélou, E. Gilot-Fromont and M.-L. Poulle (2014). Dynamique de population et probabilités d'infection chez le Chat domestique: quelles implications dans la contamination environnementale par *Toxoplasma gondii* en milieu rural ? Congrès de la Société Française de Parasitologie, Reims, France.

M.-A. Forin-Wiart, P. Hubert and M.-L. Poulle (2012). Relationship between temperament and predation in free-roaming house cats. 14th International Behavioral Ecology Congress, Lund, Sweden.

C. Gotteland, **M.-A. Forin-Wiart**, I. Villena, M.-L. Poulle, N. Charbonnel and E. Gilot-Fromont (2012). Spatial distribution of *Toxoplasma gondii* in Rodents. 10th biennial of the European Wildlife Disease Association Congress, Lyon, France.

M.-L. Poulle, J. Carvalho, I. Villena, **M.-A. Forin-Wiart** and J. Knapp (2012). Presence of *Echinococcus multilocularis*, *Toxocara cati* and *Toxoplasma gondii* in vegetable gardens, north-eastern France. 61st Wildlife Disease Association Congress, Lyon, France.

M.-A. Forin-Wiart and M.-L. Poulle (2011). Les chats téméraires sont-ils plus chasseurs que les chats craintifs ? 1st International Symposium of Veterinarian Ethology, Maisons-Alfort, France.

Table des matières

Remerciements	v
Résumé	xiii
Abstract	xiv
Publications et communications sur le sujet	xv
Table des matières	xvii
Liste des figures	xxi
Liste des tableaux	xxiii
Premier Chapitre : Introduction	3
<hr/>	
1. La niche écologique des espèces généralistes et des espèces spécialistes	3
2. Etendue de la niche alimentaire et capacité d'accommodation.....	5
3. Variabilité des proies consommées en fonction de la saison et de l'habitat	6
4. Variabilité interindividuelle dans la consommation des proies	7
4.1. Age, sexe, apprentissage et condition de santé	8
4.2. Spécialisation alimentaire de certains individus au sein de populations généralistes.....	9
4.3. Difficulté de l'étude de la variabilité interindividuelle du comportement de prédation.....	11
5. Intérêt de suivis « individu centré »	12
5.1. Conservation d'espèces rares ou à forte valeur ajoutée	12
5.2. Transmission d'agents zoonotiques	13
6. Le chat domestique : prédateur généraliste et hôte définitif de <i>Toxoplasma gondii</i>	15
6.1. Intérêt du modèle d'étude	15
6.2. Un prédateur apprivoisé.....	16
6.3. Hétérogénéité des populations de chats domestiques	18
6.4. Densité de populations de chats et superficie des domaines vitaux.....	19
6.5. Influence du nourrissage sur le comportement des chats domestiques.....	21
6.6. Etat des connaissances sur la prédation exercée par les chats domestiques	22
6.6.1. Régime alimentaire.....	22
6.6.2. Succès de capture	23
7. Objectifs de l'étude	25
Deuxième Chapitre : Matériel et méthodes	31
<hr/>	
1. Terrain d'étude	31

2. Identification des individus	33
2.1. Suivi biannuel des individus par capture – marquage – recapture.....	33
2.2. Suivi régulier des individus	35
3. Estimation du régime alimentaire	36
3.1. Etude de biais d'échantillonnage des fèces.....	36
3.1.1. Distribution d'appâts marqués pour identifier les biais de détection	37
3.1.2. Calcul du nombre attendu de fèces émises et de fèces marquées	37
3.1.3. Analyses statistiques des données de l'expérimentation avec les appâts marqués	38
3.2. Collecte des fèces.....	39
3.2.1. Délimitation de la zone de prospection	39
3.2.2. Collecte des fèces sur le terrain.....	40
3.3. Vue d'ensemble des analyses génétiques conduites sur les fèces collectées.....	42
3.4. Estimation du régime alimentaire par la méthode du DNA metabarcoding.....	44
3.4.1. Validation de la détection d'aliments consommés par l'approche du DNA metabarcoding	44
3.4.2. Identification des aliments consommés.....	44
3.5. Identification de l'émetteur des fèces par génotypage.....	45
3.6. Classification des items alimentaires	46
3.7. Analyses statistiques des données biomoléculaires	46
4. Détermination des caractéristiques de l'utilisation de l'espace par les chats.....	48
4.1. Tests des unités GPS CatLog	48
4.1.1. Tests statiques	49
4.1.2. Tests dynamiques	51
4.1.3. Définition des variables FSR et LE.....	51
4.1.4. Analyses statistiques des données GPS.....	52
4.2. Recrutement des individus et pose de colliers	53
4.3. Collecte des données de localisation et des données climatiques.....	56
4.4. Analyse des données de localisation.....	56
4.4.1. Sélection des données.....	56
4.4.2. Estimation de la superficie des domaines vitaux	57
4.4.3. Estimation des distances maximales journalières	58
4.5. Analyses statistiques des données de localisations.....	58
5. Construction de l'éthogramme accélérométrique d'une séquence de chasse.....	60
5.1. Collecte des données d'accélération	61
5.2. Collecte des données comportementales	62
5.3. Analyse des données de chasse.....	63
5.3.1. Analyse des données d'observation directes.....	63
5.3.2. Traitement des données d'accélération	64
5.3.3. Construction d'un éthogramme accélérométrique	67
6. Caractérisation de la sociabilité envers les humains et variables associées au comportement de chasse.....	68

6.1. Tests de tempérament et de réactivité vis-à-vis d'une proie.....	68
6.1.1. Test de réactivité vis-à-vis des humains.....	68
6.1.2. Test de réactivité vis-à-vis d'une proie	69
6.2. Mesure de paramètres individuels associés au comportement de chasse	69
6.2.1. Estimation des actions de chasse par observation directe	69
6.2.2. Estimation du temps passé dehors par jour	70
6.3. Analyse des données de tempérament	70
6.3.1. Tests FTP et de réactivité vis-à-vis d'une proie	70
6.3.2. Calcul des variables relatives au comportement de chasse	70
6.3.3. Calcul du temps passé dehors.....	71
6.4. Analyses statistiques des données de tempérament	71
Troisième Chapitre : Résultats	75
<hr/>	
1. Effectifs et composition de la population.....	75
2. Régime alimentaire	76
2.1. Biais dans la détection des fèces de chats	76
2.2. Fiabilité de la détection par DNA metabarcoding des aliments consommés.....	78
2.3. Association d'aliments consommés au producteur de fèces.....	80
2.4. Comparaison des performances des plateformes NGS	81
2.5. Régime alimentaire des chats de la population étudiée	84
2.6. Influence du nourrissage et de la saison sur le régime alimentaire des chats	86
3. Utilisation de l'espace par les chats domestiques	89
3.1. Performances et précision des unités GPS CatLog.....	89
3.1.1. Performances et précision lors de tests statiques.....	89
3.1.2. Performances et précision lors de tests dynamiques	91
3.2. Superficie des domaines vitaux et amplitude des déplacements	93
3.2.1. Facteurs influençant la superficie du domaine vital	93
3.2.2. Facteurs influençant l'amplitude des déplacements.....	96
4. Ethogramme accélérométrique d'une séquence de chasse.....	98
4.1. Séquences comportementales	98
4.2. Arbre de classification des comportements	99
5. Sociabilité envers les humains et comportement de prédation chez des chats de propriétaire.....	101
5.1. Feline Temperament Profile et réactivité vis-à-vis d'une proie.....	101
5.2. Variables associées au comportement de chasse	103
Quatrième Chapitre : Discussion	107
<hr/>	
1. Contraintes méthodologiques liées au suivi des chats domestiques	107
1.1. Difficulté d'associer un individu à une catégorie de chats	107

1.2. Biais de détection.....	110
1.2.1. Biais associés à la collecte de fèces	110
1.2.2. Biais dans la détection des aliments digestes	111
1.3. Difficultés d'identification des individus producteurs de fèces.....	112
1.4. Détermination du succès de capture ou du taux de prédation ?.....	114
2. Apports méthodologiques de l'étude à l'écologie des carnivores.....	116
2.1. Cette collecte de fèces est-elle adaptée pour répondre à l'objectif de l'étude ?	116
2.2. Applications possibles de l'éthogramme accélérométrique.....	117
2.3. Utilisation d'outils biomoléculaires	118
2.4. Des unités GPS légères et à bas coût pour suivre la faune sauvage	120
3. Apports de l'étude à l'écologie du chat domestique	123
3.1. Régime alimentaire des chats domestiques en milieu rural	123
3.2. Déterminants de la composition en proies du régime alimentaire.....	124
3.3. Déterminants de la superficie des domaines vitaux et de l'amplitude du rayon d'action journalier	126
3.4. Réactivité vis-à-vis des humains et prédation.....	130
4. La place du chat domestique dans l'écosystème	132
Références bibliographiques	135
Annexes	151
Annexe 1	153
Annexe 2	177
Annexe 3	217
Annexe 4	259
Annexe 5	265

Liste des figures

Figure 1.1. Illustration du principe de niche écologique et de la théorie d'exclusion.	4
Figure 1.2. Exemple d'un cycle complexe d'un parasite à transmission trophique.	13
Figure 1.3. Les différentes voies de transmission du parasite <i>Toxoplasma gondii</i> , responsable de la Toxoplasmose	16
Figure 1.4. Diagramme conceptuel représentant les populations de chats domestiques.....	19
Figure 1.5. Relation entre la densité des populations de chats et la superficie des domaines vitaux de mâles et de femelles.....	20
Figure 2.1. Localisation géographique du terrain d'étude.	31
Figure 2.2. Pose de chatières dans les rues et les bâtiments agricoles, capture et transport d'un chat de ferme.	34
Figure 2.3. Fiche d'identification d'un individu, chat marqué d'un collier coloré et prise de photographies avec l'enveloppe contenant des poils de l'individu.	35
Figure 2.4. Parcours réalisés pour collecter les fèces sur le terrain d'étude.....	41
Figure 2.5. Procédure générale permettant d'identifier le producteur d'une crotte et la composition en item alimentaire de cette crotte.	43
Figure 2.6. Dispositif expérimental mis en place pour tester l'influence du positionnement de l'antenne, du programme et de l'habitat sur les variables FSR et LE	50
Figure 2.7. Chargement des unités GPS et accélérométriques via USB, programmation et préparation des colliers.....	54
Figure 2.8. Ajustement et positionnement des colliers et relâché.	54
Figure 2.9. Différents types de colliers déployés	55
Figure 2.10. Accéléromètre tridimensionnel X6-2 mini	61
Figure 2.11. Représentation des trois axes d'accélération et des deux angles de postures mesurés sur l'animal.	62
Figure 2.12. Exemple de données d'accélérations brutes et de la posture (angles) et des variations de l'accélération dynamique durant une séquence de chasse.	65
Figure 3.1. Biplot de l'analyse de redondance (RDA) illustrant l'influence de la plateforme NGS utilisée sur la détection de l'ADN des aliments consommés.	82
Figure 3.2. Courbes d'accumulation des espèces de proies identifiées dans les fèces de chats de propriétaire et de chats de ferme.....	83
Figure 3.3. Fréquences relatives d'apparitions (%) des petits mammifères, des oiseaux et du reptile dans les fèces de chats de propriétaire et de chats de ferme échantillonnées en juin – juillet 2011 et en novembre – décembre 2011	87
Figure 3.4. Localisation et contours des domaines vitaux des chats de propriétaire et des chats de ferme suivis par collier GPS en avril 2012 et en septembre 2012 tels qu'estimés par la méthode Kernel 95 %.....	92

Figure 3.5. Valeurs log-transformées de la superficie (médiane, premier et troisième quartiles) des domaines vitaux de chats de propriétaire et de chats de ferme en fonction de la pluviométrie cumulée au cours du suivi estimés par la méthode Kernel 95 %	95
Figure 3.6. Valeurs log-transformées (log_DistMax) de la distance maximale journalière d'éloignement (médiane, premier et troisième quartiles) de chats de propriétaire et de chats de ferme.	97
Figure 3.7. Arbre de classification établi à l'aide de l'approche CART	100
Figure 3.8. Superposition de la projection des 13 individus dans le plan factoriel et de la classification ascendante hiérarchique (CAH).	103
Figure 3.9. Proportion de temps passé dehors par jour pour chaque individu dont le degré de sociabilité envers l'humain a été testé.	104

Liste des tableaux

Tableau 2.I. Effectifs estimés des populations de chats de ferme et de chats de propriétaire par session de capture et par village.....	74
Tableau 3.I. Modèles (GLM) générés pour expliquer le nombre de fèces retrouvées.....	77
Tableau 3.II. Comparaison des performances des plateformes NGS.	79
Tableau 3.III. Nombre de détection (n) par items alimentaires dans 267 fèces de chats domestiques et fréquence relative d'apparition (%) de ces items alimentaires par rapport au nombre total de détections.....	85
Tableau 3.IV. Modèles (LMM) générés pour expliquer l'amplitude des erreurs de localisation (log(LE)).....	90
Tableau 3.V. Modèles (LMM) générés pour expliquer l'amplitude des erreurs de localisation (log(LE)).....	91
Tableau 3.VI. Superficie des domaines vitaux des chats de propriétaire et des chats de ferme suivis en avril et en septembre 2012 tels qu'estimés par la méthode Kernel 95 %.....	94
Tableau 3.VII. Description des cinq meilleurs modèles (GLM) générés pour expliquer la superficie des domaines vitaux (log_KE95).	95
Tableau 3.VIII. Distance maximale (m) et distance journalière moyenne (\pm SE) d'éloignement de leur lieu d'habitation habituel pour les chats de propriétaire et les chats de ferme suivis en avril et en septembre 2012. Aucun chat de ferme n'était stérilisé.	96
Tableau 3.IX. Description des quatre meilleurs modèles (LMM) générés pour expliquer l'amplitude des distances d'éloignement maximales journalières (log_DistMax).	98
Tableau 3.X. Matrice de confusion résumant la classification des unités de temps (UT) utilisées pour réaliser l'éthogramme d'accélération à l'aide de la méthode du CART.....	99
Tableau 3.XI. Scores des tests FTP et de réactivité vis-à-vis d'une proie (s) lors des deux sessions et scores moyens ainsi que les variables associées à la prédation pour chaque individu testé.....	102
Tableau 3.XII. Relations entre le degré d'évitement des humains, la réactivité vis-à-vis d'une proie et des mesures associées à la prédation.....	104
Tableau 4.I. Fréquences d'apparition des proies dans le régime alimentaire des chats domestiques libre de leurs déplacements telles qu'issues de la littérature.....	122
Tableau 4.II. Domaine vital moyen et rayon d'action journalier moyen de chats libre de leurs déplacements et vivant milieu rural tels qu'issus de la littérature.....	127

Introduction

Premier Chapitre : Introduction

1. La niche écologique des espèces généralistes et des espèces spécialistes

Le concept de niche écologique d'une espèce est un des principaux fondements de l'écologie. Il permet de replacer chaque espèce dans l'écosystème en fonction des conditions biotiques, abiotiques et/ou trophiques qui lui sont nécessaires pour maintenir des populations viables (Hutchinson 1957). La niche écologique est un espace écologique à n dimensions, dont les axes sont constitués par les variables ou les ressources environnementales. Elle peut être appréhendée et représentée, soit de façon synthétique, soit de façon partielle, en distinguant alors ses différentes dimensions (ex. alimentaire, spatiale, etc.) (Bardault 2008). Cette dernière approche est la plus usuelle. La niche alimentaire, sous-ensemble de la niche écologique, permet ainsi de décrire l'utilisation des ressources par un animal selon trois dimensions :

- i. une dimension trophique, définie par les caractéristiques des proies et des prédateurs ou super-prédateurs qui coexistent avec lui (espèces, taille des individus, effectif des populations, etc.) ;
- ii. une dimension spatiale, caractérisée par ses habitats de recherche alimentaire ;
- iii. une dimension temporelle, qui caractérise ses rythmes d'activités alimentaires par unité de temps.

La description des niches alimentaires est largement utilisée pour la compréhension du rôle des espèces dans le fonctionnement des écosystèmes, en l'illustrant principalement par le partage des ressources entre différentes espèces (Pianka 1973). Cependant, le principe de la niche écologique et la théorie d'exclusion compétitive de Gauss prévoient que deux espèces ne peuvent coexister si elles possèdent exactement la même niche écologique (Futuyma 2001). Il en résulte que, par les interactions entre espèces, l'évolution tend à différencier les niches, soit

en déplaçant leurs besoins écologiques (déplacements de caractères), soit en modifiant la largeur de leur niche selon un ou plusieurs axes (ex. utilisation des ressources trophiques, occupation de l'habitat) (*Figure 1.1*).

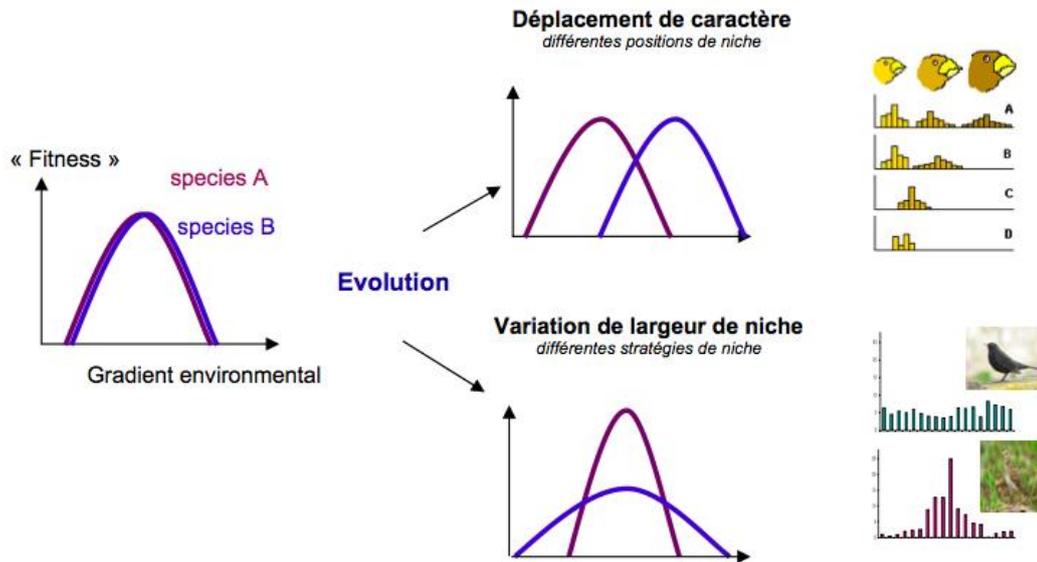


Figure 1.1. Illustration du principe de niche écologique et de la théorie d'exclusion. L'évolution peut mener soit à un déplacement de la niche, qui conduit à des positions de niche différentes pour chaque espèce (ex. taille des becs chez les pinsons de Darwin), soit à une variation de la largeur de niche conduisant à deux stratégies extrêmes (ex. répartition d'abondance de deux espèces de passereaux en fonction de l'habitat) (extrait de Clavel *et al.* 2010).

Dans nombre de cas, la compétition interspécifique joue un rôle important, en contrôlant la distribution et l'abondance des espèces, et en contribuant à leur organisation (Bardault 1992). Ainsi, les espèces peuvent être placées le long d'un continuum selon l'étendue de leur niche alimentaire. Ce continuum va des espèces très « spécialistes », caractérisées par l'étroitesse de leur niche trophique, aux espèces très « généralistes » qui ont au contraire une niche trophique large (Fox et Morrow 1981).

2. Etendue de la niche alimentaire et capacité d'accommodation

Les espèces dont la niche alimentaire est spécialisée sont celles qui sont les plus sensibles aux modifications rapides de l'environnement, telle qu'une réduction drastique de la disponibilité d'un type de proie ou une hausse de la pression de mortalité. A l'opposé, les espèces qui ont un spectre alimentaire très étendu parviennent à se maintenir, et même parfois à prospérer, lors de brusques modifications de l'environnement, grâce à leur capacité à exploiter les nouvelles opportunités alimentaires qui se présentent à elles.

Ainsi, le Loup gris *Canis lupus*, prédateur spécialisé sur les ongulés, a vu disparaître un grand nombre de ses populations d'Europe et d'Amérique du Nord au cours du XIX^{ème} et début du XX^{ème} siècle, suite à des campagnes de destruction systématique et à une réduction de la disponibilité en ongulés sauvages (Latham *et al.* 2011). A la même période, le Coyote *Canis latrans*, carnivore généraliste, pourtant lui aussi victime de très fortes campagnes de destruction systématique, a doublé son aire de répartition (Gompper 2002). Au XIX^{ème} siècle, il n'était présent qu'au centre-est de l'Amérique du Nord, où il se nourrissait essentiellement de micromammifères et de mammifères de taille moyenne. Puis cette espèce a bénéficié de l'éradication du Loup gris, son principal compétiteur, et de l'ouverture du milieu par l'Homme, qui a favorisé l'expansion de l'aire de répartition du Cerf de Virginie *Odocoileus virginianus* vers le nord, pour étendre sa niche alimentaire. Au nord de son aire de répartition actuelle, qui couvre presque tout l'hémisphère nord, le coyote vit en petits groupes de 3-4 individus qui exercent une prédation sur les cerfs de Virginie, devenus leur proie principale en hiver (Pouelle *et al.* 1992). Le Coyote est donc parvenu à occuper la niche écologique qui était autrefois celle du Loup au nord de son aire de répartition actuelle.

Cet opportunisme alimentaire propre aux généralistes permet également à certaines espèces de vertébrés sauvages (qualifiées d' « urban adapters ») de s'accommoder des très importantes modifications des paramètres environnementaux induites par l'urbanisation (McKinney 2002).

Leurs populations sont généralement en plus forte densité en milieu urbain qu'en milieu rural (revue dans Hubert *et al.* 2011). Le Renard roux *Vulpes vulpes* constitue un des exemples les plus représentatifs. Grâce, notamment, à l'étendue de son spectre alimentaire, ce carnivore distribué dans l'ensemble de l'hémisphère nord, a été introduit avec succès aux Etats-Unis, au Canada et en Australie et colonise des habitats naturels très divers (toundra, désert, forêt), aussi bien que les centres urbains de grandes villes (Macdonald et Reynolds 2008). Alors que le régime alimentaire des renards roux en milieu rural repose essentiellement sur la consommation de rongeurs, en milieu urbain où ces proies sont rares, les aliments d'origine anthropique constituent une grande part de leur alimentation (Robardet *et al.* 2008). Certaines populations de chauve-souris du genre *Pteropus* (chauve-souris frugivores appelées communément « roussettes » ou « renards volants »), sont également présentes en forte densité en milieu urbain et, ce grâce au fait, d'une part qu'elles y trouvent une plus grande diversité floristique qu'ailleurs et d'autre part, qu'elles sont capables d'exploiter cet opportunisme alimentaire, que ce soit à Melbourne en Australie (Williams *et al.* 2006) ou dans un centre urbain de l'archipel Ryūkyū, au Japon (Nakamoto *et al.* 2007).

3. Variabilité des proies consommées en fonction de la saison et de l'habitat

L'importance de la consommation de certains types de proies dans le régime alimentaire des individus d'une population peut dépendre de la disponibilité (abondance et accessibilité des proies) de ces espèces dans le milieu, qui elle-même dépend généralement de la saison et de l'habitat.

Ainsi, par l'analyse macroscopique des restes non digérés de contenus stomacaux de 224 de renards roux provenant de cinq régions de Pologne, Kidawa et Kowalczyk (2011) ont mis en évidence une consommation importante des rongeurs du genre *Microtus* quelle que soit la région considérée. Ils ont cependant observé des variations dans l'importance relative de cette

proie dans le régime alimentaire des renards en fonction de l'habitat (réduction de la consommation de campagnols avec l'augmentation du couvert forestier) et de la saison (plus forte consommation en automne – hiver).

Les variations de régime alimentaire peuvent également être observées à l'échelle de sous-populations dont l'habitat diffère. Ainsi, chez la perche commune *Perca fluviatilis*, un prédateur généraliste, le changement de mode d'utilisation de l'espace par une partie des individus a été associé à une réduction substantielle de leur niche alimentaire (Quevedo *et al.* 2009). De même, dans l'étude menée sur des couples de faucons bérigora *Falco berigora* en Australie (McDonald *et al.* 2003), le régime alimentaire des faucons était très diversifié à l'échelle de la population, mais il apparaissait très spécialisé sur un type de proies (lagomorphes, oiseaux de petite taille ou de grande taille, reptiles, etc.) par couple d'oiseaux. De plus, le régime alimentaire des oiseaux variait lorsque ces derniers changeaient de territoire.

Par ailleurs, à l'échelle du domaine vital, l'interaction entre l'épuisement et le renouvellement des ressources alimentaires conduit les individus à exploiter intensément certaines zones d'alimentation et à y retourner de façon récurrente (Benhamou et Riotte-Lambert 2012; Fagan *et al.* 2013).

4. Variabilité interindividuelle dans la consommation des proies

Des facteurs intrinsèques, tels que l'âge, le sexe, la condition physique ou certains traits de tempérament peuvent être responsables d'une variabilité interindividuelle du régime alimentaire (type d'aliments consommés) et du taux de prédation (nombre de proies consommées par unité de temps) au sein d'une population.

4.1. Age, sexe, apprentissage et condition de santé

La composition en proies du régime alimentaire peut varier en fonction de l'âge et du sexe des individus, comme mis en évidence chez le renard roux en Pologne (Kidawa et Kowalczyk 2011). L'étude réalisée sur le goéland d'Audouin *Larus audouinii*, révèle également des différences dans la consommation de déchets de poissons, de petits poissons pélagiques et d'écrevisses américaines en fonction du sexe et de l'âge des individus suivis (Navarro *et al.* 2010). Ces différences ont été mises en relation avec des différences de besoins nutritionnels entre mâles et femelles et adultes et jeunes, ainsi qu'avec des différences dans la capacité de recherche alimentaire en fonction de l'âge des individus. La variabilité du régime alimentaire en fonction de différences morphologiques interindividuelles qui conduisent à une variabilité de l'efficacité de la capture de proies a également été mise en évidence chez plusieurs espèces de poissons (Rincón *et al.* 2007).

Par ailleurs, il s'avère que plusieurs types de comportements, incluant celui de recherche alimentaire, peuvent être transmis entre individus de génération en génération, dans différentes communautés animales, sans doute par le biais de l'apprentissage pendant la période d'association mère – jeune (Smolker *et al.* 1997; Estes *et al.* 2003).

Enfin, la condition physique et/ou l'état de santé des individus peut également altérer leur recherche alimentaire et modifier la composition de leur régime alimentaire, comme cela a été mis en évidence au sein de populations urbaines de coyotes (Murray *et al.* 2012). Les individus atteints de la gale sarcoptique *Sarcoptes scabiei*, avaient des domaines vitaux trois fois plus grands que les individus sains, et leur régime alimentaire était composé à 60 % d'aliments d'origine anthropique alors que les proies représentaient 60 % du régime alimentaire des coyotes non-parasités.

4.2. Spécialisation alimentaire de certains individus au sein de populations généralistes

Dans un grand nombre de taxons, des différences interindividuelles du patron de sélection des proies sont observées chez des espèces généralistes (Bolnick *et al.* 2003; Tinker *et al.* 2008; Vander Zanden *et al.* 2010; Thiemann *et al.* 2011; Elbroch et Wittmer 2013; Terraube *et al.* 2014). Certains individus exercent ainsi une sélection préférentielle, non opportuniste envers certains types de proies par rapport au reste des individus de la population (Estes *et al.* 2003; Knopff et Boyce 2007).

Ainsi, Estes *et al.* (2003) à l'aide d'un suivi longitudinal (1983-1990) sur la sélection des proies par 10 femelles adultes de loutres de mer *Enhydra lutris*, ont montré une grande variation interindividuelle concernant leur régime alimentaire, indépendante des variations de la disponibilité des proies. Une autre étude réalisée sur le régime alimentaire de deux espèces de requins généralistes, le requin bouledogue *Carcharhinus leucas*, et le requin tigre *Galeocerdo cuvier*, à l'aide de mesures d'isotopes stables réalisées sur des prélèvements de tissus, a mis en évidence une variation du régime alimentaire dans le temps pour un même individu chez le requin tigre, ou entre certains individus chez le requin bouledogue (Matich *et al.* 2011). Cependant, les implications théoriques de la variabilité de la sélection des proies au niveau intra-spécifique, et les conséquences, à l'échelle populationnelle, de la sélection ou de la spécialisation des stratégies de recherche alimentaire de certains individus dans des systèmes multi-proies, ne sont pas suffisamment prises en compte par les biologistes selon Pettorelli *et al.* (2011).

En effet, notamment pour le suivi des mammifères carnivores, la stratégie de recherche alimentaire des prédateurs est généralement estimée à partir d'une moyenne établie en se basant sur les résultats du suivi d'un nombre restreint d'individus (Elbroch et Wittmer 2013). Cette approche a pour inconvénient de surestimer ou de sous-estimer par exemple la consommation d'espèces de proies rares par des prédateurs généralistes lorsque des individus spécialisés sur

cette proie sont présents dans la population (Pettorelli *et al.* 2011). Araújo *et al.* (2011) soulignent ainsi la nécessité de s'intéresser aux facteurs qui peuvent induire une variation interindividuelle du régime alimentaire au sein d'une population.

Les variations interindividuelles de comportement dans certaines populations animales pourraient être dues à des différences de réactivité face aux variations environnementales d'un individu à l'autre (Wilson 1998). Ces différences de réactivité résulteraient de traits de comportements, stables au cours de la vie des individus et d'un contexte à l'autre, et qui correspondent à des tempéraments ou à des types de personnalités (Dingemanse *et al.* 2010). Les études des différences de tempérament chez les humains ont prouvé depuis très longtemps leur utilité à de nombreux niveaux de la société afin par exemple de prédire les risques de maladie (Moorman 2002), des comportements à risque (Caspi *et al.* 1997) ou des réactions liées à un stress social chez les humains (Boyce et Ellis 2005). Depuis les années 90, cinq traits de tempérament (la témérité, l'exploration, l'activité, la sociabilité et l'agressivité) ont également été explorés afin d'améliorer le bien-être et la productivité des animaux de rente, comme par exemple en sélectionnant les individus les moins agressifs chez les porcs d'élevage (Erhard et Mendl 1997) et de sélectionner des animaux de travail afin par exemple de détecter les chiens les plus aptes à être guide d'aveugles (Goddard et Beilharz 1986). A l'opposé, les écologistes et les biologistes de l'évolution montrent un intérêt récent pour le concept de tempérament bien que certains traits de tempérament affectent directement la fitness des individus (revue dans Réale *et al.* 2007).

Chez les animaux sauvages, le tempérament des individus pourrait avoir une influence sur le comportement de recherche alimentaire comme le suggère l'étude de Patrick et Weimerskirch (2014). Cette étude montre que, dans une population d'albatros à sourcils noirs *Thalassarche melanophrys*, les individus identifiés comme « téméraires » chassent plus près de la colonie,

dans des eaux peu profondes tandis que les individus classés comme « craintifs » se déplacent plus loin, et chassent dans des eaux plus profondes.

4.3. Difficulté de l'étude de la variabilité interindividuelle du comportement de prédation

De façon générale, peu d'études ont été consacrées à la variabilité des patrons individuels du comportement de prédation chez les carnivores terrestres, notamment en raison de la difficulté même de suivre ces espèces. Les carnivores terrestres sont, en effet, difficilement observables et/ou capturables en raison de leurs mœurs nocturnes et des faibles densités relatives de leurs populations (Gittleman *et al.* 2001).

Le développement et la miniaturisation de nouveaux outils technologiques tels que les systèmes de navigation par satellite (ex. Global Navigation Satellite Systems 'GNSS' dont le Global Positioning System 'GPS') et les dispositifs d'enregistrement de données biologiques en temps réel ('bio-loggers') offrent désormais la possibilité d'enregistrer en continu et de façon simultanée des informations sur la localisation d'un animal, sur ses comportements et sur les variations de son environnement physique (température, pression atmosphérique, altitude) (Wilson *et al.* 2008). Par ailleurs, l'utilisation d'outils moléculaires à partir de prélèvements non invasifs, tels que le dosage par spectrométrie d'isotopes stables du carbone et de l'azote contenus dans des poils (Fry 2006) et le séquençage haut-débit directement sur des prélèvements fécaux (ex. DNA metabarcoding, revues dans Pompanon *et al.* 2012; Taberlet *et al.* 2012) permettent d'identifier *a priori* les espèces consommées par un individu. La technique du génotypage sur des fèces permet, elle, d'identifier l'émetteur des échantillons prélevés (Fedriani et Kohn 2001). Toutes ces techniques récentes offrent de nouvelles perspectives afin d'étudier le comportement des animaux à l'échelle individuelle.

5. Intérêt de suivis « individu centré »

Identifier les facteurs conduisant certains individus à manifester des comportements alimentaires qui divergent de ceux de leurs congénères peut présenter un grand intérêt que ce soit dans un contexte tant théorique que dans un contexte appliqué, et notamment lorsque le comportement alimentaire des individus suivis a des conséquences sur la biodiversité ou en matière de transmission de zoonoses.

5.1. Conservation d'espèces rares ou à forte valeur ajoutée

Dans un écosystème multi-proies, la compétition apparente entre différentes espèces de prédateurs généralistes pour certains types de proies qu'ils ont en commun peut conduire au déclin d'espèces rares (DeCesare *et al.* 2010). Certains individus d'une population de prédateurs généralistes, peuvent également sélectionner préférentiellement une espèce de proie rare et maintenir une pression de prédation importante sur cette dernière, car la grande étendue de la niche trophique permet à ces individus de ne pas souffrir de la raréfaction de leur proie préférentielle puisque d'autres proies disponibles leur permettent de couvrir leurs besoins énergétiques (DeCesare *et al.* 2010). Dans le domaine de la biologie de la conservation un suivi individu centré peut ainsi permettre d'identifier, dans une population de prédateurs, les individus dont la préférence alimentaire a un impact significatif sur une population de proie déjà fragilisée ou à forte valeur ajoutée.

Cette approche a récemment été utilisée afin de gérer la déprédation exercée par le puma *Puma concolor*, sur les moutons et le huemul *Hippocamelus bisulcus*, une espèce en voie de disparition en Patagonie (Elbroch et Wittmer 2013). Cette étude avait pour objectif d'identifier l'échelle à laquelle la gestion des populations de pumas devait être réalisée : retrait des quelques

individus qui sélectionnaient des proies rares ou gestion à l'échelle de la population de puma si la prédation sur les espèces rares était réalisée par de nombreux individus.

5.2. Transmission d'agents zoonotiques

Les zoonoses sont des maladies dont l'agent pathogène (ex. virus ou parasites) circule entre l'espèce humaine et une (ou des) espèce(s) animale(s) (Ostfeld et Holt 2004). La prévention de la contamination humaine par des agents zoonotiques constitue un enjeu de santé publique au niveau international. Dans la grande majorité des cas, les hôtes de ces agents infectieux sont des mammifères et principalement des rongeurs (Mills et Childs 1998).

Certains parasites responsables de zoonoses présentent un cycle de développement complexe, qui fait intervenir des « hôtes intermédiaires » (HI) et des « hôtes définitifs » (HD). Les HI hébergent le stade larvaire tandis que les HD hébergent le stade adulte. C'est dans l'hôte définitif que le parasite accomplit sa reproduction sexuée. Le maintien des parasites à cycle complexe dans l'environnement nécessite leur ingestion par les HI, puis la consommation des HI par les HD, et enfin leur excrétion dans l'environnement dans les fèces de l'HD (**Figure 1.2**).

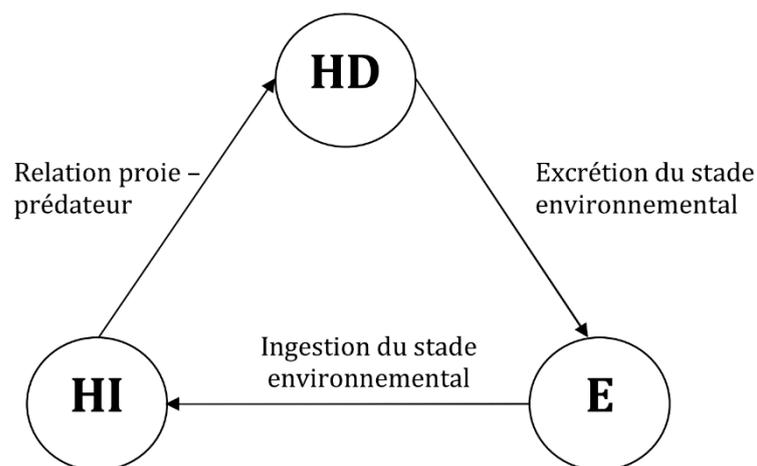


Figure 1.2. Exemple d'un cycle complexe d'un parasite à transmission trophique.

Ce cycle comporte deux étapes de transmission du parasite par consommation : la consommation d'œufs par les hôtes intermédiaires (HI), puis la consommation des HI par les hôtes définitifs (extrait de Lélou 2010).

Le maintien de ce type de cycle parasitaire est donc dépendant de la présence des hôtes impliqués dans ce cycle, de la densité relative de leurs populations et des interactions entre différents hôtes (Lélu 2010). Ainsi, par exemple, pour comprendre la dynamique de transmission du parasite à cycle complexe *Echinococcus multilocularis*, il est nécessaire de s'intéresser au régime alimentaire et au mode d'utilisation de l'espace du Renard roux, hôte définitif de ce parasite pour savoir comment il se contamine puis contamine l'environnement (Eckert et Deplazes 2004). Robardet *et al.* (2008) ont testé l'hypothèse que la séropositivité des renards pour ce parasite (qui indique qu'il y a eu contact avec le parasite) varie en fonction de l'abondance relative des HI de *E. multilocularis*. Leur étude montre que, même si les renards sont très présents en milieu urbain, le parasite y est moins bien transmis qu'en milieu rural car les renards consomment moins les espèces de rongeurs *Microtus arvalis* et *Arvicola terrestris*, principaux HI du parasite, peu présents en milieu urbain. Ce résultat souligne l'importance d'étudier le type de proies et la part de consommation de ces proies par les hôtes définitifs afin de comprendre la dynamique de transmission de ces parasites à cycle complexe et l'intensité du risque de contamination de l'environnement.

De même, en s'intéressant aux prévalences d'*E. multilocularis* dans différentes populations d'hôtes intermédiaires, Gottstein *et al.* (2001) ont mis en évidence le maintien dans le temps de très fortes prévalences locales (moyenne annuelle de 25%) dans des populations de rongeurs *Microtus arvalis* et *Arvicola terrestris* alors que la prévalence à l'échelle de la population d'HI est généralement inférieure à 1 % et cela, indépendamment des fluctuations interannuelles des populations de *A. terrestris*. Le modèle individu-centré développé par Quintaine *et al.* (2008) montre d'ailleurs que la persistance du parasite à l'échelle du domaine vital d'un renard dépend de la proportion relative d'HI dans le régime alimentaire de ce dernier. La consommation d'HI et l'excrétion du parasite de façon récurrente permettrait de maintenir localement la dynamique de transmission du parasite à un niveau très élevé.

6. Le chat domestique : prédateur généraliste et hôte définitif de *Toxoplasma gondii*

6.1. Intérêt du modèle d'étude

La prédation exercée par le Chat domestique *Felis silvestris catus* est identifiée comme pouvant avoir un impact sur la faune sauvage et le maintien de la biodiversité ainsi que sur la transmission de zoonoses (Patronek 1998). *Felis s. catus* est ainsi, depuis l'année 2000, listée par l'IUCN comme l'une des 100 pires espèces invasives introduites dans le monde (Lowe *et al.* 2000). L'impact de la prédation exercée par les chats domestiques sur la faune sauvage a fait l'objet d'études récentes (Blancher 2013; Loss *et al.* 2013). Dans certains cas, il est avéré qu'elle peut conduire à l'extinction d'espèces endémiques (revue dans Bonnaud *et al.* 2011) ou à la raréfaction de certaines espèces communes (Balogh *et al.* 2011). Par ailleurs, le Chat domestique est réservoir et vecteur de divers pathogènes à incidence humaine et vétérinaire (Robertson *et al.* 2000). Il est notamment connu pour être l'hôte définitif principal, en Europe de l'Ouest et aux Etats-Unis, du protozoaire *Toxoplasma gondii*, responsable de la toxoplasmose. Ce parasite zoonotique présente une distribution mondiale et il est considéré comme le protozoaire le plus fréquemment observé chez l'homme (1/3 de la population mondiale serait infectée, Tenter *et al.* 2000). *T. gondii* a la particularité de pouvoir se transmettre par trois types de cycles différents (**Figure 1.3**):

- un cycle simple qui correspond à la transmission du parasite entre chats par voie fécale – orale ;
- un cycle direct entre hôtes intermédiaires ;
- un cycle complexe qui implique l'ingestion d'un hôte intermédiaire infecté par l'hôte définitif, puis l'excrétion du parasite dans l'environnement.

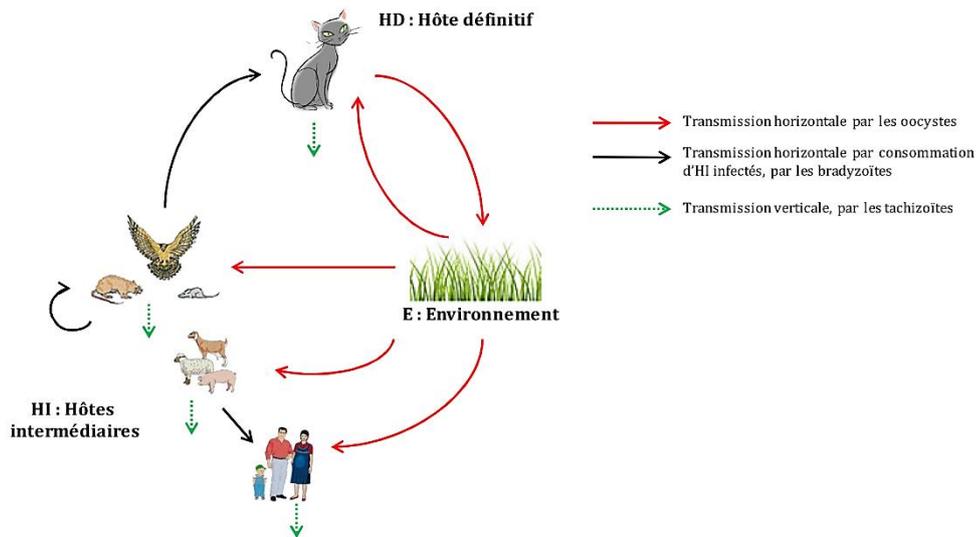


Figure 1.3. Les différentes voies de transmission du parasite *Toxoplasma gondii*, responsable de la Toxoplasmose (extrait de Lélou 2010).

Lélou *et al.* (2010) ont mis en évidence que la prédominance de l'un ou l'autre de ces cycles dépend des caractéristiques du milieu: le cycle complexe nécessitant la transmission trophique est principalement responsable du maintien du cycle parasitaire en milieu rural, tandis que le cycle simple est prédominant en milieu urbain et suburbain où les proies représentent *a priori* une part plus faible de l'alimentation des chats.

6.2. Un prédateur apprivoisé

Le Chat domestique, tout comme son ancêtre le chat sauvage d'Afrique *Felis silvestris lybica* (Driscoll *et al.* 2007), est un carnivore obligatoire, ce qui veut dire qu'il a une capacité métabolique limitée pour digérer autre chose que des protéines (Bradshaw *et al.* 1996). Comme *Felis s. lybica*, carnivore solitaire, territorial et nocturne, ne semblait pas être un candidat privilégié à la domestication, il est probable que les premières communautés agricoles n'ont pas activement cherché à domestiquer et sélectionner cette espèce (Vigne et Guilaine 2004; Driscoll *et al.* 2009). L'hypothèse actuellement avancée est plutôt que certains individus de *Felis s. lybica*, moins peureux que leurs congénères, ont été attirés au cours du Néolithique par

les fortes densités de rongeurs localisées autour des stocks céréaliers et qu'ils sont progressivement devenus commensaux de l'Homme qui les a toléré en tant qu'auxiliaires de l'agriculture. En devenant commensaux, les chats ont graduellement divergé naturellement de leurs congénères sauvages pour aboutir à une nouvelle espèce, *Felis silvestris catus* (Serpell 2014). Ce processus aurait débuté vers 10 000 ans avant notre ère, dans la région du Croissant fertile (Driscoll *et al.* 2009).

Le processus de domestication d'une espèce implique la modification de traits physiologiques (ex. contrôle des paramètres de reproduction), morphologiques (ex. nanisme, coloration des robes) et comportementaux (comportements d'affiliation ou agnostiques, tempérament) (Driscoll *et al.* 2009). Le processus de sélection du Chat domestique est très récent et incomplet, ce dernier est resté très proche de son ancêtre sauvage. D'un point de vue génétique, l'organisation du génome du Chat domestique est remarquablement bien conservée par rapport à celui de son ancêtre *Felis s. lybica* (Murphy *et al.* 2000). Contrairement aux autres espèces domestiques, les chats n'ont que très récemment fait l'objet d'une sélection et l'espèce ne comporte que 41 races à pédigrée, qui ne sont autres que les simples variantes d'un seul gène (Lipinski *et al.* 2008). Le Chat domestique a également gardé une grande proximité phénotypique et anatomique avec son ancêtre : son crâne et son squelette ont subi très peu de modification (Yamaguchi *et al.* 2004). Enfin, cette espèce a conservé une grande proximité comportementale avec le chat sauvage africain puisque le Chat domestique est capable de retourner vivre et se reproduire en milieu sauvage indépendamment de l'homme (chats féraux, marrons ou harets, Artois *et al.* 2002). Comme de nombreux autres carnivores sauvages généralistes opportunistes, la composition en proies de son régime alimentaire varie en fonction des saisons et de la disponibilité en proies du milieu (Macdonald 1983; Fitzgerald et Turner 2000).

6.3. Hétérogénéité des populations de chats domestiques

Grâce à sa grande plasticité comportementale (Pontier *et al.* 2000), le Chat domestique est un des carnivores terrestres qui a la plus vaste aire de distribution géographique (Long 2003). Il se rencontre partout dans le monde, dans des habitats très contrastés, et il a été introduit avec succès sur au moins 65 groupes d'îles (ex. îles Kerguelen, Say *et al.* 2002). Depuis peu, cette espèce a détrôné le chien à la première place des animaux de compagnie et sa population mondiale est estimée à environ 272 millions d'individus, dont 58 % seraient errants (Hiby *et al.* 2014). Toutefois, le nombre précis d'individus constituant une population de chats domestiques est difficile à estimer car, généralement, ces populations très hétérogènes sont composées de plusieurs catégories de chats.

En s'appuyant sur les définitions proposées par Patronek (1998) et Liberg *et al.* (2000), les chats peuvent être différenciés en plusieurs catégories à partir de leur degré d'association avec l'Homme, qui se traduit en termes de degré de nourrissage et de liberté de déplacement (**Figure 1.4**). Ainsi, certains individus sont considérés comme des animaux de compagnie appartenant à un propriétaire. Ces chats sont généralement nourris *ad libitum* et certains sont libres de sortir et/ou de rentrer dans l'habitation (« pet cats allowed outdoors », « free-roaming house cats » ou chat de propriétaire) tandis que d'autres sont confinés dedans (« indoor-only pet cats » ou chat de compagnie). D'autres individus peuvent ne pas être attachés à une habitation en particulier, tout en étant nourris par l'Homme (« semi-feral », « semi-owners » ou chat errant), ou en subsistant indépendamment de lui (« feral cats » ou chat haret). Enfin, dans les fermes, certains individus peuvent être fidélisés aux bâtiments agricoles en étant rarement nourris ou en recevant du lait (« farm cats » ou chats de ferme). De ce fait, la description des populations est difficile du fait de l'hétérogénéité de leur composition, d'autant plus que le statut de certain individus peut évoluer avec le temps, par exemple de « avec propriétaire » à « sans propriétaire » ou de « confiné » à « libre de sortir » et inversement (Patronek 1998). Par ailleurs, les individus n'étant

pas particulièrement attachés à une habitation ont des durées de vie très courtes par rapport aux chats de propriétaire (ex. 2,63 ans pour un mâle et 4,35 ans pour une femelle en milieu rural, Kaeuffer *et al.* 2004). Un suivi régulier des individus sur le long terme est donc nécessaire pour caractériser la composition et estimer l'effectif d'une population de chats domestiques.

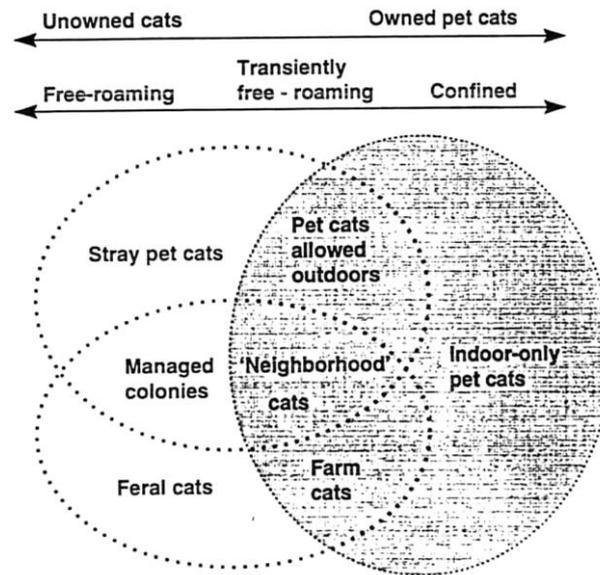


Figure 1.4. Diagramme conceptuel représentant les populations de chats domestiques (extrait de Patronek 1998).

6.4. Densité de populations de chats et superficie des domaines vitaux

La grande majorité des individus qui vivent à proximité des habitations sont plus ou moins nourris par les humains, même si le degré de nourrissage est variable. La plupart des populations de chats ne subissent donc pas de rétrocontrôle négatif, leur dynamique de population n'étant pas dépendante de la disponibilité en proies du milieu (May et Norton 1996). Les densités de chats excèdent de ce fait largement celles d'autres carnivores sauvages de taille comparable (Krauze et Gryz 2006). En Europe, par exemple, les densités de chats peuvent varier de 2 à 18 ind./km² en milieu rural (Liberg 1984; Weber et Dailly 1998), et de 200 à 2000 ind./km² en

milieu urbain et suburbain (Liberg *et al.* 2000) contre moins de un individu à 3 ind./km² pour le chat sauvage d'Europe *Felis s. silvestris* (Corbett 1979; Stahl 1986).

En croisant des données issues de 28 études sur la densité de populations de chats et des données sur la superficie de domaines vitaux d'individus obtenus par radio-télémetrie et/ou observations directes, Liberg *et al.* (2000) ont mis en évidence de fortes corrélations négatives entre la densité de chats et la superficie des domaines vitaux d'individus mâles et femelles (**Figure 1.5**). Les plus petites superficies de domaines vitaux de chats domestiques sont observées dans des populations de forte densité présentes dans les milieux où les ressources alimentaires sont agrégées (ex. populations urbaines). Les superficies intermédiaires sont observées pour des densités de chats moyennes dans des milieux où les ressources sont rarement agrégées (ex. populations rurales de chats de ferme). Les plus grandes superficies sont observées pour les très faibles densités de chats dont les individus dépendent de la distribution hétérogène des proies dans le milieu (ex. chats harets). De plus, les domaines vitaux des mâles sont généralement trois fois plus grands que ceux des femelles et ils sont influencés par la distribution des femelles (**Figure 1.5**).

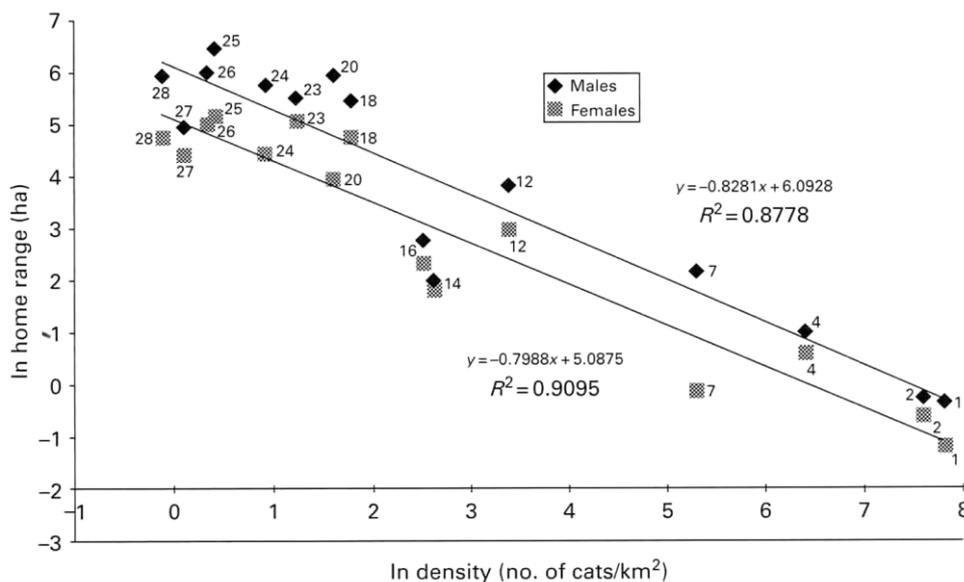


Figure 1.5. Relation entre la densité des populations de chats et la superficie des domaines vitaux de mâles et de femelles (extrait de Liberg *et al.* 2000). Les numéros indiqués font références aux travaux cités par les auteurs.

6.5. Influence du nourrissage sur le comportement des chats domestiques

De récentes études appuient l'hypothèse de Liberg (1980) selon laquelle le degré de nourrissage des chats influence la superficie de leurs domaines vitaux. Il s'avère que les chats non-nourris avaient de grands domaines vitaux afin de compenser les variations de la disponibilité des ressources dont ils dépendent (Recio *et al.* 2010), tandis que les chats nourris avaient de plus petits domaines vitaux car ils peuvent facilement trouver de la nourriture et un refuge dans les habitations (Hansen 2010).

Par ailleurs, selon Fitzgerald et Turner (2000), les déplacements des chats de propriétaire ne sont pas influencés par la distribution des ressources alimentaires et la quantité de nourriture donnée par le propriétaire. Une étude conduite dans l'Illinois et reposant sur le suivi simultané de chats de propriétaire et de chats féraux a mis en évidence des différences quant à l'utilisation de l'espace et aux comportements des individus suivis qui appuient cette hypothèse : les chats féraux utilisaient différemment les habitats compris dans leur domaine vital selon les saisons contrairement aux chats de propriétaire (Horn *et al.* 2011). Il semble également que durant les mois froids, les chats nourris passent moitié plus de temps à proximité des bâtiments et sortent moins des maisons que durant les mois doux et qu'ils réduisent leur durée d'activité en extérieur (Goszczyński *et al.* 2009). Une observation similaire a été rapportée par Germain *et al.* (2008) qui notent que les chats de ferme sont à plus proche distance des bâtiments agricoles en hiver qu'aux autres saisons. Enfin, les chats nourris ont une distribution spatiale qui est déterminée par la structure des habitations (Ferreira *et al.* 2011), avec des domaines vitaux centrés dessus (Germain *et al.* 2008) et les individus d'un même groupe ont des domaines vitaux qui se chevauchent (Turner et Mertens 1986; Liberg *et al.* 2000).

6.6. Etat des connaissances sur la prédation exercée par les chats domestiques

6.6.1. Régime alimentaire

La diversité du spectre alimentaire des chats domestiques a été étudiée sur les quatre continents et sur de nombreuses îles où le chat a été introduit, ainsi que dans différents habitats (revue dans Fitzgerald et Turner 2000). La fréquence relative d'apparition des proies dans le régime alimentaire des individus a été déterminée par différentes méthodes. Les études qui portaient sur la composition en proies du régime alimentaire des chats de propriétaire ont privilégié la collecte, l'identification et le recensement des proies rapportées à la maison par les chats (Churcher et Lawton 1987; Barratt 1997b; Woods *et al.* 2003; van Heezik *et al.* 2010; Thomas *et al.* 2012). En revanche, les études qui ont porté sur le régime alimentaire de chats de ferme, de chats errants ou de chats harets, se sont basées sur l'identification microscopique et/ou macroscopique des restes de proies contenus dans des fèces (Liberg 1984; Weber et Dailly 1998; Bonnaud *et al.* 2007; Campos *et al.* 2007) ou dans des contenus stomacaux (Biró *et al.* 2005; Germain *et al.* 2009; Kutt 2011, 2012). Récemment, Krauze-Gryz *et al.* (2012) se sont attachés à comparer ces différentes techniques pour déterminer le spectre alimentaire de chats nourris (propriétaire et ferme sans distinction) en Pologne. Leurs résultats montrent que les campagnols, les invertébrés et les amphibiens prédominent dans les proies identifiées dans les fèces de chats nourris, tandis que les musaraignes et les souris sont les proies les plus fréquemment rapportées à la maison par les chats.

Actuellement, seule l'étude conduite par Liberg (1984) dans une zone rurale de Suède, s'est attachée à comparer le régime alimentaire de chats se nourrissant dans une ou plusieurs maisons à celui de chats féraux en analysant les restes non digérés contenus dans des fèces d'individus de ces deux sous-populations. Son étude montre que l'occurrence des aliments d'origine anthropique dans le régime alimentaire des chats nourris varie en fonction des saisons. Ce type

d'aliment compte pour 50 % à 85 % des items alimentaires consommés par les chats vivant à proximité des habitations, tandis que les proies composent presque exclusivement le régime alimentaire des chats féraux.

6.6.2. Succès de capture

Le succès de capture des chats domestiques a essentiellement été estimé pour les chats de propriétaire vivant en milieu urbain, suburbain ou rural, en se basant principalement sur le nombre de proies rapportées à la maison. Les durées de suivi sont très variables, allant de quelques mois à une année, ce qui peut expliquer que le taux de prédation varie selon les études : de 2 à 27 proies rapportées à la maison par chat et par an (Churcher et Lawton 1987; Barratt 1997b, 1998; Gillies et Clout 2003; Baker *et al.* 2005; Calver *et al.* 2007; Baker *et al.* 2008; van Heezik *et al.* 2010; Tschanz *et al.* 2011; Thomas *et al.* 2012). En admettant que le contenu d'une crotte soit représentative de la consommation en aliments d'une journée (Liberg 1982), lors de l'étude de Liberg (1984) le taux de prédation des chats de ferme était de 273 proies par individu et par an et celui des chats féraux était de 1071 proies par individu et par an.

A partir de leurs travaux conduits, respectivement, en milieu rural et en milieu suburbain, Krauze-Gryz *et al.* (2012) et Kays et DeWan (2004), ont cherché à identifier les biais inhérents aux méthodes utilisées pour calculer le taux de prédation des chats. Leurs études s'accordent pour montrer que l'estimation du taux de prédation varie en fonction de la méthode d'estimation employée : le taux de prédation estimé en se basant sur les restes de vertébrés contenus dans les fèces est 11,4 fois plus élevé que lorsque ce dernier est estimée avec le nombre de vertébrés rapportées à la maison (Krauze-Gryz *et al.* 2012). Il est 3,3 fois plus élevé lorsqu'il est estimé à l'aide d'observations directes que lorsqu'il est estimé à l'aide du nombre de proies rapportées à la maison (Kays et DeWan 2004).

Par ailleurs, une étude récente cherchant à quantifier la prédation exercée par les chats de propriétaire en utilisant des caméras embarquées fixées sur des colliers (KittyCam), indique que seule une faible proportion des proies tuées semble être rapportée à la maison et que le devenir des proies est lié à leur nature. Par exemple, 88 % des reptiles et des amphibiens tués sont consommés ou laissés sur le site de capture (Loyd *et al.* 2013). Kays et DeWan (2004) et Loyd *et al.* (2013), notent également que les chats de propriétaire sont plus souvent observés en train de chasser durant la saison chaude que durant la saison froide. Ces observations corroborent celles de Churcher et Lawton (1987) qui ont mis en évidence que le succès de capture de chats nourris était corrélé avec les conditions météorologiques : les chats rapportaient significativement moins de proies à la maison en hiver qu'aux autres saisons, et ils chassaient moins les jours de pluie et de vent que lorsque les conditions climatiques étaient bonnes.

En revanche, contrairement à ce qui est observé pour le régime alimentaire, l'influence du nourrissage sur le taux de prédation semble soumise à controverse. Une étude menée par Barratt (1997b) note que le nombre de proies rapportées par les chats n'est pas influencé par le nombre de repas qu'ils ont reçu par jour. Au contraire, Silva-Rodríguez et Sieving (2011) soulignent récemment l'influence du degré de soins apportés aux animaux domestiques (chiens et chats) sur la prédation qu'ils exercent sur les vertébrés. Barratt (1998) et Robertson (1998) s'accordent, quant à eux, sur une relation entre la proportion de temps que les chats passent dehors et le nombre de proies qu'ils tuent. Enfin, l'étude d'Adamec (1976) suggère que la consommation de la proie n'est pas la motivation première de l'action de chasse chez les chats. Les nombreuses observations faites sur des chats de propriétaire, adultes et stérilisés, partis chasser après avoir mangé un repas en viande chez leur propriétaires (Fitzgerald et Turner 2000) semblent appuyer l'hypothèse que le tempérament des individus pourrait influencer le comportement de prédation des chats domestiques.

Le Chat domestique est un carnivore très présent dans l'environnement humain depuis les débuts de l'agriculture. La prédation qu'il exerce sur la faune sauvage fait actuellement l'objet de débats concernant son impact sur la biodiversité et sa place dans les écosystèmes ainsi que de préoccupations sanitaires concernant la contamination parasitaire de l'environnement. Cependant, et de façon paradoxale, il apparaît que l'état actuel des connaissances sur le comportement de prédation de cette espèce présente d'importantes lacunes qu'il est essentiel de combler. Ces dernières concernent notamment le régime alimentaire des individus composant les sous-populations de chats domestiques, qui coexistent dans la majorité des paysages d'Europe de l'Ouest, mais également les variations interindividuelles du comportement de chasse observées chez cette espèce.

7. Objectifs de l'étude

L'objectif de la présente étude est d'identifier les facteurs de variation de la prédation exercée par les individus d'une population de chats domestiques en milieu rural. L'étude a été conduite sur une population qui a fait l'objet d'études précédentes (Afonso 2007; Lélou 2010) et/ou conjointe (Gotteland 2013) concernant la dynamique de transmission de *T. gondii* en milieu rural. Pour cela, j'ai mis en place un suivi régulier de cette population afin de caractériser précisément les individus et leur évolution tout au long de l'étude.

Le premier axe sur lequel mon travail a porté concerne la variation du régime alimentaire des individus de cette population rurale. Il s'est agi de déterminer le régime alimentaire des chats domestiques en milieu rural et, notamment, l'importance des proies dans leur régime ainsi que l'influence du degré de nourrissage et de la saison sur la consommation et la préférence en proies des individus. Pour ce faire, j'ai privilégié une méthode noninvasive qui a permis de

déterminer le régime alimentaire des chats par l'intermédiaire de l'analyse de fèces collectées sur la zone d'étude et l'utilisation d'outils biomoléculaires.

Bien que la méthode du DNA metabarcoding soit très résolutive pour identifier l'ADN de proies consommées dans des fèces de carnivores (Galan *et al.* 2012), cette technique n'a toutefois jamais utilisée afin d'identifier des restes d'aliments hautement digestes comme le sont la plupart des aliments d'origine anthropique. Aussi, il m'a semblé important d'évaluer la fiabilité de deux plateformes de séquençage haut-débit différentes, que sont les séquenceurs Ion Torrent PGM et MiSeq Illumina, avant de les utiliser pour estimer le régime alimentaire des chats de la population étudiée.

De plus, pour tester l'hypothèse selon laquelle le degré de nourrissage et la saison influencent la composition en proies du régime alimentaire des individus suivis, j'ai combiné la technique de séquençage haut-débit à celle du génotypage pour me permettre d'associer l'émetteur d'une crotte à la composition de cette dernière. L'ensemble de ce travail a été réalisé en collaboration avec l'équipe du Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP) de l'INRA de Montpellier et avec l'unité de Surveillance Eco-épidémiologique des Animaux Sauvages (SEEpIAS) de l'ANSES de Nancy. Cette étude fait l'objet d'une publication en préparation (Forin-Wiart *et al.* in prep en Annexe 2).

Au préalable, pour évaluer la fiabilité des estimateurs obtenus, j'ai procédé à deux d'expérimentations. Tout d'abord, j'ai utilisé la technique des appâts marqués pour identifier des biais liés à échantillonnage des fèces qui pouvaient influencer sur les conclusions issues de l'analyse du régime alimentaire des individus. Cette expérimentation a fait l'objet d'une publication (Forin-Wiart *et al.* 2014 en Annexe 1).

Le second axe sur lequel mon travail a porté concerne la variabilité de l'utilisation de l'espace par les individus de cette population rurale. Il s'est agi de déterminer l'influence de facteurs intrinsèques et environnementaux sur la superficie des domaines vitaux et l'amplitude

maximale des déplacements journaliers des chats domestiques en milieu rural. Pour cela, j'ai utilisé des unités GPS légères, destinées au grand public (GPS CatLog). Ces unités GPS n'étant pas destinées en premier lieu à l'étude de la faune sauvage, j'ai dû préalablement tester les performances et la précision de ces unités en conditions statiques et dynamiques. Cette expérimentation fait l'objet d'une publication soumise (Forin-Wiart et al. under review en Annexe 3).

Le troisième axe sur lequel mon travail a porté concerne la quantification du taux de prédation des individus de la population étudiée. Il s'est agi de déterminer l'influence de facteurs intrinsèques et environnementaux sur le nombre de proies tuées par chat et par semaine. Pour ce faire, j'ai utilisé des accéléromètres tridimensionnels. Comme cette technique novatrice n'a pas encore été utilisée pour réaliser un éthogramme accélérométrique du comportement de chasse chez les chats domestiques, ce travail a nécessité une calibration. J'ai entrepris ce travail de calibration en collaboration avec l'équipe du Département Ecologie, Physiologie et Ethologie (DEPE) du CNRS de Strasbourg. Seuls les résultats préliminaires de cette étude sont présentés ici car le processus de calibration, très preneur en temps, n'est pas encore complètement achevé.

Enfin, le quatrième axe sur lequel mon travail a porté concerne l'influence du tempérament sur le comportement de chasse de chats de propriétaire de la population étudiée. Il s'est agi de déterminer l'influence de la sociabilité des individus envers les humains sur leur réactivité vis-à-vis d'une proie, le temps qu'un chat passe dehors, le temps qu'un chat passe à chasser et sur l'effort et le succès de capture d'un chat. Pour cela, j'ai appliqué le test de tempérament établi par Siegford *et al.* (2003) et adapté au Chat domestique sur des chats de propriétaire. Ces chats ont parallèlement été suivis en action de chasse à l'aide d'observations directes et équipés

d'unités GPS CatLog afin de savoir le temps qu'ils passaient dehors et mettre en relation tempérament, temps passé dehors par un individu et comportement de chasse.

Au final, par sa contribution à l'identification de l'influence de facteurs intrinsèques (degré de nourrissage, sexe, statut reproducteur, sociabilité envers les humains) et environnementaux (saison, condition climatique journalière) sur le régime alimentaire, l'utilisation de l'espace et le comportement de chasse de chats en milieu rural, cette étude permet d'approfondir l'état actuel des connaissances sur le Chat domestique.

Matériel et méthodes

Deuxième Chapitre : Matériel et méthodes

1. Terrain d'étude

L'étude a été conduite en zone rurale, dans le nord-est de la France, dans le département des Ardennes, sur le canton de Buzancy (**Figure 2.1**).



Figure 2.1. Localisation géographique du terrain d'étude.
Vue aérienne des villages de Boul't-aux-Bois et Briquenay et des fermes isolées.

La densité moyenne dans ce canton est de 15 habitants / km². Le terrain d'étude, d'une superficie d'environ 1600 hectares est centré sur deux villages :

- Boulton-aux-Bois (49°25'52"N, 4°50'33"E), caractérisé par une densité de 5.1 habitations / km² et un relief relativement plat, qui varie de 166 à 238 m ;
- Briquenay (49°24'19"N, 4°52'41"E), caractérisé par une densité de 4.3 habitations / km² et un relief plus marqué, qui varie de 130 à 258 m.

Plusieurs fermes dont l'activité principale est la production laitière sont localisées sur la zone d'étude :

- trois d'entre elles étaient en cessation d'activité au début de l'étude, mais leurs bâtiments agricoles étaient toujours utilisés pour le stockage du foin et de la paille. Elles sont localisées dans le village de Boulton-aux-Bois ;
- quatre fermes, en activité au cours de l'étude, sont localisées dans le village de Briquenay ;
- enfin, trois fermes isolées entourent le village de Briquenay (**Figure 2.1**).

Les deux villages, distants l'un de l'autre d'environ 3 kilomètres, ainsi que les fermes isolées sont distribués dans une matrice agricole composée d'une mosaïque de pâtures (37 %), de prés de fauches (14 %), de cultures (17 %) et de bosquets (< 1 %). La zone d'étude est bordée en son côté sud-ouest par une forêt de feuillus et de résineux d'environ 3300 hectares qui constitue le massif de La Croix-aux-Bois. Ce massif présente un relief plus marqué que le reste de la zone d'étude.

Au cours de ma thèse, en collaboration avec Cécile Gotteland, autre doctorante de l'unité PROTAL-EA3800, j'ai cartographié finement les habitats utilisés par les chats sur l'ensemble de la zone d'étude en complétant les photographies prises en vue aérienne (IGN) avec des observations de terrain.

2. Identification des individus

2.1. Suivi biannuel des individus par capture – marquage – recapture

De 2008 à 2012, les individus de la population de chats étudiée ont été suivis par capture – marquage – recapture (CMR) à raison de deux sessions de captures par an de 5 jours consécutifs chacune. Ces sessions ont eu lieu au printemps (avril) et en automne (septembre), dans le cadre d'un programme d'étude conjoint sur la dynamique de la contamination environnementale par la toxoplasmose, porté par le Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive (LBBE) de l'Université de Lyon 1 et par le Laboratoire PROTAL-EA3800 de l'Université de Reims Champagne-Ardenne. De septembre 2009 à septembre 2012, j'ai participé à la préparation et au déroulement de toutes les campagnes de piégeage et sessions de captures conduites dans le cadre de ce programme.

Lors de chaque session de piégeage, 15 à 32 pièges à fauve de type chatière ont été disposés dans les bâtiments agricoles et les rues de Boulton-aux-Bois et de Briquenay (avec l'autorisation des propriétaires et des maires) afin de capturer des chats de ferme (**Figure 2.2**). Les chats capturés ont été transférés de la chatière vers une cage de transport puis conduits au laboratoire du plateau technique CERFE. Cette station de terrain de l'Université de Reims Champagne-Ardenne est localisée dans le village de Boulton-aux-Bois. Les chats de propriétaire, quant à eux, étaient amenés directement au laboratoire du CERFE par leur propriétaire ou bien manipulés au domicile de ce dernier.



Figure 2.2. Pose de chatières dans les rues et les bâtiments agricoles, capture et transport d'un chat de ferme.

Au laboratoire, les chats ont été anesthésiés à l'aide d'une injection intramusculaire de kétamine hydrochloride (Imalgène 1000, 15 mg/kg, Merial) et d'acépromazine (Vétranquil 1%, 0.5 mg/kg, Ceva) sous contrôle vétérinaire (DMV Emmanuelle Gilot-Fromont). Pour chaque chat capturé, le sexe, l'âge et le poids ont été reportés. L'âge des individus a été estimé à partir de leur dentition, en se référant aux critères de Pascal et Castanet (1978) pour les chats âgés de plus d'un an à leur première capture. Les estimations d'âge les plus précises étaient celles relatives aux chats de propriétaires (grâce aux indications de ces derniers) et aux juvéniles (grâce à la présence/absence de dents de laits et/ou à leur remplacement). Le statut de chaque chat vis-à-vis de la reproduction a été identifié (physiologiquement immature / mature, castré, gestante, allaitante, etc.). Chaque individu a été identifié à l'aide du patron de coloration de son pelage et photographié, de face et sur chaque profil. La pose d'un transpondeur ISO FDX-B (Allflex 12 mm x 2,1 mm, SARL Intellibio) en sous-cutané sur les chats de ferme a été systématique (**Figure 2.3**). Les individus présentant un patron de pelage commun (noir, tigré marron) sans signe distinctif étaient équipés de plus d'un collier antipuce coloré permettant leur identification à distance (**Figure 2.3**). La condition physique et l'état général de santé de chaque

individu a été déterminé (état d'engraissement et pathologique). Des prélèvements de sang à la jugulaire et des prélèvements de poils ont été systématiquement réalisés avant le relâcher des individus sur leur lieu de capture.



Figure 2.3. Fiche d'identification d'un individu, chat marqué d'un collier coloré et prise de photographies avec l'enveloppe contenant des poils de l'individu.

2.2. Suivi régulier des individus

De janvier 2010 à septembre 2012, j'ai réalisé un suivi régulier du devenir des individus de la population féline étudiée par observations directes et en interrogeant les habitants des villages concernés, les propriétaires de chats et les agriculteurs afin d'obtenir des informations sur les chats et compléter la base de données issue des captures biennuelles. J'ai ainsi parfois pu attester par observation directe de la présence d'un individu dans la population, bien que ce dernier n'ait été ni vu, ni capturé lors de la précédente session. Ce suivi régulier m'a permis d'obtenir des informations concernant la natalité (nombre de portées par femelle et par an, nombre de chatons par portée), les dates et causes de mortalité et l'immigration d'individus de passage lors de la saison de reproduction, soit autant d'évènements qui se sont produits entre les sessions de capture. Enfin, la collecte d'informations auprès des habitants nous a également renseigné sur des changements du statut reproductif (immature / actif à stérilisé), d'alimentation (peu ou faiblement nourri à nourri, ou inversement) ou d'habitudes (déplacements restreints la nuit, libre de se déplacer, etc.) des chats suivis.

3. Estimation du régime alimentaire

Comme c'est le cas pour la grande majorité des travaux conduits sur les carnivores, l'estimation du régime alimentaire de la population de chats étudiée a reposé sur la collecte noninvasive de fèces sur le terrain. Les biais de détection liés à ce type de collecte ont été identifiés pour être pris en compte lors de l'interprétation des résultats. De plus, contrairement à ce qui est classiquement retrouvé dans la littérature, l'analyse de la composition du régime alimentaire des chats n'a pas reposé sur l'identification micro- et/ou macroscopique des restes non digérés préservés dans les fèces à l'aide de critères morphologiques mais sur la détection de l'ADN des proies et autres aliments ingérés par les chats.

3.1. Etude de biais d'échantillonnage des fèces

L'analyse des restes alimentaires retrouvés dans les fèces collectées sur le terrain peut être un bon estimateur du régime alimentaire des individus qui composent la population étudiée à condition que la probabilité de détection des fèces soit homogène pour l'ensemble des individus de la population. Ce prérequis est cependant rarement vérifié sur le terrain lors de l'étude de carnivores sauvages, compte tenu des difficultés associées à leur suivi.

Afin d'identifier d'éventuels biais dans la probabilité de détection des fèces de la population de chats suivie, j'ai utilisé la technique des appâts marqués éprouvée sur de nombreuses populations de carnivores, qu'ils s'agissent de carnivores sauvages comme les blaireaux européen *Meles meles* (Delahay *et al.* 2000) ou de carnivores domestiques comme les chats domestiques (Ishida et Shimizu 1998; Afonso *et al.* 2006). Cette expérimentation a fait l'objet d'une publication parue dans *European Journal of Wildlife Research* en 2014 disponible en Annexe 1 de ce manuscrit (Forin-Wiart *et al.* 2014). Les principaux points sont repris ci-après.

3.1.1. Distribution d'appâts marqués pour identifier les biais de détection

Pendant deux mois (Jour 1 à Jour 60), d'avril à juin 2010, un circuit de 11 kilomètres a été parcouru dans les villages et les fermes isolées où les chats concentrent généralement l'essentiel de leur activité (Barratt 1997a; Germain *et al.* 2008; Hansen 2010). Ce circuit de prospection, centré sur l'aire d'activité principale des individus de la population, comprenait des jardins potagers, des jardinières ainsi qu'un grand nombre d'endroits pouvant être utilisés par les chats pour déféquer comme les bâtiments agricoles avec de la paille au sol, les lisières de murs, les tas de sable, etc. Ce circuit a été parcouru deux fois par semaine pendant toute la durée de l'expérimentation. Du Jour 1 au Jour 57, les chats ont été nourris individuellement avec des appâts marqués constitués d'une boulette de pâtée pour chats contenant des pastilles indigestes et un colorant alimentaire (voir Forin-Wiart *et al.* 2014 pour la préparation et la composition des appâts marqués). Du Jour 3 au Jour 60, nous avons de plus collecté toutes les crottes de chats détectées. Elles ont été spécifiquement identifiées à partir de critères de forme et de taille établis par Corbett (1979). Chaque chat rencontré le long du parcours s'est vu proposer un appât marqué et il a été nourri une seule fois par jour. Ainsi, la combinaison unique de chaque appât marqué distribué a permis d'identifier l'émetteur des crottes marquées retrouvées ainsi que le jour de nourrissage. Toutes les fèces collectées sur le terrain ont été géolocalisées puis analysées au laboratoire du CERFE pour identifier la présence / absence d'appâts marqués et/ou de coloration.

3.1.2. Calcul du nombre attendu de fèces émises et de fèces marquées

En se basant sur le nombre moyen d'une crotte émise par chat et par jour déterminé par Liberg (1982), nous avons ensuite calculé le nombre de fèces émises dans l'environnement par l'ensemble des individus de la population au cours de l'étude en considérant qu'il était égal au

nombre d'individus constituant la population multiplié par le nombre de jours de l'étude. Par ailleurs, sur la base d'une étude préliminaire menée en janvier 2010 (voir Forin-Wiart *et al.* 2014 pour les informations concernant le test des appâts) et sur celle des travaux conduits par Fuller *et al.* (2011), nous avons estimé que l'ingestion d'un appât constitué de pastilles indigestes et d'un colorant alimentaire pouvait marquer au minimum une crotte dans les 12 h suivant son ingestion. Ainsi, le nombre minimum attendu de fèces marquées dans l'environnement était égal au nombre total d'appâts marqués distribués et consommés par les chats.

3.1.3. Analyses statistiques des données de l'expérimentation avec les appâts marqués

Dans un premier temps, la distribution des chats de propriétaire ou de ferme identifiés par leurs crottes marquées a été comparée à celle des individus de propriétaire ou de ferme ayant consommés des appâts marqués par un test du Chi-deux. Un individu a été considéré comme un producteur de fèces identifié (propriétaire / ferme) dès la détection d'au moins une de ses crottes marquées. Des modèles linéaires généralisés (GLM) avec une distribution de Poisson ont été générés afin d'examiner la probabilité de détection des fèces collectées ('Nfeces', le nombre de fèces retrouvées) en fonction du nombre d'individus nourris ('NindFed', variable triviale), de leur degré de nourrissage ('Life', propriétaire / ferme), de leur sexe ('Sex', mâle / femelle) et de leur statut reproducteur ('RS', entier / castré). La variable 'Life' a été retirée des analyses car elle présentait une forte colinéarité avec la variable 'RS' (Forin-Wiart *et al.* 2014). Les modèles ont été classés en fonction de leur capacité à décrire les données parcimonieusement à l'aide du Critère d'Information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AICc). Lorsque deux modèles avaient une différence d'AICc inférieure à deux ($\Delta AICc < 2$) et qu'ils expliquaient les données de façon équivalente (cad. qu'ils avaient des

ponds AICc (ω_i AICc) approximativement équivalents, Johnson et Omland 2004), les rapports de chance ('odds ratios') ainsi que leurs intervalles de confiance à 95 % ont été calculé pour l'ensemble des variables des deux modèles.

Sauf mention contraire, toutes les analyses statistiques de la présente étude ont été conduites avec le logiciel R (R Development Core Team 2013) en fixant un seuil de significativité $\alpha = 0.05$.

3.2. Collecte des fèces

3.2.1. Délimitation de la zone de prospection

L'objectif était de collecter des fèces dans l'ensemble du secteur fréquenté par les chats de la population suivie. Pour délimiter ce secteur, je me suis basée sur les surfaces maximales de domaines vitaux précédemment décrites pour des chats de propriétaire suivis en milieu rural (14 ha pour les mâles entiers, Hansen 2010) et pour des chats de ferme (70 ha pour les mâles entiers, Germain *et al.* 2008). Ces superficies m'ont permis de définir le rayon d'action maximal des chats, soit 211 m pour les chats de propriétaires et 472 m pour les chats de ferme. J'ai ensuite défini des zones circulaires centrées sur chaque habitation (rayon de 211 m) et chaque bâtiment agricole (rayon de 472 m) abritant des individus associés à l'une ou l'autre des catégories de chats et/ou représentant les points d'alimentations principaux pour certains individus. La surface totale couverte par ces domaines vitaux théoriques, très recouvrants, a ainsi définie l'aire d'activité théorique de la population de chats sur les villages de Boult-aux-Bois et Briquenay et sur une des fermes isolées étudiée et non comprise dans l'aire d'activité du village de Briquenay (Ferme Rémaclly). Cette délimitation de l'aire d'activité théorique de la population de chats a également été utilisée pour définir la périphérie proximale des villages

dans une étude, à laquelle je suis associée, qui a porté sur l'influence de la distribution spatiale des chats sur celle de *T. gondii* dans le sol (Gotteland *et al.* 2014).

3.2.2. Collecte des fèces sur le terrain

La collecte des crottes de chats a été conduite lors de trois sessions d'environ deux semaines chacune qui ont eu lieu en juin – juillet 2011, novembre – décembre 2011 et mars 2012. Lors de ces sessions, la recherche de fèces a été effectuée en parcourant à pieds le circuit de 11 km réalisé dans les villages et les fermes isolées (cf. Deuxième Chapitre :3.1.1.) ainsi que des transects d'une longueur totale de 15 km réalisés dans les pâtures et les prés de fauche situés dans l'aire d'activité théorique de la population de chats, afin d'échantillonner la majorité des zones de défécation utilisées par les individus de la population (Forin-Wiart *et al.* 2014, **Figure 2.4**). Les kilomètres parcourus dans les pâtures et les prés de fauche étaient proportionnels à leur disponibilité dans les trois aires d'activités théoriques : soit 9 km parcourus en pâture (dont, 4 km à Boulton-aux-Bois, 4 km à Briquenay et 1 km à la ferme Rémacly) et 6 km parcourus en pré de fauche (dont, 3 km à Boulton-aux-Bois, 2 km à Briquenay et 1 km à la ferme Rémacly). De plus, des crottes issues de litières pour chats (et donc produites par des chats de propriétaire), ou assignées à un individu particulier par observation directe, ont complété l'échantillonnage. Une centaine de crottes de chat a ainsi été collectée pour chaque session de terrain. Toutes les fèces ont été géolocalisées sur le terrain avant d'être placées dans des sacs de prélèvement, répertoriées et stockées dans un congélateur à -20°C.



Figure 2.4. Parcours réalisés pour collecter les fèces sur le terrain d'étude. Ces parcours ont été établis dans les villages et les fermes isolées ainsi que dans les pâtures et les près de fauche présents dans l'aire d'activité théorique de la population de chats suivie.

3.3. Vue d'ensemble des analyses génétiques conduites sur les fèces collectées

L'analyse du régime alimentaire des chats grâce à des outils biomoléculaires a été rendue possible d'une part grâce à un financement accordé par la société DIANA PetFood (Elven, France) en décembre 2012 pour l'extraction de l'ADN issus de poils et de fèces et le séquençage haut-débit (NGS) des échantillons de fèces sur la plateforme Illumina MiSeq et, d'autre part, grâce à la mise en place de collaborations. Deux équipes ont en effet été associées à cette étude : l'Unité de Surveillance Eco-Epidémiologique des Animaux Sauvages (ANSES – Nancy), et plus particulièrement Gérald Umhang, Vanessa Hormaz et Franck Boué, et l'équipe du Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CNRS – Montpellier), et plus particulièrement Maxime Galan, Sylvain Piry et Jean-François Cosson. Cette étude fait l'objet d'une publication en préparation disponible Annexe 2 de ce manuscrit (Forin-Wiart *et al.* in prep). Elle comprend deux volets : une expérimentation conduite sur un chat confiné pendant 49 jours, nourri avec des aliments connus et dont toutes les crottes ont été collectées, et une étude conduite à partir de fèces de chats collectées sur le terrain. La **Figure 2.5** résume la procédure suivie afin de combiner les techniques biomoléculaires, que sont le séquençage haut-débit et le géotypage, pour parvenir à identifier au mieux le spectre alimentaire des chats et les variations de leur régime alimentaire en fonction de leur degré de nourrissage et des saisons.

L'ADN a été extrait, d'une part des poils de chats prélevés lors des captures (cf. Deuxième Chapitre :2.1.) et d'autre part, des crottes collectées sur le terrain (cf. Deuxième Chapitre :3.2.2.). Pour les fèces, environ 500 mg de matière fécale ont été prélevés en différents points de la crotte car l'ADN des prédateurs et des proies est distribué de façon hétérogène à l'intérieur des échantillons. Les extractions ont été réalisées par l'entreprise Spygen (SAS SPYGEN, France) à l'aide des kits Qiagen QIAamp Tissue et DNA Stool Mini et selon les instructions du fabricant. Un total de 11 échantillons de poils et 15 échantillons de fèces ont également été sélectionnés au hasard pour être répliqués (cad. répétition de l'extraction pour chaque

échantillon) et des contrôles négatifs ont été réalisés pour les extractions d'ADN. Un mini code-barre de 136-bp du gène cytochrome *b* (*cytb*) (Galan *et al.* 2012) entouré par des amorces de PCR universelles a été amplifié à partir des crottes collectées lors du test de validation conduit avec les fèces du chat confiné et à partir de celles collectées sur le terrain. Les amplicons obtenus ont ensuite été examinés avec les deux plateformes NGS (Ion Torrent PGM et Illumina MiSeq). Par ailleurs, un panel de 11 marqueurs de types microsatellites identifiés pour le Chat domestique (Menotti-Raymond *et al.* 2005) ainsi qu'un marqueur du sexe (SRY) ont été utilisés pour identifier génétiquement l'émetteur d'une crotte en comparant les profils génétiques issus des fèces à ceux obtenus par les poils. Au final, la combinaison de ces deux techniques permet d'associer la consommation d'aliments à un individu donné.

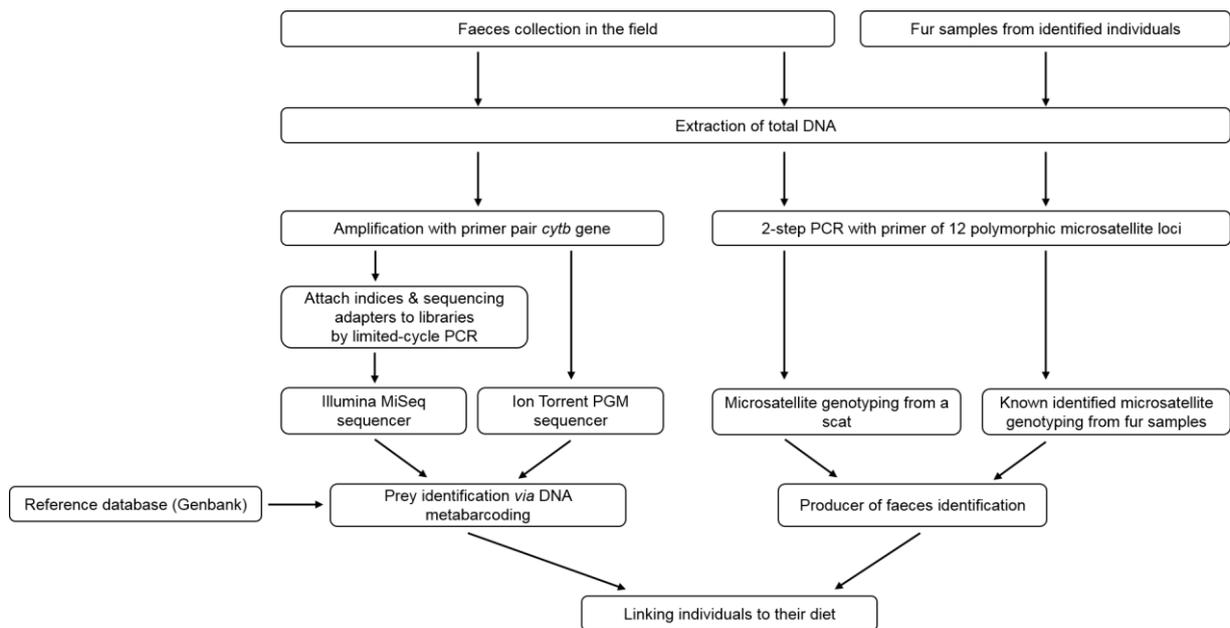


Figure 2.5. Procédure générale permettant d'identifier le producteur d'une crotte et la composition en item alimentaire de cette crotte (extrait de Forin-Wiart *et al.* in prep).

3.4. Estimation du régime alimentaire par la méthode du DNA metabarcoding

3.4.1. Validation de la détection d'aliments consommés par l'approche du DNA metabarcoding

Avant l'analyse des échantillons de terrain, un chat confiné a été nourri pendant 49 jours consécutifs avec des aliments connus afin d'identifier les limites et les biais respectifs associés aux plateformes de séquençage Ion Torrent PGM et Illumina MiSeq. Ce chat a été nourri avec une ration alimentaire quotidienne constante en quantité mais qui variait en composition d'un jour sur l'autre. Les rations journalières incluaient un ou plusieurs aliments provenant de trois catégories alimentaires différentes: des proies, de la nourriture pour animaux (pâtée et/ou croquettes) et de la viande et/ou du poisson frais (voir Annexe 2 pour les détails concernant l'alimentation, Forin-Wiart *et al.* in prep). Les différentes proies ainsi que la nourriture pour animaux et la viande et/ou le poisson frais étaient distribués en trois à quatre repas par jour. Chaque ration d'un aliment donné était pesée. Les crottes émises durant le test ont toutes été collectées dans une litière mise à disposition au chat. Elles ont été placées dans des sacs de prélèvement puis répertoriées avant d'être stockées dans un congélateur à -20°C.

3.4.2. Identification des aliments consommés

Les ADN extraits des fèces ont été analysés avec deux plateformes NGS : le séquenceur Ion Torrent PGM puis le séquenceur Illumina MiSeq. Le mini code-barre de 136-bp du *cytb* ainsi que les amorces de PCR universelles utilisés sont décrits dans Galan *et al.* (2012). Les procédures pour les PCR réalisées dans cette partie sont précisément décrites par Galan *et al.* (2012) et dans l'Annexe 2 (Forin-Wiart *et al.* in prep). Chaque échantillon a été amplifié deux fois (deux réplicats). Après la mise en commun des produits de PCR et la sélection des amplicons par leur taille sur des gels d'excision, les bibliothèques d'amplicons ont été séquencées

soit par la compagnie Gènes Diffusion (Douai, France) sur un système Ion Torrent PGM utilisant une puce Ion 316 Chip version 2 (Life Technologies), soit sur la plateforme du « Plateau GPTR-GENOTYPAGE » (Montpellier, France) sur un appareil MiSeq selon la méthode dite « paired-end », en utilisant un kit 500-cycle version 2 (Illumina). Le logiciel SESAME Barcode (Piry *et al.* 2012) a ensuite été utilisé pour trier les séquences issues des fichiers produits par les deux plateformes NGS d'afin d'identifier les haplotypes en comparant les séquences obtenues à celles de GenBank pour trois seuils de similarité d'assignation différents : 95 %, 98 % et 100 %.

3.5. Identification de l'émetteur des fèces par génotypage

Un panel de 11 marqueurs microsatellites ainsi qu'un marqueur du sexe (SRY), tous deux conçus pour des tissus de chats domestiques, ont été utilisés pour identifier génétiquement les producteurs des fèces collectées à partir des prélèvements de poils prélevés (Menotti-Raymond *et al.* 2005). Parmi les microsatellites, cinq ont dû être raccourcis car l'ADN nucléaire de l'hôte est souvent dégradé dans les fèces, ce qui empêche l'amplification de longs fragments (cf. Annexe 2, Forin-Wiart *et al.* in prep).

La PCR a été réalisée à l'aide du kit Qiagen multiplex PCR et l'électrophorèse par capillarité des produits de PCR a été effectuée à l'aide d'un séquenceur ABIPrism 310 (Life Technologies, Foster City, CA). La hauteur des pics et la taille obtenues pour chaque allèle de chaque marqueur microsatellite ont été lues pour chaque échantillon à l'aide du logiciel GeneMapper 4.1. Deux échantillons ont été considérés comme provenant du même individu s'ils partageaient la même combinaison d'allèles pour les 11 microsatellites et s'ils provenaient d'un individu du même sexe.

3.6. Classification des items alimentaires

Les procédures utilisées pour identifier les différents items alimentaires par famille et espèce et les assigner à un échantillon donné sont précisément décrites dans l'Annexe 2 (Forin-Wiart *et al.* in prep). La détection, par les plateformes NGS, de séquences d'ADN identifiées comme appartenant à des espèces de petits et de moyens rongeurs, d'insectivores, d'oiseaux sauvages et de reptiles a été associée à la catégorie « Proies » et à ses sous-catégories. En revanche, les séquences issues d'ongulés domestiques et sauvages, d'oiseaux d'élevage et de poissons d'élevage ont été associées à la catégorie « Aliments d'origine anthropique » et à ses sous-catégories. Ces aliments ont été considérés comme provenant d'aliments pour animaux, de restes de tables ou de déchets issus de la chasse.

3.7. Analyses statistiques des données biomoléculaires

La capacité des deux plateformes NGS à détecter les séquences d'ADN des aliments consommés dans les fèces du chat confiné a été estimée en comparant le nombre d'occurrences observées au nombre minimum d'occurrences attendues pour chaque catégorie alimentaire. Le calcul du nombre minimum d'occurrences attendues a été obtenu en se basant sur l'expérimentation de Forin-Wiart *et al.* (2014). La concordance de la détection des items alimentaires (cad. le nombre de réplicats dans lesquels l'item alimentaire détecté apparaît) a été calculée pour chaque séquenceur et pour chaque crotte amplifiée. Les proportions relatives des trois catégories alimentaires (Deuxième Chapitre :3.4.1.) composant le régime alimentaire du chat confiné ont été comparées aux nombres relatifs des séquences d'ADN identifiées et assignées à une crotte pour ces mêmes catégories.

Les différences de détection d'items alimentaires par les deux séquenceurs (Illumina MiSeq versus Ion PGM) ont été étudiées en considérant 15 groupes d'items alimentaires *a priori* (voir

Forin-Wiart *et al.* in prep en Annexe 2 pour la définition des groupes). Les différences d'occurrence des groupes (Group occurrence) en fonction de la plateforme de séquençage (Platforms) et de la session de collecte des fèces (Session) ont été analysées à l'aide d'une analyse de redondance (RDA, *package vegan*). Les différences observées avec cette méthode d'analyse ont ensuite été testées avec une analyse de variance (ANOVA) à permutations (499 permutations).

Des analyses de raréfaction ont été conduites afin de déterminer le nombre minimum de fèces nécessaire pour obtenir la totalité des espèces de proies détectées dans l'ensemble des fèces issues de chats de propriétaire et de chats de ferme. Ces courbes d'accumulation d'espèces, réalisées sur l'ensemble des crottes émises aux différentes sessions de collecte, ont été calculées à l'aide de l'équation 17 issue de Colwell *et al.* 2012 sur le logiciel ESTIMATES (Colwell 2013).

L'importance relative des différents items alimentaires dans le régime alimentaire des individus de la population étudiée a été estimée en calculant la fréquence d'apparition de chaque catégorie alimentaire (« proies », « aliments d'origine anthropique »), sous-catégorie (ex. « rongeurs de petite taille ou de taille moyenne », « insectivores », « oiseaux », « reptiles ») ou genre/espèces de proies sur l'ensemble des items alimentaires détectés dans les fèces ou sur l'ensemble des items alimentaires d'une catégorie ou sous-catégorie d'items.

L'influence de la saison et du degré de nourrissage sur le régime alimentaire des individus de la population a été étudiée en calculant la fréquence d'apparition relative des catégories alimentaires par rapport à l'ensemble des fréquences d'apparition pour chaque degré de nourrissage et ce pour les collectes de fèces de juin – juillet 2011 et novembre – décembre 2011 (le nombre de fèces identifiées comme issues de chats de propriétaire étant trop faible pour celle de mars 2012 puisse être prise en compte).

La fréquence d'apparition ($\% \pm$ écart-type) des aliments d'origine anthropique par rapport à l'ensemble des items alimentaires détectés a été calculée pour chaque session. De même, la fréquence d'apparition des mammifères et des oiseaux a été calculée relativement au nombre total d'apparitions de proies, tandis que celles en insectivores et en rongeurs (prairiaux, forestiers et commensaux de l'Homme) ont été calculées par rapport au nombre total d'items de mammifères et de rongeurs identifiés.

Afin de comparer la consommation en proies entre les chats de propriétaire et les chats de ferme au cours d'une même session de collecte de fèces et d'une session à l'autre pour les chats de ferme, les fréquences d'apparitions en proies et en aliments d'origine anthropique ont été comparées à l'aide de tests du Chi-deux dont la p -value a été simulée (les simulations ont été reproduites 1 000 000 de fois selon la méthode de Monte Carlo). Ce test a également été utilisé pour comparer la proportion de fèces de chats de propriétaire et de chats de ferme contenant uniquement des restes de proies.

Afin d'estimer l'influence du degré de nourrissage des individus et des saisons sur les préférences en proies, l'index de recouvrement de niche (Pianka 1973) a été utilisé (voir Forin-Wiart *et al.* in prep en Annexe 2 pour le calcul).

4. Détermination des caractéristiques de l'utilisation de l'espace par les chats

4.1. Tests des unités GPS CatLog

Les récentes avancées technologiques conjuguées à une demande croissante de la part des consommateurs ont abouti au développement d'unités de géolocalisation (GPS) légères et à bas prix, tels les GPS data loggers CatLog (Catnip technologies) initialement dédiés au suivi des chats domestiques par leurs propriétaires et applicables à d'autres espèces. Ces unités GPS, et d'autres comparables, ont notamment été déployées à des fins scientifiques sur des lièvres

Lepus timidus hibernicus (Reid et Harrison 2010) et des oiseaux marins (Dean *et al.* 2012). Cependant, à l'exception de l'étude réalisée sur l'opossum *Trichosurus cunninghami* en Nouvelle Zélande (Allan *et al.* 2013) et au cours de laquelle la fiabilité des données collectées a été analysée suite à la récupération des colliers GPS, aucune donnée n'est disponible sur les performances et la précision de ces unités légères et peu coûteuses à des fins scientifiques. Avant d'utiliser les GPS CatLog pour étudier le mode d'utilisation de l'espace par les chats, il m'est donc apparu nécessaire d'évaluer l'effet de la position de l'antenne, de la fréquence de prise des localisations, du degré d'ouverture du paysage et des déplacements d'un individu équipé sur le succès de prise des points (FSR) et l'erreur de localisation (LE). Pour cela, des tests statiques et dynamiques sur des unités ont été conduits sur le terrain d'étude. Cette phase d'expérimentation a fait l'objet d'une publication soumise à *PloS One* et actuellement en revue. Elle est disponible en l'état en Annexe 3 de ce manuscrit (Forin-Wiart *et al.* under review).

4.1.1. Tests statiques

Un dispositif expérimental stationnaire a été mis en place afin de tester l'effet de la position de l'antenne et du programme utilisé sur les variables FSR et LE. Ce dispositif était composé de 24 GPS fixés sur des bouteilles d'eau, espacées les unes des autres de 1,5 m et fixées sur de petits chevalets à 15 cm du sol. L'ensemble formait une grille de 3 colonnes sur 2 lignes, chaque cellule de la grille correspondant à une condition testée (position de l'antenne x programme). Dans chaque cellule, quatre unités GPS étaient testées, soit quatre répliqués par condition testée (**Figure 2.6**).

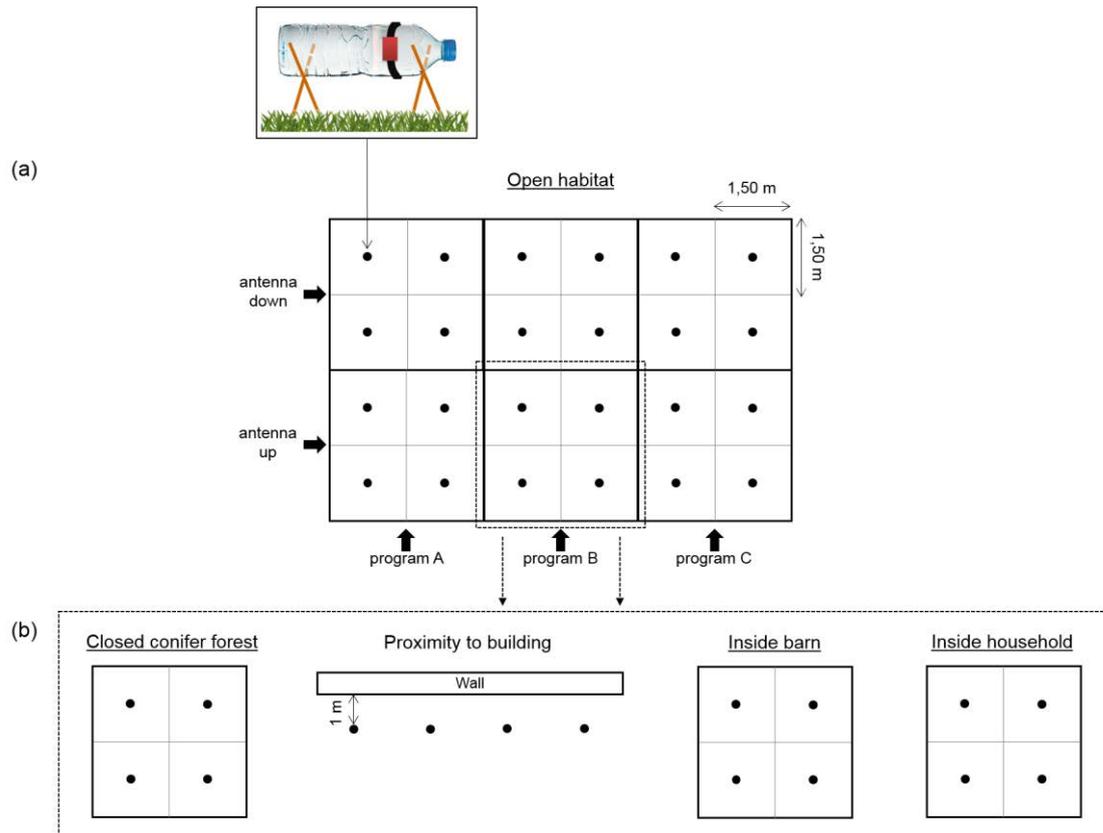


Figure 2.6. Dispositif expérimental mis en place pour tester (a) l'influence du positionnement de l'antenne, du programme et (b) de l'habitat sur les variables FSR et LE (extrait de Forin-Wiart *et al.* under review en Annexe 3).

L'effet de la position de l'antenne ($\pm 90^\circ$ depuis l'horizontale, soit 'Antenne haut' versus 'Antenne bas') et celui du programme (5-min : Programme A, 15-min : Programme B et 1-h : Programme C) sur les variables FSR et LE ont été testés dans un habitat ouvert (**Figure 2.6a**). Les GPS ont été laissés sur place afin que les unités qui fonctionnaient avec le programme A tentent au minimum de prendre 145 points (cad. environ 12 h de géolocalisation, soit un cycle de circonvolution des satellites). Les GPS de la condition « Antenne haut » et « Programme B » ont, quant à eux, été laissés jusqu'à ce qu'ils réalisent au moins 40 cycles de 12 h pour évaluer la constance des unités dans le temps.

L'effet de différents degrés d'ouverture du milieu a par ailleurs été évalué avec 16 GPS : quatre ont été placés dans une forêt de conifères dense, quatre dans un bâtiment agricole, quatre à l'intérieur d'une habitation et quatre à proximité du mur extérieur d'un bâtiment agricole

(**Figure 2.6b**). Ces 16 unités ont toutes été placées avec la condition « Antenne haut » et « Programme B ». Elles ont été laissées en place le temps qu'elles réalisent au moins deux cycles de 12h (cad. 97 points).

L'ensemble des unités GPS a été positionné dans des endroits présentant une forte visibilité ('sky availability' ou Vd 0.87 – 1.00, voir Forin-Wiart *et al.* under review en Annexe 3 pour les détails sur le calcul de cette variable topographique).

4.1.2. Tests dynamiques

Deux petits chiens, de taille équivalente à un chat domestique, ont été équipés d'unités GPS fixées sur leurs colliers et programmées pour prendre un point toutes les minutes. Ils ont ensuite été promenés en laisse dans les rues des villages de Boulton-aux-Bois et Briquenay, ainsi que dans la forêt et en lisière, dans des pâtures et près de fauche. La vitesse de promenade a été contrôlée de façon à ce qu'elle soit régulière et équivalente à celle d'un carnivore de taille moyenne en déplacement « tranquille » (5 km/h). Deux circuits différents ont été parcourus dans et aux alentours des villages de Boulton-aux-Bois et Briquenay et répétés deux fois dans des conditions climatiques équivalentes. Un circuit de référence a également été relevé simultanément à l'aide d'un GPS Garmin Map 62s, programmé pour prendre un point toutes les 1 à 2 secondes et porté par l'expérimentateur à environ 1,5 m du sol.

4.1.3. Définition des variables FSR et LE

Le succès de prise des points (FSR), défini comme la proportion de points pris par une unité GPS, a été calculé en divisant le nombre de points pris par le nombre de points attendus.

L'erreur de localisation (LE) a été calculée pour chaque point collecté comme étant la distance euclidienne entre un point GPS et soit la localisation « vraie » considérée comme une

coordonnée géodésique dans le cas des tests statiques, soit un point pris par le GPS Garmin Map 62s dans le cas des tests dynamiques.

D'autres mesures ont également été calculées pour apprécier les performances (μ TAF) et la précision (LE_{RMS} , LE_{IQR} , μLE , mLE et $LE < 10$ m) des unités GPS CatLog lors des tests statiques et dynamiques et pour comparer les résultats obtenus avec d'autres études. Ces mesures sont précisément décrites dans l'Annexe 3 (Forin-Wiart *et al.* under review).

4.1.4. Analyses statistiques des données GPS

La constance des performances des unités GPS a été examinée en comparant le FSR entre les différentes unités de la condition 'Antenne haut' et 'Programme B'. Des différences de précision (LE) entre les unités ont ensuite été testées à l'aide d'une analyse de variance à un facteur (ANOVA). Finalement, la fréquence des valeurs de LE extrêmes et la médiane des valeurs de LE sur 40 cycles de déploiement ont été testées à l'aide de régression linéaires pour examiner la constance des unités dans le temps.

Lors des tests statiques, l'influence des positions de l'antenne et des intervalles de prise des localisations a été examinée sur les variables FSR et LE. L'influence de ces deux facteurs sur la variable LE a, pour sa part, été approfondie à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes (LMM). L'effet du degré de fermeture du milieu a également été étudié sur la variable FSR, à l'aide d'une régression logistique, et sur la variable LE, à l'aide d'une analyse de variance (ANOVA) à effets mixtes nichés. Lors des tests dynamiques, l'influence des habitats traversés sur la variable LE a été analysée avec des LMM.

L'ensemble des analyses citées ci-dessus sont précisément décrites dans l'Annexe 3 (Forin-Wiart *et al.* under review).

4.2. Recrutement des individus et pose de colliers

Certains des chats de propriétaire manipulés au cours des sessions de captures biannuelles d'avril et de septembre 2012, et pour lesquels les propriétaires ont donné leur accord, ont été équipés d'un collier. Certains des chats de ferme capturés au cours de ces mêmes sessions à l'aide de chatières ont également été équipés de colliers (cf. 2.1.). Dans les deux cas, la pose du collier a eu lieu alors que les individus étaient anesthésiés (cf. 2.1.) et tous ont été examinés afin de s'assurer que leur état de santé était bon. Seuls des individus âgés d'au moins 18 mois, et qui avaient donc atteint leur maturité sociale et sexuelle (Beaver 1992) ont été équipés. Tous avaient un gabarit suffisant pour que le collier n'excède pas 3 % de leur poids. Une fois réveillés de leur anesthésie, les chats équipés ont été soit ramenés chez leur propriétaire soit relâchés sur le lieu de leur capture. A l'issue de la période de suivi, tous les chats de ferme ont été capturés à nouveau et déséquipés sans anesthésie, en se contentant d'ouvrir le collier à travers les barreaux d'une cage de contention.

Les colliers dont été équipés les chats comprenaient une unité GPS CatLog (programme B : 1 point / 15 minutes) et un accéléromètre tridimensionnel (USB Accelerometer X6-2 mini, GCDC®, 40-Hz, voir 5.1. ci-après) pour un poids total de 80 grammes. Des plombs de pêche ont été rajoutés de part et d'autre de l'accéléromètre pour équilibrer le collier afin d'assurer au mieux l'orientation de l'unité GPS vers le ciel (**Figure 2.7**). J'ai assemblé les deux types d'unités sur des lanières de polypropylène (ex. collier pour chien de chasse) et ajusté le positionnement des unités et la taille des colliers pour chaque individu équipé (**Figure 2.8**). Certains chats de ferme mâles, connus pour se déplacer fréquemment de ferme en ferme, ont également été pourvus d'un émetteur de localisation VHF afin d'identifier leurs déplacements par radiopistage et d'assurer leur recapture. Au final les colliers posés sur ces chats totalisaient 110 g (**Figure 2.9**).

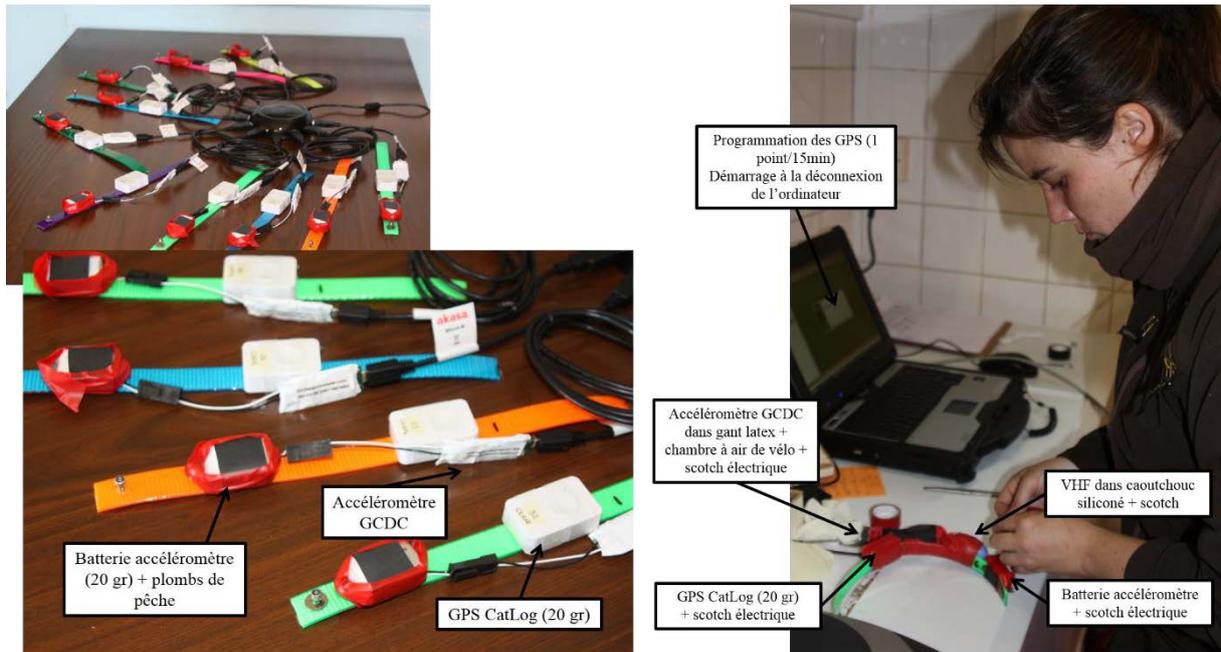


Figure 2.7. Chargement des unités GPS et accélérométriques via USB, programmation et préparation des colliers.



Figure 2.8. Ajustement et positionnement des colliers et relâché.



Figure 2.9. Différents types de colliers déployés, sans VHF (photos du haut) ou avec VHF (photos du bas).

Un total de 41 chats a été équipé avec ces colliers. En avril 2012, dix chats de propriétaire (5 ♀ castrées, 4 ♂ castrés, 1 ♂ entier) de huit maisons et une femelle de ferme ont été équipées à Boult-aux-Bois, ainsi que six chats de ferme (2 ♀, 4 ♂) issus de quatre fermes de Briquenay, et trois chats de la ferme Rémaclay (2 ♀, 1 ♂). En septembre 2012, deux chats de propriétaire (1 ♀ reproductive, 1 ♂ castré) de deux maisons et cinq chats de ferme (1 ♀, 4 ♂) issus de deux fermes de Boult-aux-Bois, ainsi que neuf chats de propriétaire (2 ♀ castrées, 2 ♀ reproductives, 3 ♂ castrés, 1 ♂ entier) issus de cinq maisons et cinq chats de ferme (3 ♀, 2 ♂) issus de trois fermes de Briquenay l'ont également été.

Comme les chats ont un comportement de recherche alimentaire solitaire et que les individus d'un même groupe n'ont pas accès aux mêmes ressources et qu'ils diffèrent dans leurs comportements (Crowell-Davis *et al.* 2004), des chats inféodés à une même habitation ou à une même ferme ont parfois été équipés simultanément. Les chats de propriétaire équipés étaient en majorité des individus stérilisés (71 % des individus dont 47 % de femelles et 53 % de mâles), tandis que l'ensemble des chats de ferme étaient sexuellement actifs. Ces proportions

correspondent à la population étudiée car la grande majorité des chats de propriétaire sont stérilisés alors que les chats de ferme ne le sont jamais.

4.3. Collecte des données de localisation et des données climatiques

Les données de localisation ont été collectées sur une durée de 8 à 10 jours par session. Une fois les colliers récupérés, elles ont été téléchargées et visualisées à l'aide du logiciel ArcMap 10 GIS (ESRI, Redlands, CA, USA). En parallèle, des relevés journaliers de la pluviométrie (en millimètres) sur le site de Boult-aux-Bois ont été récupérés auprès d'un habitant de Boult-aux-Bois, tandis que des relevés horaires de températures (en degré Celsius) et de pressions relatives (en hPa) ont été récupérés auprès de la station météorologique Météo France de Belval (Ardennes) située à une cinquantaine de kilomètres du terrain d'étude.

4.4. Analyse des données de localisation

4.4.1. Sélection des données

Dans un premier temps, j'ai filtré puis supprimé les données de localisations associées à des vitesses de déplacement trop élevées pour un chat domestique. J'ai ainsi fixé le seuil de la vitesse maximale d'un chat domestique en déplacement à 6 km/h à l'aide des localisations collectées en milieu ouvert (pâtures et près de fauche) provenant du suivi de plusieurs individus en septembre 2012 (voir Forin-Wiart *et al.* under review en Annexe 3 pour les différentes méthodes utilisées pour filtrer les données issues de relevé GPS). Dans un second temps, j'ai supprimé les données de localisations obtenues dans les habitations en considérant qu'elles risquaient majoritairement d'être associées à des périodes de repos de l'animal comme l'indiquait l'agrégation de points de localisations dans des habitations et/ou bâtiment agricoles. Toutefois, pour ne pas sous-estimer l'utilisation des habitations, surtout pour les chats de

propriétaire, j'ai conservé et pris en compte pour la suite des analyses le premier et le dernier point de chaque série de localisations situées dans les habitations ou les bâtiments agricoles en considérant qu'ils correspondaient aux localisations d'entrée et de sortie de l'individu suivi.

4.4.2. Estimation de la superficie des domaines vitaux

Le domaine vital des individus équipés de GPS a été estimé par la méthode du « Kernel de densité » (KDE) basés sur les localisations obtenues. Cette méthode considère que l'utilisation de l'espace faite par les animaux peut être décrite par une fonction de densité de probabilité bivariée ('UD' ou utilisation distribution). Cette fonction d'activité estime la probabilité d'occurrence d'un animal à un endroit donné, et cela en fonction des coordonnées (x, y) de ce lieu. Ainsi, à chaque point x d'un plan donné la méthode du Kernel estime la valeur de l'utilisation de l'UD comme étant :

$$\hat{f}(x) = \frac{1}{nh^2} \sum_{i=1}^n K \left\{ \frac{1}{h} (x - X_i) \right\},$$

avec h le paramètre de lissage qui contrôle la largeur de la fonction de densité placée sur chaque point utilisé lors de l'analyse, n the nombre de localisations et X_i la $i^{\text{ème}}$ localisation d'un individu (Calenge 2011).

Les domaines vitaux des individus ont été calculés comme étant l'aire minimale pour laquelle la probabilité de localiser chaque individu est équivalente à 0.95 (KE95), c'est-à-dire 95 % de l'UD. Pour cela, la fonction 'kernelUD' (*package adehabitatHR*, Calenge 2006) avec un paramètre de lissage pour chaque individu $h = href$ (valeur par défaut) du logiciel R a été utilisée. Le choix de ce paramètre s'est fait à l'aide d'une sélection visuelle basée sur des essais successifs. Un des avantages de cette méthode est que les contours du domaine vital peuvent être irréguliers et disjoints et que différents centres d'activités peuvent être mis en évidence.

4.4.3. Estimation des distances maximales journalières

Les coordonnées géographiques des maisons et des bâtiments agricoles principaux majoritairement utilisés par les individus suivis ont été utilisés pour mesurer la distance maximale à laquelle les individus pouvaient s'éloigner. Cette distance calculée pour chaque jour de suivi, renseigne sur le rayon d'action d'un individu.

4.5. Analyses statistiques des données de localisations

La superficie moyenne des domaines vitaux (moyenne \pm SE) a été calculée pour les chats de propriétaire et de ferme et pour chaque session de capture. Des modèles linéaires généralisés (GLM) avec une distribution normale ont ensuite été utilisés afin d'examiner l'influence, sur les valeurs log-transformées de la superficie des domaines vitaux (\log_{KE95}), des facteurs suivants :

- le degré de nourrissage ('Feed_deg', propriétaire / ferme),
- le sexe ('Sex')
- le statut reproducteur ('RS', castré / actif)
- la période de suivi ('Season', avril ou septembre),
- la pluviométrie cumulée au cours du suivi ('Rainfall'),
- la température moyenne au cours du suivi ('Temp')
- la pression atmosphérique relative moyenne au cours du suivi ('Pr').

Les variables 'Temp' et 'Pr' étaient fortement corrélées à la variable 'Rainfall'. Cette dernière a été conservée pour générer les modèles comme elle semble fortement influencer les comportements des chats de propriétaire (Churcher et Lawton 1987) et elle a été transformée en une variable catégorielle 'Rfall_ind' représentative de la pluviométrie cumulée sur la durée du suivi (faible (0 – 20 mm) ou forte (40 – 80 mm)). Afin d'éviter que deux variables

explicatives corrélées soient dans le même modèle, les données ont été examinées à l'aide d'une analyse des correspondances multiples (ACM, *package ade4*). Cette analyse préliminaire a mis en évidence que la variable 'Season' était corrélée avec la variable 'Rfall_ind' et que la variable 'RS' était corrélée avec la variable 'Feed_deg'. Les durées de suivi des individus étant très courtes, la variable 'Rfall_ind' a été conservée pour la suite des analyses afin de rendre compte plus précisément des conditions climatiques. De plus, la variable 'RS' a été écartée car, bien que généralement testée, elle ne semble pas influencer sur la superficie des domaines vitaux (revue dans Spotte 2014). Au total, huit modèles possibles ont été générés dont le modèle global, le modèle nul et ceux avec toutes les combinaisons des variables prédictives. Ces modèles ont ensuite été classés en fonction de leur capacité à décrire les données parcimonieusement à l'aide de l'AICc (*package MuMIn*). Si deux modèles avaient une différence d'AICc inférieure à deux ($\Delta AICc < 2$), le modèle le plus parcimonieux avec le moins de paramètres a été retenu et les coefficients des facteurs explicatifs de ce modèle ont été calculés.

Dans un second temps, l'amplitude moyenne des déplacements journaliers (moyenne \pm SE) a été calculé pour chaque degré de nourrissage (propriétaire / ferme) et pour chaque session de capture. Des modèles linéaires à effets mixtes (LMM, *package nlme*) ont ensuite été utilisés afin d'étudier l'influence sur les valeurs log-transformées de la distance journalière maximale (log_DistMax) des facteurs 'Feed_deg', 'Sex' et 'RS' ainsi que des facteurs :

- la période de suivi (avril ou septembre, 'Season'),
- la pluviométrie journalière totale ('Rain'),
- la température journalière moyenne ('Tempm')
- la pression atmosphérique relative journalière moyenne ('Prm').

Les variables 'Tempm' et 'Prm' ont été retirées des analyses car elles étaient fortement corrélées à la variable 'Rain'. Les variables 'Season' et 'RS' montraient, respectivement, une forte colinéarité avec les variables 'Rain' et 'Feed_deg'. La variable 'Rain' a, comme

précédemment, été privilégiée afin de rendre compte des variations climatiques entre les différentes journées. Il en a été également de même pour la variable 'Feed_deg'. A l'exception du modèle nul, le modèle global ainsi que ceux avec les différentes combinaisons de variables prédictives incluaient un effet aléatoire pour chaque individu ('#Ind') pour contrôler la non indépendance des déplacements journaliers pour chaque individu suivi (de 6 à 8 distances journalières par individu suivi). Au total, huit modèles possibles ont été compilés et classés en fonction de leur capacité à décrire les données parcimonieusement à l'aide de l'AICc (*package MuMIn*). Si deux modèles avaient une différence d'AICc inférieure à deux ($\Delta AICc < 2$), le modèle le plus parcimonieux avec le moins de paramètres a été retenu et les coefficients des facteurs explicatifs de ce modèle ont été calculés.

5. Construction de l'éthogramme accélérométrique d'une séquence de chasse

L'utilisation et surtout l'analyse complexe des données accélérométriques ont été rendues possibles grâce à la mise en place d'une collaboration avec l'équipe du Département Ecologie, Physiologie et Ethologie (CNRS – Strasbourg), et plus particulièrement Yves Handrich, Jean-Yves Georges et Damien Chevallier. Bien que le relevé du taux de prédation soit *in fine* le résultat attendu au cours de mon travail de thèse, cela a impliqué néanmoins au préalable d'être en mesure d'identifier ces événements de prédation. Selon Spotte (2014) 'la chasse correspond à l'acte de trouver, poursuivre, attraper et tuer une proie (avant de la consommer)'. Ainsi, la difficulté de l'identification de ce comportement relève du fait que ces actions (se déplacer, observer, attendre, sauter, etc.) prises indépendamment, ne sont pas spécifiques de ce comportement. C'est donc l'association, la répétition et l'enchaînement de ces comportements qui permettent d'identifier une action de chasse

5.1. Collecte des données d'accélération

Lors des sessions de captures d'avril et de septembre 2012, 21 chats de propriétaire et 20 chats de ferme ont été équipés de colliers sur lesquels étaient fixés une unité GPS CatLog et un accéléromètre tridimensionnel (cf. Deuxième Chapitre :4.2.). Ces accéléromètres (X6-2 mini, Gulf Coast Data Concepts, 22g) rechargeables sur un port USB sont composés d'une batterie de 1000 mAh et d'un processeur (**Figure 2.10**). Ces unités ont été configurées à une fréquence d'enregistrement de 40 Hz (cad. 40 points par seconde) pour enregistrer sur une période de 8 – 9 jours les accélérations des individus dans les trois dimensions de l'espace (X, Y, Z) avec une amplitude de ± 6 G et une résolution de 0.0002 G / point (résolution de 16-bit). Leur positionnement et leur fixation sur un collier a permis d'enregistrer les accélérations selon les trois axes des individus (**Figure 2.11**).



Figure 2.10. Accéléromètre tridimensionnel X6-2 mini (batterie 1000 mAh et processeur), protection de l'unité contre l'humidité et les chocs.

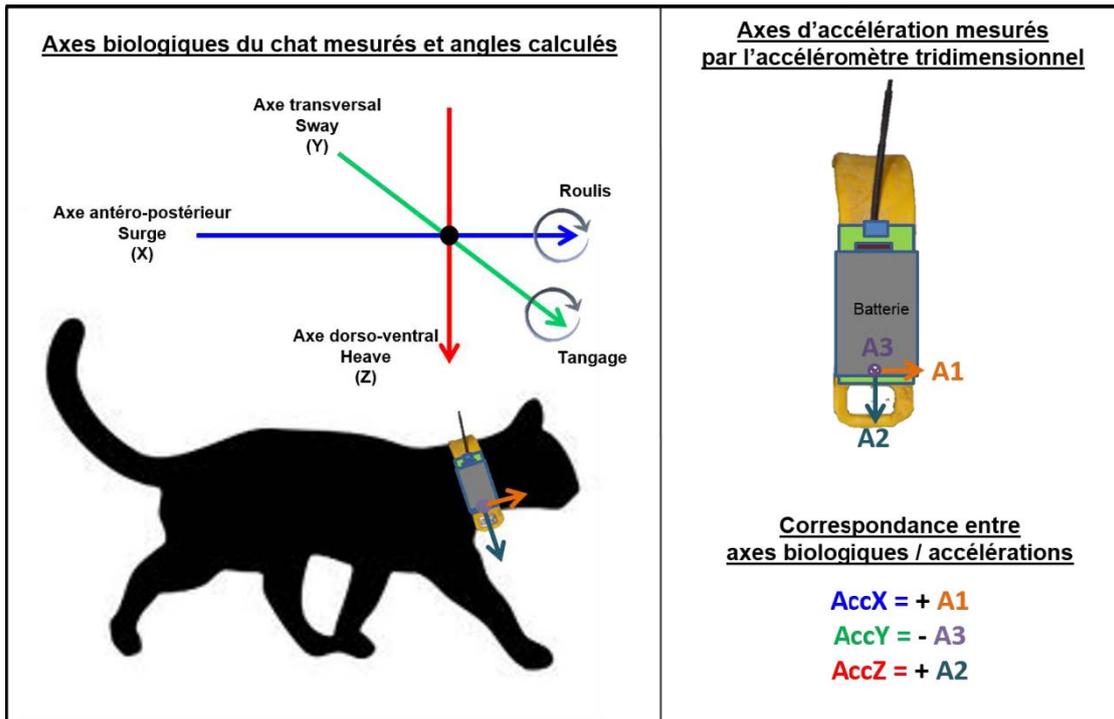


Figure 2.11. Représentation des trois axes d'accélération et des deux angles de postures mesurés sur l'animal.

En plus de ces suivis de plus d'une semaine en avril et septembre 2012, certains de ces chats ont été équipés ponctuellement : trois chats de propriétaire avec un collier VHF additionné d'un accéléromètre X6-2 mini pour une durée de suivi de 3 – 4 jours en novembre 2011, et cinq chats de propriétaires et quatre chats de ferme avec un collier léger (système de fermeture à clips) pour une durée de suivi de moins d'une heure en juin 2012. Ces chats ont été sélectionnés car ils étaient faciles à manipuler et à équiper sans anesthésie.

5.2. Collecte des données comportementales

Les chats équipés de colliers ont été localisés soit grâce à la connaissance de leurs habitudes (ex. zones de chasse), soit par la réalisation de circuits dans les villages et sur les chemins aux alentours, soit par radiopistage à l'aide de la technique du 'home in' pour les individus pourvus d'un émetteur VHF. Une fois localisés, les individus ont été filmés à distance,

préférentiellement en action de chasse mais également au cours de leurs activités quotidiennes, à l'aide d'une caméra vidéo (Canon® XL1s) munie d'un téléobjectif zoom (100x400 mm) pour filmer à distance et influencer le moins possible sur leurs comportements.

Afin d'acquérir des données de séquences comportementales ayant trait à la consommation d'aliments anthropiques et de proies, les chats équipés de colliers légers ont également été filmés tandis qu'ils consommaient des restes de table, des croquettes, de la pâtée et des rongeurs (issus de piégeages réalisés au CERFE dans le cadre d'un programme conjoint) que nous leur avons donné.

5.3. Analyse des données de chasse

5.3.1. Analyse des données d'observation directes

A l'aide d'un éthogramme basé sur les travaux de Bradshaw *et al.* (1995) et des observations directes, chaque comportement visionné a été classé dans l'une des huit grandes catégories comportementales répertoriées (Annexe 4). Afin de caractériser le comportement de chasse, 13 comportements issus de cinq de ces grandes catégories (chasse, consommation d'aliments anthropiques, inactivité, déplacements, toilettage) ont été identifiés. Des séquences comportementales pures, pour lesquelles seul le comportement identifié était observé (ex. flairer le sol versus flairer le sol en marchant) ont été délimitées (début – fin de la séquence comportementale) à l'aide de la vidéo et synchronisées aux signaux accélérométriques (visualisés avec le logiciel IgorPro) avec une résolution d'une demi-seconde. Un maximum de 10 séquences de 20 secondes a été sélectionné aléatoirement parmi les séquences analysées afin que l'échantillonnage soit équilibré (les comportements sur- ou sous-représentés sont difficilement discriminés, Soltis *et al.* 2012). Certains comportements jugés trop rares car correspondant à moins de 10 séquences ou à 10 séquences de 0,5s ont été écartés des analyses.

5.3.2. Traitement des données d'accélération

L'accélération brute a été mesurée selon les trois axes de l'accéléromètre, et transposée à celle de l'animal selon les axes antéro-postérieur (X ou surge), transversal (Y ou sway) et dorso-ventral (Z ou heave) selon la position de l'unité fixée au cou de ce dernier (**Figure 2.11**). De cette accélération brute (AccX, AccY et AccZ) ont été extraites deux composantes: d'une part, l'accélération statique (Grv) et les angles associés à la posture de l'animal et d'autre part, l'accélération dynamique de l'animal (Dynamic Body Acceleration ou DBA) (**Figure 2.12**). Ainsi, l'accélération en trois dimensions peut être décomposée comme :

$$AccX = GrvX + DBAX$$

$$AccY = GrvY + DBAY$$

$$AccZ = GrvZ + DBAZ$$

L'ensemble des variables d'accélération a été calculé à l'aide de programmes développés par Yves Handrich sur le logiciel Matlab (R2009b). Ces programmes comprennent l'utilisation de différentes boîtes à outils de ce logiciel.

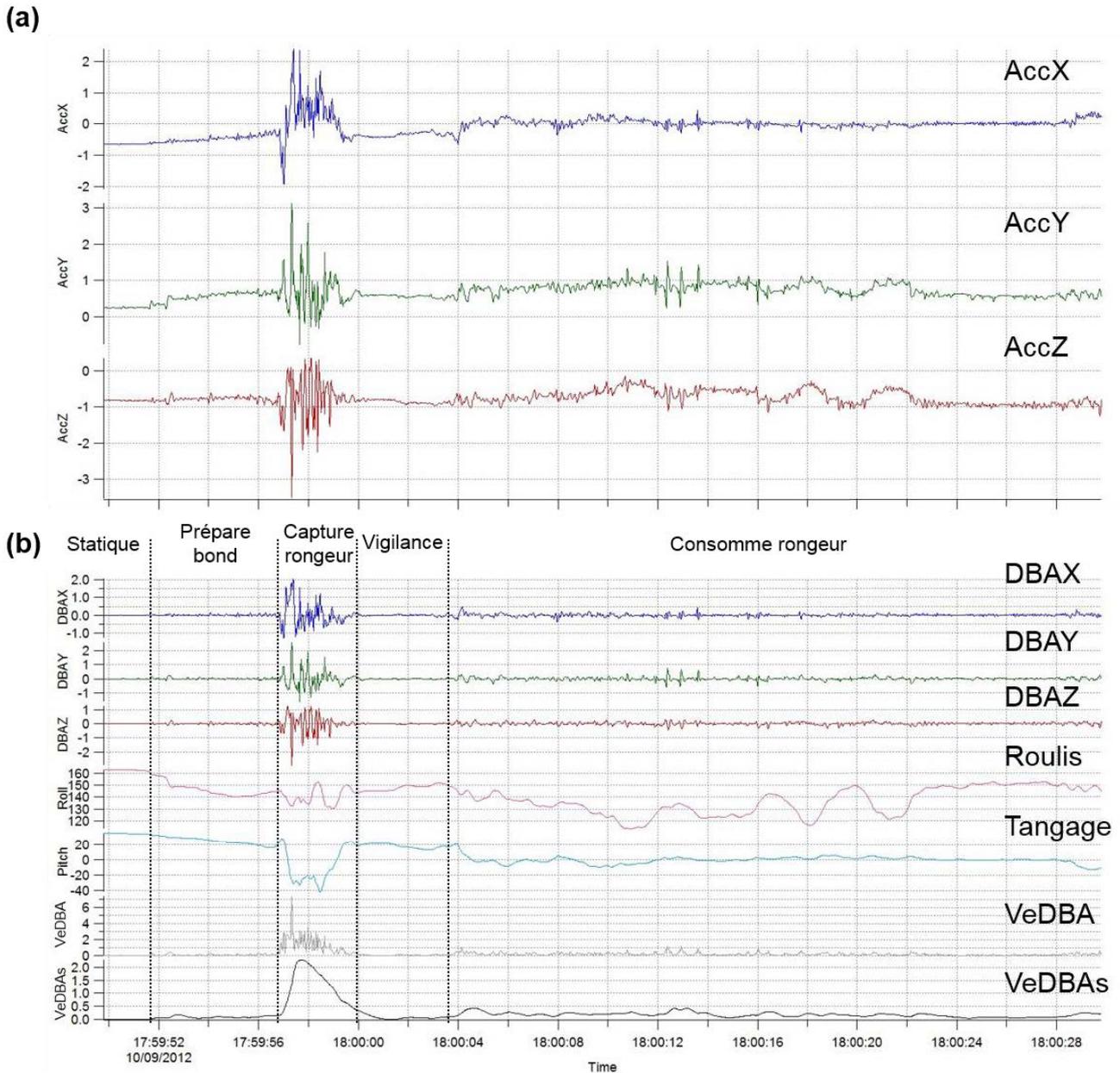


Figure 2.12. Exemple (a) de données d'accélération brutes et (b) de la posture (angles) et des variations de l'accélération dynamique (dans les trois dimensions de l'espace, la norme vectorielle et sa moyenne glissante centrée VeDBAs) durant une séquence de chasse.

Dans un premier temps, la composante statique de l'accélération a été extraite de l'accélération brute pour chaque axe (GrvX, GrvY, et GrvZ) à l'aide d'un filtre passe-bas avec un seuil de 0,5Hz. Puis, les deux angles associés à la posture de l'animal (roulis 'R' et tangage 'T') ont été calculés à partir des 3 composantes statiques. Par ailleurs, pour prendre en compte des changements posturaux rapides, les deux angles ont à nouveau été filtrés à l'aide d'un filtre

passé-haut avec un seuil de 2Hz pour obtenir les angles roulis fast ‘Rf’ et tangage fast ‘Tf’. Ainsi, un total de 4 variables a été obtenu à partir de la composante statique du signal : roulis ‘R’, roulis fast ‘RF’, tangage ‘T’ et tangage fast ‘Tf’.

Dans un second temps, l’accélération dynamique qui correspond à l’accélération propre de l’animal (variations de vitesse) a été extraite pour chaque axe (‘DBAX’, ‘DBAY’ et ‘DBAZ’) en faisant la différence entre l’accélération brute et la composante statique. La variable ‘VeDBA’ (Vectorial Dynamic Body Acceleration) a été calculée comme étant la norme vectorielle de l’accélération dynamique, soit :

$$VeDBA = \sqrt{(DBAX)^2 + (DBAY)^2 + (DBAZ)^2} .$$

Ce vecteur est directement proportionnel au travail mécanique lié aux mouvements. Il est généralement utilisé comme un index de la dépense énergétique total de l’animal (Wilson *et al.* 2008; Wilson *et al.* 2012). De plus, pour faciliter la discrimination de comportements de niveaux énergétiques comparables, la moyenne glissante centrée sur un pas d’une seconde de la ‘VeDBA’ a été calculée : ‘VeDBAs’. Des trois composantes de la DBA ont été extraites les accélérations dynamiques partielles (PdbaX, Y, Z) à l’aide d’un filtre passe-bas utilisé avec un seuil de 0.5Hz sur la valeur absolue de DBAX, Y et Z. Ces variables ont permis de calculer le rapport des trois axes PdbaX, Y, Z à la variable ‘VeDBAs’, soit ‘ratioX’, ‘ratioY’ et ‘ratioZ’. Ces ratios permettent de mettre en évidence la composante majeure de la ‘VeDBA’ pour un comportement donné (ex. PdbaX exprimant un mouvement de direction essentiellement latéral, est la composante majeure de la ‘VeDBA’ lorsqu’un chat se toilette avec la langue). Enfin, les fréquences sur les trois axes (‘FreqX’, ‘FreqY’ et ‘FreqZ’) ont été calculées comme étant l’inverse de la durée moyenne entre deux pics d’accélération maximum sur un intervalle d’une minute. Sur l’axe vertical Z, cela exprime assez fidèlement la fréquence des pas. Ainsi, aux 4 variables statiques, s’ajoutent 11 variables associées à l’accélération propre de l’animal, soit un total de 15 variables d’accélération.

5.3.3. Construction d'un éthogramme accélérométrique

Chaque séquence comportementale a été découpée en segments de 0,5s (Unité de Temps, UT) afin de pouvoir précisément caractériser des comportements de courte durée (ex. bond ou saut d'une durée de 0,5s). Des statistiques descriptives ont été calculées sur ces segments comportementaux à l'aide de programmes développés sous le logiciel IgorPro. Ainsi, la moyenne (μ), la moyenne absolue (μAbs), les valeurs minimum (min) et maximum (max), l'étendue (ou range, rg) ainsi que la variance (var) ont été calculées pour les 15 variables d'accélération, soit un total de 90 variables descriptives par UT (15 x 6).

Pour les comportements fortement représentés dans l'échantillon (ex. repos), un tirage aléatoire d'un maximum de 500 UT a été réalisé avant de réaliser un arbre de classification des comportements par la méthode du CART (Classification And Regression Tree, *package rpart*). Cet outil, implémenté sous R, permet de mettre en place automatiquement des règles de décisions hiérarchiques pour caractériser les différentes séquences comportementales à classer issues des observations faites par un expérimentateur (Nathan *et al.* 2012; Shamoun-Baranes *et al.* 2012; Nishizawa *et al.* 2013). A chaque nœud de cet arbre dichotomique, l'ensemble des 90 variables descriptives, ainsi que différents seuils, sont testés afin d'établir des règles permettant de donner deux nœuds descendants, et cela jusqu'à ce que l'arbre maximal soit obtenu.

Afin de valider la discrimination de chaque comportement et l'éthogramme accélérométrique, deux indices permettant de juger des critères de sélection ont été calculés comme décrit par Fehlmann *et al.* (under review). Ces indices comparent les UT vraies d'un comportement donné i (observées, T) à celles sélectionnées par le CART pour ce comportement i (P) et à celles sélectionnées et vraies (TP). Partant de là, l'indice de Pureté (P%) estime la capacité du modèle à extraire correctement les UT sélectionnées et vraies pour un comportement i , soit $P\%_i = TP/P$, tandis que l'indice de Sensibilité (S%) estime, lui, la capacité du modèle à extraire correctement toutes les UT du comportement d'intérêt i , soit $S\%_i = TP/T$.

Enfin, un indice a été calculé pour estimer la précision globale de l'arbre AeA (Acceleration ethogram Accuracy). Il correspond au nombre global de TP divisé par le nombre total de de T.

6. Caractérisation de la sociabilité envers les humains et variables associées au comportement de chasse

6.1. Tests de tempérament et de réactivité vis-à-vis d'une proie

Des tests de tempérament conduisant à établir des « Feline Temperament Profile » (FTP) ont été mis en place par Siegford *et al.* (2003) afin de guider le choix des familles adoptives lors du placement de chats issus de refuge en s'assurant que la sociabilité des individus à placer soit compatible avec les attentes des familles candidates. Ces tests sont habituellement réalisés dans une pièce (Siegford *et al.* 2003; Iki *et al.* 2011). Je les ai adaptés afin de tester 13 chats de propriétaire adultes castrés (7 femelles et 6 mâles).

6.1.1. Test de réactivité vis-à-vis des humains

Tous les tests de tempérament réalisés sur les individus ont été effectués en dehors de l'habitation du chat de propriétaire, mais dans un environnement familier de ce dernier (ex. le jardin) et en l'absence du propriétaire. Ces tests d'une durée de 10 – 15 min ont été conduits deux fois pour chaque individu en juillet 2011 puis en février 2012, un intervalle de huit mois séparant les deux évaluations afin de vérifier la constante des réactions observées. Un expérimentateur inconnu des chats et différent lors des deux sessions a réalisé les différentes étapes du protocole du FTP. Ces différentes étapes visaient à estimer les réponses d'un individu envers une personne inconnue (interaction avec un humain inconnu : étapes 1, 2, 3 et 8, manipulation : étapes 4, 6, 7 et 9), la capacité d'un individu à s'adapter à une situation (degré de relaxation : étape 5) et la réactivité d'un individu à l'aide d'un test de soudaineté (étape 10).

Elles sont présentées en détail dans l'Annexe 5. Tout au long de ces étapes, un observateur positionné à distance suffisante pour ne pas interférer avec l'animal lors des tests, relevait et catégorisait les réactions des individus pour chacune des étapes du test soit en les classant comme amicales (ex. miaule, approche), soit comme non amicale (ex. ignore l'expérimentateur, recule, attaque) (voir Annexe 5 pour les détails). Ainsi, chaque réponse observée était comptabilisée dans l'une ou l'autre des catégories pour former un sous-total de réponses amicales (FTP+) ou non amicales (FTP-) permettant de caractériser individuellement chaque chat.

6.1.2. Test de réactivité vis-à-vis d'une proie

A la suite immédiate du test FTP, chaque individu a été confronté au cri d'une musaraigne musette *Crocidura russula* pendant 1 minute afin de quantifier l'intérêt porté à une proie. Pour cela, l'observateur du FTP a déclenché un enregistrement diffusé par un haut-parleur caché de la vue du chat (ex. sous de l'herbe coupée). Les réactions générales de l'individu ont été relevées (Annexe 5, étape 11), ainsi que le temps qu'il a passé à s'intéresser à ce stimulus en secondes (0 – 60 s.) et toute autre réaction pouvant être déclenchée par la diffusion de cet enregistrement.

6.2. Mesure de paramètres individuels associés au comportement de chasse

6.2.1. Estimation des actions de chasse par observation directe

Pendant quatre semaines, du 11 juillet au 5 août 2011, un circuit a été parcouru dans et aux alentours du village de Boulton-aux-Bois par deux véhicules (et donc deux observateurs) dans l'aire d'activité théorique de la population de chats. Il a été parcouru cinq fois par semaine, au cours de deux tranches horaires (6 – 10 h et 17 – 21 h) décrites comme étant celles le plus favorablement utilisées en été par les chats pour chasser (Corbett 1979; Goszczyński *et al.*

2009). Une fois un individu repéré, sa position a été enregistrée, ainsi que ses activités et leur durée. Lorsqu'un chat était en action de chasse, la durée de l'action ainsi que le nombre de tentatives infructueuses et réussies ont été renseignées.

6.2.2. Estimation du temps passé dehors par jour

Les 13 individus pour lesquels des tests FTP et de réactivité à la proie ont été réalisés en juillet 2011 ont ensuite été équipés à leur domicile, sans anesthésie, d'un collier avec un GPS CatLog au mois d'octobre 2011. Ces unités GPS ont été programmées pour prendre une localisation toutes les 10 min. pendant une période de 4 jours. Parmi les individus équipés, neuf d'entre eux ont été suivis pendant deux semaines consécutives.

6.3. Analyse des données de tempérament

6.3.1. Tests FTP et de réactivité vis-à-vis d'une proie

Pour chaque individu, les scores FTP + d'une part et FTP – d'autre part ont été moyennés afin d'obtenir des scores représentatifs des deux sessions. Il en a été de même pour le temps passé à s'intéresser à une proie.

6.3.2. Calcul des variables relatives au comportement de chasse

La proportion de temps passé à chasser a été calculée pour chaque individu suivi à partir des observations directes. Le comportement de chasse des individus a ensuite été analysé en termes d'effort de capture et de succès de capture, tels que définis par Corbett (1979) pour identifier des différences comportementales entre les individus. L'effort de capture a été défini comme le nombre de tentatives de capture réalisées par heure de chasse. Le succès de capture, quant à lui, a été défini comme la proportion de captures réussies. Ces analyses ont été réalisées

uniquement pour des individus observés alors qu'ils consacraient au minimum 30 minutes à la chasse. Le succès de capture n'a été calculé que pour les individus dont au moins une tentative de capture a pu être observée.

6.3.3. Calcul du temps passé dehors

Dans un premier temps, les données de localisations ont été filtrées en calculant la vitesse entre deux points de localisations réussis (Forin-Wiart *et al.* under review en Annexe 3), puis les points aberrants (vitesse > 6 km/h) ont été exclus pour la suite des analyses. Le calcul du temps passé dehors par jour a ensuite été estimé en se basant sur le nombre de localisations infructueuses réalisées par tranche de 24 h (00 – 24 h) lorsque le chat avait été localisé précédemment à proximité de son habitation principale, et/ou d'un autre lieu identifié comme étant un lieu de repos (ex. grange). Ainsi, le temps passé dehors revenait à retirer le nombre de tranches de 10 min. au cours desquelles l'individu n'avait pas pu être géolocalisé pendant 24 h; seul 20 % des localisations attendues étant prises avec succès dans une habitation (Forin-Wiart *et al.* under review en Annexe 3).

6.4. Analyses statistiques des données de tempérament

La constance des scores associés aux réactions amicales (FTP +) et non amicales (FTP -) obtenus pour l'ensemble des individus entre les deux sessions de tests de sociabilité envers les humains (toutes deux espacées de huit mois) a été évaluée à l'aide de tests t de Student pour échantillons appariés tandis que la constance des individus à s'intéresser à l'enregistrement (temps passé à s'intéresser à la proie) entre ces deux mêmes sessions de tests a été évaluée à l'aide d'un test des rangs signés de Wilcoxon. Afin de vérifier l'aptitude du test FTP à discriminer les comportements amicaux de ceux non amicaux, une corrélation des scores FTP

+ et FTP – moyens obtenus pour l'ensemble des individus a été examinée à l'aide d'un test de corrélation de Spearman.

Une analyse en composante principale (ACP, *package ade4*) a été réalisée sur les variables FTP + et FTP – dans le but de synthétiser l'information apportée par ces deux variables en une seule variable latente permettant de classer les individus les uns par rapport aux autres et de caractériser leur propension à éviter les humains. Les coordonnées de chaque individu sur l'axe 1 de l'ACP (79.8 % de la variance totale) ont ainsi été utilisées comme variable synthétique de la sociabilité d'un individu envers les humains. Des corrélations de Spearman ont été réalisées afin d'étudier la relation entre le degré de sociabilité des individus envers les humains, le temps qu'ils passent à s'intéresser à une proie (test de réactivité) et les variables associées à la prédation. Certains individus qui n'ont jamais été observés en dehors de leur habitation (BOU010), jamais été observés plus de 30min en action de chasse (BOU027 et BOU036) ou jamais observés en train de réaliser une tentative de capture (BOU015) ont été exclus de certaines analyses. Enfin, une classification ascendante hiérarchique (CAH) selon la méthode de Ward (*package ade4* et *stats*) a ensuite été réalisée afin de vérifier que chaque individu testé pouvait être associé à l'une des trois catégories décrite par Siegford *et al.* (2003) (forte, moyenne ou faible sociabilité envers les humains).

Résultats

Tableau 2.I. Effectifs estimés des populations de chats de ferme et de chats de propriétaire par session de capture et par village.

Villages	Catégories de chats	Sexe	Age	Statut reproducteur	Sessions de capture					
					2010a	2010b	2011a	2011b	2012a	2012b
Boult-aux-Bois	Propriétaire*	Mâle	adulte	reproducteur	2	2	2	3	1	3
				stérilisé	11	11	9	12	9	11
			juvéniles	-	1	0	1	4	2	2
		Femelle	adulte	reproducteur	0	1	2	3	1	1
				stérilisé	14	15	13	15	12	12
			juvéniles	-	2	0	2	3	0	2
		<i>Total</i>			30	29	29	40	25	31
	Ferme	Mâle	adulte	reproducteur	13	18	17	17	10	7
				juvéniles	5	2	2	1	1	0
			Femelle	adulte	reproducteur	8	11	8	6	5
			juvéniles	-	3	1	0	5	1	1
		Indéterminé	juvéniles	-	0	7	2	3	0	4
		<i>Total</i>			29	39	29	32	17	15
Briquenay et ferme Rémacly	Propriétaire*	Mâle	adulte	reproducteur	4	3	3	3	3	3
				stérilisé	7	9	10	10	9	10
			juvéniles	-	2	1	0	0	0	0
		Femelle	adulte	reproducteur	5	6	6	5	4	4
				stérilisé	10	11	11	12	13	13
			juvéniles	-	2	4	1	0	0	0
		<i>Total</i>			30	34	31	30	29	30
	Ferme	Mâle	adulte	reproducteur	19	25	27	30	18	19
				juvéniles	7	3	8	6	7	4
			Femelle	adulte	reproducteur	16	18	18	25	16
			juvéniles	-	2	3	8	5	3	3
		Indéterminé	juvéniles	-	0	2	5	12	4	2
		<i>Total</i>			44	51	66	78	48	40
TOTAL					133	153	155	180	119	116

* Quatre individus de propriétaire, adultes et stérilisés (un mâle et une femelle sur Boult-aux-Bois et deux mâles sur Briquenay) sont des chats de compagnie qui ne sortent jamais (« indoor-only pet cats » selon la classification de Patronek 1998).

Troisième Chapitre : Résultats

1. Effectifs et composition de la population

Les trois années de suivi de population dans lesquelles s'intègre cette étude ont permis d'identifier en moyenne 143 ± 25 individus sur le terrain d'étude, soit une densité de variant entre 7,3 – 11,3 chats / km². Ces 'chats domestiques' ont pu être associés à la grande catégorie de chats définie par Liberg *et al.* 2000 comme des chats attachés à une habitation en particulier ('house-based cat'). Parmi ces chats, certains individus vivent en étroite connexion avec leur propriétaire, rentrent et sortent de leur maison et sont nourris (« pet cats allowed outdoor » ou « house pets » nommés au cours de cette étude « chats de propriétaire ») tandis que d'autres sont uniquement restreints aux bâtiments agricoles et sont pas ou faiblement nourris (« farm cats », nommés au cours de cette étude « chats de ferme »). Sur le terrain d'étude, 44 % (61 ± 5 individus) étaient des chats de propriétaire et 56 % (81 ± 21 individus) étaient des chats de ferme (**Tableau 2.I**). La population a compris en moyenne chaque année 57 ± 4 chats de propriétaire adultes (24 – 28 mâles et 29 – 35 femelles) et 61 ± 15 chats de ferme adultes (26 – 47 mâles et 15 – 31 femelles) (**Tableau 2.I**). Parmi les chats de propriétaires, 79 ± 2 % des individus étaient castrés (21 – 27 mâles et 17 – 23 femelles) contre 21 ± 2 % d'individus reproducteurs (0 – 3 mâles et 4 – 6 femelles) (**Tableau 2.I**).

Des immigrations d'individus mâles et femelles ont été observées sur les deux villages et de nombreuses naissances ont été relevées, tant chez les chats de propriétaire que chez les chats de ferme, mais majoritairement dans cette dernière catégorie (29 contre 122). Des changements de statuts reproducteurs ont été notés (de chat « reproducteur » à chat « stérilisé ») ainsi que des changements de degré de nourrissage, essentiellement des chats mâles reproducteurs de ferme qui sont devenus des chats de propriétaire après avoir été castrés. La mort de 58 individus sur

la commune de Boulton-aux-Bois et de 69 individus sur la commune de Briquenay a été confirmée grâce à la découverte de leurs cadavres. Une diminution des effectifs de la population étudiée a été observée à partir de l'année 2012. Cette diminution est associée à un faible taux de renouvellement chez les chats de ferme : la mort de plusieurs individus adultes et le faible taux de survie des jeunes au cours de l'hiver 2011 n'a pas été compensé par une hausse de la natalité, ni de l'immigration.

2. Régime alimentaire

2.1. Biais dans la détection des fèces de chats

Lors de la période d'appâtage, du Jour 0 au Jour 57, un tiers des 142 individus constituant la population au moment de l'étude a consommé des appâts marqués (voir Forin-Wiart *et al.* 2014 en Annexe 1 pour les détails concernant la population et l'appâtage). Parmi ces 44 individus, 48 % étaient des mâles entiers (6 chats de propriétaires et 15 chats de ferme), tandis que 20 % étaient des femelles reproductives (2 chats de propriétaires et 7 chats de ferme). Les individus restants (32 %) étaient stérilisés (7 mâles et 7 femelles, tous des chats de propriétaires).

Selon nos évaluations, lors de la période de collecte de fèces, du Jour 3 au Jour 60, l'ensemble des 142 individus de la population a produit 8 236 fèces (142 individus x 58 jours) dont 215 fèces marquées (correspondant aux 215 appâts marqués ingérés). Cependant, et malgré un important effort de recherche, seulement 156 fèces (soit 2 % des 8236 attendues) ont été retrouvées et récoltées dont 29 marquées (soit 13,5 % des 215 fèces attendues). Voir Forin-Wiart *et al.* 2014 en Annexe 1 pour les détails concernant les taux de récupération de fèces et d'appâts marqués.

Les fèces marquées retrouvées ont été produites par 11 des 44 individus qui ont consommé des appâts marqués. Elles ont été émises respectivement par 6 des 22 chats de propriétaire et par 5 des 22 de chats de ferme nourris avec des appâts marqués. Les proportions de producteurs de fèces identifiés ne diffèrent pas significativement ($\chi^2 = 0,1, P > 0.05$). Il ne semble donc pas y avoir de biais dans la détection des fèces associé au degré de nourrissage des chats.

Deux modèles expliquent le nombre de fèces retrouvées (Nfeces) de manière équivalente. Ces modèles incluent le sexe des individus (modèle M1) et le sexe et le statut reproducteur des individus (modèle M2, **Tableau 3.J**). Le modèle M1 indique que la probabilité de détection des crottes des mâles est plus faible que celle des femelles (OR = 0,2, IC_{95%} = [0,1 – 0,6]). Le modèle M2 indique également, qu'en plus d'une probabilité de détection des fèces biaisée en faveur des femelles, les fèces des individus stérilisés sont beaucoup mieux détectées que celles des individus entiers (OR = 3,4, IC_{95%} = [1,6 – 7,4]).

Tableau 3.I. Modèles (GLM) générés pour expliquer le nombre de fèces retrouvées (Nfeces). Ces modèles ont été classés à l'aide du critère d'information d'Akaike corrigé (AICc) avec le nombre de paramètres du modèle, les valeurs d'AICc, la différence entre deux modèles (Δ AICc) et leur poids (ω AICc) (extrait de Forin-Wiart *et al.* 2014 en Annexe 1).

Rang	Models Nfeces ~	Model code	df	AICc	Δ AICc	ω AICc
1	Sex	M1	2	41.6	0.00	0.385
2	RS + Sex	M2	3	41.8	0.13	0.360
3	RS	M3	2	43.3	1.69	0.165
4	NindFed + Sex	M4	3	45.0	3.33	0.073
5	Intercept only	Null	1	48.2	6.56	0.015
6	NindFed + RS	M5	3	53.2	11.53	0.001
7	NindFed	M6	2	53.2	11.55	0.001
8	NindFed + RS + Sex	M7	4	67.1	25.47	0.000

2.2. Fiabilité de la détection par DNA metabarcoding des aliments consommés

L'identification de séquences d'ADN associés à des items alimentaires a été possible pour 26 des 41 fèces (63 %) produites par le chat confiné. En général, l'efficacité de détection de la plateforme MiSeq a été meilleure que celle de la plateforme Ion PGM (63 % contre 24 % des fèces dans lesquelles au moins un aliment a été détecté). Par ailleurs, les deux plateformes ont été plus efficaces pour détecter l'ADN issues de proies (retrouvées majoritairement dans les deux réplicats quand l'ADN est détecté) que celui associé à de la nourriture pour animaux ou à de la viande et/ou du poisson frais (**Tableau 3.II**). Parmi les six proies données au chat confiné, quatre des six espèces de rongeurs (campagnol terrestre *Arvicola terrestris*, campagnol agreste *Microtus agrestis*, rat surmulot *Rattus norvegicus* et la souris *Mus musculus*) et l'oiseau *Taeniopygia guttata* ont été détectés. Le rat surmulot et l'oiseau ont uniquement été détectés par la plateforme MiSeq (**Tableau 3.II**). De plus, la plateforme MiSeq détecte mieux l'ADN associé à la nourriture pour animaux que la plateforme Ion PGM. La viande et/ou le poisson frais sont difficilement détectés par les deux plateformes (**Tableau 3.II**).

Tableau 3.II. Comparaison des performances des plateformes NGS.

Nombre minimum d'occurrences attendues et observées dans les fèces collectées ($n = 41$) pour le chat confiné et concordance de la détection des items alimentaires pour chaque plateforme NGS et chaque catégorie alimentaire et/ou item alimentaire (extrait de Forin-Wiart *et al.* in prep en Annexe 2).

Food categories	Food items	Minimum expected occurrences	Observed occurrences	Accordance of detection in the MiSeq run			Accordance of detection in the Ion PGM run			
				in 1 replicate	in duplicates	Total	in 1 replicate	in duplicates	Total	
Preys	Water vole <i>Arvicola terrestris</i>	3	3	0	2	2	0	2	2	
	Field vole <i>Microtus agrestis</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	
	Norway rat <i>Rattus norvegicus</i>	1	2	1	1	2	0	0	0	
	House mouse <i>Mus musculus</i>	2	1	0	1	1	0	0	0	
	Wood mouse <i>Apodemus sp.</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	
	Chestnut-eared finch <i>Taeniopygia guttata</i>	2	2	0	2	2	0	0	0	
	Total preys	11	9	1	7	8	0	3	3	
	Pet food		37	18	11	6	17	4	2	6
	Fresh fish and meat		12	3	1	1	2	3	0	3

Afin d'augmenter la concordance lors de la détection des items alimentaires, les réplicats des deux runs produits par les plateformes NGS ont été associés, c'est-à-dire que l'identification des items alimentaires a été basée sur la détection des séquences ADN présentes dans les quatre réplicats en combinant les deux réplicats issus des deux plateformes NGS. Par ailleurs, ces résultats ont permis de mettre en place les règles suivantes pour assigner des items alimentaires à un échantillon provenant de la collecte de terrain :

- une espèce de proie peut être assignée à un échantillon si des séquences d'ADN de cette dernière sont retrouvées dans au moins deux des quatre réplicats de cet échantillon, ou si un grand nombre de séquences sont présentes dans au moins un des réplicats (le pipetage et le dépôt d'ADN extrait de chaque échantillon de crotte n'étant pas toujours homogène) ;

- les aliments d'origine anthropique peuvent être assignés à un échantillon si au moins 10 séquences d'ADN (souvent associées à plusieurs genres ou espèces, ex. bœuf, volaille et mouton) sont présentes dans au moins un des quatre réplicats ;
- des taxons peu fréquents sur l'ensemble du run, c'est-à-dire représentant moins de 1 % de l'ensemble des séquences, ont été assignés à l'échantillon concerné même si le nombre de séquences est faible car la probabilité que l'assignation de ces séquences soit erronée est faible.

Par ailleurs, en comparant la proportion relative des trois catégories d'aliments dans le régime alimentaire du chat confiné au nombre de séquences associé à ces catégories, il s'est avéré que les proies sont surreprésentées parmi les séquences d'ADN associées à des aliments. Au contraire, les séquences d'ADN associées à des aliments pour animaux, à la viande et/ou à du poisson frais sont très sous-représentées (voir Forin-Wiart *et al.* in prep en Annexe 2 pour les proportions relatives). Ce résultat montre l'importance de traiter qualitativement (présence / absence dans l'échantillon) les items alimentaires détectés par les deux plateformes NGS.

2.3. Association d'aliments consommés au producteur de fèces

Les résultats bruts ainsi que ceux faisant suite au démultiplexage obtenus lors des runs réalisés avec les plateformes Ion PGM et Illumina MiSeq sont détaillés en Annexe 2 (Forin-Wiart *et al.* in prep).

Parmi les 359 crottes collectées sur le terrain et identifiées au moment de la collecte comme émises par des chats domestiques, 326 d'entre elles (soit 90,8 %) ont été confirmées comme étant effectivement des fèces de chats. La composition en aliments de ces fèces a été obtenue pour 81,9 % d'entre elles ($n = 267$) avec la méthode du DNA metabarcoding. Dans les 59 fèces restantes, seul de l'ADN du producteur (Chat domestique) a été détecté.

Un génotype complet a été obtenu pour l'ensemble des échantillons de poils analysés (n = 154, dont 68 chats de propriétaires et 86 chats de ferme) et pour 14,4 % (47/326) des fèces collectées sur le terrain. La mise en correspondance des génotypes obtenus avec les poils et les fèces a permis d'identifier 21 des producteurs de fèces, chacun ayant produit une à trois des fèces analysées (voir Forin-Wiart *et al.* in prep en Annexe 2). Parmi les génotypes obtenus avec les fèces, neuf profils n'ont pas pu être associés avec ceux provenant des poils. Ces fèces ont donc été produites par neuf individus dont les poils n'ont pas été prélevés car les individus n'ont pas été capturés. Au final, 41 des producteurs de fèces ont pu être identifiés individuellement par détection de leur ADN dans les fèces ou grâce l'observation directe de leur défécation. Parmi ces producteurs de fèces, 19 étaient des chats de propriétaire (neuf femelles stérilisées, une femelle reproductrice, huit mâles stérilisés et un mâle reproducteur) et 22 étaient des chats de ferme (11 femelles, neuf mâles et deux mâles juvéniles). Ce résultat montre que la collecte de fèces biaisée en la faveur des femelles lorsque les recherches étaient concentrées sur l'aire centrale d'activité de la population a été corrigée par l'élargissement de la zone de prospection à l'ensemble de l'aire d'activité théorique de la population à l'aide de transects dans les pâtures et les prés de fauche.

Au final, l'association de la composition de la crotte analysée à la catégorie « chat de propriétaire » ou « chat de ferme » a pu être effectuée pour 130 fèces (48,7 % des fèces de chats à la composition en aliments connue) en ajoutant aux fèces identifiées par génotypage ou d'observations directes de défécation celles provenant de litière de chats de propriétaire et celles provenant de fermes isolées utilisées uniquement par des chats de ferme.

2.4. Comparaison des performances des plateformes NGS

La fréquence d'apparition des aliments d'origine anthropique et des proies, telles qu'estimées à partir des détections faites par les deux plateformes NGS, ainsi que la

concordance de ces détections, sont détaillées dans l'Annexe 2 (Forin-Wiart *et al.* in prep). L'analyse de redondance (RDA) a mis en évidence que le type de plateforme utilisé (Illumina MiSeq vs. Ion Torrent PGM) a une influence significative sur la fréquence d'apparition des aliments dans les fèces ($F_{2,3} = 8,7, P = 0,042, 499$ permutations). Le premier axe de cette analyse explique 81,5 % de la variance des apparitions des groupes d'aliments pris en compte selon le type de plateforme NGS (**Figure 3.1**). Il est à noter que les campagnols des champs *Microtus arvalis* ont principalement été détecté par la plateforme Ion PGM tandis que les rats, les oiseaux (Passeriformes *spp.* et Columbiformes *spp.*) et les aliments d'origine anthropiques ont été préférentiellement détectés par la plateforme MiSeq (**Figure 3.1**).

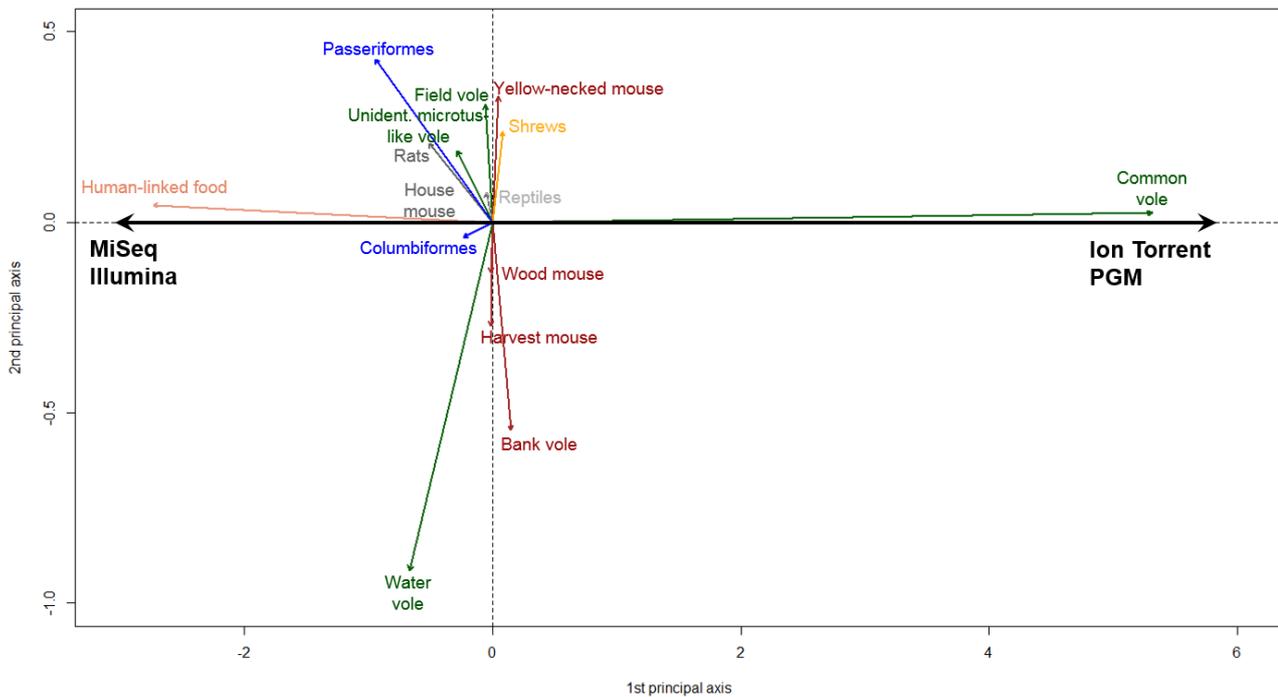


Figure 3.1. Biplot de l'analyse de redondance (RDA) illustrant l'influence de la plateforme NGS utilisée sur la détection de l'ADN des aliments consommés. L'analyse a été réalisée à partir des fèces de chats domestiques collectées sur le terrain (extrait de Forin-Wiart *et al.* in prep, Annexe 2).

En se basant sur les courbes de raréfaction, le nombre d'espèces de proies attendues dans les échantillons de crottes de chats était de 8 (95 % CI: 4,1 – 11,9) pour les chats de propriétaire et de 16 (95 % CI: 11,46 – 20,54) pour les chats de ferme (**Figure 3.2**). Dans le cas des chats

de propriétaire, cinq des espèces de proies majoritairement consommées (fréquence d'apparition cumulée de 79,5 %) ont été détectées dès que les sept premiers échantillons de fèces ont été analysés. Pour les chats de ferme, les trois espèces majoritaires (fréquence cumulée de 96,5 %) avaient déjà été détectées dans les quatre premiers échantillons analysés. Ces résultats montrent que l'efficacité de détection des plateformes NGS permet d'estimer de façon plutôt fiable la consommation en proies même à partir d'un très faible nombre d'échantillons analysés.

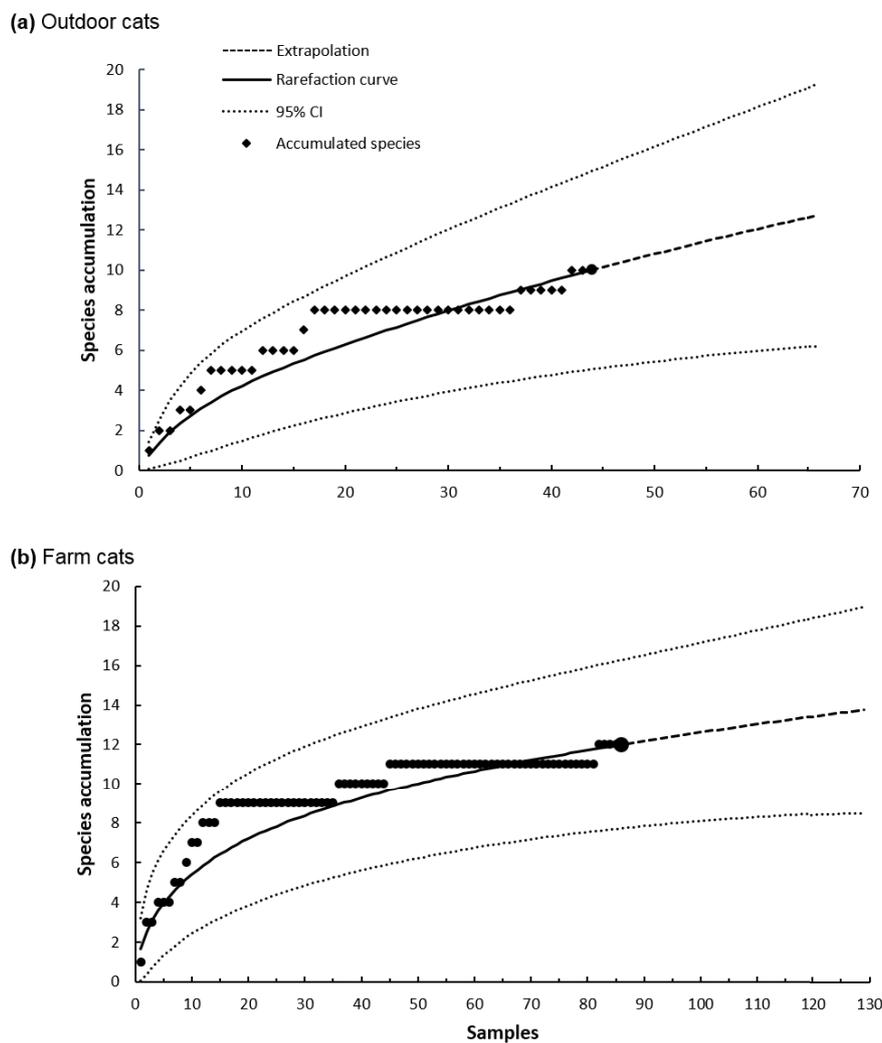


Figure 3.2. Courbes d'accumulation des espèces de proies identifiées dans les fèces de (a) chats de propriétaire ($n = 44$) et de (b) chats de ferme ($n = 86$) (extrait de Forin-Wiart *et al.* in prep, Annexe 2).

La courbe modélise le nombre d'espèces différentes identifiées (et son intervalle de confiance 95 % CI en pointillés) en fonction du nombre d'échantillons de fèces analysés. Dès que la courbe atteint un palier cela signifie que l'ajout de nouveaux échantillons de fèces à l'analyse n'accroît plus le nombre d'espèces proies identifiées comme étant consommées par les chats.

2.5. Régime alimentaire des chats de la population étudiée

Un total de 447 items alimentaires différents, associés soit à des proies soit à des aliments d'origine anthropique, ont été identifiés à partir des 267 crottes de chats analysées (**Tableau 3.III**). Parmi les proies, 24 taxons différents ont été identifiés, dont 21 jusqu'au niveau spécifique, soit 93 % des restes de proies détectés (**Tableau 3.III**). Une seule apparition de reptile, un orvet *Anguis fragilis* a été identifié. Un total de 165 items d'aliments d'origine anthropique ont été identifiés et associés à des aliments pour animaux et/ ou des restes de table (voir Forin-Wiart *et al.* in prep en Annexe 2 pour le détail des genres et espèces) et à des espèces de gibier (**Tableau 3.III**).

Les aliments d'origine anthropique et les proies représentaient respectivement 37 % et 63 % du régime alimentaire des chats de la population étudiée (**Tableau 3.III**). Les mammifères ont été les proies les plus consommées (90,1 %), suivies des oiseaux (9,5 %). Les rongeurs ont prédominé parmi les mammifères (98 %), alors que les insectivores n'ont représenté que 2 % des proies mammaliennes (**Tableau 3.III**). Parmi les rongeurs, les espèces prairiales ont été les plus consommées (98 %), suivies des espèces forestières (8 %) et des espèces commensales de l'Homme (rats et souris, 4 %). Les campagnols des champs (*Microtus arvalis*, 34,3 % des proies consommées) et les campagnols terrestres (34,6 % des proies consommées) ont été les plus consommés des rongeurs prairiaux (**Tableau 3.III**).

Tableau 3.III. Nombre de détection (n) par items alimentaires dans 267 fèces de chats domestiques et fréquence relative d'apparition (%) de ces items alimentaires par rapport au nombre total de détections (extrait de Forin-Wiart *et al.* in prep en Annexe 2).

Categories	Sub-categories	Food items	TOTAL (n = 267)		
			n	%	
Preys	Small-size rodents	Unidentified <i>Microtus</i> -like vole <i>Microtus spp.</i>	1	0.2	
		Common vole <i>Microtus arvalis</i>	97	21.7	
		Field vole <i>Microtus agrestis</i>	24	5.4	
		Bank vole <i>Myodes glareolus</i>	12	2.7	
		Yellow-necked mouse <i>Apodemus flavicollis</i>	4	0.9	
		Wood mouse <i>Apodemus sylvaticus</i>	2	0.4	
		House mouse <i>Mus musculus</i>	1	0.2	
		Harvest mouse <i>Micromys minutus</i>	2	0.4	
	Medium-size rodents	Water vole <i>Arvicola terrestris</i>	98	21.9	
		Rat <i>Rattus spp.</i>	5	1.1	
		Norway rat <i>Rattus norvegicus</i>	4	0.9	
			Total rodents	250	55.9
	Insectivores	Greater white-toothed shrew <i>Crocidura russula</i>	3	0.7	
		Bicolored shrew <i>Crocidura leucodon</i>	1	0.2	
		Crowned shrew <i>Sorex coronatus</i>	1	0.2	
			Total insectivores	5	1.1
	Birds	<i>Passer spp.</i>	12	2.7	
		<i>Passer montanus</i>	2	0.4	
		<i>Hirundo rustica</i>	1	0.2	
		<i>Delichon urbicum</i>	2	0.4	
		<i>Sylvia atricapilla</i>	1	0.2	
		<i>Carduelis carduelis</i>	3	0.7	
		<i>Turdus pilaris</i>	1	0.2	
		<i>Columba livia</i>	1	0.2	
		<i>Columba palumbus</i>	1	0.2	
		<i>Streptopelia spp.</i>	3	0.7	
			Total birds	27	6.0
Reptile		Slow worm <i>Anguis fragilis</i>	1	0.2	
Anthropogenic food		Pet food and human food	158	35.3	
Human-linked food	Game species	Perdicinae	1	0.2	
		European rabbit <i>Oryctolagus cuniculus</i>	4	0.9	
		Roe deer <i>Capreolus capreolus</i>	1	0.2	
			Total human-linked food	164	36.7
TOTAL			447	100	

2.6. Influence du nourrissage et de la saison sur le régime alimentaire des chats

La fréquence relative d'apparition des proies dans les fèces de chats de propriétaire (62 %) et dans celles des chats de ferme (80 %) n'a pas différé pendant la saison douce (juin – juillet, $P = 0,108$). Au contraire, la fréquence relative d'apparition des proies dans les fèces de chats de propriétaire (41 %) a été significativement plus faible ($P = 0,002$) que dans les fèces de chats de ferme (77 %) lors de la saison froide (novembre – décembre). La fréquence relative d'apparition des proies dans les fèces de chats de ferme n'a pas varié significativement entre les saisons ($P = 0,951$). Ce résultat laisse à penser que la saison n'influe que sur la consommation en proies des chats de propriétaire qui consomment moins de proies au cours de la saison froide qu'au cours de la saison douce. Au final, lorsque l'on regroupe les fèces de chats par degrés de nourrissage (indépendamment de la saison), la proportion de crottes contenant uniquement des restes de proies est significativement plus importante ($P = 0,005$) pour les chats de ferme (56,6 %, 30/53 fèces) que pour les chats de propriétaires (26,8%, 11/41 fèces).

Un total de 16 espèces de proies a été identifié dans les fèces de chats de ferme, dont huit espèces et un genre de rongeur *Rattus spp*, quatre espèces et deux genres d'oiseaux (*Streptopelia spp.* et *Passer spp.*) et un reptile *Anguis fragilis* (**Figure 3.3**). Les fèces de chats de propriétaire analysées contenaient quant à elles huit espèces de proies différentes, dont cinq espèces de rongeurs, deux d'insectivores (*Sorex coronatus* et *Crocidura leucodon*) et le genre d'oiseau *Passer spp.* (**Figure 3.3**).

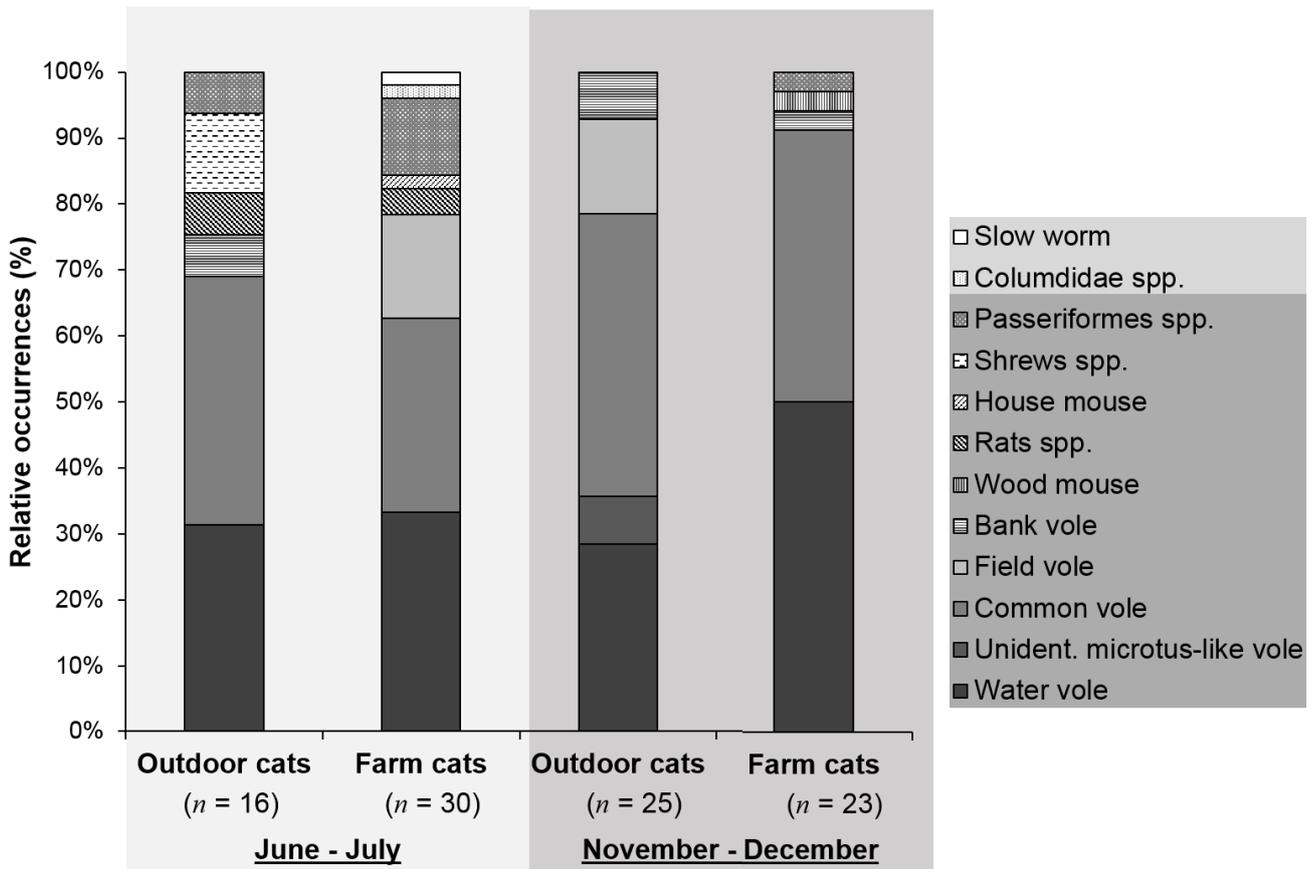


Figure 3.3. Séquences relatives d'apparitions (%) des petits mammifères (gris foncé), des oiseaux (gris clair) et du reptile dans les fèces de chats de propriétaire et de chats de ferme échantillonnées en juin – juillet 2011 et en novembre – décembre 2011 (extrait de Forin-Wiart *et al.* in prep en Annexe 2).

Le nombre d'espèces de proies différentes identifiées dans les fèces des deux catégories de chats étudiées a été plus élevé durant la saison douce (respectivement 8 et 6 espèces différentes dans les crottes de chats de propriétaire et de chats de ferme) que durant la saison froide (respectivement 4 et 5 espèces différentes) (**Figure 3.3**).

Les rongeurs sont prédominants parmi les mammifères détectés dans les crottes des deux catégories de chats. Ils ont représenté respectivement 84 % et 97 % des proies détectées dans les fèces de chats de ferme et respectivement 81 % et 100 % des proies détectées dans les fèces de chats de propriétaires collectées pendant les sessions de juin – juillet et de novembre – décembre (**Figure 3.3**). Les insectivores ont été uniquement détectés dans les fèces de chats de propriétaires (12 % des proies identifiées). L'orvet a été identifié dans une crotte de chat de

ferme collectée en juin – juillet (**Figure 3.3**). Les oiseaux ont été identifiés dans les crottes des deux types de chats en juin – juillet, mais uniquement dans les fèces de chats de ferme en novembre – décembre (**Figure 3.3**).

Le campagnol des champs *M. arvalis* a représenté 38 % et 29 % des rongeurs dont l'ADN a été identifié, respectivement, dans les crottes de chats de propriétaire et dans celles de chats de ferme pendant la session de collecte de juin – juillet. *M. arvalis* a représenté également 43% et 41 % des rongeurs dont l'ADN a été retrouvé dans les crottes de chats de propriétaire et dans celles de chats de ferme pendant la session de collecte de novembre – décembre. Cette espèce est donc une proie importante dans le régime alimentaire des chats de propriétaire et des chats de ferme, quelle que soit la saison.

Le campagnol terrestre *A. terrestris* a représenté, quant à lui, 31 % et 33 % des rongeurs dont l'ADN a été identifié, respectivement, dans les crottes de chats de propriétaire et dans celles de chats de ferme pendant la session de collecte de juin – juillet, et 29 % et 50 % des rongeurs dont l'ADN a été retrouvé, respectivement, dans les crottes de chats de propriétaire et celles de chats de ferme pendant la session de collecte de novembre – décembre. Comme pour le campagnol des champs, le campagnol terrestre a donc été une proie importante pour les chats de propriétaire et les chats de ferme, quelle que soit la saison.

Ces deux espèces étant les principales proies consommées par les chats de propriétaire et les chats de ferme, les niches trophiques de ces deux catégories de chats se recouvrent fortement en juin – juillet (Niche overlap index = 0.89) comme en novembre – décembre (Niche overlap index = 0.91).

3. Utilisation de l'espace par les chats domestiques

3.1. Performances et précision des unités GPS CatLog

3.1.1. Performances et précision lors de tests statiques

Les unités GPS testées ont présenté des performances élevées ($FSR > 1$) et constantes d'une unité à l'autre. Toutes les localisations attendues, et même plus, ont été prises avec succès en milieu ouvert. Le fait qu'un nombre de localisations supérieur à celui attendu ait été obtenu s'explique par la variabilité du taux d'enregistrement des points (ex. une unité prenait une localisation toutes les 13min 43s au lieu de toutes les 15min). La précision, entre les unités et dans le temps, a également été constante : l'erreur de localisation a varié de moins d'un mètre à 39,9 m (médiane = 2,9 m, $F_{3,412} = 2,3$, $P = 0,08$). La fréquence des erreurs extrêmes n'est pas corrélée avec le nombre de cycles de déploiement des unités ($r^2 = 0,02$, $P > 0,05$) et l'erreur moyenne augmente de $1,1 \times 10^{-4}$ m par cycle de déploiement de 12 h ($r^2 = 0,63$, $P < 0,001$).

Les valeurs de LE_{RMS} (mesure qui permet de créer une zone d'incertitude associée à l'erreur de la localisation) ont varié entre 5,8 et 19,9 m. Elles sont plus élevées lorsque l'antenne est positionnée en bas, particulièrement avec le programme A (un point toutes les 5min). La proportion de localisations avec une $LE < 10$ m a suivi cette même tendance : les localisations les moins précises sont plus fréquentes lorsque l'antenne est en bas et que l'unité doit prendre un point toutes les 5 minutes que lorsque l'antenne est en haut et/ou que la fréquence des localisations est plus faible. Les performances (FSR) ont été élevées indépendamment du positionnement de l'antenne et de l'intervalle de prise de point testé (voir Forin-Wiart *et al.* under review en Annexe 3 pour le détail des valeurs). Le modèle expliquant le mieux l'amplitude de LE ($\log(LE)$) inclue les variables 'Antenna position' et 'Program' ainsi qu'une interaction entre les deux (**Tableau 3.IV**). La position de l'antenne est la variable qui a la plus

forte influence sur LE : les valeurs de LE sont $- 1,10 \pm 0,09$ SE plus faibles (sur une échelle logarithmique) lorsque l’antenne est dirigée vers le haut ($P < 0,001$) que lorsqu’elle est dirigée vers le bas. Par ailleurs, les LE prises avec les programmes B et C sont respectivement $- 0,41 \pm 0,09$ SE ($P < 0,001$) et $- 0,37 \pm 0,09$ SE ($P < 0,01$) plus faibles que celles obtenues avec le programme A. Ainsi, indépendamment de la position de l’antenne, les erreurs de localisations obtenues avec les programmes B et C sont plus faibles que celles collectées avec le programme A. Toutefois, cette différence due aux programmes diminue lorsque l’antenne de l’unité est dirigée vers le haut.

Tableau 3.IV. Modèles (LMM) générés pour expliquer l’amplitude des erreurs de localisation (log(LE)).

Ces modèles ont été classés à l’aide du critère d’information d’Akaike (AIC) avec le nombre de paramètres du modèle (k), le rapport de vraisemblance logarithmique (LL), les valeurs d’AIC, la différence entre deux modèles (Δ AIC) et leur poids (ω AIC) (extrait de Forin-Wiart *et al.* under review en Annexe 3).

Rang	Log(LE) ~	K	LL	AIC	Δ AIC	ω_i
1	Antenna position + Program + Antenna position: Program	8	- 4477.8	8971.6	0.00	0.954
2	Antenna position + Program	6	- 4482.9	8977.8	6.12	0.045
3	Antenna position	4	- 4488.4	8984.8	13.13	0.001

Les valeurs de LE_{RMS} ont varié entre 5,9 et 45,2 m en fonction du degré d’ouverture de l’habitat. Les localisations avec une $LE < 10$ m sont rares lorsque les unités sont positionnées ailleurs qu’en milieu ouvert (voir Forin-Wiart *et al.* under review en Annexe 3 pour le détail des valeurs). La FSR a également varié avec le degré d’ouverture du milieu: la probabilité de parvenir à prendre une localisation quand l’unité GPS est placée dans une maison ou à proximité d’un mur sont, respectivement, 72 fois (FSR = 19,8 %, OR = 0,014, IC 95 % [0,009 – 0,023]) et 6 fois (FSR = 75,0 %, OR = 0,169, IC 95 % [0,105 – 0,271]) plus faibles que si l’unité est placée dans un bâtiment agricole. La probabilité d’obtenir une localisation est équivalente que l’unité soit placée dans un bâtiment agricole, en forêt ou en milieu ouvert. De plus, l’amplitude des valeurs de LE est plus faible lorsque les unités sont disposées en milieu ouvert (coefficient = $- 2,07 \pm 0,15$ SE, $P < 0,0001$) ou à proximité d’un mur (coefficient = $-0,34 \pm 0,15$ SE, $P <$

0,05) que lorsqu'elles sont disposées dans un bâtiment agricole. Les erreurs de localisation sont comparables pour des unités disposées dans une maison, en forêt ou dans un bâtiment agricole.

3.1.2. Performances et précision lors de tests dynamiques

Les valeurs de LE_{RMS} ont été plus élevées en forêt (16,8 m) et en milieux lisières (9,2 m) que dans les villages et en milieu ouvert (7,8 m et 7,6 m, respectivement). En moyenne, 69 ± 5 % des points pris avaient des $LE < 10$ m. Les localisations les plus précises sont principalement obtenues lorsque les unités GPS sont localisées en lisière, en milieu ouvert et dans les villages. Les FSR sont élevés pour l'ensemble des trajets parcourus : elles varient entre 96,8 et 112,4 % avec un taux d'enregistrement inférieur à 1 min (voir Forin-Wiart *et al.* under review en Annexe 3 pour le détail des valeurs).

Le modèle qui explique le mieux l'amplitude des erreurs de localisations (\log_{LE}) inclue les variables 'Habitat' et 'C_Vd' (**Tableau 3.V**). La topographie du milieu 'C_Vd' est la variable qui a la plus forte influence sur la précision d'une localisation (coefficient = 2,81, SE = 1,31, $P < 0.05$), suivie de l'habitat forestier pour lequel les LE sont $0,65 \pm 0,09$ SE ($P < 0,001$) plus élevées qu'en lisière. Les LE obtenues dans les milieux lisières, dans les villages et en milieu ouvert sont comparables. Ainsi, l'imprécision des localisations augmente significativement avec le relief et le degré de fermeture du milieu.

Tableau 3.V. Modèles (LMM) générés pour expliquer l'amplitude des erreurs de localisation ($\log(LE)$). Ces modèles ont été classés à l'aide du critère d'information d'Akaike corrigé (AICc) avec le nombre de paramètres du modèle (k), le rapport de vraisemblance logarithmique (LL), les valeurs d'AICc, la différence entre deux modèles ($\Delta AICc$) et leur poids (ω_i) (extrait de Forin-Wiart *et al.* under review en Annexe 3).

Rank	Log(LE) ~	K	LL	AICc	$\Delta AICc$	ω_i
1	Sky availability + Habitat	7	- 429.1	872.5	0.00	0.92
2	Habitat	6	- 432.6	877.3	4.89	0.08



<u>avril</u>		<u>septembre</u>	
Chats de propriétaire	Chats de ferme	Chats de propriétaire	Chats de ferme
BOU003	BOU049	BOU101	BOU072
BOU015	BRI101	BRI014	BOU073
BOU016	BRI102	BRI016	BOU074
BOU018	BRI107	BRI023	BOU125
BOU027	BRI206	BRI032	BRI080
BOU053	BRI208	BRI033	BRI205
BOU065	BRI210	BRI095	BRI207
BOU084		BRI128	BRI238
BOU085			
BOU127			

Figure 3.4. Localisation et contours des domaines vitaux des chats de propriétaire (trait plein) et des chats de ferme (trait en pointillés) suivis par collier GPS en avril 2012 (clair) et en septembre 2012 (foncé) tels qu'estimés par la méthode Kernel 95 %.

3.2. Superficie des domaines vitaux et amplitude des déplacements

Cette analyse repose sur les données GPS collectées lors du suivi de 6 à 8 jours de 17 des 20 chats équipés en avril 2012 et de 16 des 21 chats équipés en septembre 2012.

3.2.1. Facteurs influençant la superficie du domaine vital

La superficie des domaines vitaux a varié fortement entre les individus suivis (**Figure 3.4** et **Tableau 3.IV**). La superficie moyenne des domaines vitaux des chats de propriétaire était de $3,2 \pm 4,2$ ha ($n = 10$, min. 0,9 ha – max. 14,7 ha) en avril 2012 et de $3,0 \pm 2,5$ ha ($n = 8$, min. 1,1 ha – max. 7,3 ha) en septembre 2012 tandis que celle des chats de ferme était de $8,2 \pm 8,7$ ha ($n = 7$, min. 1,0 ha – max. 19,8 ha) en avril 2012 et de $27,1 \pm 27,5$ ha ($n = 8$, min. 2,0 ha – max. 63,5 ha) en septembre 2012 (**Tableau 3.IV**).

Des chevauchements des domaines vitaux d'individus suivis durant la même session et sur le même site ont été observés, y compris entre chats de ferme mâles (ex. BOU073 et BOU074, **Figure 3.4**). La majorité des domaines vitaux sont centrés sur les habitations connues comme étant le lieu de vie principal de l'individu au moment du suivi. De plus, l'estimation des domaines vitaux par la méthode Kernel 95% met en évidence, tant pour certains chats de propriétaire que pour certains chats de ferme, l'existence d'une à trois zones d'activités autres que celle centrée sur leur lieu d'habitation ou le bâtiment agricole principalement utilisé. Ces zones d'activité sont localisées dans des pâtures et des prés de fauche, à distance plus ou moins grande des bâtiments, et quelle que soit la session de suivi (**Figure 3.4**).

Tableau 3.VI. Superficie des domaines vitaux des chats de propriétaire et des chats de ferme suivis en avril et en septembre 2012 tels qu'estimés par la méthode Kernel 95 %.
Aucun chat de ferme n'était stérilisé.

avril 2012				septembre 2012			
Type	Individu	Sexe	Domaine vital (ha)	Type	Individu	Sexe	Domaine vital (ha)
Chats de propriétaire	BOU065	F	0,9	Chats de propriétaire	BRI032	F	6,7
	BOU085	F	2,2		BRI095	F	1,1
	BOU003	F	2,1		BOU101*	F	2,4
	BOU015	F	1,1		BRI016*	F	1,2
	BOU016	F	1,4				
	<i>moy ± SE</i>	<i>F</i>	<i>1,5 ± 0,6</i>		<i>moy ± SE</i>	<i>F</i>	<i>2,8 ± 2,6</i>
	BOU053	M	1,1		BRI033	M	7,3
	BOU127*	M	14,7		BRI023	M	1,6
	BOU027	M	1,6		BOU128*	M	2,2
	BOU084	M	4,4		BRI014	M	1,2
BOU018	M	2,0					
<i>moy ± SE</i>	<i>M</i>	<i>4,8 ± 5,7</i>	<i>moy ± SE</i>	<i>M</i>	<i>3,1 ± 2,8</i>		
moy ± SE (n = 10)	F/M	3,2 ± 4,2	moy ± SE (n = 8)	F/M	3,0 ± 2,5		
Chats de ferme	BRI208	F	19,8	Chats de ferme	BRI238	F	3,2
	BOU049	F	1,9		BRI205	F	3,3
	BRI102	F	16,3		BOU072	F	2,6
					BRI207	F	42,6
	<i>moy ± SE</i>	<i>F</i>	<i>12,7 ± 9,5</i>		<i>moy ± SE</i>	<i>F</i>	<i>12,9 ± 19,8</i>
	BRI210	M	1,0		BOU125	M	2,0
	BRI107	M	1,1		BOU073	M	37,0
	BRI101	M	16,1		BRI080	M	62,7
	BRI206	M	1,3		BOU074	M	63,5
	<i>moy ± SE</i>	<i>M</i>	<i>4,9 ± 7,5</i>		<i>moy ± SE</i>	<i>M</i>	<i>41,3 ± 28,9</i>
moy ± SE (n = 7)	F/M	8,2 ± 8,7	moy ± SE (n = 8)	F/M	27,1 ± 27,5		

* chats de propriétaire reproducteurs au moment du suivi.

Le modèle qui explique le mieux la valeur log-transformée de superficie du domaine vital (log_KE95) inclue les variables explicatives 'Feed_deg' et 'Rfall_ind' (Tableau 3.VII). Le degré de nourrissage des individus 'Feed-deg' est la variable qui a la plus forte influence sur la superficie du domaine vital, avec des superficies de KE95 $1,09 \pm 0,40$ SE plus grandes (sur une échelle log-transformée) pour les chats de ferme ($P < 0,01$) que pour les chats de propriétaire (Figure 3.5). La variable 'Rfall_ind' a également une influence sur la superficie du domaine vital : lorsque la pluviométrie cumulée sur la durée du suivi est faible (0 – 20 mm de

précipitations cumulées), la superficie des domaines vitaux est $0,92 \pm 0,41$ SE plus grande (sur une échelle log-transformée) que lorsqu'elle la pluviométrie cumulée sur la durée du suivi est élevée (40 – 80 mm de précipitations cumulées, $P < 0,05$, **Figure 3.5**).

Tableau 3.VII. Description des cinq meilleurs modèles (GLM) générés pour expliquer la superficie des domaines vitaux (\log_KE95). Ces modèles ont été classés à l'aide du critère d'information d'Akaike corrigé (AICc) avec le nombre de paramètres du modèle (k), le rapport de vraisemblance logarithmique (LL), les valeurs d'AICc, la différence entre deux modèles ($\Delta AICc$) et leur poids ($\omega AICc$).

Rang	Log_KE95 ~	K	LL	AICc	$\Delta AICc$	$\omega AICc$
1	Feed_deg + Rfall_ind	4	-48,90	107,23	0,00	0,51
2	Feed_deg + Rfall_ind + Sex	5	-48,46	109,15	1,92	0,20
3	Feed_deg	3	-51,43	109,68	2,45	0,15
4	Feed_deg + Sex	4	-51,21	111,84	4,61	0,05
5	Rfall_ind	3	-52,51	111,85	4,61	0,05

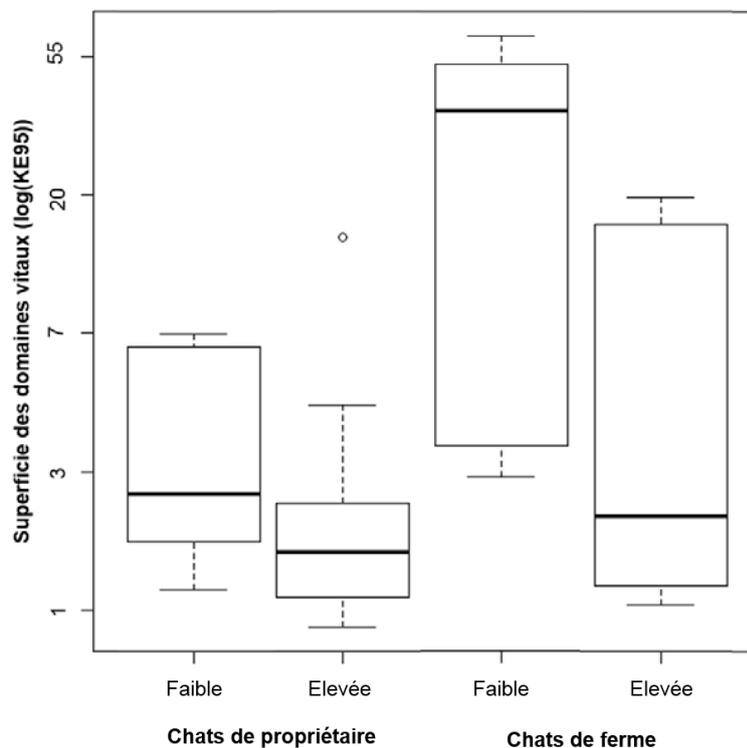


Figure 3.5. Valeurs log-transformées de la superficie (médiane, premier et troisième quartiles) des domaines vitaux de chats de propriétaire et de chats de ferme en fonction de la pluviométrie cumulée au cours du suivi estimés par la méthode Kernel 95 %.

3.2.2. Facteurs influençant l'amplitude des déplacements

L'amplitude des déplacements journaliers a fortement varié en fonction des individus suivis (Tableau 3.VIII). L'amplitude moyenne des déplacements journaliers des chats de propriétaire est de 230 ± 135 m (min. 165 m – max. 603 m) en avril 2012 et de 224 ± 119 m (min. 167 m – max. 562 m) en septembre 2012. Celle des chats de ferme est de 383 ± 339 m (min. 231 m – max. 1829 m) en avril 2012 et de 348 ± 257 m (min. 202 m – max. 1195 m) en septembre 2012 (Tableau 3.VIII).

Tableau 3.VIII. Distance maximale (m) et distance journalière moyenne (\pm SE) d'éloignement de leur lieu d'habitation habituel pour les chats de propriétaire et les chats de ferme suivis en avril et en septembre 2012. Aucun chat de ferme n'était stérilisé.

avril 2012					septembre 2012				
Type	Chat	Sexe	Distance maximale (m)	Moyenne \pm SE	Type	Chat	Sexe	Distance maximale (m)	Moyenne \pm SE
Chat de propriétaire	BOU065	F	252	148 \pm 45	Chat de propriétaire	BRI032	F	562	390 \pm 90
	BOU085	F	392	225 \pm 100		BRI095	F	194	152 \pm 23
	BOU003	F	265	200 \pm 47		BOU101*	F	288	215 \pm 56
	BOU015	F	165	121 \pm 30		BRI016*	F	177	140 \pm 26
	BOU016	F	370	180 \pm 97					
	<i>moy \pm SE</i>	<i>F</i>		<i>174 \pm 74</i>		<i>moy \pm SE</i>	<i>F</i>		<i>227 \pm 117</i>
	BOU053	M	191	138 \pm 28		BRI033	M	476	387 \pm 99
	BOU127*	M	603	445 \pm 115		BRI023	M	435	213 \pm 105
	BOU027	M	293	178 \pm 52		BOU128*	M	296	220 \pm 69
	BOU084	M	371	319 \pm 56		BRI014	M	167	110 \pm 42
BOU018	M	220	123 \pm 43						
<i>moy \pm SE</i>	<i>M</i>		<i>230 \pm 135</i>	<i>moy \pm SE</i>	<i>M</i>		<i>222 \pm 123</i>		
moy \pm SE (n = 10)	F/M		202 \pm 112	moy \pm SE (n = 8)	F/M		224 \pm 119		
Chat de ferme	BRI208	F	1073	700 \pm 321	Chat de ferme	BRI238	F	668	366 \pm 231
	BOU049	F	288	181 \pm 61		BRI205	F	355	211 \pm 85
	BRI102	F	691	609 \pm 82		BOU072	F	277	205 \pm 51
						BRI207	F	921	779 \pm 99
	<i>moy \pm SE</i>	<i>F</i>		<i>525 \pm 293</i>		<i>moy \pm SE</i>	<i>F</i>		<i>315 \pm 227</i>
	BRI210	M	360	153 \pm 88		BOU125	M	202	168
	BRI107	M	285	187 \pm 67		BOU073	M	888	667
	BRI101	M	1829	608 \pm 559		BRI080	M	1195	777
	BRI206	M	231	168 \pm 35		BOU074	M	814	570
	<i>moy \pm SE</i>	<i>M</i>		<i>282 \pm 338</i>		<i>moy \pm SE</i>	<i>M</i>		<i>380 \pm 281</i>
moy \pm SE (n = 7)	F/M		383 \pm 339	moy \pm SE (n = 8)	F/M		348 \pm 257		

* chats de propriétaire reproducteurs au moment du suivi.

Le test de rapport des vraisemblances ('likelihood ratio test') montre que le modèle avec effet aléatoire est significativement meilleur ($L = 161,58$, $df = 1$, $P < 0,001$) que celui sans cet effet pour expliquer l'éloignement maximal des chats de leur lieu habituel de repos. Le modèle qui explique le mieux cette distance d'éloignement maximale journalière ($\log_DistMax$) inclue la variable explicative 'Feed_deg'. Le degré nourrissage des individus a une très forte influence sur la $DistMax$, avec des valeurs de $DistMax$ $0,53 \pm 0,18$ SE plus élevées (sur une échelle log-transformée) pour les chats de ferme que pour les chats de propriétaire ($P < 0,01$) (**Figure 3.6** et **Tableau 3.IX**).

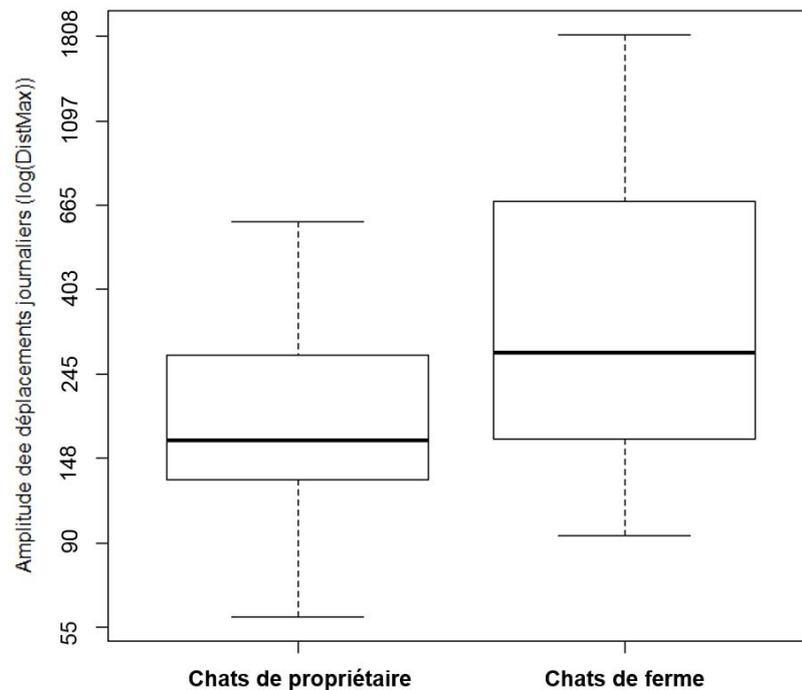


Figure 3.6. Valeurs log-transformées ($\log_DistMax$) de la distance maximale journalière d'éloignement (médiane, premier et troisième quartiles) de chats de propriétaire et de chats de ferme.

Tableau 3.IX. Description des quatre meilleurs modèles (LMM) générés pour expliquer l’amplitude des distances d’éloignement maximales journalières (log_DistMax). Ces modèles ont été classés à l’aide du critère d’information d’Akaike corrigé (AICc) avec le nombre de paramètres du modèle (k), le rapport de vraisemblance logarithmique (LL), les valeurs d’AICc, la différence entre deux modèles ($\Delta AICc$) et leur poids ($\omega AICc$).

Rang	Log_DistMax ~	K	LL	AICc	$\Delta AICc$	$\omega AICc$
1	Feed_deg	4	-165,28	338,72	0,00	0,51
2	Feed_deg + Rain	5	-165,27	340,79	2,07	0,18
3	Feed_deg + Sex	5	-165,28	340,80	2,08	0,18
4	Feed_deg + Rain+ Sex	6	-165,27	342,88	4,16	0,06

4. Ethogramme accélérométrique d’une séquence de chasse

4.1. Séquences comportementales

Un total de 7,3 h d’enregistrement d’observations de chats, conduites sur sept individus, a permis à l’identification de 728 séquences comportementales (Annexe 4). Au total, 20 comportements, appartenant à cinq catégories comportementales différentes, ont pu être correctement extraits (nombre de séquences > 10), ce qui correspond à 5565 segments de 0,5s (Unité de Temps, UT). Certains comportements proches ont été regroupés pour faciliter leur discrimination : ‘exploration dirigée’ et ‘exploration non-dirigée’ ont été regroupées en ‘Vigilance’, ‘repos en sphinx’ et ‘repos en rond’ ont été regroupés en ‘Resting’, ‘consommation de restes de table’ et ‘léchage des aliments’ ont été regroupés en ‘EatScraps’, tandis que ‘grattage du cou’ et ‘grattage du corps’ ont été regroupés en ‘Scratching’. De plus, les comportements de toilettage (‘ébrouement’ et ‘épouillement’) et la demi-marche (‘marche-trotte’) ont été écartés des analyses à cause d’un manque de définition (‘épouillement’ et ‘marche-trotte’) et d’une durée faible du comportement ($n = 19$ UT pour ‘ébrouement’). Au final, un total de 5891 UT a été utilisé pour construire les arbres de décisions. Ces UT ont été réparties en cinq catégories comportementales dont 1963 (33 %) segments associés à la chasse (« Hunting », ‘EatingRod’, ‘PrepJump’, ‘SmellingGround’, ‘Prospecting’ et ‘StalkingWalk’),

1604 (27 %) associés à la consommation d'aliments (« Eating », 'EatingPetFood' et 'EatingScraps'), 915 (16 %) associés à l'inactivité (« Inactivity », 'Resting' et 'Vigilance'), 675 (11 %) associés au déplacement (« Moving », 'Walking' et 'Trotting') et 734 (12 %) associés au toilettage (« Grooming », 'Scratching' et 'Licking') (**Tableau 3.X**).

4.2. Arbre de classification des comportements

L'approche par la technique du CART a permis d'extraire 5 catégories comportementales représentatives de 13 comportements différents (**Tableau 3.X** et **Figure 3.7**). La première dichotomie de l'arbre de décision divise, d'un côté les comportements relatifs à 'Activity' (déplacements et activités immobiles) et d'un autre, ceux relatifs à 'Inactivity' à l'aide de la variable 'VeDBAs' (discrimine des comportements de différents niveaux énergétiques). Puis, parmi les comportements relatifs à 'Activity', la variable 'VeDBAs' permet de différencier des comportements avec des niveaux d'énergie forte de ceux avec des niveaux d'énergie moyenne.

Tableau 3.X. Matrice de confusion résumant la classification des unités de temps (UT) utilisées pour réaliser l'éthogramme d'accélération à l'aide de la méthode du CART.

Les sommes des UT positives et vraies sont indiquées et les chiffres en diagonale indiquent les UT vraies positives (TP). Les coefficients de pureté (P%) et de sélectivité (S%) sont calculés par comportement, ainsi qu'une mesure générale de la précision de l'éthogramme accélérométrique (AeA).

Predicted	Observed													Positive
	eatPF	eatSps	eatRod.	ppJp	smellGd.	stalkW.	prosp.	walk.	trot.	scratch.	lick.	vigil.	rest.	
eatingPetFood	883	0	100	5	22	22	0	17	0	0	39	2	0	1090
eatingScraps	84	433	0	0	1	0	2	1	0	1	4	8	2	536
eatingRod	35	0	266	23	56	24	4	10	0	0	10	8	0	436
prepJump	1	0	27	141	3	65	2	0	0	0	1	4	6	250
smellingGround	0	0	1	1	60	4	0	4	1	19	5	45	3	143
stalkingW	26	0	13	61	20	298	36	2	0	2	11	5	0	474
prospecting	0	0	29	0	6	47	273	99	5	10	71	2	0	542
walking	70	1	25	1	2	23	161	275	8	2	74	6	0	648
trotting	0	0	0	1	2	0	1	25	150	12	6	3	0	200
scratching	0	0	0	0	1	0	9	7	8	176	24	0	0	225
licking	57	11	37	9	2	8	10	50	0	5	249	6	0	444
vigilance	3	0	2	37	6	9	1	9	3	7	6	376	10	469
resting	0	0	0	1	2	0	1	1	0	0	0	35	394	434
True	1159	445	500	280	183	500	500	500	175	234	500	500	415	5891
Purity	0.81	0.81	0.61	0.56	0.42	0.63	0.5	0.42	0.75	0.78	0.56	0.81	0.91	AeA
Sensivity	0.76	0.97	0.53	0.5	0.33	0.6	0.55	0.55	0.86	0.75	0.5	0.75	0.95	0.67

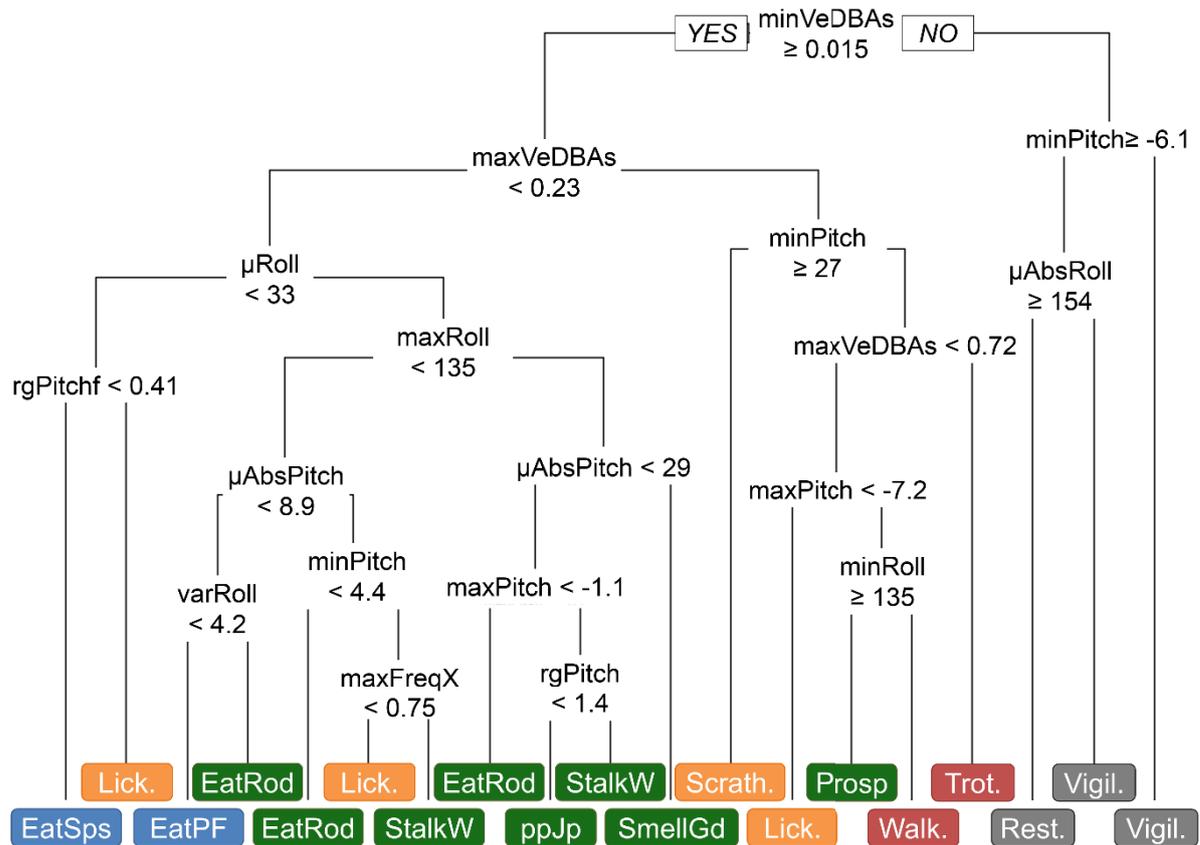


Figure 3.7. Arbre de classification établi à l’aide de l’approche CART. A chaque nœud, la règle mise en place avec cette approche pour discriminer les différents comportements est indiquée, ainsi que le seuil de la variable utilisée.

Dans la catégorie comportementale ‘Inactivity’, les comportements ‘Resting’ et ‘Vigilance’ ont été discriminés par les variables ‘Pitch’ (tangage) et ‘Roll’ (roulis) (**Figure 3.7**). Ces comportements présentent des indices de pureté (P%) et de sensibilité (S%) élevés, avec 0,91 et 0,95 respectivement pour ‘Resting’ et 0,81 et 0,75 respectivement pour ‘Vigilance’. Cela signifie que les variables sélectionnées par le modèle sélectionnent quasi-uniquement des séquences vraies (TP) et qu’elles les discriminent très bien par rapport à d’autres séquences.

Dans la catégorie avec des comportements à forts niveaux d’énergie, ‘Trotting’ est bien discriminé par la variable ‘VeDBAs’ (P% = 0,75, S% = 0,86) et ‘Scratching’ par la variable ‘Pitch’ (P% = 0,78, S% = 0,75), tandis que les comportements ‘Prospecting’ et ‘Walking’ discriminés par la variable ‘Roll’, ont des indices P% et S% faibles (**Figure 3.7** et **Tableau 3.X**).

Dans la catégorie avec des comportements présentant des niveaux d'énergies moyens, 'EatingPetFood' et 'EatingScraps' sont bien discriminés, respectivement, par les variables 'Roll' et 'Pitch', et sont associés à des indices P% et S% élevés, tandis que 'EatingRodent' tant discriminé par la variable 'Roll' que par la variable 'Pitch', a des coefficients P% et S% plus faibles (**Figure 3.7** et **Tableau 3.X**). Le comportement 'StalkingW', discriminé par 'FreqX' (fréquence sur l'axe X) et 'Pitch' et les comportements 'PrepJump' et 'SmellGround' tous deux discriminés par la variable 'Pitch' ont eu aussi des indices P% et S% faibles. Le comportement 'Licking', quant à lui, est associé à des comportements de niveaux énergétiques forts et moyens. Il est discriminé par les variables 'Pitch' et 'FreqX' et de faibles indices P% et S% (**Figure 3.7** et **Tableau 3.X**). L'indice global mesurant la précision de cet éthogramme accélérométrique (AeA) est de 0,67.

5. Sociabilité envers les humains et comportement de prédation chez des chats de propriétaire

5.1. Feline Temperament Profile et réactivité vis-à-vis d'une proie

Les individus testés ont généralement montré des comportements amicaux (FTP +) envers l'expérimentateur inconnu (**Tableau 3.XI**). Les comportements non amicaux (FTP -) ont majoritairement été observés au cours des étapes 6, 7, 8 et 9 du test FTP. L'individu BOU027, trop fuyant dès l'approche de l'expérimentateur n'a jamais terminé les tests. Le score FTP + a varié entre 2 et 16 ($\bar{x} = 9,7 \pm 3,6$, moyenne \pm SE) tandis que le score FTP - a varié entre 1 et 8 ($\bar{x} = 3,7 \pm 1,8$) (**Tableau 3.XI**). Les scores FTP + ne diffèrent pas pour l'ensemble des individus entre les deux sessions de tests ($t = 0,82$, $df = 12$, $P > 0,05$) tandis que les scores FTP - ont significativement diminué pour l'ensemble des individus entre les sessions 1 et 2 ($t = 2,54$, $df = 12$, $P < 0,05$). Ces résultats signifient que les individus testés la seconde fois ne réalisaient

pas plus de comportements amicaux envers un nouvel expérimentateur inconnu que lors du premier test, mais qu'ils réalisaient cependant moins de comportements non amicaux. Une corrélation négative significative a été observée entre les scores FTP + et FTP – moyens ($r_s = -0,58, P < 0,05$), ce qui signifie que les comportements 'amicaux' sont bien discriminés de ceux 'non amicaux' par le test FTP.

Le temps passé à s'intéresser à la proie (TpSS) a varié de 0 à 60s selon les individus ($\bar{x} = 18,4 \pm 20,0$, **Tableau 3.XI**). Lorsqu'un individu s'intéressait à la proie lors de la première session de test, son intérêt tendait à diminuer après la première écoute ($V = 61, P = 0,09$).

Tableau 3.XI. Scores des tests FTP et de réactivité vis-à-vis d'une proie (s) lors des deux sessions et scores moyens ainsi que les variables associées à la prédation pour chaque individu testé.

Chat	Session 1			Session 2			Scores moyens			Variables de prédation			
	TpSS	FTP+	FTP-	TpSS	FTP+	FTP-	TpSS	FTP+	FTP-	Temps dehors (%)	Temps chassé (%)	Effort	Succès
BOU053	50	9	4	15	12	2	32,5	10,5	3	27,5	29,3	3,66	0,50
BOU003	60	13	5	32	13	2	46	13	3,5	23,8	5,4	1,15	1,00
BOU015	52	11	3	25	9	6	38,5	10	4,5	15,3	14,1	0	-
BOU027	20	10	4	25	9	3	22,5	9,5	3,5	31,2	1,2	-	-
BOU085	30	10	6	15	12	2	22,5	11	4	46,6	8,0	1,64	0,50
BOU084	5	11	4	1	11	4	3	11	4	51,2	6,1	3,04	0,50
BOU107	0	2	4	5	2	3	2,5	2	3,5	28,5	86,0	1,63	0,20
BOU036	1	8	8	5	8	3	3	8	5,5	30,3	100,0	3,31	0,53
BOU065	0	10	6	0	4	2	0	7	4	20,1	7,7	-	-
BOU018	10	10	4	1	6	5	5,5	8	4,5	23,5	56,4	1,21	0,17
BOU016	4	7	6	0	7	4	2	7	5	31,8	76,4	1,17	0,28
BOU069	60	15	2	45	16	1	52,5	15,5	1,5	16,7	97,2	1,03	0,67
BOU010	5	14	2	12	14	1	8,5	14	1,5	4,5	-	-	-

La classification ascendante hiérarchique (CAH) a permis de mettre en évidence trois groupes de chats différents caractérisés par un degré d'évitement des humains variable : un groupe composé de deux individus (faible évitement, groupe 3), un groupe composé de cinq

individus (évitement modéré, groupe 1) et un groupe composé de cinq individus (évitement important, groupe 2) (**Figure 3.8**).

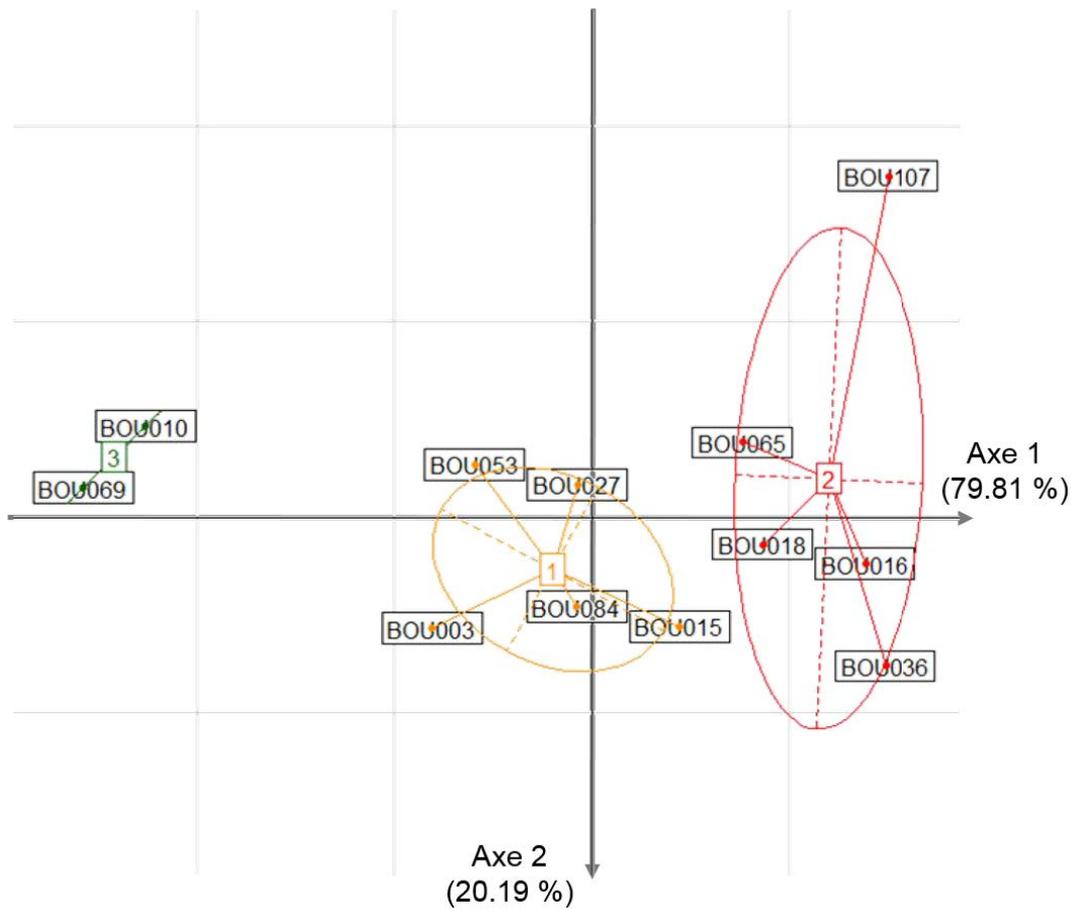


Figure 3.8. Superposition de la projection des 13 individus dans le plan factoriel et de la classification ascendante hiérarchique (CAH).

5.2. Variables associées au comportement de chasse

Une forte corrélation négative a été observée entre le degré d'évitement des humains et le temps passé à s'intéresser à la proie ($r_s = -0,72$, $P < 0,01$, **Tableau 3.XII**). Ce résultat signifie que plus les individus avaient tendance à éviter l'expérimentateur, moins ils s'intéressaient au cri de musaraigne diffusé. De plus, une corrélation négative tend également à être observée entre le degré d'évitement des humains et le succès de capture ($r_s = -0,58$, $P = 0,08$, **Tableau 3.XII**). Ce résultat signifie que les individus qui évitent le moins les humains sont ceux qui tendent à capturer plus de proies durant la journée. Enfin, une forte corrélation positive entre le

temps passé dehors et l'effort de capture ($r_s = 0,74, P < 0,01$, **Tableau 3.XII**), montre que plus un individu a passé de temps dehors, plus il a tenté de capturer une proie.

Tableau 3.XII. Relations entre le degré d'évitement des humains, la réactivité vis-à-vis d'une proie et des mesures associées à la prédation.

	Réactivité à la proie	Variables associées à la prédation			
	Intérêt	Temps dehors	Temps chassé	Effort de capture	Succès de capture
Evitement de l'Ho.	-0,72 **	0,31	0,41	0,11	-0,58 .
Intérêt	-	-0,34	-0,13	-0,13	0,49
Temps dehors	-	-	-0,19	0,74 **	-0,24
Temps chassé	-	-	-	-0,08	0,19
Effort de capture	-	-	-	-	-0,37

. indique une tendance

** $p < 0.01$

Aucune autre corrélation significative n'a été observée entre le degré d'évitement des humains et les autres variables testées, y compris avec le temps passé dehors en moyenne par jour ($r_s = 0,31, P > 0,05$, **Tableau 3.XII** et **Figure 3.9**). Les chats sociables envers les humains n'ont donc pas passé moins de temps dehors, ni consacré moins de temps à chasser que ceux identifiés comme peu sociables envers les humains. Par ailleurs, le temps qu'un individu passe dehors n'est pas corrélé avec son succès de capture en proie diurne ($r_s = -0,24, P > 0,05$).

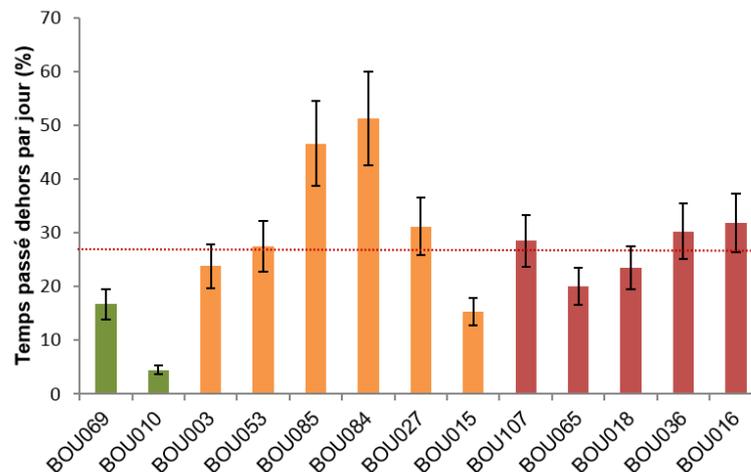


Figure 3.9. Proportion de temps passé dehors par jour pour chaque individu dont le degré de sociabilité envers l'humain a été testé. La ligne rouge indique la moyenne.

Discussion

Quatrième Chapitre : Discussion

Cette étude a contribué à l'identification des facteurs qui influencent le type et le nombre de proies consommées par les chats domestiques en milieu rural ainsi qu'à l'évaluation du mode d'occupation de l'espace par ces chats mais, pour ce faire, il a fallu tenir compte de certaines contraintes méthodologiques.

1. Contraintes méthodologiques liées au suivi des chats domestiques

1.1. Difficulté d'associer un individu à une catégorie de chats

La grande plasticité de *Felis silvestris catus* ainsi que la relation étroite qui existe entre cette espèce et les humains, conduit à une forte variabilité interindividuelle des comportements des chats domestiques. De ce fait, le Chat domestique constitue un très bon modèle pour explorer l'ontogénèse des comportements de prédation. Cependant, la variabilité interindividuelle de ces comportements et la composition hétérogène des populations de chats nécessite de précisément définir les individus sur lesquels porte l'étude. Dans le cas d'études portant sur la prédation, la distinction entre « chat de propriétaire », « chat semi-feral » et « chat feral » est cruciale car elle est intimement liée à la notion de 'degré de nourrissage' et à celle de 'restriction des déplacements'.

La plupart des auteurs qui travaillent sur les populations de chats domestiques se réfèrent principalement à Liberg (1980) et Liberg *et al.* (2000) pour définir les catégories de chats étudiées. Il n'est cependant pas toujours facile de différencier des chats appartenant à un propriétaire (« house-based cats » dont les « house pets » et les « barn / shed / farm cats »), de chats plus ou moins inféodés à des bâtiments et donc connus de plusieurs personnes (« semi-feral cats ») ou encore de chats n'étant pas inféodés à une habitation en particulier (« feral

cats »). Il est parfois possible de faire la distinction entre « chats de propriétaire » (bien nourris) et les autres catégories de chats (peu ou pas nourris) sur la base de critères physiques (ex. blessures, état d'engraissement) mais cette distinction peut parfois s'avérer délicate (Hildreth *et al.* 2010).

Dans l'étude conduite par Liberg (1980, 1984) sur une population rurale de chats domestiques dans le sud de la Suède, plus de 80 % des individus suivis ont été identifiés, à l'aide d'informations récupérées auprès des habitants, comme étant des « farm cats » (cad. connus pour être inféodés à certains bâtiments agricoles ou habitations). Les 20 % restant ont été identifiés par des méthodes CMR, à l'aide d'observations directes faites sur le terrain d'étude et de courtes sessions de captures, comme étant des « feral cats » (cad. inféodés à aucune habitation). De même, dans leur étude conduite dans une zone rurale italienne Genovesi *et al.* (1995) ont distingué, sur la base d'informations recueillies auprès des habitants, les chats inféodés à une habitation (qu'ils ont appelé « shed cats ») des « feral cats », dont l'absence de fidélité à certains bâtiments a été déterminée par CMR basée sur des observations directes conduites lors de courtes sessions de transects dans la zone d'étude. Toujours de même, dans leur étude récente conduite dans le nord-est de la France, dans un contexte rural similaire à celui de la présente étude Hellard *et al.* (2011), ont différencié les « farm cats » des « feral cats » à l'aide d'enquêtes auprès des habitants et de captures de chats à l'intérieur et à la périphérie de 15 villages.

Dans la présente étude, la distinction entre « chats de propriétaire » et « chats de ferme » repose sur les informations apportées par des sessions de captures biannuelles et des enquêtes conduites auprès des habitants des villages qui avaient débuté un an auparavant. Le croisement des données issues de ces techniques de recensement a permis d'obtenir de nombreuses informations sur les chats suivis et sur leur histoire de vie. Le suivi régulier de la population de chats de la zone d'étude et des quelques villages environnants, a ainsi permis de vérifier

régulièrement la bonne adéquation entre l'attribution des différents statuts (« house pets » ou « farm cats » ou « semi-feral cats ») aux individus et leur mode de vie effectif.

C'est sur la base des informations recueillies qu'il a, notamment, été possible de dire que certains individus capturés dans des bâtiments agricoles localisés au sein des villages, n'étaient pas pour autant des chats de ferme mais des chats de propriétaire, nourris quotidiennement et ayant accès aux habitations. De même, le suivi très régulier conduit au cours de la présente étude a permis de déterminer pour certains individus que, bien qu'ils utilisent deux à trois bâtiments agricoles distant les uns des autres de plus d'un kilomètre, il s'agissait de « chats de ferme » et non de « chats semi-féaux » car ils étaient principalement observés dans et aux alentours d'une de ces fermes et connus généralement que des agriculteurs de celle-ci. De telles excursions d'individus avaient déjà été constatées par Germain *et al.* (2008) lors d'une étude conduite sur cette même zone. Enfin, j'ai eu l'occasion d'observer des femelles de ferme amener leurs portées à proximité de leur zone de chasse pour de courtes durées puis les ramener dans le bâtiment agricole auquel elles étaient fidélisées. La simple observation ponctuelle de ces femelles avec leurs portées, à distance de toute habitation, aurait suffi pour les catégoriser comme « chats féaux » alors qu'il s'agissait en fait de « chats de ferme ». Il est à noter d'ailleurs qu'aucun individu observé sur le terrain d'étude au cours des trois années de suivi de la population n'a été identifié comme « feral » ou « semi-feral » alors que la présence de chats catégorisés comme « féaux » est reportée dans les études de Kaeuffer *et al.* (2004) et Hellard *et al.* (2011) également conduites dans le nord-est de la France. L'expérience acquise sur le terrain d'étude ardennais nous incite à conseiller, pour attribuer un individu à une catégorie de chats, de se baser sur un recoupement de différentes données et/ou sur des observations prises sur plusieurs périodes.

1.2. Biais de détection

1.2.1. Biais associés à la collecte de fèces

Lors d'études conduites sur des populations urbaines de chats féraux en forte densité, les crottes de 53 à 88 % des producteurs de fèces ont été identifiés individuellement à l'aide de la méthode des appâts marqués (Ishida et Shimizu 1998; Afonso *et al.* 2008). Ishida et Shimizu (1998) ont notamment identifié individuellement la plupart des chats adultes, tant mâles que femelles, en tant que producteurs des fèces collectées. En revanche, dans la présente étude, les fèces marquées retrouvées dans l'aire centrale d'activité de la population de chats suite à une distribution d'appâts marqués ont été émises par seulement 25 % des individus nourris avec des appâts et la probabilité de détection des fèces était plus faible pour les chats mâles non stérilisés que pour les autres chats adultes de la population. Cette faible proportion de producteurs de fèces détectée suggère que seule une faible proportion des sites de défécation utilisés par les individus suivis a été échantillonnée, surtout en ce qui concerne les lieux de défécation des mâles non stérilisés.

En milieu urbain, les chats défèquent préférentiellement dans des milieux meubles et ces sites de défécations, comparables aux latrines utilisées par les rats laveurs (Ikeda 1984) ou les blaireaux européens (Kilshaw *et al.* 2009), peuvent être fréquentés par au moins 15 individus comme l'ont observé Afonso *et al.* (2006), ce qui accroît la probabilité de détection de leurs fèces. En milieu rural, malgré un effort de collecte aussi important et concentré sur l'aire centrale d'activité des chats où sont localisés ces milieux de défécation préférentiels, le succès de détection a été bien moindre. Ce résultat suppose que le patron de défécation des chats est probablement plus hétérogène en milieu rural et que les milieux utilisés sont également plus divers (cad. non limités au sol meuble). Deux observations tendent à valider cette hypothèse : d'une part, la détection des fèces de chats mâles non stérilisés a été bien meilleure lorsque la

prospection a été étendue à la périphérie des villages ; d'autre part, j'ai observé à de nombreuses reprises des chats en train de déféquer directement sur l'herbe (dans des pâtures et/ou des prés de fauche ou pelouse) ou sur des tumulus de rongeurs, sans chercher à enterrer leur déjection.

1.2.2. Biais dans la détection des aliments digestes

Une part plus ou moins importante de l'alimentation des chats qui circulent librement (« free-ranging cats ») est constituée d'aliments d'origine anthropique (revue dans Spotte 2014), généralement très digestes, qu'il s'agisse de croquettes, de pâtée pour animaux, de restes de viande ou d'autres types de restes de table. L'estimation du régime alimentaire des chats par l'analyse des restes non digérés retrouvés dans les fèces sous-estime donc nécessairement l'exploitation de ces ressources (Liberg 1984) dont la présence ne peut être détectée que par celle d'éléments indigestes qui leur sont associés : la présence de flocons déshydratés de légumes peut ainsi révéler la consommation de croquettes, celle d'enveloppes de céréales peut révéler la consommation d'ensilage, la présence de petits morceaux de polystyrène ou de papiers d'aluminium indique la consommation de restes de tables donnés dans une barquette de congélation, etc.

Au contraire, comme l'a montré l'analyse des fèces du chat confiné et nourri d'aliments connus, la méthode du DNA metabarcoding permet non seulement la détection de l'ADN des proies consommées mais également celle de l'ADN des aliments d'origine anthropique ingérés (nourriture pour animaux, viande et/ou poisson frais). Toutefois, nos résultats soulignent que, si l'ADN des proies est très bien détecté, celui associé à la nourriture pour animaux et aux restes de tables l'est plus difficilement. Cette différence de détection peut être causée par différents facteurs dont la digestibilité variable entre les aliments (poils et os des proies indigestes *versus* tissus mous) et la qualité de l'ADN (dégradation de l'ADN suite aux processus de cuisson et de déshydratation des aliments). De plus, il s'est avéré que la détection des aliments d'origine

anthropique n'est pas représentative de l'importance de leur consommation. Nos résultats suggèrent donc la nécessité d'effectuer plusieurs réplicats par échantillon afin d'accroître la probabilité de détecter l'ADN dégradé et de préférer l'approche qualitative (absence / présence dans l'échantillon) à l'approche quantitative pour traiter la détection d'un item alimentaire. Cette approche qualitative pour assigner des items alimentaires contenus dans des fèces par la technique du DNA metabarcoding avait d'ailleurs déjà été recommandée par Deagle *et al.* (2013) et De Barba *et al.* (2014). Enfin, nos résultats mettent en évidence l'importance du choix de la plateforme NGS utilisée pour étudier le régime alimentaire des chats : la nourriture d'origine anthropique, les oiseaux et deux murins (rats et souris) ont été préférentiellement détectés par la plateforme MiSeq et non par la plateforme Ion PGM.

1.3. Difficultés d'identification des individus producteurs de fèces

Suite à l'étude de Kohn *et al.* (1999) conduite sur une population de coyotes estimée à 36 - 40 individus par une analyse de raréfaction effectuée sur les génotypes déterminés à partir de fèces collectées le long de transects, Fedriani et Kohn (2001) ont pu déterminer que 115 des 238 fèces collectées sur le terrain (48 %) avaient été produites par 30 individus, soit 75 à 83 % de la population étudiée. Bellemain et Taberlet (2004) ont, quant à eux, obtenus un génotype pour 75 % des 1900 échantillons provenant de fèces d'ours bruns *Ursus arctos* collectées sur le terrain. Ils ont analysé ces échantillons à l'aide de six microsatellites et ont procédé à une PCR en deux étapes pour accroître la concentration et la qualité de l'ADN. L'identification individuelle, suite à l'extraction d'ADN, des producteurs de fèces collectées sur le terrain a également été réalisée au sein de populations de plusieurs espèces de félinés sauvages (revue dans Rodgers et Janečka 2013).

Dans la présente étude, les génotypes de 154 chats de la population ont pu être déterminés grâce à l'analyse d'échantillons de leurs poils, mais seuls 21 de ces génotypes connus ont été

retrouvés dans les fèces collectées sur le terrain. Ces génotypes connus ont été associés à seulement 32 fèces (soit 10 % des fèces collectées). Nous avons pourtant essayé d'améliorer le taux d'identification en augmentant la quantité d'ADN par précipitation des extraits d'ADN à l'éthanol et en utilisant de kits d'amplification génomique, en diminuant la taille de certains marqueurs microsatellites et en procédant à une PCR en deux étapes. Le faible taux d'identification que nous avons obtenu semble donc tenir aux spécificités des fèces de chats. En effet, ces dernières sont, pour la plupart, agencées de telle manière que la matière fécale, où se trouvent principalement les cellules épithéliales du producteur de la crotte, est disposée en surface et en fine couche tandis que l'intérieur de la crotte est constitué d'un amas de poils de l'individu, des proies et d'os. Avec un tel agencement, il est difficile de s'assurer que l'on soit parvenu à prélever une quantité d'ADN nucléaire suffisante, et relativement bien conservée, pour identifier le producteur de l'échantillon fécal. Ce prélèvement semble plus aisé et, en conséquence, les analyses plus souvent couronnées de succès, sur des fèces de canidés ou d'ursidés, moins denses que celles de chats et pour lesquelles la matière fécale est plus abondante et davantage répartie sur l'ensemble de la crotte.

Afin d'étudier les variations individuelles de la composition du régime alimentaire et l'influence sur la consommation de certains types d'aliments de paramètres intrinsèques, autres que le degré de nourrissage pris en compte au cours de la présente étude, tels que le sexe, l'âge, le statut reproducteur, la condition physique, l'état de santé et l'état pathologique, les échantillons de poils prélevés au cours des captures pourraient être analysés à l'aide de la technique des isotopes stables. En effet, cette méthode permet d'examiner le cumul des aliments consommés par un individu, sur une période de temps donnée (ex. entre deux périodes de mue), en analysant les rapports isotopiques stables en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et en azote ($\delta^{15}\text{N}$) d'échantillons collectés de manière non invasive sur ce dernier (ex. tissus, poils, fèces, revue dans Crawford *et al.* 2008). Cette méthode a notamment permis de mettre en évidence la consommation

d'aliments d'origine anthropique et de proies par différentes espèces de carnivores (voir notamment Newsome *et al.* 2010; Warsen *et al.* 2014). En effet, de nombreux aliments transformés contiennent du maïs et la plupart des animaux domestiques élevés pour leur chair en consomment également avant l'abattage. Cette plante possède un rapport $\delta^{13}\text{C}$ très élevé et spécifique qui la différencie d'autres plantes et qui permet de refléter la consommation de ressources anthropiques. A l'opposé, un enrichissement des échantillons en azote $\delta^{15}\text{N}$ reflète la consommation de proies, riches en protéines. Cependant, contrairement au DNA metabarcoding, très résolutif, cette méthode ne permet pas de différencier plusieurs espèces de proies qui ont le même régime alimentaire, comme par exemple *Microtus arvalis* et *Arvicola terrestris*. En utilisant cette approche sur les poils prélevés au cours des deux sessions de captures, il serait donc possible de déterminer des variations temporelles (ex. saisonnières) individuelles de la composition du régime alimentaire (aliments d'origine anthropique *versus* rongeurs prairiaux, rongeurs forestiers, rongeurs commensaux de l'Homme, oiseaux).

1.4. Détermination du succès de capture ou du taux de prédation ?

Estimer la quantité de proies tuées par unité de temps par un prédateur est primordial pour caractériser la prédation qu'il exerce. Dans le cas particulier du Chat domestique, la majorité des estimations concernant leur taux de prédation repose sur le nombre de proies que les individus rapportent à leur habitation. Kays et DeWan (2004) et Krauze-Gryz *et al.* (2012) ont récemment mis en évidence que cette méthode conduit à une sous-estimation du taux de prédation par un facteur de 3,3 si on compare les résultats à ceux obtenus à l'aide d'observations directes et à une sous-estimation par un facteur de 11,4 pour les vertébrés si l'on compare les résultats obtenus à ceux extrapolés à partir de l'analyse de fèces. De plus, grâce à des caméras embarquées sur des chats domestiques, Loyd *et al.* (2013) ont constaté que certaines proies sont consommées sur place alors que d'autres sont rapportées à la maison pour être consommées ou

non. Au final, l'estimation du taux de prédation à partir du nombre de proies ramenées à la maison semble peu vraisemblable.

Les chats domestiques sont communément décrits comme faisant de nombreux petits repas pour consommer souvent des aliments à forte teneur en protéines afin de maintenir leur équilibre en azote. Ils ne sont donc pas, *a priori*, sujets au comportement de '*surplus killing*' assez fréquemment rapporté pour les grands carnivores (revue dans Spotte 2012) et qui consiste à tuer plusieurs animaux sans les consommer. Peck *et al.* (2008) ont cependant reportés que pour 22 % des carcasses de sternes *Onychoprion fuscatus* retrouvées sur l'île de Juan de Nova, les oiseaux avaient été tués par des chats féraux mais n'avaient pas été consommés. Il est donc possible que les estimations actuelles du taux de prédation à l'aide du nombre de proies rapportées à la maison reflètent une partie du '*surplus killing*' des individus (certaines proies pouvant être abandonnées sur la zone de chasse, Loyd *et al.* 2013), les restes de proies identifiés dans leurs fèces et/ou contenus stomacaux reflétant, eux, leur véritable consommation de proies. Ainsi, lorsque l'on s'intéresse à l'impact de la prédation exercée par les chats domestiques sur les populations de proies, il importe de comptabiliser non seulement les proies tuées et consommées mais également les proies tuées et non consommées, et cela sans compter les effets indirects de la prédation sur les populations de proies (Bonnington *et al.* 2013). En revanche, dans une perspective épidémiologique liée à la transmission de parasites trophiques, seul le nombre de proies consommées importe car ce paramètre permet par exemple de modéliser la dynamique de transmission de *T. gondii* (voir notamment Lélou *et al.* 2010).

L'un des objectifs de cette étude était de réussir à détecter l'ensemble des succès de capture (proies tuées consommées ou non) d'individus équipés d'accéléromètres. L'éthogramme accélérométrique discriminant certains comportements alimentaires, de déplacements et de toilettage établi chez le Chat domestique par Watanabe *et al.* (2005) s'est révélé ne pas être suffisant pour identifier l'action de chasse d'un individu. Il m'a donc fallu réaliser mon propre

éthogramme accélérométrique d'un chat en action de chasse et disposer d'un grand nombre d'enregistrements d'évènements relatifs à la prédation (ou pouvant s'y apparenter) afin de précisément détecter, sur la base des données d'accélérométrie, si la capture d'une proie a été réussie, et si oui, si elle s'en est suivie de sa consommation. L'éthogramme accélérométrique que j'ai élaboré au cours de cette étude prend en compte des comportements spécifiques de la chasse (ex. marche d'approche, consommation de rongeurs) ou pouvant y être associés à tort (ex. flairer le sol, se toiletter) et qui nécessitent d'être précisément discriminés. Il s'avère que, si certains comportements alimentaires (consommation d'aliments d'origine anthropique) sont bien discriminés de la consommation de rongeurs, d'autres doivent être mieux différenciés. L'utilisation d'une part, de réseaux de neurones afin d'automatiser la détection des accélérations spécifiques à chaque comportement (De Vries *et al.* 2011) et d'autre part, de modèles de Markov cachés ('Hidden Markov Models', HMM), utilisés par exemple dans le domaine de la bioacoustique pour créer des associations de trilles afin de différencier des espèces sur un sonagramme (Katahira *et al.* 2011), pourrait permettre d'identifier des séquences associées à la chasse et ainsi d'améliorer l'éthogramme actuel.

2. Apports méthodologiques de l'étude à l'écologie des carnivores

2.1. Cette collecte de fèces est-elle adaptée pour répondre à l'objectif de l'étude ?

Les estimateurs d'abondance, de densité ou d'effectifs d'une population sont essentiels en biologie de la conservation. Ils peuvent reposer sur l'échantillonnage de fèces à condition que la probabilité de détection de fèces soit la même pour tous les individus de la population. Les résultats de notre expérimentation à partir d'appâts marqués a mis en évidence que, si la recherche des fèces est limitée aux villages, les fèces des chats mâles non stérilisés sont moins bien détectées que celles des femelles. De la même façon, en comparant quatre méthodes

permettant d'estimer la taille d'une population d'ours bruns à partir de collectes de fèces, Bellemain *et al.* (2005) ont également constaté que la probabilité de détection des fèces de mâles était plus faible que celle des femelles. Ce biais dans la probabilité de détection peut s'expliquer par une différence du mode d'utilisation de l'espace entre sexe, ce qui est communément observé chez de nombreuses espèces de carnivores qui présentent un dimorphisme sexuel (Harestad et Bunnell 1979). En travaillant sur une population de chats d'effectif et de composition connue, nous avons pu quantifier le biais de détection lié au sexe : les fèces émises par des mâles ont été cinq fois moins détectées que celles des femelles.

Nos résultats montrent également qu'il ne suffit pas de déterminer la taille optimale de collecte d'un échantillon de fèces pour que les résultats de l'analyse de ces fèces soient précis et fiables si on ne tient pas compte également de la proportion d'individus de la population étudiée à l'origine des fèces produites. Si la recherche des fèces n'est pas fonction de l'aire d'activité de l'ensemble des individus de la population étudiée, les fèces collectées et analysées, même si elles sont nombreuses, peuvent n'avoir été produites que par un faible nombre d'individus. Ainsi, et bien que la majorité des carnivores sauvages utilisent des éléments linaires du paysage (ex. sentiers, routes forestières, lisières enherbées, etc.) pour leurs déplacements et qu'ils défèquent régulièrement dessus (Birks *et al.* 2004), on peut se demander s'il est suffisant de se contenter d'une collecte pratique et rentable des fèces le long de ces éléments lorsque l'on souhaite obtenir des estimateurs de population vraisemblables.

2.2. Applications possibles de l'éthogramme accélérométrique

Les études portant sur la variabilité des patrons individuels comportementaux chez les carnivores terrestres sont rares car elles sont difficiles à conduire à bien du fait de la relative rareté des carnivores sauvages et de leurs mœurs nocturnes et discrètes (Gittleman *et al.* 2001).

Le déploiement d'accéléromètres tridimensionnels sur des chats domestiques, associé à leur suivi par observations directes dans leur milieu naturel, a permis d'obtenir un grand nombre de comportements associés à la prédation et difficilement observables en enclos (ex. marche d'approche) ou dans des lieux confinés. L'éthogramme accélérométrique défini au cours de cette étude pour le Chat domestique peut désormais être appliqué et utilisé afin d'approfondir les connaissances sur la biologie d'autres espèces de félidés pour lesquelles des informations concernant leur écologie est cruciale comme, par exemple, le Chat sauvage d'Europe *Felis s. silvestris* ou le Lynx d'Europe *Lynx lynx*. Il peut également être appliqué à d'autres carnivores de taille moyenne qui chassent le même type de proies que les chats, comme les renards du genre *Vulpes* ou d'autres genres.

2.3. Utilisation d'outils biomoléculaires

Cette étude a permis de mettre en évidence la robustesse du DNA metabarcoding pour identifier le régime alimentaire très diversifié de carnivores généralistes opportunistes. Certains généralistes comme le raton laveur, l'opossum de Virginie *Didelphis virginiana*, les corbeaux *Corvus spp*, les mouettes *Larus spp*, le renard roux, ou le coyote se sont très bien accommodé de la rapide urbanisation de leur environnement et une grande part de l'alimentation des individus de leurs populations urbaines repose sur de la nourriture d'origine anthropique. Ainsi, 58 % des estomacs de renards provenant de la ville de Zurich comprenaient majoritairement ou exclusivement des restes de tables, de viande, d'aliments pour animaux ou d'aliments transformés (Contesse *et al.* 2004). Une approche qualitative du régime alimentaire des « urbans adapters » à l'aide du DNA metabarcoding permettrait d'identifier la fréquence d'apparition relative de ces aliments dans les fèces de ces espèces et, ainsi, d'avoir une bonne estimation de leur régime alimentaire.

Par ailleurs, en utilisant des amorces ciblant des parties très conservées de l'ADN et en fixant des seuils d'assignation très stricts, nous avons identifié et discriminé un grand nombre d'espèces de vertébrés consommés par les chats, y compris des espèces de rongeurs très proches. Cette étude confirme l'apport incontestable de cet outil pour, par exemple, étudier le régime alimentaire d'espèces rares. L'efficacité de la méthode du DNA metabarcoding, en comparaison au manque de résolution des techniques d'identification micro- et macroscopiques des restes non digérés permet de détecter un grand nombre de proies issues d'un faible échantillonnage de fèces. Shehzad *et al.* (2012) ont ainsi utilisé cette méthode avec succès pour analyser le contenu de 38 fèces de chat-léopards du Bengale *Prionailurus bengalensis* collectées au Pakistan.

L'approche moléculaire est également très précieuse pour vérifier l'identification spécifique des fèces collectées sur le terrain. Elle a ainsi notamment mis en évidence la difficulté d'identifier de façon fiable les crottes de martres des pins *Martes martes* sur le terrain par rapport à d'autres crottes émises par des carnivores sauvages (Birks *et al.* 2004). Lors d'une étude conduite en Ecosse, Harrington *et al.* (2010) ont, eux, mis en évidence par analyse de l'ADN mitochondrial extrait de fèces collectées par des personnes expérimentées, qu'aucune des fèces identifiées visuellement comme étant du vison américain *Neovison vison* n'appartenaient à cette espèce. L'analyse des fèces sur les plateformes NGS au cours de cette étude a permis de valider et de vérifier l'espèce émettrice de la crotte afin que seules les fèces de chats domestiques soient prises en compte lors de l'analyse du régime alimentaire. La détection d'autres prédateurs comme émetteurs des fèces collectées, même si la proportion est faible au cours de cette étude, souligne que la vérification de l'origine des échantillons est cruciale. Cette validation moléculaire de l'espèce est d'autant plus importante lors d'études conduites sur des espèces rares et/ou lors d'études épidémiologiques à incidence humaine (ex. détection du parasite *E. multilocularis* dans des fèces de renard, de chien ou de chat). Rodgers

et Janečka (2013) soulignent également la pertinence du génotypage pour identifier des ‘individus à problèmes’ responsables d’attaques sur le bétail ou de conflits avec les humains. L’approche utilisée lors de cette étude pourrait ainsi être appliquée à d’autres espèces de carnivores afin d’identifier des variations interindividuelle du régime alimentaire lors d’échantillonnages non-invasifs reposant sur l’analyse de fèces.

2.4. Des unités GPS légères et à bas coût pour suivre la faune sauvage

L’expérimentation conduite lors de cette étude est la première à évaluer les performances et la précision des unités GPS CatLog dans un environnement anthropisé et lors de tests statiques et dynamiques. L’évaluation des performances et de la précision de ces unités alors qu’elles étaient posées à proximité du sol et en prenant en compte l’influence de la position de l’antenne, de l’intervalle de prise de points, de la fermeture du milieu et des déplacements des animaux a permis de déterminer l’amplitude des erreurs de localisation et le succès de prise des points pouvant être attendu pour un grand nombre d’espèces de mammifères terrestres de taille moyenne. Nos résultats ont montré que les GPS testés peuvent être des outils très efficaces pour le suivi d’un grand nombre d’espèces. De plus, la constance des performances entre unités et la précision des unités dans le temps laisse augurer que le remplacement de la batterie actuelle par des accumulateurs plus puissants permettra d’augmenter la durée du suivi sans en altérer la qualité (voir Allan *et al.* 2013).

Par ailleurs, le développement d’estimateurs (LE_{RMS}) permettant d’associer une erreur à une localisation prise dans un habitat particulier au sein d’un environnement hétérogène permet de généraliser les conclusions des tests que nous avons réalisés à d’autres études pouvant être conduites dans des milieux très diversifiés. Les tests conduits révèlent l’aptitude des unités GPS CatLog pour étudier finement les déplacements d’individus même dans des environnements fragmentés et contrastés, car les localisations obtenues avec ces GPS (50 – 70 % des

localisations ont des erreurs de localisation inférieures à 10 m) sont aussi précises que les cartographies généralement utilisées pour analyser le mode d'occupation de l'espace des carnivores de taille moyenne et que celles obtenues avec les colliers GPS spécifiquement fabriqués pour réaliser des suivis sur la faune sauvage. De plus, la très forte diminution de la prise des localisations dans les bâtiments, et dans une moindre mesure à proximité, peut également fournir des informations intéressantes dans le cas d'études conduites sur des « urban adapters ».

Toutefois, même si ces unités GPS sont pourvues de puce de localisations récentes, des erreurs de localisation persistent (plus de 40 m dans des bâtiments ou sous un couvert forestier dense). Ces erreurs nécessitent de ce fait d'identifier et de filtrer ces localisations aberrantes (ex. vitesse excessive entre deux points, angles aberrants, voir notamment Humphries *et al.* 2013) et/ou d'appliquer des zones d'incertitudes autour des localisations (ex. utilisation des LE_{RMS}). L'importance de ces erreurs dépend cependant du niveau d'analyse envisagé (ex. sélection des ressources versus domaine vital). De façon générale, les comportements de l'espèce étudiée ainsi que les limitations technologiques de cet outil doivent être attentivement considérées par les chercheurs durant la mise en place du protocole expérimental.

Tableau 4.I. Fréquences d'apparition des proies dans le régime alimentaire des chats domestiques libre de leurs déplacements telles qu'issues de la littérature (d'après Forin-Wiart et al. in prep en Annexe 2).

Reference	Habitat et types de chats étudiés	Site d'étude	Méthode †	Echantillon	Nombre d'items alimentaires identifiés (identifiés jusqu'à l'espèce)	Nombre d'espèces consommées identifiées	Mammifères	Oiseaux	Reptiles	Invertébrés	Amphibiens	Poissons
Thomas et al. (2012)		Reading, UK	rapportées				64,6	30,5	0,6	0	4,3	0
van Heezik et al. (2010)	Urbain, « house pets »	Dunedin, NZ	rapportées				34,3	37	8,1	19,7	1	0
Baker et al. (2008)		Bristol, UK	rapportées				75	24	0,01	0	0,01	0
Crooks et Soulé (1999)		Californie, USA	rapportées				52	33	37	0	0	0
Kays and deWan (2004)		New York, USA	rapportées				86,4	13,6	0	0	0	0
Grillies et Clout (2003)	Suburbain, « house pets »	Auckland, NZ	rapportées				31,6	13,5	7,6	47,2	0,1	0
Barratt (1998)		Australie	rapportées				68	25	6	0	0	0
Tschanz et al (2011)	Rural, « house pets »	Suisse	rapportées				76,1	11	0	0	0	0
Hansen (2010)		Charteris Bay, NZ	rapportées				85,5	12,5	1	1	0	0
Krauze-Gryz et al. (2012) *	Rural, « house pets » et « farm cats »	Pologne	conventionnelle	363 fèces 46 estomacs	497 (37 %)	14	65,9	12,9	6,1	13	1,4	0,7
German et al. (2009)		Ardennes, FR	conventionnelle	59 estomacs	101 (25 %)	6	81,3	12,5	0	6,2	0	0
Weber et Dailly (1998)	Rural, « farm cats »	Suisse	conventionnelle	148 fèces	134 (32 %)	3	94,6	5,4	0	0	0	0
Liberg (1984)		Suède	conventionnelle				91,2	8,8	0	0	0	0
Biró et al. (2005)	Rural, « feral cats »	Suède	conventionnelle				94,4	5,6	0	0	0	0
Cette étude	Rural, « house pets » et « farm cats »	Hongrie	conventionnelle				89,2	7,0	0,6	2,5	0	0,4
		Ardennes, FR	biomoléculaire	267 fèces	447 (93 %)	24	90,1	9,5	0,4	0	0	0

* Pas de distinction entre les fèces / contenus stomacaux provenant de chats de propriétaire et de chats de ferme.

† Proies rapportées à la maison (Rapportées), analyse micro- et/ou macroscopique (Conventionnelle) ou DNA metabarcoding (Biomoléculaire)

3. Apports de l'étude à l'écologie du chat domestique

3.1. Régime alimentaire des chats domestiques en milieu rural

L'utilisation de la méthode du DNA metabarcoding pour estimer le régime alimentaire des chats nous a permis d'identifier jusqu'au niveau spécifique un nombre équivalent ou supérieur d'items alimentaires et un plus grand nombre d'espèces que lors des précédentes estimations du régime alimentaire des chats conduites qui reposaient sur l'identification des restes non digérés trouvés dans les estomacs ou fèces (**Tableau 4.I**). Cette plus grande résolution du DNA metabarcoding qui pallie aux biais d'identification des méthodes conventionnelles d'analyse du régime alimentaire est d'ailleurs régulièrement soulignée (voir notamment Braley *et al.* 2010; Zeale *et al.* 2011; Yoccoz 2012).

En accord avec les résultats des précédentes études du régime alimentaire des chats domestiques conduites en Europe, aux Etats-Unis et en Nouvelle Zélande (**Tableau 4.I**), les mammifères, et principalement les rongeurs, sont les proies les plus consommées par les chats de la population étudiée.

La fréquence d'apparition des mammifères est équivalente à celle obtenue lors d'études conduites en milieu rural, mais elle est supérieure à celle observée dans des milieux urbain et suburbain (**Tableau 4.I**). La prédominance de rongeurs prairiaux dans le régime alimentaire des individus peut s'expliquer par le fait que les chats évoluent dans une matrice agricole largement composée de pâtures, de près de fauche et de bosquets. En effet, ces milieux offrent un grand nombre d'habitats propices aux rongeurs en comparaison aux milieux urbain et suburbain où les populations de rongeurs sont distribuées par taches (Deplazes *et al.* 2004). Par ailleurs, les résultats de la présente étude mettent en évidence que les campagnols des champs *Microtus arvalis* et les campagnols terrestres *Arvicola terrestris* sont les proies principales des chats sur

notre terrain d'étude. Ces deux espèces étaient également les proies principales des chats de ferme dans l'étude conduite en Suisse par Weber et Dailly (1998).

Les résultats des études conduites sur les chats domestiques en Europe, aux Etats-Unis et en Nouvelle Zélande (*Tableau 4.I*) indiquent que les oiseaux sont généralement les proies les plus consommées après les mammifères. La présente étude fait état d'une fréquence d'apparition des oiseaux inférieure à celle reportée en milieu urbain et suburbain et dans d'autres études conduites en milieu rural (*Tableau 4.I*). La relative rareté de la consommation des oiseaux par les chats de la population étudiée dans les Ardennes est probablement due à leur faible disponibilité. En effet, Tratalos *et al.* (2007) ont mis en évidence une corrélation positive entre l'abondance de 15 espèces d'oiseaux (passeriformes, colombiformes, piciformes et accipitiformes) dans le milieu et la densité d'habitations : l'abondance de ces espèces d'oiseaux est faible lorsque la densité d'habitations est comprise entre zéro et 5,3 habitations / km², ce qui est le cas pour le présent terrain d'étude.

3.2. Déterminants de la composition en proies du régime alimentaire

Grâce aux informations fournies par le DNA metabarcoding associé au génotypage, aux observations directes et la collecte de fèces dans des bacs de litières à chats ou dans les fermes isolées, il a été possible de déterminer, pour un nombre non négligeable de fèces collectées sur le terrain, si elles avaient été produites par des chats de propriétaire ou par des chats de ferme. La forte résolution du DNA metabarcoding a ensuite permis de comparer la composition des fèces provenant de ces deux catégories. Ces analyses ont permis de mettre en évidence une fréquence d'apparitions des proies équivalente dans les fèces des chats de propriétaire et des chats de ferme au cours de la saison douce (juin – juillet) mais une plus faible fréquence d'apparition des proies dans les fèces de chats de propriétaire au cours de la saison froide (novembre – décembre) alors qu'elle est restée élevée dans les fèces de chats de ferme collectées

durant cette même saison. En été, les chats de propriétaires semblent donc avoir consommé aussi fréquemment des proies que les chats de ferme mais alors que ces derniers ont continué de consommer des proies à la même fréquence en hiver, les chats de propriétaire, au contraire, en ont beaucoup plus rarement consommé à cette saison. Ce résultat confirme les conclusions de Churcher et Lawton (1987) sur le fait que les chats de propriétaire en milieu rural rapportent significativement moins de proies en hiver qu'aux autres saisons. Il est également en accord avec les observations de Kays et DeWan (2004) et de Loyd *et al.* (2013) sur le fait que les chats de propriétaires chassent moins souvent lors de la saison froide que lors de la saison douce.

Ces résultats suggèrent que le nourrissage quotidien des chats tend à réduire leur consommation de proies mais uniquement lorsque les conditions climatiques sont mauvaises. En effet, lorsque les conditions météorologiques sont favorables, même nourris *ad libitum* les chats de propriétaire ont tendance à chasser des proies tandis qu'ils délaissent les proies au profit des aliments d'origine anthropique lorsque les conditions climatiques sont mauvaises. En revanche, les chats de ferme qui, eux, n'ont pas la sécurité alimentaire procurée par le nourrissage régulier, sont dépendants de la prédation. Ils vont donc chasser et consommer des proies quelles que soient les conditions climatiques.

Il est également intéressant de noter que le spectre des proies des chats de propriétaire et des chats de ferme est très recouvrant, du fait de la grande consommation de deux espèces de rongeurs, le campagnol des champs *Microtus arvalis* et le campagnol terrestre *Arvicola terrestris*. Le nourrissage régulier des chats n'influence donc pas leurs préférences alimentaires pour ce qui est du choix des espèces de rongeurs consommées. En revanche, des différences peuvent être observées entre les deux catégories de chats pour d'autres types d'aliments. Ainsi, Bradshaw *et al.* (2000) avaient noté une néophobie des chats de propriétaire envers la viande rouge. Par ailleurs, dans la présente étude, seuls les chats de propriétaire ont consommés des insectivores, qui sont aussi, selon Krauze-Gryz *et al.* (2012), fréquemment rapportées à la

maison par les chats de propriétaire alors qu'elles sont rarement retrouvées dans les fèces collectées sur le terrain. L'exposition olfacto-gustative pré- et postnatale via l'ingestion d'aliments par la mère influence les préférences olfactives et alimentaires des jeunes (Becques *et al.* 2010). Il serait de ce fait intéressant de prendre en compte l'origine des individus et particulièrement de la mère (ex. femelle de ferme). Ceci pourrait notamment permettre d'identifier des patrons alimentaires individuels persistants, transmis au fil des générations et indépendants de la disponibilité en espèces proies du milieu.

3.3. Déterminants de la superficie des domaines vitaux et de l'amplitude du rayon d'action journalier

Le suivi par GPS a montré que les chats de propriétaire avaient des superficies de domaines vitaux plus petites que les chats de ferme. Ce résultat est en accord avec ceux de Liberg *et al.* (2000) et d'autres études menées conjointement sur des individus « house-based cats » et « feral cats » (**Tableau 4.II**) qui montrent que la superficie des domaines vitaux des chats est fonction de leur degré de nourrissage. La superficie plus élevée des domaines vitaux des chats de ferme conforte également l'hypothèse selon laquelle, comme ces chats sont dépendants de la consommation de proies pour couvrir leurs besoins nutritionnels, la superficie de leur domaine vital est déterminée par la distribution plus ou moins hétérogène des proies dans la matrice agricole.

Tableau 4.II. Domaine vital moyen et rayon d'action journalier moyen de chats libre de leurs déplacements et vivant milieu rural tels qu'issus de la littérature. Les domaines vitaux ont été estimés selon la méthode du Kernel 95% (sauf pour Liberg (1980)).

Source	Catégorie	Localisation	Durée	Méthode ^(a)	N ^(b)	Domaine vital moyen (min. – max.)	Rayon d'action journalier moyen (min. – max.)	Influence des facteurs testés			
								Catégorie	Saison	Sexe	Météo
Hansen (2010)	« house pets »	Charteris Bay, NZ	7 – 10 jours	GPS	8	3,40 (0,3 – 15,1)	56 ± 15,5 m (80 – 301)	-	-	NS	-
		Macraes Flat, NZ	10 jours	GPS	13	24 ± 6 (0,45 – 34)	179 ± 29 m	-	-	NS	-
Ferreira et al. (2011)	« farm cats »	Barrancos, PT	10 mois	RP	8	430 (71 – 1 476) 87 (41 – 113)	2,9 ± 1,8 km (1,2 – 6,3 km)	-	S (mâle)	S	-
		Ardennes, FR	4 – 18 mois	RP	13	44,5 (2 – 220)	(2 500 m)	-	S	-	S (Temp) †
Wierzbowska et al. (2012)	« semi-feral »	Ojcow, POL	2 – 20 mois	RP	10	-	232 ± 17 m (1494 m)	-	-	NS	-
Horn et al. (2011)	« house pets » « feral cat »	Champaign-Urbana, USA	17 mois	RP	11	5.16 (♂) – 1.95 (♀)	-	S	NS	NS	-
		« farm cats » “feral cat”	Revinge, SWE	3 ans	RP, Obs	24	30 – 40 (♀) 990 (♂) – 206 (♀)	600 m (♀)	S	-	S
Cette étude	« house pets » « farm cats »	Ardennes, FR	6 – 8 jours	GPS	18	3,1 (0,9 – 14,7) 18,3	211 ± 115 m (58 – 603) 430 ± 318 m (94 – 1829)	S	-	NS	S (Rain) ‡
					15	(1 – 63,5)					

(a) GPS (Global Positioning System), par radiopistage (RP) ou observations directes (Obs)

(b) N=nombre d'individus suivis

† Facteur influant sur la distance à la ferme et ‡ facteur influant sur la superficie du domaine vital

Les analyses du mode d'utilisation de l'espace par les chats domestiques conduites en Europe, aux Etats-Unis et en Nouvelle-Zélande reposent généralement sur des données collectées sur plusieurs saisons (**Tableau 4.II**). Au cours de la présente étude, la superficie des domaines vitaux des chats a été estimée à partir de données collectées sur une courte période. Nos estimations concernant la superficie moyenne des domaines vitaux de chats de propriétaire sont généralement concordantes avec celles obtenues lors des autres études précédemment conduites en milieu rural. Cependant, elles sont inférieures à elles pour ce qui concerne la superficie moyenne des domaines vitaux de chats de ferme (**Tableau 4.III**). Ce résultat laisse à penser que si les quelques jours de suivi d'individus équipés de colliers GPS ont suffi pour que les chats de propriétaire parcourent leur domaine vital, la durée du suivi n'a toutefois pas été suffisante pour estimer correctement le domaine vital des chats de ferme, plus étendu car dépendants de la distribution et de la disponibilité des proies dans le milieu.

L'analyse des déplacements de chats équipés de GPS au cours de la présente étude indique également que les superficies des domaines vitaux des individus diminuent lorsque la pluviométrie cumulée est élevée au cours du suivi. On peut facilement imaginer que, d'une part, il soit inconfortable pour les chats de rester longtemps immobiles sous la pluie (ils chassent essentiellement à l'affût) et que, d'autre part, ils aient du mal à détecter les proies lorsque les précipitations créent un fond sonore et réduisent la visibilité. En période de pluviométrie élevée (avril dans la présente étude) la plupart des chats de propriétaire se sont probablement abstenus de chasser tandis que les chats de ferme ont privilégié la recherche de nourriture dans et à proximité des bâtiments agricoles (prédation sur des rongeurs commensaux ou consommation d'ensilage).

L'étude du mode d'utilisation de l'espace des chats conduite ici met en évidence un important chevauchement des domaines vitaux des individus inféodés à une même habitation ou une même ferme mais également entre domaines vitaux de chats inféodés à des habitations

différentes au niveau des villages. De plus, l'analyse de la distribution des localisations indique que certains individus partagent les mêmes zones ; zones identifiées comme étant des zones de chasse par des observations directes de certains individus. Ce résultat est en accord avec Corbett (1979) qui observait un partage des zones de chasse entre des chats provenant de fermes voisines. Toutefois, même si des femelles ont été observées accompagnées de leurs jeunes lorsqu'elles chassaient et même si des individus adultes ont été vus chassant simultanément dans une même pâture ou un même prés de fauche, les chats ont toujours un comportement de chasse solitaire.

Les rayons moyens d'action des chats de propriétaire et des chats de ferme, tels que déterminés par suivi d'individus équipés de GPS, sont en accord avec ceux utilisés avant ce suivi pour délimiter l'aire d'activité théorique de la population (**Tableau 4.III**). Par ailleurs, cette étude montre également que le rayon d'action moyen des chats de propriétaire est plus restreint que celui des chats de ferme. Les chats de propriétaire peuvent tout de même réaliser des excursions à relativement grande distance (600 m) de leur habitation et approcher les distances journalières parcourues par certains chats « semi-feral » (**Tableau 4.III**). Toutefois, comme constaté par Metsers *et al.* (2010) les distances maximales parcourues varient considérablement entre les individus.

La prise en compte des différents compartiments impliqués dans la réalisation du cycle épidémiologique de *T. gondii* sur ce même terrain d'étude (hôtes définitifs, hôtes intermédiaires, sol) par Gotteland *et al.* (2014) a mis en évidence un gradient spatial de diminution de la contamination des sols et des hôtes intermédiaires avec la distance au bâti (village et fermes). Gottstein *et al.* (2011) quant à eux identifient au niveau local le maintien dans le temps de très fortes prévalences pour *E. multilocularis* dans des populations de rongeurs prairiaux. La présente étude montre que pour les deux catégories de chats, certaines zones de leurs domaines vitaux, localisées en dehors des villages, sont préférentiellement utilisées et

exploitées intensivement. La caractérisation de l'utilisation de ces habitats par les individus (ex. temps de séjour moyen par visite, nombre de visites) grâce à l'analyse des trajectoires issues de leurs suivis par collier GPS ainsi que l'identification des comportements réalisés dans ces zones (ex. chasse, défécation, repos) grâce à l'utilisation d'accéléromètres tridimensionnels pourraient notamment permettre d'évaluer l'importance de ces milieux dans la contamination environnementale par des parasites à cycles trophiques.

3.4. Réactivité vis-à-vis des humains et prédation

Siegford *et al.* (2003), en utilisant le FTP test sur des chats en vue de leur placement en famille adoptive identifient des individus avec des scores de réactions amicales inférieurs à 19 comme étant des chats « timides vis-à-vis des humains » et les individus avec des scores de réactions non amicales supérieures à quatre comme étant des chats « intolérants aux interactions avec les humains ». Cependant, ces tests n'ont pas permis de prédire des réponses comportementales et physiologiques (dosages de glucocorticoïdes dans la salive et le sang) chez des chats domestiques soumis à un stress d'intensité modérée (Iki *et al.* 2011).

Lors de la présente étude, aucun des chats testés n'a manifesté plus de 16 réactions amicales vis-à-vis de l'expérimentateur qui conduisait le test et la majorité des réactions non amicales qu'ils ont manifestées consistaient à éviter ce dernier. La propension modérée de ces réactions non amicales peut s'expliquer par le fait que les tests se soient déroulés dans des lieux où les individus pouvaient facilement faire face à l'inconfort de la présence de l'expérimentateur en prenant la fuite. L'analyse en composante principale des scores des individus réalisée au cours de cette étude a permis de classer de façon objective et sans *a priori* les individus les uns par rapport aux autres. Cette approche pourrait ainsi être utilisée pour obtenir une mesure globale de la sociabilité vis-à-vis des humains d'un grand nombre de chats avec des histoires de vie très diverses.

Les résultats du test de réactivité vis-à-vis d'une proie montrent que les individus qui ont le plus tendance à éviter une personne qu'ils ne connaissent pas sont davantage attentifs à leur environnement qu'au cri de musaraigne, tandis que les chats qui ont moins tendance à éviter une personne inconnue peuvent, en sa présence, manifester des comportements de chasse lors de l'écoute du cri de musaraigne. Le test de réactivité à la proie semble donc refléter la propension des individus à chasser dans un environnement anthropisé et sont en accord avec les observations directes que j'ai pu réaliser. Les individus identifiés comme peu perturbés par la présence d'une personne inconnue continuaient à chasser sans prêter attention aux perturbations de leur environnement (ex. passage d'un tracteur, présence d'un observateur, etc.), alors que les chats « timides » se tapissaient dans l'herbe, changeaient de zone de chasse et/ou fuyaient lorsqu'ils percevaient la présence d'un observateur.

Par ailleurs, nos résultats montrent que les individus évitant le moins les humains sont ceux qui tendent à capturer plus de proies durant la journée. Ces résultats concordent avec ceux d'études qui ont montré, chez différentes espèces, une relation positive entre le tempérament « téméraire » des individus, leur taux d'ingestion d'aliments et leur croissance dans un contexte de recherche alimentaire (revue dans Biro et Stamps 2008). Toutefois, Adriaenssens et Johnsson (2010) en explorant les liens entre traits de personnalité et caractères associés à la valeur adaptative chez des truites communes *Salmo trutta* en milieu naturel, remettent en question la constance de la valeur prédictive de traits de personnalité associés à certains compromis d'histoire de vie d'individus testés en laboratoire. En effet, ils ont observés que les individus qui exploraient le moins leur environnement grandissaient plus rapidement que les individus téméraires. Au cours de la présente étude, comme les chats ont été suivis par des observations directes conduites de jour, il est possible que les chats peu craintifs vis-à-vis des humains aient une plus grande efficacité de capture des proies que ceux qui évitent les humains de jour mais

que ces derniers soient tout aussi efficaces qu'eux la nuit, lorsque qu'ils sont moins perturbés par le dérangement dû aux activités humaines.

Par ailleurs, les résultats du suivi de chats par GPS et des observations directes conduits lors de la présente étude indiquent que plus un individu passe de temps à l'extérieur, plus son effort de capture est élevé. Ces résultats rejoignent ceux de Barratt (1998) et Robertson (1998) qui estiment que seule une restriction des activités extérieures des individus permet de diminuer leur prédation. Nos résultats montrent cependant que si le temps que les chats passent dehors influe sur le nombre de tentatives de captures qu'ils réalisent, il n'influe pas sur l'efficacité des individus à capturer des proies. Cependant, seul un suivi continu des individus équipés de GPS et accéléromètres tridimensionnels permettrait de vérifier ces résultats provenant d'observations directes.

4. La place du chat domestique dans l'écosystème

La plupart des études portant sur la prédation exercée par les chats domestiques ont été conduites sur une seule catégorie de chats (les chats de propriétaire ou les chats de ferme ou encore les chats féraux, revues dans Fitzgerald et Turner 2000; Spotte 2014; Turner 2014) ou en considérant la population de chats domestiques étudiée comme étant homogène à partir du moment où les individus étaient nourris, qu'ils le soient quotidiennement *ad libitum* ou seulement très partiellement (Krauze-Gryz *et al.* 2012; Loss *et al.* 2013). Seules de rares études ont été conduites conjointement sur des chats de ferme et des chats féraux (Liberg 1980, 1981, 1984) ou sur des chats de propriétaire et des chats féraux (Hansen 2010; Horn *et al.* 2011) d'une même zone géographique rurale. La présente étude est, à ma connaissance, la première à avoir permis de caractériser des différences de consommation en proies et de mode d'utilisation de l'espace entre des chats de propriétaire et des chats de ferme sur un même terrain d'étude. Cette

caractérisation était d'autant plus importante que ces deux catégories de chats sont celles majoritairement présentes dans l'ensemble des paysages agricoles d'Europe de l'Ouest.

Dans un premier temps, les analyses conduites montrent que les deux catégories de chats étudiées chassent et consomment des proies et, notamment, des rongeurs prairiaux qui sont leurs proies principales. Ils occupent donc la même niche alimentaire que les renards et chats forestiers et, comme ils sont présents en plus forte densité que ces derniers (ex. de un à 1,5 chat forestier / km² dans la région Champagne-Ardenne, Léger *et al.* 2008), ils peuvent constituer des compétiteurs pour ces carnivores sauvages. En revanche, comme ils semblent très peu consommer de rongeurs forestiers (*Apodemus spp.*, *Myodes glareolus*) *a priori*, les chats domestiques n'entrent pas ou peu en compétition avec les martres *Martes martes* qui, elles, consomment essentiellement ces espèces de rongeurs (Zalewski 2005).

La consommation importante de *Microtus arvalis* et d'*Arvicola terrestris* par les chats de propriétaire comme par les chats de ferme est préoccupante d'un point de vue épidémiologique car ces deux espèces sont les principaux hôtes intermédiaires d'*E. multilocularis* en Europe de l'Ouest. Ce parasite est présent dans la région d'étude (Combes *et al.* 2012) et en forte prévalence chez les renards (Guislain *et al.* 2008). Les chats peuvent s'infecter en consommant ces rongeurs (Petavy *et al.* 2000). Bien qu'étant de mauvais hôtes définitifs de ce parasite, ils pourraient contribuer au risque de contamination humaine en déposant des fèces porteuses d'œufs d'*E. multilocularis* dans l'environnement humain (Hegglin et Deplazes 2013).

Par ailleurs, il s'avère que si, en milieu urbain, les chats libres de leurs déplacements sont responsables de mortalité d'oiseaux dans des proportions non-négligeables (Baker *et al.* 2008; van Heezik *et al.* 2010; Thomas *et al.* 2012), en milieu rural, ils jouent plutôt le rôle d'auxiliaires de l'agriculture si on se réfère à l'importance de leur consommation de rongeurs. Il apparaît donc contestable, dans la cas de la prédation exercée par les chats, d'extrapoler à plus grande

échelle des résultats obtenus localement ou de les extrapoler à des systèmes multi-proies différents (ex. pour différents habitats, revue dans Turner 2014).

De plus, les résultats de cette étude nuancent les conclusions avancées par les études de Kays et DeWan (2004) et Silva-Rodríguez et Sieving (2011) selon lesquelles plus les chats sont nourris, moins ils chassent du fait qu'ils soient à satiété. En effet, il s'est avéré que les chats de propriétaire, bien nourris, consomment des proies en proportions équivalentes aux chats de ferme à partir du moment où ils ont accès à l'extérieur et que les conditions climatiques sont favorables. Toutefois, les chats de ferme ont une diversité en proies plus grande dans leur régime alimentaire. Ce résultat rejoint celui de Morgan *et al.* (2009) qui avaient observés que les chats qui avaient une superficie de domaine vital élevée et une grande amplitude de déplacements chassaient le plus et une plus grande diversité de proies. Dans l'ensemble des paysages agricoles d'Europe de l'Ouest, la prédation exercée par les chats de ferme peut de ce fait être particulièrement préoccupante car ils sont plus susceptibles que les chats de propriétaire de chasser des espèces pouvant être menacées.

Références bibliographiques

- Adamec RE (1976) The interaction of hunger and preying in the domestic cat (*Felis catus*): An adaptive hierarchy? *Behavioral Biology* 18 (2):263-272
- Adriaenssens B, Johnsson JI (2010) Shy trout grow faster: exploring links between personality and fitness-related traits in the wild. *Behavioral Ecology*. doi:10.1093/beheco/arq185
- Afonso E (2007) Etude de la dynamique de la transmission de *Toxoplasma gondii* dans des milieux contrastés. Université de Reims Champagne-Ardenne, Reims, 269
- Afonso E, Lemoine M, Poulle M-L, Ravat M-C, Romand S, Thulliez P, Villena I, Aubert D, Rabilloud M, Riche B, Gilot-Fromont E (2008) Spatial distribution of soil contamination by *Toxoplasma gondii* in relation to cat defecation behaviour in an urban area. *International Journal for Parasitology* 38:1017-1023
- Afonso E, Thulliez P, Gilot-Fromont E (2006) Transmission of *Toxoplasma gondii* in an urban population of domestic cats (*Felis catus*). *International Journal for Parasitology* 36:1373-1382
- Allan BM, Arnould JPY, Martin JK, Ritchie EG (2013) A cost-effective and informative method of GPS tracking wildlife. *Wildlife Research* 40 (5):345-348. doi:<http://dx.doi.org/10.1071/WR13069>
- Araújo MS, Bolnick DI, Layman CA (2011) The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters* 14 (9):948-958. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x
- Artois M, Duchene M-J, Pericard J-M, Xemar V (2002) Le chat domestique errant ou haret. *Encyclopédie des carnivores de France n°18, Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères*, 50
- Baker PJ, Bentley AJ, Ansell RJ, Harris S (2005) Impact of predation by domestic cats *Felis catus* in an urban area. *Mammal Review* 35 (3 & 4):302-312
- Baker PJ, Molony SE, Stone E, Cuthill IC, Harris S (2008) Cat about town: is predation by free-ranging pet cats *Felis catus* likely to affect urban bird populations? *Ibis* 150 (Suppl. 1):86-99
- Balogh A, Ryder T, Marra P (2011) Population demography of Gray Catbirds in the suburban matrix: sources, sinks and domestic cats. *Journal of Ornithology* 152 (3):717-726. doi:10.1007/s10336-011-0648-7
- Barbault R (1992) *Ecologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution*. Masson, Paris
- Barbault R (2008) *Structure et fonctionnement de la biosphère. Ecologie générale, 6e édition* edn. Dunod, Paris

- Barratt DG (1997a) Home range size, habitat utilisation and movement patterns of suburban and farm cats *Felis catus*. *Ecography* 20:271-280
- Barratt DG (1997b) Predation by house cats, *Felis catus* (L.), in Canberra, Australia. I. Prey composition and preference. *Wildlife Research* 24:263-277
- Barratt DG (1998) Predation by house cats, *Felis catus* (L.), in Canberra, Australia. II. Factors affecting the amount of prey caught and estimates of the impact on wildlife. *Wildlife Research* 25 (5):475-487
- Beaver BV (1992) *Feline Behavior: A Guide for Veterinarians*. 1st edition edn. W.B. Saunders Company, Philadelphia
- Becques A, Larose C, Gouat P, Serra J (2010) Effects of pre- and postnatal olfactogustatory experience on early preferences at birth and dietary selection at weaning in kittens. *Chemical Senses* 35 (1):41-45
- Bellemain E, Swenson JE, Tallmon D, Brunberg S, Taberlet P (2005) Estimating population size of elusive animals with DNA from hunter-collected feces: four methods for brown bears. *Conservation Biology* 19 (1):150-161. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00549.x
- Bellemain E, Taberlet P (2004) Improved noninvasive genotyping method: application to brown bear (*Ursus arctos*) faeces. *Molecular Ecology Notes* 4 (3):519-522. doi:10.1111/j.1471-8286.2004.00711.x
- Benhamou S, Riotte-Lambert L (2012) Beyond the Utilization Distribution: identifying home range areas that are intensively exploited or repeatedly visited. *Ecological Modelling* 227:112-116. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.12.015
- Birks JDS, Messenger JE, Braithwaite TC, Davison A, Brookes RC, Strachan C (2004) Are scat surveys a reliable method for assessing distribution and population status of pine martens? In: Harrison DJ, Fuller AK, Proulx G (eds) *Martens and fishers (Martes) in human-altered environments: an international perspective*. Springer, New-York, pp 235-252
- Biro PA, Stamps JA (2008) Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution* 23 (7):361-368
- Biró Z, Lanszki J, Szemethy L, Heltai 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 (London)* 266:187-196
- Blancher P (2013) Estimated Number of Birds Killed by House Cats (*Felis catus*) in Canada (Estimation du nombre d'oiseaux tués par les chats domestiques (*Felis catus*) au Canada). *Avian Conservation and Ecology* 8 (2):3. doi:10.5751/ace-00557-080203
- Bolnick DI, Svanback R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161 (1):1-28

- Bonnaud E, Bourgeois K, Vidal E, Kayser Y, Tranchant Y, Legrand J (2007) Feeding ecology of a feral cat population on a small mediterranean island. *Journal of Mammalogy* 88 (4):1074-1081
- Bonnaud E, Medina F, Vidal E, Nogales M, Tershy B, Zavaleta E, Donlan C, Keitt B, Le Corre M, Horwath S (2011) The diet of feral cats on islands: a review and a call for more studies. *Biological Invasions* 13 (3):581-603
- Bonnington C, Gaston KJ, Evans KL (2013) Fearing the feline: domestic cats reduce avian fecundity through trait-mediated indirect effects that increase nest predation by other species. *Journal of Applied Ecology* 50 (1):15-24. doi:10.1111/1365-2664.12025
- Boyce WT, Ellis BJ (2005) Biological sensitivity to context: I. An evolutionary–developmental theory of the origins and functions of stress reactivity. *Development and psychopathology* 17 (2):271-301
- Bradshaw JWS, Brown SL, Cook SE, Durman KJ, Feldman HN, Kerby G, MacDonald DW, McCune S, Mendl M, Passanisi WC, Robinson I, Smith DFE An ethogram for behavioural studies of the domestic cat (*Felis silvestris catus* L.). In: UFAW (ed) UFAW animal welfare research report, no. 8. , Wheathampstead, England, 1995. Universities Federation for Animal Welfare, p 36
- Bradshaw JWS, Goodwin D, Legrand-Defrénil V, Nott HMR (1996) Food selection by the Domestic cat, an obligate carnivore. *Comparative Biochemistry and Physiology A Comparative Physiology* 114 (3):205-209
- Bradshaw JWS, Healey LM, Thorne CJ, Macdonald DW, Arden-Clark C (2000) Differences in food preferences between individuals and populations of domestic cats *Felis silvestris catus*. *Applied Animal Behaviour Science* 68:257-268
- Braley M, Goldsworthy SD, Page B, Steer M, Austin JJ (2010) Assessing morphological and DNA-based diet analysis techniques in a generalist predator, the arrow squid *Nototodarus gouldi*. *Molecular Ecology Resources* 10 (3):466-474
- 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 (3):516-519
- Calenge C (2011) Home range estimation in R: the adehabitatHR package. <http://cran.r-project.org/web/packages/adehabitatHR/vignettes/adehabitatHR.pdf>
- Calver M, Thomas S, Bradley S, McCutcheon H (2007) Reducing the rate of predation on wildlife by pet cats: the efficacy and practicability of collar-mounted pounce protectors. *Biological Conservation* 137:341-348
- Campos CB, Esteves CF, Ferraz KMPMB, Crawshaw PG, Verdade LM (2007) Diet of free-ranging cats and dogs in a suburban and rural environment, south-eastern Brazil. *Journal of Zoology* 273 (1):14-20. doi:10.1111/j.1469-7998.2007.00291.x
- Caspi A, Begg D, Dickson N, Harrington H, Langley J, Moffitt TE, Silva PA (1997) Personality differences predict health-risk behaviors in young adulthood: evidence from a longitudinal study. *Journal of personality and social psychology* 73 (5):1052

- Churcher PB, Lawton JH (1987) Predation by domestic cats in an English village. *Journal of Zoology* 212 (3):439-455. doi:10.1111/j.1469-7998.1987.tb02915.x
- Clavel J, Julliard R, Devictor V (2010) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment* 9 (4):222-228
- Colwell RK (2013) *EstimateS*: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. purl.oclc.org/estimates
- Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin S-Y, Mao CX, Chazdon RL, Longino JT (2012) Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5 (1):3-21. doi:10.1093/jpe/rtr044
- Combes B, Comte S, Raton V, Raoul F, Boué F, Umhang G, Favier S, Dunoyer C, Woronoff N, Giraudoux P (2012) Westward Spread of *Echinococcus multilocularis* in Foxes, France, 2005–2010 *Emerging Infectious Diseases* 18 (12):2059-2062
- Contesse P, Hegglin D, Gloor S, Bontadina F, Deplazes P (2004) The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich, Switzerland. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde* 69 (2):81-95
- Corbett LK (1979) Feeding ecology and seasonal organization of wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*) in Scotland., PhD thesis, University of Aberdeen, Scotland, 295p.
- Crawford K, McDonald RA, Bearhop S (2008) Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. *Mammal Review* 38 (1):87-107
- Crooks KR, Soulé ME (1999) Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400:563-566
- Crowell-Davis SL, Curtis TM, Knowles RJ (2004) Social organization in the cat: a modern understanding. *Journal of feline medicine and surgery* 6 (1):19-28
- De Barba M, Miquel C, Boyer F, Mercier C, Rioux D, Coissac E, Taberlet P (2014) DNA metabarcoding multiplexing and validation of data accuracy for diet assessment: Application to omnivorous diet. *Molecular Ecology Resources* 14 (2):306-323
- De Vries SI, Garre FG, Engbers LH, Hildebrandt VH, Van Buuren S (2011) Evaluation of neural networks to identify types of activity using accelerometers. *Medicine & Science in Sports & Exercise* 43 (1):101-107
- Deagle BE, Thomas AC, Shaffer AK, Trites AW, Jarman SN (2013) Quantifying sequence proportions in a DNA-based diet study using Ion Torrent amplicon sequencing: Which counts count? *Molecular Ecology Resources* 13 (4):620-633
- Dean B, Freeman R, Kirk H, Leonard K, Phillips RA, Perrins CM, Guilford T (2012) Behavioural mapping of a pelagic seabird: combining multiple sensors and a hidden Markov model reveals the distribution of at-sea behaviour. *Journal of the Royal Society Interface*. doi:10.1098/rsif.2012.0570

- DeCesare NJ, Hebblewhite M, Robinson HS, Musiani M (2010) Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. *Animal Conservation* 13 (4):353-362. doi:10.1111/j.1469-1795.2009.00328.x
- Delahay RJ, Brown JA, Mallinson PJ, Spyvee PD, Handoll D, Rogers LM, Cheeseman CL (2000) The use of marked bait in studies of the territorial organization of the European Badger (*Meles meles*). *Mammal Review* 30 (2):73-87
- Deplazes P, Hegglin D, Gloor S, Romig T (2004) Wilderness in the city: the urbanization of *Echinococcus multilocularis*. *Trends in Parasitology* 20 (2):77-84. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.pt.2003.11.011>
- Dingemanse NJ, Kazem AJN, Réale D, Wright J (2010) Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 25 (2):81-89. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.013>
- Driscoll CA, Macdonald DW, O'Brien SJ (2009) From wild animals to domestic pets, an evolutionary view of domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (Supplement 1):9971-9978. doi:10.1073/pnas.0901586106
- Driscoll CA, Menotti-Raymond M, Roca AL, Hupe K, Johnson WE, Geffen E, Harley E, Delibes M, Pontier D, Kitchener AC, Yamaguchi N, O'Brien SJ, Macdonald D (2007) The near eastern origin of cat domestication. *Science* 317 (5837):519-523
- Eckert J, Deplazes P (2004) Biological, epidemiological, and clinical aspects of echinococcosis, a zoonosis of increasing concern. *Clinical Microbiology Reviews* 17 (1):107-135
- Elbroch LM, Wittmer HU (2013) The effects of puma prey selection and specialization on less abundant prey in Patagonia. *Journal of Mammalogy* 94 (2):259-268. doi:10.1644/12-mamm-a-041.1
- Erhard HW, Mendl M (1997) Measuring aggressiveness in growing pigs in a resident-intruder situation. *Applied Animal Behaviour Science* 54 (2):123-136
- Estes JA, Riedman ML, Staedler MM, Tinker MT, Lyon BE (2003) Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology* 72 (1):144-155. doi:10.1046/j.1365-2656.2003.00690.x
- Fagan WF, Lewis MA, Auger-Méthé M, Avgar T, Benhamou S, Breed G, LaDage L, Schlägel UE, Tang W-W, Papastamatiou YP, Forester J, Mueller T (2013) Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters* 16 (10):1316-1329. doi:10.1111/ele.12165
- Fedriani JM, Kohn MH (2001) Genotyping faeces links individuals to their diet. *Ecology Letters* 4 (5):477-483
- Fehlmann G, Bodin C, Brendel C, Chatelain N, Georges J-Y, Handrich Y (under review) Acceleration's signal analysis: a case study on the badger. Building accurate ethograms based on accelerometry. *PLoS ONE*
- Ferreira JP, Leitão I, Santos-Reis M, Revilla E (2011) Human-related factors regulate the spatial ecology of domestic cats in sensitive areas for conservation. *PLoS ONE* 6 (10):e25970. doi:10.1371/journal.pone.0025970

- Fitzgerald BM, Turner DC (2000) Hunting behaviour of domestic cats and their impact on prey populations. In: Turner DC, Bateson P (eds) *The domestic cats: The Biology of its Behaviour* 2nd edn. Cambridge Univ. Press, Cambridge, United-Kingdom, pp 151-175
- Forin-Wiart M-A, Galan M, Umhang G, Piry S, Hormaz V, Hubert P, Martin J-F, Boué F, Cosson J-F, Larose C, Poulle ML (in prep) Combination of DNA-based methods on faecal and fur samples to investigate the importance of prey consumption in a free-ranging domestic cat population (*Felis silvestris catus*) according to feeding degrees and seasons.
- Forin-Wiart M-A, Gotteland C, Gilot-Fromont E, Poulle M-L (2014) Assessing the homogeneity of individual scat detection probability using the bait-marking method on a monitored free-ranging carnivore population. *European Journal of Wildlife Research* 60 (4):665-672. doi:10.1007/s10344-014-0833-0
- Forin-Wiart M-A, Hubert P, Sirguy P, Poulle ML (under review) Performance and accuracy of lightweight and low-cost GPS data loggers according to antenna positions, fix intervals, habitats and animal movements. *PLoS ONE*
- Fox LR, Morrow PA (1981) Specialization - Species Property or Local Phenomenon. *Science* 211:887-893
- Fry B (2006) *Stable Isotope Ecology*. New York City, New York
- Fuller G, Margulis SW, Santymire R (2011) The effectiveness of indigestible markers for identifying individual animal feces and their prevalence of use in North American zoos. *Zoo Biology* 30 (4):379-398. doi:10.1002/zoo.20339
- Futuyma DJ (2001) Ecological Specialization and Generalization. In: Fox CW, Roff DA, Fairbairn DJ (eds) *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies*. Oxford University Press, Oxford, pp 177-189
- Galan M, Pagès M, Cosson J-F (2012) Next-generation sequencing for rodent barcoding: species identification from fresh, degraded and environmental samples. *PLoS ONE* 7 (11):e48374. doi:10.1371/journal.pone.0048374
- Genovesi P, Besa M, Toso S (1995) Ecology of a feral cat *Felis catus* population in an agricultural area of northern Italy. *Wildlife Biology* 1 (4):233-237
- Germain E, Benhamou S, Poulle M-L (2008) Spatio-temporal sharing between the European wildcat, the domestic cat and their hybrids. *Journal of Zoology* 276:195-203
- Germain E, Ruelle S, Poulle M-L (2009) Likeness between the food habits of European wildcats, domestic cats and their hybrids in France. *Mammalian Biology* 74:412-417
- Gillies C, Clout M (2003) The prey of domestic cats (*Felis catus*) in two suburbs of Auckland City, New Zealand. *J Zool, Lond* 259:309-315
- Gittleman JL, Funk SM, Macdonald DW, Wayne RK (2001) *Carnivore conservation*. Conservation biology series ; 5. Cambridge University Press, Cambridge, England

- Goddard M, Beilharz R (1986) Early prediction of adult behaviour in potential guide dogs. *Applied Animal Behaviour Science* 15 (3):247-260
- Gompper ME (2002) Top carnivores in the suburbs? Ecological and conservation issues raised by colonization of North-eastern North America by coyotes. *Bioscience* 52 (2):185-190. doi:10.1641/0006-3568(2002)052[0185:tcitse]2.0.co;2
- Goszczyński J, Krauze D, Gryz J (2009) Activity and exploration range of house cats in rural areas of central Poland. *Folia Zoologica* 58 (4):363-371
- Gotteland C (2013) Dynamique spatio-temporelle de la contamination environnementale par *Toxoplasma gondii*. Thèse de doctorat, Université de Reims Champagne-Ardenne, Reims, 245
- Gotteland C, Gilot-Fromont E, Aubert D, Poulle M-L, Dupuis E, Dardé M-L, Forin-Wiart M-A, Rabilloud M, Riche B, Villena I (2014) Spatial distribution of *Toxoplasma gondii* oocysts in soil in a rural area: influence of cats and land use. *Veterinary Parasitology* 205 (3–4):629-637. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.vetpar.2014.08.003>
- Gottstein B, Saucy F, Deplazes P, Reichen J, Demierre G, Busato A, Zuercher C, Pugin P (2001) Is high prevalence of *Echinococcus multilocularis* in wild and domestic animals associated with disease incidence in humans? *Emerging Infectious Diseases* 7 (3):408-412
- Guislain M-H, Raoul F, Giraudoux P, Terrier M-E, Froment G, Ferté H, Poulle M-L (2008) Ecological and biological factors involved in the transmission of *Echinococcus multilocularis* in the French Ardennes. *Journal of Helminthology* 82 (02):143-151. doi:doi:10.1017/S0022149X08912384
- Hansen CM (2010) Movements and predation activity of feral and domestic cats (*Felis catus*) on Banks peninsula. PhD thesis, Lincoln University, Christchurch, New Zealand, 122
- Harestad AS, Bunnell FL (1979) Home Range and Body Weight - A Reevaluation. *Ecology* 60 (2):389-402. doi:10.2307/1937667
- Harrington L, Harrington A, Hughes J, Stirling D, Macdonald D (2010) The accuracy of scat identification in distribution surveys: American mink, *Neovison vison*, in the northern highlands of Scotland. *European Journal of Wildlife Research* 56 (3):377-384. doi:10.1007/s10344-009-0328-6
- Heggin D, Deplazes P (2013) Control of *Echinococcus multilocularis*: Strategies, feasibility and cost–benefit analyses. *International Journal for Parasitology* 43 (5):327-337. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.ijpara.2012.11.013>
- Hellard E, Fouchet D, Santin-Janin H, Tarin B, Badol V, Coupier C, Leblanc G, Poulet H, Pontier D (2011) When cats' ways of life interact with their viruses: A study in 15 natural populations of owned and unowned cats (*Felis silvestris catus*). *Preventive Veterinary Medicine* 101 (3-4):250-264

- Hiby E, Eckman H, MacFarlane I (2014) Cat population management. In: Turner DC, Bateson P (eds) *The Domestic Cat: The Biology of its Behaviour*. 3rd edn. Cambridge University Press, Cambridge, pp 215-230
- Hildreth AM, Vantassel SM, Hygnstrom SE (2010) Feral cats and their management. Division of the Institute of Agriculture and Natural Resources. University of Nebraska-Lincoln and United States Department of Agriculture Lincoln, 7
- Horn JA, Mateus-Pinilla N, Warner RE, Heske EJ (2011) Home range, habitat use, and activity patterns of free-roaming domestic cats. *The Journal of Wildlife Management* 75 (5):1177-1185. doi:10.1002/jwmg.145
- Hubert P, Julliard R, Biagianti S, Poulle ML (2011) Ecological factors driving the higher hedgehog (*Erinaceus europeaus*) density in an urban area compared to the adjacent rural area. *Landscape and Urban Planning* 103 (1):34-43
- Humphries NE, Weimerskirch H, Sims DW (2013) A new approach for objective identification of turns and steps in organism movement data relevant to random walk modelling. *Methods in Ecology and Evolution* 4 (10):930-938
- Hutchinson GE (1957) *A treatise on limnology, vol 1. Geography, physics and chemistry*. Wiley, New York
- Ikeda H (1984) Raccoon dog scent marking by scats and its significance in social behaviour. *Journal of Ethology* 2 (2):77-84
- Iki T, Ahrens F, Pasche KH, Bartels A, Erhard MH (2011) Relationships between scores of the feline temperament profile and behavioural and adrenocortical responses to a mild stressor in cats. *Applied Animal Behaviour Science* 132 (1):71-80
- Ishida Y, Shimizu M (1998) Influence of social rank on defecating behaviors in feral cats. *Journal of Ethology* 16 (1):15-21
- Johnson JB, Omland KS (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19 (2):101-108. doi:10.1016/j.tree.2003.10.013
- Kaeuffer R, Pontier D, Devillard S, Perrin N (2004) Effective size of two feral domestic cat populations (*Felis catus* L.): effect of the mating system. *Molecular Ecology* 13 (2):483-490. doi:10.1046/j.1365-294X.2003.02046.x
- Katahira K, Suzuki K, Okanoya K, Okada M (2011) Complex sequencing rules of birdsong can be explained by simple hidden Markov processes. *PLoS ONE* 6 (9):e24516
- Kays RW, DeWan AA (2004) Ecological impact of inside/outside house cats around a suburban nature preserve. *Animal Conservation* 7:273-283
- Kidawa D, Kowalczyk R (2011) The effects of sex, age, season and habitat on diet of the red fox *Vulpes vulpes* in northeastern Poland. *Acta Theriologica* 56 (3):209-218. doi:10.1007/s13364-011-0031-3

- Kilshaw K, Newman C, Buesching C, Bunyan J, Macdonald D (2009) Coordinated latrine use by European badgers, *Meles meles*: potential consequences for territory defense. *Journal of Mammalogy* 90 (5):1188-1198
- Knopff KH, Boyce MS (2007) Prey specialization by individual cougars in multiprey systems. Paper presented at the Transactions of the 72nd North American Wildlife and Natural Resources Conference, Portland, Oregon, 194-210
- Kohn MH, York EC, Kamradt DA, Haught G, Sauvajot RM, Wayne RK (1999) Estimating population size by genotyping faeces. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 266 (1420):657-663. doi:10.1098/rspb.1999.0686
- Krauze-Gryz D, Gryz J, Goszczyński J (2012) Predation by domestic cats in rural areas of central Poland: an assessment based on two methods. *Journal of Zoology* 288 (4):260-266. doi:10.1111/j.1469-7998.2012.00950.x
- Krauze D, Gryz J (2006) Domestic cats (*Felis catus*) predation on wildlife fauna in central Poland. Paper presented at the 1st European Congress of Conservation Biology “Diversity for Europe”, Eger, Hungary, 129
- Kutt AS (2011) The diet of the feral cat (*Felis catus*) in north-eastern Australia. *Acta Theriologica* 56 (2):157-169
- Kutt AS (2012) Feral cat (*Felis catus*) prey size and selectivity in north-eastern Australia: Implications for mammal conservation. *Journal of Zoology* 287 (4):292-300
- Latham ADM, Latham MC, McCutchen NA, Boutin S (2011) Invading white-tailed deer change wolf–caribou dynamics in northeastern Alberta. *The Journal of Wildlife Management* 75 (1):204-212. doi:10.1002/jwmg.28
- Léger F, Stahl P, Ruelle S, Wilhelm J-L (2008) La répartition du chat forestier en France: évolutions récentes. *Faune Sauvage* 280:24-39
- Lélu M (2010) Etude d'un parasite à cycle complexe, *Toxoplasma gondii* : variabilité du cycle de transmission et dynamique de la phase environnementale Thèse de doctorat, Université de Reims Champagne-Ardenne, Reims, 209
- Lélu M, Langlais M, Poulle ML, Gilot-Fromont E (2010) Transmission dynamics of *Toxoplasma gondii* along an urban–rural gradient. *Theoretical Population Biology* 78 (2):139-147. doi:10.1016/j.tpb.2010.05.005
- Liberg O (1980) Spacing patterns in a population of rural free-roaming domestic cats. *Oikos* 35:336-349
- Liberg O (1981) Predation and social behaviour in a population of domestic cats: an evolutionary perspective. PhD thesis, University of Lund, Lund, Sweden,
- Liberg O (1982) Correction factors for important prey categories in the diet of domestic cats. *Acta Theriologica* 27 (9):115-122
- Liberg O (1984) Food habits and prey impact by feral and house-based domestic cats in a rural area in southern sweden. *Journal of Mammalogy* 65 (3):424-432

- Liberg O, Sandell M, Pontier D, Natoli E (2000) Density, spatial organisation and reproductive tactics in the domestic cat and other felids. In: Turner DC, Bateson P (eds) *The domestic cat: the biology of its behaviour*. 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, United-Kingdom, pp 119-147
- Lipinski MJ, Froenicke L, Baysac KC, Billings NC, Leutenegger CM, Levy AM, Longeri M, Niimi T, Ozpinar H, Slater MR, Pedersen NC, Lyons LA (2008) The ascent of cat breeds: Genetic evaluations of breeds and worldwide random-bred populations. *Genomics* 91 (1):12-21. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.ygeno.2007.10.009>
- Long JL (2003) *Introduced mammals of the World: their history, distribution and influence*. CSIRO Publishing, Melbourne
- Loss SR, Will T, Marra PP (2013) The impact of free-ranging domestic cats on wildlife of the United States. *Nature Communications* 4:1396. doi:10.1038/ncomms2380
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) 100 of the World's worst invasive alien species, a selection from the global invasive species database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), Auckland, New Zealand, 12pp
- Lloyd KAT, Hernandez SM, Carroll JP, Abernathy KJ, Marshall GJ (2013) Quantifying free-roaming domestic cat predation using animal-borne video cameras. *Biological Conservation* 160:183-189. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2013.01.008>
- Macdonald DW (1983) The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* 301:379-389
- Macdonald DW, Reynolds JC (2008) *Vulpes vulpes*. The IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org. Accessed 29 September 2014
- Matich P, Heithaus MR, Layman CA (2011) Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. *Journal of Animal Ecology* 80 (1):294-305. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01753.x
- May SA, Norton TW (1996) Influence of fragmentation and disturbance on the potential impact of feral predators on native fauna in Australian forest ecosystems. *Wildlife Research* 23 (4):387-400
- McDonald PG, Olsen PD, Baker-Gabb DJ (2003) Territory fidelity, reproductive success and prey choice in the brown falcon, *Falco berigora*: a flexible bet-hedger? *Australian Journal of Zoology* 51 (4):399-414. doi:<http://dx.doi.org/10.1071/ZO02059>
- McKinney ML (2002) Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *Bioscience* 52 (10):883-890
- Menotti-Raymond MA, David VA, Wachter LL, Butler JM, O'Brien SJ (2005) An STR forensic typing system for genetic individualization of domestic cat (*Felis catus*) samples. *Journal of Forensic Sciences* 50 (5):1061-1070

- Metersers EM, Seddon PJ, van Heezik YM (2010) Cat-exclusion zones in rural and urban-fringe landscapes: how large would they have to be? *Wildlife Research* 37 (1):47-56. doi:<http://dx.doi.org/10.1071/WR09070>
- Mills JN, Childs JE (1998) Ecologic studies of rodent reservoirs: their relevance for human health. *Emerging Infectious Diseases* 4 (4):529-537
- Moorman C (2002) Consumer health under the scope. *Journal of consumer research* 29 (1):152-158
- Morgan SA, Hansen CM, Ross JG, Hickling GJ, Ogilvie SC, Paterson AM (2009) Urban cat (*Felis catus*) movement and predation activity associated with a wetland reserve in New Zealand. *Wildlife Research* 36 (7):574-580. doi:<http://dx.doi.org/10.1071/WR09023>
- Murphy W, J., Sun S, Chen Z-q, Yuhki N, Hirschmann D, Menotti-Raymond M, O'Brien SJ (2000) A radiation hybrid map of the cat genome: implications for comparative mapping. *Genome Research* 10:691-702
- Murray M, Edwards M, St. Clair CC (2012) Do parasites alter the foraging behaviour and use of anthropogenic food in urban coyotes (*Canis latrans*) ? Paper presented at the The 14th International Behavioral Ecology Congress, Lund, Sweden, 124
- Nakamoto A, Kinjo K, Izawa M (2007) Food habits of Orii's flying-fox, *Pteropus dasymallus inopinatus*, in relation to food availability in an urban area of Okinawa-jima Island, the Ryukyu Archipelago, Japan. *Acta Chiropterologica* 9 (1):237-249
- Nathan R, Spiegel O, Fortmann-Roe S, Harel R, Wikelski M, Getz WM (2012) Using tri-axial acceleration data to identify behavioral modes of free-ranging animals: general concepts and tools illustrated for griffon vultures. *The Journal of Experimental Biology* 215 (6):986-996
- Navarro J, Oro D, Bertolero A, Genovart M, Delgado A, Forero M (2010) Age and sexual differences in the exploitation of two anthropogenic food resources for an opportunistic seabird. *Marine Biology* 157 (11):2453-2459. doi:10.1007/s00227-010-1509-2
- Newsome SD, Ralls K, Job CVH, Fogel ML, Cypher BL (2010) Stable isotopes evaluate exploitation of anthropogenic foods by the endangered San Joaquin kit fox (*Vulpes macrotis mutica*). *Journal of Mammalogy* 91 (6):1313-1321. doi:10.1644/09-mamm-a-362.1
- Nishizawa H, Noda T, Yasuda T, Okuyama J, Arai N, Kobayashi M (2013) Decision tree classification of behaviors in the nesting process of green turtles (*Chelonia mydas*) from tri-axial acceleration data. *Journal of Ethology* 31 (3):315-322
- Ostfeld RS, Holt RD (2004) Are predators good for your health? Evaluating evidence for top-down regulation of zoonotic disease reservoirs. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2 (1):13-20. doi:10.1890/1540-9295(2004)002[0013:apgfyh]2.0.co;2
- Pascal M, Castanet J (1978) Age determination of feral cats in the Kerguelen Islands, Indian Ocean. *Terre Vie* 32:529-556

- Patrick SC, Weimerskirch H (2014) Personality, foraging and fitness consequences in a long lived seabird. PLoS ONE 9 (2):e87269. doi:10.1371/journal.pone.0087269
- Patronek GJ (1998) Free-roaming and feral cats - Their impact on wildlife and human beings. Journal of the American Veterinary Medical Association 212 (2):218-226
- Peck D, Faulquier L, Pinet P, Jaquemet S, Le Corre M (2008) Feral cat diet and impact on sooty terns at Juan de Nova Island, Mozambique Channel. Animal Conservation 11 (1):65-74
- Petavy AF, Tenora F, Deblock S, Sargent V (2000) *Echinococcus multilocularis* in domestic cats in France: A potential risk factor for alveolar hydatid disease contamination in humans. Veterinary Parasitology 87 (2-3):151-156. doi:10.1016/s0304-4017(99)00181-8
- Pettorelli N, Coulson T, Durant S, Gaillard J-M (2011) Predation, individual variability and vertebrate population dynamics. Oecologia 167 (2):305-314. doi:10.1007/s00442-011-2069-y
- Pianka ER (1973) The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics 4:53-74
- Piry S, Guivier E, Realini A, MARTIN JF (2012) | SE| S| AM| E| Barcode: NGS-oriented software for amplicon characterization—application to species and environmental barcoding. Molecular Ecology Resources 12 (6):1151-1157
- Pompanon F, Deagle BE, Symondson WOC, Brown DS, Jarman SN, Taberlet P (2012) Who is eating what: Diet assessment using next generation sequencing. Molecular Ecology 21 (8):1931-1950
- Pontier D, Auger P, Bravo de la Parra R, Sánchez E (2000) The impact of behavioral plasticity at individual level on domestic cat population dynamics. Ecological Modelling 133:117-124
- Poulle ML, Lemieux R, Crête M, Huot J (1992) Régime alimentaire du coyote et sélection des proies dans un ravage de cerfs de Virginie en fort déclin: le ravage de Bonaventure (Gaspésie). Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, 37
- Quevedo M, Svanbäck R, Eklöv P (2009) Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. Ecology 90 (8):2263-2274. doi:10.1890/07-1580.1
- Quintaine T, Eisinger D, Poulle ML, Thulke HH (2008) Influence of hosts home-range size and spatial distribution on *Echinococcus multilocularis* transmission. Paper presented at the X European Multicolloquium of Parasitology, Paris, France, 151-157
- R Development Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, <http://www.R-project.org/>
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. Biological reviews 82 (2):291-318

- Recio MR, Mathieu R, Maloney R, Seddon PJ (2010) First results of feral cats (*Felis catus*) monitored with GPS collars in New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 34 (3):114-117
- Reid N, Harrison AT (2010) Post-release GPS tracking of hand-reared Irish hare *Lepus timidus hibernicus* leverets, Slemish, Co. Antrim, Northern Ireland. *Conservation Evidence* 7:32-38
- Rincón P, Bastir M, Grossman G (2007) Form and performance: body shape and prey-capture success in four drift-feeding minnows. *Oecologia* 152 (2):345-355. doi:10.1007/s00442-006-0651-5
- Robardet E, Giraudoux P, Caillot C, Boue F, Cliquet F, Augot D, Barrat J (2008) Infection of foxes by *Echinococcus multilocularis* in urban and suburban areas of Nancy, France: influence of feeding habits and environment. *Parasite* 15 (1):77-85
- Robertson ID (1998) Survey of predation by domestic cats. *Aust Vet J* 76:551-554
- Robertson ID, Irwin PJ, Lymbery AJ, Thompson RCA (2000) The role of companion animals in the emergence of parasitic zoonoses. *International Journal for Parasitology* 30 (12-13):1369-1377. doi:[http://dx.doi.org/10.1016/S0020-7519\(00\)00134-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0020-7519(00)00134-X)
- Rodgers T, Janečka J (2013) Applications and techniques for non-invasive faecal genetics research in felid conservation. *European Journal of Wildlife Research* 59 (1):1-16. doi:10.1007/s10344-012-0675-6
- Say L, Gaillard J-M, Pontier D (2002) Spatio-temporal variation in cat population density in a sub-Antarctic environment. *Polar Biol* 25:90-95
- Serpell JA (2014) Domestication and history of the cat. In: Turner DC, Bateson P (eds) *The Domestic Cat: The Biology of its Behaviour*. 3rd edn. Cambridge University Press, Cambridge, pp 83-100
- Shamoun-Baranes J, Bom R, van Loon EE, Ens BJ, Oosterbeek K, Bouten W (2012) From sensor data to animal behaviour: An Oystercatcher example. *PLoS ONE* 7 (5):e37997. doi:10.1371/journal.pone.0037997
- Shehzad W, Riaz T, Nawaz MA, Miquel C, Poillot C, Shah SA, Pompanon F, Coissac E, Taberlet P (2012) Carnivore diet analysis based on next-generation sequencing: Application to the leopard cat (*Prionailurus bengalensis*) in Pakistan. *Molecular Ecology* 21 (8):1951-1965
- Siegford JM, Walshaw SO, Brunner P, Zanella AJ (2003) Validation of a temperament test for domestic cats. *Anthrozoos: A Multidisciplinary Journal of The Interactions of People & Animals* 16 (4):332-351. doi:10.2752/089279303786991982
- Silva-Rodríguez EA, Sieving KE (2011) Influence of care of domestic carnivores on their predation on vertebrates. *Conservation Biology* 25 (4):808-815
- Smolker R, Richards A, Connor R, Mann J, Berggren P (1997) Sponge carrying by dolphins (Delphinidae, *Tursiops* sp.): A foraging specialization involving tool use? *Ethology* 103 (6):454-465. doi:10.1111/j.1439-0310.1997.tb00160.x

- Soltis J, Wilson RP, Douglas-Hamilton I, Vollrath F, King LE, Savage A (2012) Accelerometers in collars identify behavioral states in captive African elephants *Loxodonta africana* Endangered Species Research 18 (3):255-263. doi:10.3354/esr00452
- Spotte S (2012) Societies of wolves and free-ranging dogs. Cambridge University Press,
- Spotte S (2014) Free-ranging cats: Behavior, Ecology, Management. John Wiley & Sons,
- Stahl P (1986) Le chat forestier d'Europe (*Felis silvestris*, Schreber 1777) – Exploitation des ressources et organisation spatiale. Thèse de doctorat, Université de Nancy 1 Nancy, 357
- Taberlet P, Coissac E, Pompanon F, Brochmann C, Willerslev E (2012) Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. Molecular Ecology 21 (8):2045-2050
- Tenter AM, Heckeroth AR, Weiss LM (2000) *Toxoplasma gondii*: from animals to humans. International Journal for Parasitology 30:1217-1258
- Terraube J, Guixé D, Arroyo B (2014) Diet composition and foraging success in generalist predators: Are specialist individuals better foragers? Basic and Applied Ecology (0). doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2014.08.008>
- Thiemann GW, Iverson SJ, Stirling I, Obbard ME (2011) Individual patterns of prey selection and dietary specialization in an Arctic marine carnivore. Oikos 120 (10):1469-1478. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19277.x
- Thomas RL, Fellowes MDE, Baker PJ (2012) Spatio-temporal variation in predation by urban domestic cats (*Felis catus*) and the acceptability of possible management actions in the UK. PLoS ONE 7 (11):e49369. doi:10.1371/journal.pone.0049369
- Tinker MT, Bentall G, Estes JA (2008) Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters. Proceedings of the National Academy of Sciences 105 (2):560-565. doi:10.1073/pnas.0709263105
- Tratalos J, Fuller RA, Evans KL, Davies RG, Newson SE, Greenwood JJD, Gaston KJ (2007) Bird densities are associated with household densities. Global Change Biology 13 (8):1685-1695. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01390.x
- Tschanz B, Hegglin D, Gloor S, Bontadina F (2011) Hunters and non-hunters: skewed predation rate by domestic cats in a rural village. European Journal of Wildlife Research 57 (3):597-602
- Turner DC (2014) Social organisation and behavioural ecology of free-ranging domestic cats. In: Turner DC, Bateson P (eds) The domestic cat: the biology of its behaviour. 3rd edn. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, pp 63-70
- Turner DC, Mertens C (1986) Home range size, overlap and exploitation in domestic farm cats (*Felis catus*). Behaviour:22-45

- van Heezik Y, Smyth A, Adams A, Gordon J (2010) Do domestic cats impose an unsustainable harvest on urban bird populations? *Biological Conservation* 143 (1):121-130
- Vander Zanden HB, Bjorndal KA, Reich KJ, Bolten AB (2010) Individual specialists in a generalist population: results from a long-term stable isotope series. *Biology Letters*. doi:10.1098/rsbl.2010.0124
- Vigne J-D, Guilaine J (2004) Les premiers animaux de compagnie, 8500 ans avant notre ère ? ... ou comment j'ai mangé mon chat, mon chien et mon renard. *Anthropozoologica* 39 (1):249-273
- Warsen SA, Frair JL, Teece MA (2014) Isotopic investigation of niche partitioning among native carnivores and the non-native coyote (*Canis latrans*). *Isotopes in Environmental and Health Studies* 50 (3):414-424
- Watanabe S, Izawa M, Kato A, Ropert-Coudert Y, Naito Y (2005) A new technique for monitoring the detailed behaviour of terrestrial animals: A case study with the domestic cat. *Applied Animal Behaviour Science* 94:117-131
- Weber J-M, Dailly L (1998) Food habits and ranging behaviour of a group of farm cats (*Felis catus*) in a Swiss mountainous area. *Journal of Zoology (London)* 245:234-237
- Wierzbowska IA, Olko J, Hędrzak M, Crooks KR (2012) Free-ranging domestic cats reduce the effective protected area of a Polish national park. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 77 (3):204-210.
- Williams NS, McDonnell MJ, Phelan GK, Keim LD, Van Der Ree R (2006) Range expansion due to urbanization: Increased food resources attract Grey-headed Flying-foxes (*Pteropus poliocephalus*) to Melbourne. *Austral Ecology* 31 (2):190-198
- Wilson DS (1998) Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 353 (1366):199-205
- Wilson RP, Quintana F, Hobson VJ (2012) Construction of energy landscapes can clarify the movement and distribution of foraging animals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1730):975-980. doi:10.1098/rspb.2011.1544
- Wilson RP, Shepard E, Liebsch N (2008) Prying into the intimate details of animal lives: use of a daily diary on animals. *Endangered Species Research* 4 (1-2):123-137
- Woods M, McDonald RA, Harris S (2003) Predation of wildlife by domestic cats *Felis catus* in Great Britain. *Mammal Review* 33 (2):174-188
- Yamaguchi N, Driscoll CA, Kitchener AC, Ward JM, MacDonald DW (2004) Craniological differentiation between European wildcats (*Felis silvestris silvestris*), African wildcats (*Felis lybica*) and Asian wildcats (*Felis ornata*): implications for their evolution and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* 83 (1):47-63
- Yoccoz NG (2012) The future of environmental DNA in ecology. *Molecular Ecology* 21 (8):2031-2038

Zalewski A (2005) Geographical and seasonal variation in food habits and prey size of European pine martens. In: Harrison D, Fuller A, Proulx G (eds) *Martens and Fishers (Martes) in Human-Altered Environments*. Springer US, pp 77-98. doi:10.1007/0-387-22691-5_3

Zeale MRK, Butlin RK, Barker GLA, Lees DC, Jones G (2011) Taxon-specific PCR for DNA barcoding arthropod prey in bat faeces. *Molecular Ecology Resources* 11 (2):236-244

Annexes

Annexe 1

M.-A. Forin-Wiart, C. Gotteland, E. Gilot-Fromont and M.-L. Poulle (2014) Assessing the homogeneity of individual scat detection probability using the bait-marking method on a monitored free-ranging carnivore population. *European Journal of Wildlife Research* 60 (4), 665-672

1 **Assessing the homogeneity of individual scat detection probability using the bait-marking**
2 **method on a monitored free-ranging carnivore population**

3

4 MARIE-AMÉLIE FORIN-WIART^{1,2,*}, CÉCILE GOTTELAND^{1,3}, EMMANUELLE GILOT-FROMONT^{1,3},
5 and MARIE-LAZARINE POULLE^{1,2}

6 ¹ Université de Reims Champagne-Ardenne, SFR Cap Santé, EA3800 PROTAL, 51 rue Cognacq-
7 Jay, F-51096, Reims, France

8 ² Université de Reims Champagne-Ardenne, CERFE, 5 rue de la Héronnière, F-08240, Boult-aux-
9 Bois, France

10 ³ Université de Lyon, F-69000, Lyon, Université Lyon 1, CNRS, UMR5558, Laboratoire de
11 Biométrie et Biologie Evolutive, F-69622, Villeurbanne, France

12

13 Corresponding author:

14 Marie-Amélie FORIN-WIART, MSc.

15 E-mail addresses: ma.forin-wiart@cerfe.com; ma.forinw@hotmail.fr

16 Telephone number: 00 33 (0)3 24 71 16 07

17

18 **Abstract**

19 Estimates of terrestrial carnivore populations are often based on information derived from scat
20 collected during trail-based sampling. However, few attempts have been made to verify the
21 homogeneity of individual scat detection probability because wild carnivore species seldom afford
22 this opportunity. The present study aims to test this assumption on a free-ranging population of

1

23 domestic cats (*Felis silvestris catus*), as this carnivore has ranging behaviours close enough to its
24 wild ancestor to provide useful information for wild carnivore surveys. The homogeneity of scat
25 detection probability was investigated using the bait-marking method on a previously monitored
26 population of 142 individuals, composed of free-roaming house cats (43 %) and farm cats (57 %).
27 An 11-km trail was walked twice a week over a 58-day period to individually feed cats with marked
28 baits and to collect their faeces. From the 8,236 faeces expected to be dropped by cats over that
29 period, less than 2 % were collected, and from the 215 baits distributed to 44 cats (31 % of the
30 population), only 13.5 % of the expected marked faeces were found. Detectability of faeces
31 producers did not differ between free-roaming house cats and farm cats, but faeces detection
32 probability was linked with sex and reproductive status. This study, conducted on a monitored
33 population of free-roaming carnivores, stresses that it is possible to make only cautious conclusions
34 about population estimates supported by trail-based scat samplings, since only a few individuals
35 may be responsible for many scat detections.

36 **Keywords:** Carnivore census; Faeces sampling; Free-ranging cats; Individual bait-marking;
37 Population estimates; Scat detection probability.

38 **Introduction**

39 Scat has been the most easily collected source of valuable biological information about the
40 abundance, distribution, sex structure, habitat use, range use and diet of terrestrial mammals for
41 decades (reviews in Neff 1968; Putman 1984; Trites and Joy 2005). Scat surveys provide
42 information on rare or elusive species, and have been enhanced by recent non-invasive methods
43 using faeces as a DNA source (see Kohn and Wayne 1997; Piñeiro et al. 2012; Rodgers and Janečka
44 2013). Furthermore, the isolation and amplification of genes from faecal material has become a
45 useful tool for ecological concerns, whether to study species occupancy (Ruiz-González et al.
46 2013) or food habits (Valentini et al. 2009; Galan et al. 2012), to determine sexes within a
47 population (Huber et al. 2002; Kurose et al. 2005) or to identify individuals (Fedriani and Kohn
48 2001).

49 Scat sampling data are also used to obtain population estimates, such as abundance (Prugh et al.
50 2005; Marucco et al. 2009), density (Ebert et al. 2012) and minimum or census population size
51 (Mills et al. 2000; Bellemain et al. 2005). These data provide important tools for management and
52 conservation because predicting the long-term persistence of populations is needed to make policy
53 decisions (Taberlet et al. 2001). Such estimates may result from the analysis of scat location or
54 faecal DNA which is inherently assumed to originate from field sampling based on homogeneous
55 individual scat detection probability. However, few attempts have been made to verify this
56 necessary prerequisite in carnivore census: most wild carnivore populations are characterized by
57 a low density of elusive individuals distributed over large areas, so that exhaustive counts are
58 impossible and comparisons between estimates from different surveying methods are tricky. By
59 contrast, free-ranging populations of domestic cat (*Felis silvestris catus*) can be accurately counted
60 even though individuals move and hunt around in a very similar way to their wild ancestor

61 (Fitzgerald and Turner 2000, Goszczyński et al. 2009). Thus, they are a good proxy for addressing
62 the issue of homogeneity of faeces detection probability from trail-based scat sampling.

63 Free-ranging domestic cats have valuable advantages: (i) they are easier to approach and observe
64 than wild carnivores, (ii) they have individual coat colours and patterns that allow for individual
65 identification, (iii) they use relatively small home ranges, (iv) they are generally aggregated in a
66 few small high-density populations centred on villages and farms, so that their census by door-to-
67 door enquiries and/or live trapping is easier (Germain et al. 2008; Downes et al. 2013) and finally,
68 (v) their scats are often aggregated in a few defecation sites (Ishida and Shimizu 1998).

69 In rural habitats, domestic cat populations are generally composed of a mix of free-roaming
70 house cats (fed ad libitum and free to go in and out of houses), farm cats (irregularly or poorly fed
71 cats that rest in barns) and/or feral cats (independent from humans for food and resting place). In
72 such populations, biases in scat detection probability related to cat lifestyles (house-
73 based/farm/feral) can be expected, as free-roaming house cats have smaller range areas than feral
74 ones (Hansen 2010). Additionally, sex (male/female) and reproductive status (intact/neutered)
75 differences can bias the probability of scat detection since intact males have larger home ranges
76 than intact females, especially during the rut period (Liberg et al. 2000; Ferreira et al. 2011). The
77 purpose of this research is to examine differences in scat detection probability according to
78 different components of the overall population (lifestyle, sex and reproductive status) using the
79 bait-marking method on a previously monitored rural free-ranging domestic cat population.

80 Bait-marking consists of feeding animals with baits that contain marking substances (chemical
81 and particle marking agents) or indigestible marks (beads, pieces of plastic, wool, etc.) that
82 subsequently show up in faeces and/or urine and allow for the identification of their producer
83 (Savarie et al. 1992; Delahay et al. 2000; Fuller et al. 2011). This economic and relatively easy-to-
84 use method has notably been used to study the ecology and behaviour of Eurasian badgers *Meles*

4

85 *meles* (review in Delahay et al. 2000; Tuytens et al. 2001; Hutchings et al. 2002; Wilson et al.
86 2003; Woodroffe et al. 2006; Kilshaw et al. 2009), raccoon dogs *Nyctereutes procyonoides* (Ikeda
87 1984; Ikeda et al. 1979), ravens *Corvus corax* (Rösner and Selva 2005) and European rabbits
88 *Oryctolagus cuniculus* L. (Ruiz-Aizpurua et al. 2013). It has also been used on a wide variety of
89 zoo taxa (review in Fuller et al. 2011). In domestic cats, the bait-marking method has been used to
90 facilitate scat sample collection in group-housed individuals (Graham et al. 2000; Griffin 2002), to
91 estimate the influence of social rank on defecating behaviour (Ishida and Shimizu 1998), to study
92 the spatial distribution of cat faeces relative to soil contamination by *Toxoplasma gondii* oocysts
93 (Afonso et al. 2008), and to estimate faecal excretion delay (Russell et al. 2001).

94 This study first aims to provide a quantified estimate of the proportion of faeces dropped by a
95 monitored rural domestic cat population, as detected by trail-based sampling. Using the bait-
96 marking method, it then aims to identify bias in the detectability of different faeces producers and
97 in scat detection probability according to the lifestyle, sex and reproductive status of individuals in
98 a rural domestic cat population.

99 **Materials and methods**

100 Study area and cat population

101 The study was conducted on a 460-ha rural area located in the Ardennes region, north-eastern
102 France. The area includes two small villages (less than 150 inhabitants each) and two isolated
103 farms. When the study took place, the domestic cat population had already been monitored for 2
104 years under a cooperative programme. Under this programme, free-roaming house cats were
105 differentiated from farm cats thanks to door-to-door questionnaires handed out to villagers and
106 farmers. Data on sex, age and reproductive status of free-roaming house cats were collected from

107 their owners, while sex and age-class of farm cats were obtained by trapping them in barns using
108 baited cages. Each individual was clearly identified by its coat colour pattern, and cats with a
109 uniform or common coat colour (black, tabby or orange) were fitted with coloured flea collars.

110 At the time of the study, the cat population was composed of 142 individuals, including 61 free-
111 roaming house cats (43 %) and 81 farm cats (57 %, Table 1). Most of the free-roaming house cats
112 ($n = 45$) were neutered irrespective of their sex, but all farm cats were intact (Table 1). Forty percent
113 of the overall population was composed of intact males (57/142, 9 were free-roaming house cats
114 and 48 were farm cats), while 28 % were intact females (40/142, 7 were free-roaming house cats
115 and 33 were farm cats) and the remaining 32 % were neutered individuals (45/142, 22 males and
116 23 females, all free-roaming house cats, Table 1).

117 Bait markers

118 The most appropriate combination of indigestible bait markers was selected on the basis of
119 efficiency and animal welfare considerations according to the use of faecal markers in previous
120 studies performed on domestic cats.

121 Concentrated paste food dyes, water-soluble dyes, non-toxic plastic glitters, handmade plastic
122 marks, as well as a green commercial liquid food colouring have all been described as efficient cat
123 faecal markers (Ishida and Shimizu 1998; Afonso et al. 2008, Graham et al. 2000, Griffin 2002;
124 Fuller et al. 2011). However, concentrated paste food dyes are so bitter that they require adding
125 canned evaporated milk to mask their taste (Griffin 2002), and other dyes as well as plastic glitters
126 distributed alone allow less marking combinations than handmade plastic marks. Hence,
127 concentrated water-soluble food dye (lake-food dyes) and handmade plastic marks were pre-
128 selected for our study.

129 Griffin (2002) tested the potential effects of indigestible markers on cat welfare through a well-
130 documented experimental approach. She performed physical examination, haematology and serum
131 chemistry on group-housed cats fed daily with food colourings for 12 months, as well as an
132 endoscopic examination of the upper gastrointestinal tract on one cat fed with coloured glitter for
133 8 months. Her study concluded that it is safe to use food dyes and glitter for long-term feeding, and
134 was approved by the institutional animal care and use committee. Prior to the present study, we
135 also performed a feeding trial to test for the efficiency and safety of plastic marks and lake-food
136 dyes. A housebound cat was fed with a 10-g wet cat food pellet including one food dye and plastic
137 marks once a day over a 15-day period. All the plastic marks the cat ingested during the feeding
138 trial were recovered in its faeces and the cat did not develop any health problem following plastic
139 mark ingestion. Lake-food dyes and plastic marks were therefore selected as faecal markers for our
140 study, according to their efficiency and safety. Cat owners were asked to sign consent forms to
141 allow their cat to be fed with them.

142 Bait marker composition

143 Marked bait was prepared by adding 12 indigestible plastic disks and one water-soluble dye (Lake-
144 food dyes, LAKE form, SILESIA, France SA) to a wet canned cat food pellet (approximately two
145 teaspoons, roughly 10 g). Lumpless commercial meat-based wet cat food (Eco+ product line,
146 SCAMARK, France), mainly used by local cat owners, was used as a basis to generate pellets.
147 Small disks (6-mm diam.) used as indigestible marks were manually punched out of a coloured
148 plastic tape (Dymo® paper) in which letters, numbers or symbols can be engraved. The
149 combination of plastic tape colour (red, blue, green or orange) and letter and/or number and/or
150 symbol engraved in the tape provided specific codes.

151 A single code was used *per* bait; each of the baits contained 12 plastic marks with an identical
152 code. Two concentrated water-soluble food dyes (Blue E133 and Yellow E102) were used as dyes.
153 Dye colour differed between free-roaming house cats (fed with baits containing 0.5 mL of green
154 lake-food dye obtained from 0.05 g of Blue E133 and 0.40 g of Yellow E102 diluted in 5 mL of
155 water) and farm cats (fed with baits containing 0.5 mL of blue Lake-food dye). After
156 homogenization, 0.5 mL of solution was injected into the bait with a needle on a 1-mL syringe.
157 The combinations of letters and colours on the plastic marks, which differed among baits, resulted
158 in 215 different codes.

159 Feeding cats and collecting faeces

160 An 11-km census path was delineated in villages and isolated farms where domestic cats spend
161 most of their time, generally for feeding and resting (Barratt 1997; Germain et al. 2008; Hansen
162 2010). The path was thus centred on the cats' probable home range core areas, following Vander
163 Wal and Rodgers definition of these areas (2012). The path crossed vegetable gardens, garden
164 boxes or barns with straw on the soil, and did not exceed a 20-meter buffer around building areas.

165 The census path was walked twice a week from April 13th, 2010 (Day 1) to June 11th, 2010 (Day
166 60). From Day 1 to Day 57, the path was used to feed as many cats as possible with marked baits.
167 Each cat that ate marked baits was individually identified from their coat pattern or collar. From
168 Day 3 to Day 60, the path was also used to collect cat faeces, identified from their shape and size:
169 cat scats are generally in 6- to 24-mm diameter segments, concave on one side and convex on the
170 other in such a way that they perfectly fit together (Corbett 1979). All collected faeces were located
171 in the field with a GPS before being checked at the laboratory for the presence/absence of dye
172 colouring and/or plastic marks (after dilution in water and filtering). The identity of the cats that
173 produced marked faeces was thus recorded.

174 Expected number of dropped faeces and marked faeces

175 According to Liberg (1982), the average number of defecations *per cat per day* is 1.02 (rounded
176 down to 1 in order to make calculations easier). Thus the number of faeces dropped in the
177 environment by the overall population throughout a study period is equal to the number of
178 individuals multiplied by the number of days of the study.

179 Furthermore, a feeding trial we conducted on a housebound cat prior to the study showed that
180 6/11, 4/11 and 1/11 of the marked baits showed up in 1 scat, 2 consecutive scats and 3 consecutive
181 scats, respectively. Moreover, Fuller et al. (2011) showed that the transit time of faecal markers in
182 various captive felid species ranged between 12 and 36 hours; and markers regularly showed up in
183 the scat after ingestion. Thus, we estimated that the ingestion of a bait marker marked at least one
184 single scat.

185 Statistical analysis

186 Differences in the proportions of individuals identified using marked faeces relative to all
187 individuals fed in the population were compared between free-roaming house cats and farm cats
188 using a Chi-squared test. For that purpose, when at least one marked scat was recovered from a cat
189 fed with marked baits, that cat was considered as an identified producer and was compared to the
190 whole marked bait-fed population.

191 Bias in scat detection probabilities was investigated using three individual-based covariates to
192 differentiate cats from one other: lifestyle (free-roaming house cat/farm cat), sex (male/female) and
193 reproductive status (intact/neutered). Generalised linear models (GLMs) were used with a Poisson
194 distribution using the number of faeces recovered (N_{feces}) as a response variable and a group of
195 four independent variables: number of individuals fed (N_{indFed}), lifestyle ($Life$), sex (Sex) and

196 reproductive status (RS). The Life variable displayed strong collinearity with the RS variable. As
197 our study was conducted during the mating season, we removed the Life variable to only retain the
198 variable with the clearest biological interpretation. Eight possible models were generated which
199 included one to three variables (Table 2). The corrected Akaike Information Criterion (AICc) was
200 used to rank the models according to their capacity to describe the data parsimoniously. For models
201 with an AICc difference less than two ($\Delta AICc < 2$), and with approximately equal AICc weights
202 (i.e. similar levels of support in the data, Johnson and Omland 2004), odds ratios were calculated
203 for each variable selected with 95 % confidence intervals. All analyses were performed using
204 statistical software R 2.15 (R Development Core Team, 2012), and alpha was 0.05 for all tests.

205 **Results**

206 Bait marker distribution and recovery rates

207 From day 0 to 57, we managed to approach 44 cats ($< 1/3$ of the cat population, 22 free-roaming
208 house cats and 22 farm cats) to feed them with marked baits along the census path (Table 1). All
209 of them ate either all the bait or most of it. Out of these 44 cats, 48 % were intact males (6 free-
210 roaming house cats and 15 farm cats), while 20 % were intact females (2 free-roaming house cats
211 and 7 farm cats) and the remaining 32 % were neutered individuals (7 males and 7 females, all
212 free-roaming house cats, Table 1). Most of the juvenile cats observed, born from farm females,
213 were too shy to be approached; only 2 were fed and none of the marked faeces they produced were
214 recovered. Some cats were fed several times throughout the experiment but none was fed more
215 than once a day. An amount of 215 marked baits was distributed, corresponding to 2,580 ingested
216 plastic marks (215 baits x 12 marks *per* bait). The total plastic mass released in the environment
217 was estimated at approximately 11 g (0.05 g *per* marked bait x 215 baits).

218 From days 3 to 60, we assumed that 8,236 cat faeces would be dropped in the environment (1
219 scat/day x 142 cats x 58 days), and among them, at least 215 marked faeces (at least 1 marked
220 faeces produced *per* marked bait ingested). However, the 176 km walked through villages and
221 isolated farms (11 km census path x 16 census days) led to the collection of only 156 faeces (0.9
222 scat/km), i.e. only 2 % of the 8,236 faeces assumed to be dropped. Out of these 156 faeces, 27
223 faeces contained codes that allowed individual identification of the producer and 2 were only dye-
224 coloured.

225 The marked faeces recovery rate was 13.5 % (29 marked faeces found/215 marked faeces
226 expected to be produced), and 75 % of the coloured faeces (blue-coloured and/or marked faeces
227 identified as faeces excreted by farm cats) contained plastic marks. Only codes originating from
228 19/215 (9 %) marked baits were recovered. Four marked baits resulted in the production of at least
229 two different faeces, and one marked bait resulted in the production of at least five marked faeces.

230 Detection bias from our trail-based scat sampling

231 The marked faeces collected along the track originated from 11 out of the 44 fed cats (25 %, Table
232 1). The proportion of individuals identified with marked faeces relative to the individuals fed in
233 the population did not differ significantly between free-roaming house cats (6/22, Table 1) and
234 farm cats (5/22, $\chi^2 = 0.1$, $P > 0.05$).

235 The best models to account for the number of recovered marked faeces included (i) cat sex, and
236 (ii) sex and reproductive status (M1 and M2 models, Table 2). M1 model outputs showed that
237 detection probability for faeces from males was lower than that from females (OR = 0.2, IC_{95 %} =
238 [0.1–0.6]). M2 model outputs showed that, in addition to the sex bias, faeces from neutered

239 individuals were much more readily detected than faeces from intact individuals (OR = 3.4, IC₉₅ %
240 = [1.6–7.4]).

241 **Discussion**

242 The results of this study indicate that feeding cats with a combination of plastic marks and lake-
243 food dyes raises no obvious avoidance issue. Once domestic cats were approached, all of them ate
244 baited markers willingly, despite avoidance due to variability in individual cat behaviour
245 (Bradshaw et al. 2000). Plastic marks appeared to be as efficient as lake-food dyes, but as an
246 additional advantage, they allowed for a large number of marking combinations (colour x form x
247 symbol).

248 In a study conducted on an urban high-density feral cat population (7 cats/ha, 7.2 ha), Afonso et
249 al. (2008) fed roughly 88 % of the individuals in the population and had a code recovery rate of 28
250 %. In another study also conducted on an urban high-density feral cat population (10 cats/ha, 7 ha),
251 Ishida and Shimizu (1998) had a marked faeces recovery rate above 100 % (i.e., one single code
252 could show up in more than one scat). In the present study conducted on a rural low-density
253 population (0.3 cat/ha, 460 ha), 31 % of the individuals were fed with marked bait, only 13.5 % of
254 the expected marked faeces and only 9 % of the codes ingested by cats were recovered. These low
255 mark recovery rates may be explained by a low proportion of individuals fed with marked baits in
256 the overall population and by a low faeces detection probability, as underlined by Sadlier et al.
257 (2004) relative to the use of the marked bait method in a fox population. Indeed, the population
258 was half composed of rarely fed farm cats, more distrustful of humans than free-roaming house
259 cats, or even feral urban cats that benefit from ‘cat lover’ feeding stations (Liberg et al. 2000). This
260 explains why it was only possible to feed 31 % of the overall cat population with marked baits.
261 Moreover, the probability of encountering many cats to feed with marked baits and the probability

262 of detecting marked faeces are a priori lower in rural areas than in urban areas because individuals
263 and faeces can be distributed over larger areas (460 versus <10 ha). Faeces distribution over a large
264 area could explain our low code recovery rate (9 %) and our low marked faeces recovery rate as
265 compared to the high rates observed in latrine-user species such as raccoon dogs (59 % of marked
266 faeces, Ikeda et al. 1979, and 24 % of marked faeces with 88 % of the codes recovered, Ikeda 1984)
267 and badgers (94 % of marked faeces, Kilshaw et al. 2009) or to species that deposit most of their
268 faeces in their core area (e.g. 63 % of codes recovered in ravens, a scavenging bird that defecates
269 preferentially around nests and roosts, Rösner and Selva 2005).

270 Additionally, a low proportion of producers of faeces (25 %) was identified relative to the
271 number of cats fed, and compared to urban areas where 53 to 88 % of producers of faeces were
272 identified (Ishida and Shimizu 1998; Afonso et al. 2008). This low proportion suggests that we
273 identified only some of the defecation sites used by cats despite a sampling effort equivalent to that
274 provided by Ishida and Shimizu (1998). This suggests that unlike cats living in urban habitats, rural
275 domestic cats use other defecation sites than those centred on their core areas, where a broader
276 range of substrates favourable to buried faeces can be expected (Ishida and Shimizu 1998; Afonso
277 et al. 2008). Transects in village surroundings and adjacent habitats (pastures and meadows where
278 cats are also likely to defecate) should be added to census roads in order to screen most of the
279 potential areas used by the whole population.

280 However, identifying a low number of individuals from a given population does not necessarily
281 mean that the sample does not reach a representative cross-section of the population of interest.
282 Our results underline that the producers of faeces from each lifestyle were detected in the same
283 way. However, further analysis should be performed to conclude anything more about potential
284 bias in the detection of producers of faeces since, as suggested by our descriptive results, only 2
285 intact males were detected out of the 21 individuals fed with marked bait. Besides, as illustrated by

13

286 our results, collecting a large sample (more than 100 faeces) is often sufficient to statistically
287 highlight a weak difference, but does not ensure homogenous sampling (i.e. less biased than from
288 traditional demographic capture-recapture methods, Taberlet et al. 2001), as a few individuals may
289 be responsible for many detections. Hence, although most wild carnivores use man-made trails
290 (trails, forest roads and paths...), and frequently defecate on them as suggested by Birks et al.
291 (2004), and although trail-based scat sampling is a cost-effective method, it is not sufficient to
292 prevent biases when attempting to make population estimates.

293 In line with Bellemain et al. (2005), who compared four methods for estimating a brown bear
294 (*Ursus arctos*) population size based on faecal sampling analysis, our results indicate that the
295 probability of detecting faeces is linked to sex (i.e. in favour of females). Such unequal detection
296 probabilities should be associated with sex-related behavioural differences. In farm cats, males'
297 home range sizes are larger than females', and they move further away from villages and/or isolated
298 farms during the mating season, during which our trail-based scat sampling took place (Liberg et
299 al. 2000; Germain et al. 2008; Ferreira et al. 2011). This variation in space use between sexes is
300 not only highlighted in felids, but also in numerous carnivore species with sexual size dimorphism
301 (Harestad and Bunnell 1979), suggesting that it could be fairly common. Thus, this result stresses
302 the relevance of using free-ranging rural cats to approach the biological processes of wild carnivore
303 populations; selected model outputs could be applied to wild carnivore censuses. Besides, by using
304 a previously monitored carnivore population along with this study, we had the opportunity to
305 quantify the sex-biased scat detection probability: we detected five times fewer male faeces than
306 females'. The M2 model outputs support results for the M1 model and provide a good description
307 of a free-ranging domestic population composed of individuals of different sex and reproductive
308 status (intact or neutered). We detected more than three times more faeces from neutered
309 individuals than from intact individuals. Our result is consistent with the ranging behaviour of free-

310 roaming domestic cats, since the diurnal range size of neutered individuals is smaller than that of
311 intact individuals (Barratt 1997).

312 To conclude, the present study quantifies the proportion of detected marked faeces compared to
313 the faeces dropped in the environment and identifies scat detection bias as similar to the bias of
314 estimating wild carnivore populations using other methods. Thus, our results emphasise that it is
315 important to draw conclusions based only on trail-based scat sampling with caution, since
316 extremely low and biased detection probabilities can make estimates inaccurate and unreliable for
317 management actions (e.g. identification of biased sex ratios, diet analysis on a population sub-
318 sample). Most importantly, by quantifying scat detection heterogeneity, this study illustrates that
319 obtaining a large-scale sample at a reduced cost by using trail-based samples and concurrently
320 getting representative samples is not easy.

321 **Acknowledgments**

322 This study was supported by the Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise, the Conseil
323 Régional de Champagne-Ardenne and the Conseil Général des Ardennes. The authors thank cats'
324 owners and farmers who permitted access to the cat population and their properties and gave
325 permission to include their cats into the study. They also thank housebound cat owners for their
326 involvement during the feeding trial. The authors also sincerely thank Mr. R. Brendel (Roquette
327 Society) for the gift of concentrated soluble food dye-powder samples.

328

329 **References**

- 330 Afonso E, Lemoine M, Poulle M-L, Ravat M-C, Romand S, Thulliez P, Villena I, Aubert D,
 331 Rabilloud M, Riche B, Gilot-Fromont E (2008) Spatial distribution of soil contamination
 332 by *Toxoplasma gondii* in relation to at defecation behaviour in an urban area. *Int J Parasitol*
 333 38:1017-1023
- 334 Barratt DG (1997) Home range size, habitat utilisation and movement patterns of suburban and
 335 farm cats *Felis catus*. *Ecography* 20:271-280
- 336 Bellemain E, Swenson JE, Tallmon D, Brunberg S, Taberlet P (2005) Estimating population size
 337 of elusive animals with DNA from hunter-collected feces: four methods for brown bears.
 338 *Conserv Biol* 19 (1):150-161. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00549.x
- 339 Birks JDS, Messenger JE, Braithwaite TC, Davison A, Brookes RC, Strachan C (2004) Are scat
 340 surveys a reliable method for assessing distribution and population status of *Pine martens*?
 341 In: Harrison DJ, Fuller AK, Proulx G (eds) *Martens and fishers (Martes) in human-altered*
 342 *environments: an international perspective*. Springer, New-York, pp 235-252
- 343 Bradshaw JWS, Healey LM, Thorne CJ, Macdonald DW, Arden-Clark C (2000) Differences in
 344 food preferences between individuals and populations of domestic cats *Felis silvestris*
 345 *catus*. *Appl Anim Behav Sci* 68:257-268
- 346 Corbett LK (1979) Feeding ecology and seasonal organization of wildcats (*Felis silvestris*) and
 347 domestic cats (*Felis catus*) in Scotland., PhD thesis, University of Aberdeen, Scotland,
- 348 Delahay RJ, Brown JA, Mallinson PJ, Spyvee PD, Handoll D, Rogers LM, Cheeseman CL (2000)
 349 The use of marked bait in studies of the territorial organization of the European Badger
 350 (*Meles meles*). *Mammal Rev* 30 (2):73-87
- 351 Downes M, Dean R, Stavisky J, Adams V, Grindlay D, Brennan M (2013) Methods used to
 352 estimate the size of the owned cat and dog population: a systematic review. *BMC*
 353 *Veterinary Research* 9 (1):121
- 354 Ebert C, Knauer F, Spielberger B, Thiele B, Hohmann U (2012) Estimating wild boar *Sus scrofa*
 355 population size using faecal DNA and capture-recapture modelling. *Wildl Biol* 18 (2):142-
 356 152. doi:10.2981/11-002
- 357 Fedriani JM, Kohn MH (2001) Genotyping faeces links individuals to their diet. *Ecol Lett* 4
 358 (5):477-483. doi:10.1046/j.1461-0248.2001.00250.x
- 359 Ferreira JP, Leitão I, Santos-Reis M, Revilla E (2011) Human-related factors regulate the spatial
 360 ecology of domestic cats in sensitive areas for conservation. *PLoS ONE* 6 (10):e25970.
 361 doi:10.1371/journal.pone.0025970
- 362 Fitzgerald BM, Turner DC (2000) Hunting behaviour of domestic cats and their impact on prey
 363 populations. In: Turner DC, Bateson, P. (Eds) (ed) *The domestic cats _ The Biology of its*
 364 *Behaviour*, Second Edition. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp pp. 151-175
- 365 Fuller G, Margulis SW, Santymire R (2011) The effectiveness of indigestible markers for
 366 identifying individual animal feces and their prevalence of use in North American zoos.
 367 *Zoo Biol* 30 (4):379-398. doi:10.1002/zoo.20339
- 368 Galan M, Pagès M, Cosson J-F (2012) Next-generation sequencing for rodent barcoding: species
 369 identification from fresh, degraded and environmental samples. *PLoS ONE* 7 (11):e48374.
 370 doi:10.1371/journal.pone.0048374
- 371 Germain E, Benhamou S, Poulle M-L (2008) Spatio-temporal sharing between the European
 372 wildcat, the domestic cat and their hybrids. *J Zool* 276:195-203

- 373 Goszczyński J, Krauze D, Gryz J (2009) Activity and exploration range of house cats in rural areas
374 of central Poland. *Folia Zool* 58 (4):363-371
- 375 Graham LH, Swanson WF, Brown JL (2000) Chorionic gonadotropin administration in domestic
376 cats causes an abnormal endocrine environment that disrupts oviductal embryo transport.
377 *Theriogenology* 54 (7):1117-1131
- 378 Griffin B (2002) The use of fecal markers to facilitate sample collection in group-housed cats. *J*
379 *Am Assoc Lab Anim Sci* 41 (2):51-56
- 380 Hansen CM (2010) Movements and predation activity of feral and domestic Cats (*Felis catus*) on
381 banks peninsula. Ph.D. dissertation, Lincoln University, Christchurch, New Zealand
- 382 Harestad AS, Bunnell FL (1979) Home range and body weight--a reevaluation. *Ecology* 60 (2):389-
383 402. doi:10.2307/1937667
- 384 Huber S, Bruns U, Arnold W (2002) Sex determination of red deer using polymerase chain reaction
385 of DNA from feces. *Wildl Soc Bull* 30 (1):208-212
- 386 Hutchings MR, Service KM, Harris S (2002) Is population density correlated with faecal and urine
387 scent marking in European badgers (*Meles meles*) in the UK? *Mamm Biol* 67 (5):286-293.
388 doi:10.1078/1616-5047-00043
- 389 Ikeda H (1984) Raccoon dog scent marking by scats and its significance in social behaviour. *J*
390 *Ethol* 2 (2):77-84
- 391 Ikeda H, Eguchi K, Ono Y (1979) Home range utilization of a raccoon dog, *Nyctereus*
392 *procyonoides viverrinus*, Temminck, in a small islet in western Kyushu. *Jpn J Ecol* 29:35-
393 48
- 394 Ishida Y, Shimizu M (1998) Influence of social rank on defecating behaviors in feral cats. *J Ethol*
395 16 (1):15-21
- 396 Johnson JB, Omland KS (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 19
397 (2):101-108. doi:10.1016/j.tree.2003.10.013
- 398 Kilshaw K, Newman C, Buesching C, Bunyan J, Macdonald D (2009) Coordinated latrine use by
399 European badgers, *Meles meles*: Potential consequences for territory defense. *J Mammal*
400 90 (5):1188-1198
- 401 Kohn MH, Wayne RK (1997) Facts from feces revisited. *Trends Ecol Evol* 12 (6):223-227.
402 doi:10.1016/S0169-5347(97)01050-1
- 403 Kurose N, Masuda R, Tatara M (2005) Fecal DNA analysis for identifying species and sex of
404 sympatric carnivores: a noninvasive method for conservation on the Tsushima Islands,
405 Japan. *J Hered* 6:688-697
- 406 Liberg O (1982) Correction factors for important prey categories in the diet of domestic cats. *Acta*
407 *Theriol* 27 (9):115-122
- 408 Liberg O, Sandell M, Pontier D, Natoli E (2000) Density, spatial organisation and reproductive
409 tactics in the domestic cat and other felids. In: Turner DC, Bateson P (eds) *The domestic*
410 *cat: the biology of its behaviour*. 2nd edition edn. Cambridge University Press, Cambridge,
411 United-Kingdom, pp 119-147
- 412 Marucco F, Pletscher DH, Boitani L, Schwartz MK, Pilgrim KL, Lebreton J-D (2009) Wolf
413 survival and population trend using non-invasive capture-recapture techniques in the
414 Western Alps. *J Appl Ecol* 46:1003-1010
- 415 Mills LS, Citta JJ, Lair KP, Schwartz MK, Tallmon DA (2000) Estimating animal abundance using
416 noninvasive DNA sampling: promise and pitfalls. *Ecol Appl* 10 (1):283-294.
417 doi:10.1890/1051-0761(2000)010[0283:eaand]2.0.co;2
- 418 Neff DJ (1968) The pellet-group technique for big game trend, census, and distribution: a review.
419 *J Wildl Manag* 32:597-614

- 420 Piñeiro A, Barja I, Silván G, Illera JC (2012) Effects of tourist pressure and reproduction on
421 physiological stress response in wildcats: management implications for species
422 conservation. *Wildl Res* 39 (6):532-539. doi:10.1071/WR10218
- 423 Prugh LR, Ritland CE, Arthur SM, Krebs CJ (2005) Monitoring coyote population dynamics by
424 genotyping faeces. *Mol Ecol* 14 (5):1585-1596. doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02533.x
- 425 Putman RJ (1984) Facts from faeces. *Mammal Rev* 14 (2):79-97. doi:10.1111/j.1365-
426 2907.1984.tb00341.x
- 427 R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R
428 Development Core Team Vienna, Austria
- 429 Rodgers T, Janečka J (2013) Applications and techniques for non-invasive faecal genetics research
430 in felid conservation. *European Journal of Wildlife Research* 59 (1):1-16.
431 doi:10.1007/s10344-012-0675-6
- 432 Rösner S, Selva N (2005) Use of the bait-marking method to estimate the territory size of
433 scavenging birds: a case study on ravens *Corvus corax*. *Wildl Biol* 11:183-191
- 434 Ruiz-Aizpurua L, Planillo A, Carpio AJ, Guerrero-Casado J, Tortosa FS (2013) The use of faecal
435 markers for the delimitation of the European rabbit's social territories (*Oryctolagus*
436 *cuniculus* L.). *Acta Ethol*:1-6. doi:10.1007/s10211-013-0146-4
- 437 Ruiz-González A, Rubines J, Berdiñón O, Gómez-Moliner B (2013) A non-invasive genetic method
438 to identify the sympatric mustelids pine marten (*Martes martes*) and stone marten (*Martes*
439 *foina*): preliminary distribution survey on the northern Iberian Peninsula. *European Journal*
440 *of Wildlife Research* 54 (2):253-261. doi:10.1007/s10344-007-0138-7
- 441 Russell K, Craig ID, Rawlings JM, Millward DJ, Harper EJ (2001) The use of P-aminobenzoic
442 acid and chromic oxide to confirm complete excreta collection in a carnivore, *Felis*
443 *silvestris catus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology &*
444 *Pharmacology* 130 (3):339-345
- 445 Sadler LMJ, Webbon CC, Baker PJ, Harris S (2004) Methods of monitoring red foxes *Vulpes*
446 *vulpes* and badgers *Meles meles*: are field signs the answer? *Mammal Rev* 34 (1-2):75-98.
447 doi:10.1046/j.0305-1838.2003.00029.x
- 448 Savarie PJ, Johns BE, Gaddis SE A review of chemical and particle marking agents used for
449 studying vertebrate pests. In: Proceedings of the Fifteenth Vertebrate Pest Conference 1992.
450 Vertebrate Pest Conference Proceedings collection, University of Nebraska-Lincoln, 1992.
451 Fifteenth Vertebrate Pest Conference, pp 252-257
- 452 Taberlet P, Luikart G, Geffen E (2001) New methods for obtaining and analyzing genetic data from
453 free-ranging carnivores. In: Gittleman JL, Funk SM, MacDonald DW, Wayne RK (eds)
454 Carnivore Conservation. Conservation Biology Series; 5. Cambridge University Press,
455 Cambridge, England, pp 313-334
- 456 Trites AW, Joy R (2005) Dietary analysis from fecal samples: how many scats are enough? *J*
457 *Mammal* 86 (4):704-712
- 458 Tuytens FAM, Long B, Fawcett T, Skinner A, Brown JA, Cheeseman CL, Roddam AW,
459 Macdonald DW (2001) Estimating group size and population density of Eurasian badgers
460 *Meles meles* by quantifying latrine use. *J Appl Ecol* 38 (5):1114-1121. doi:10.1046/j.1365-
461 2664.2001.00665.x
- 462 Valentini A, Pompanon F, Taberlet P (2009) DNA barcoding for ecologists. *Trends Ecol Evol* 24
463 (2):110-117. doi:10.1016/j.tree.2008.09.011
- 464 Vander Wal E, Rodgers AR (2012) An individual-based quantitative approach for delineating core
465 areas of animal space use. *Ecol Model* 224 (1):48-53. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.10.006

- 466 Wilson GJ, Frantz AC, Pope LC, Roper TJ, Burke TA, Cheeseman CL, Delahay RJ (2003)
467 Estimation of badger abundance using faecal DNA typing. *J Appl Ecol* 40 (4):658-666
468 Woodroffe R, Donnelly CA, Cox DR, Bourne FJ, Cheeseman CL, Delahay RJ, Gettinby G,
469 McInerney JP, Morrison WI (2006) Effects of culling on badger *Meles meles* spatial
470 organization: implications for the control of bovine tuberculosis. *J Appl Ecol* 43 (1):1-10.
471 doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01144.x
- 472

Table 1 Data from the cat population survey over the period when cats were actively fed (days 0 to 57) and excreted marked baits (days 1 to 60), and from marks recovered in faeces collected throughout the trail-based scat sampling. Only the numbers of marked faeces containing marks are represented for individual identification

Cat lifestyles	Reproductive status	Sex	Number of individuals		Number of ingested baits	Number of producers
			In population	Fed with bait markers		
Free-roaming house cats	Intact	Male	9	6	9	0
		Female	7	2	8	1
	Neutered	Male	22	7	41	2
		Female	23	7	47	3
<i>Total</i>		<i>61</i>	<i>22</i>	<i>105</i>	<i>6</i>	
Farm cats	Intact	Male	48	15	53	2
		Female	33	7	57	3
<i>Total</i>		<i>81</i>	<i>22</i>	<i>110</i>	<i>5</i>	
Total			142	44 (31%)	215	11 (25%)

473

474

Table 2 Models describing the number of marked faeces recovered (Nfeces, GLM) using the corrected Akaike's Information Criterion (AICc) with the number of parameters (*df*), values of AICc, difference between models (Δ AICc) and AICc weight (*w*AICc). Models combine the factors sex (Sex), reproductive status (RS) and number of individuals fed (NindFed)

Models Nfeces ~	Model code	<i>df</i>	AICc	Δ AICc	<i>w</i> AICc
Sex	M1	2	41.6	0.00	0.385
RS + Sex	M2	3	41.8	0.13	0.360
RS	M3	2	43.3	1.69	0.165
NindFed + Sex	M4	3	45.0	3.33	0.073
Intercept only	Null	1	48.2	6.56	0.015
NindFed + RS	M5	3	53.2	11.53	0.001
NindFed	M6	2	53.2	11.55	0.001
NindFed + RS + Sex	M7	4	67.1	25.47	0.000

475

Annexe 2

M.-A. Forin-Wiart, M. Galan, G. Umhang, S. Piry, V. Hormaz, P. Hubert, J.-F. Martin, F. Boué, J.-F. Cosson, C. Larose and M.-L. Poulle (in prep) Combination of DNA-based methods on faecal and fur samples to investigate the importance of prey consumption in a free-ranging domestic cat population (*Felis s. catus*) according to feeding degrees and seasons.

1 Running head: DNA-based methods to investigate domestic cat diet
2 **Combination of DNA-based methods on faecal and fur samples to investigate the**
3 **importance of prey consumption in a free-ranging domestic cat population (*Felis s. catus*)**
4 **according to feeding degree and season.**

5 M.-A. FORIN-WIART^{1,2,*}, M. GALAN³, G. UMHANG⁴, S. PIRY³, V. HORMAZ⁴, P. HUBERT⁵, J.-
6 F. MARTIN³, F. BOUE⁴, J.-F. COSSON³, C. LAROSE⁶ and M.-L. POULLE^{1,2}

7 ¹ Université de Reims Champagne-Ardenne, SFR Cap-Santé, EA3800-PROTAL, UFR de Médecine, 1
8 rue du Maréchal Juin, 51098 Reims Cedex, France

9 ² Université de Reims Champagne-Ardenne, CERFE, 5 rue de la Héronnière, 08240 Boulton-aux-Bois,
10 France

11 ³ Institut national de la recherche agronomique, Joint Research Unit Centre de Biologie pour la
12 Gestion des Populations (INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Campus International de
13 Baillarguet, CS 30016, 34998 Montferrier-sur-Lez, France

14 ⁴ Anses LRFSN, wildlife surveillance and eco-epidemiology 54220 Malzéville, France

15 ⁵ Faune Action, 6 rue du Jardin Gascon, 08240, Boulton-aux-Bois, France

16 ⁶ DIANA PetFood Division, Z.A. du Gohélis, 56250, Elven, France
17

18 Corresponding author:

19 Marie-Amélie FORIN-WIART, PhD student

20 E-mail address: ma.forin-wiart@cerfe.com; ma.forinw@hotmail.fr

21 Telephone number: 00 33 (0)3 24 71 16 07

22 **Abstract**

23 Diet studies generally rely on conventional methods with inherent technical limitations which
24 ruled out analyses on carnivores mixed diets, and inferences about individual variation in
25 foraging behaviour. We evaluated the detection of food item DNA from faeces with two next-
26 generation sequencing (NGS) benchtop platforms, and used then the combination of the DNA
27 metabarcoding and genotyping techniques on faecal and fur samples to investigate the effects
28 of feeding degrees and seasons on the diet of domestic cats from a free-ranging rural population.
29 Faeces of a housebound cat fed a constant and known diet were collected and analysed using
30 Ion Torrent PGM and Illumina MiSeq platforms. Results indicated that prey DNA was better
31 detected than DNA associated with human-related food, and that detection of given food items
32 differed according to NGS platforms. A total of 359 faeces, and 68 and 86 fur samples were
33 collected from outdoor and farm cats, respectively. Microsatellite markers were used to identify
34 the producer of faeces, and prey species occurrences were determined using a cytochrome b
35 minibarcode and by combining the results of the two NGS platforms. Of collected faeces, 91
36 % were confirmed to be that of domestic cats. We succeeded in determining the diet in 81.9 %
37 of the investigated faeces, and assigned a producer of faeces half of the time (14.4 % with
38 genotyping). A total of 24 different prey taxa were identified, and 93 % of the preys were
39 identified until the species level. Rodents were most frequently eaten by cats (90.1 %), followed
40 by birds (9.5 %), and microtine voles (*Arvicola terrestris* and *Microtus arvalis*) occurred
41 preferentially in cat diet. The consumption of preys by outdoor cats was significantly lower
42 than the one of farm cats during the cool season. A constant supplemental feeding and
43 particularly the weather influenced cat predation. This high accurate and discriminates approach
44 can be applied to investigate occurrences of a large range of food items in the diet of rare and
45 elusive carnivores through noninvasive sampling.

- 46 Keywords: DNA metabarcoding, NGS platforms, *Felis silvestris catus*, feeding degrees,
47 genotyping, prey identification, seasons.

48 Introduction

49 The greatest challenge when dealing with generalist predator feeding enquiries is to identify the
50 different prey species composing their diet. Generally, diet studies rely initially on the
51 preservation of diagnostic hard parts in faeces, pellets or stomachs contents, then on their visual
52 recognition with morphologically identifiable features of remains with macro- or microscopic
53 methods (Pompanon *et al.* 2012). These techniques have yet inherent technical limitations
54 inducing poor resolution taxa or preclude identification of foods that leave no hard remains
55 (Yoccoz 2012). By contrast, recent DNA-based approaches potentially provide more accurate
56 methods for revealing the full spectrum of food items comprising a mixed diet (Taberlet *et al.*
57 2012). Next-Generation Sequencing (NGS) directly on faeces as DNA metabarcoding allows
58 to identify consumed species by characterizing their DNA present in samples (Valentini *et al.*
59 2009). For instance, this technique has been successfully used to analyse the diet of birds
60 (Coghlan *et al.* 2013), reptiles (Brown *et al.* 2012; Brown *et al.* 2013) and mammals (Galan *et al.*
61 *al.* 2012; Shehzad *et al.* 2012; De Barba *et al.* 2014). However, calibration studies with known
62 diets and the comparison of NGS benchtop sequencing platforms (e.g. Ion Torrent PGM,
63 Illumina MiSeq, Roche 454 GS Junior) are needed to identify the limitations and biases
64 associated with these methods, and to know how to relate sequences from a given sample to
65 what was ingested (Yoccoz 2012).

66 Another challenge in diet assessment based on the analysis of faeces is to identify the
67 producer of faeces; thus this provide conclusion inferences about individual variation in
68 foraging behaviour within populations (Fedriani & Kohn 2001). The PCR amplification and the
69 genotyping of microsatellite markers allow this level of identification since the individuals in a
70 population can be distinguished on the basis of their unique genotypes comprised of several
71 microsatellite loci (Kohn *et al.* 1999). Genetic typing have notably been performed successfully
72 on domestic cat (*Felis silvestris catus*) using DNA extracted from fur, blood and buccal samples

73 (Menotti-Raymond *et al.* 1997; Menotti-Raymond *et al.* 2005; Coomber *et al.* 2007; Menotti-
74 Raymond *et al.* 2012), as well as on wildcats (*Felis s. silvestris*) using DNA extracted from
75 faeces (Piñeiro *et al.* 2012).

76 The DNA-based methods of prey identification without *a priori*, called DNA metabarcoding,
77 applied on faeces collected in the field and combined by the genotyping of the same faecal
78 samples and fur samples collected in a monitored population, offers a very promising
79 opportunity to study variations in a generalist predator diet according to individual parameters
80 (e.g. age, sex, body condition or feeding degree). Here, we used these molecular tools to
81 investigate the full diet spectrum of domestic cats from a free-ranging rural population.
82 Thoroughly digested food items (i.e., pet food and other anthropogenic food) included in their
83 diet, and linked to their feeding degrees, would not be identified with traditional methods; thus
84 the relative proportions of preys eaten in respect to the proportions of scavenged items can be
85 biased while cat predation is nowadays of special concerns.

86 The domestic cat is an obligate carnivore originating from the African wildcat (*Felis*
87 *silvestris lybica*) from which it is still very close given genetic (Murphy *et al.* 2000; Driscoll *et*
88 *al.* 2007), morphological (Yamaguchi *et al.* 2004) and behavioural aspects (Vigne & Guilaine
89 2004). Cats have one of the largest geographical distributions of any terrestrial carnivore (Long
90 2003). They have notably been introduced in oceanic islands where their predation conduces
91 some endemic species to extinction (Bonnaud *et al.* 2011). Moreover, due to their close
92 association with humans (i.e., supplemental feeding), most of the cat populations have no
93 negative feedback linked with prey availability. As a consequence, there is probably more than
94 272 million cats worldwide (Hiby *et al.* 2014), and cat densities largely exceeds that of other
95 wild carnivores of similar body size (Krauze & Gryz 2006). In Europe, cat densities may range
96 from 2 to 18 cats/km² in rural areas (Liberg 1984; Weber & Dailly 1998), and as high as 200 to

97 2000 cats/km² in urban and suburban areas (Liberg *et al.* 2000); thus cat predation can increase
98 the scarcity of some common bird species in those habitats (Balogh *et al.* 2011).

99 The impact of cats on wildlife through predation and cat population management are
100 becoming a quite polarized social and scientific debate since domestic cat has been listed among
101 the 100 worst non-native invasive species in the world (Lowe *et al.* 2000). Recently, studies
102 conducted on the predation exerted by cats on birds and/or mammals in Canada (Blancher 2013)
103 and United States (Loss *et al.* 2013) rekindled the debate. Even, if cats are clearly bird adept
104 predators in urban and suburban areas (van Heezik *et al.* 2010; Thomas *et al.* 2012), the impact
105 of cats on wildlife elsewhere should be assessed objectively in each habitat whereas making
106 generalizations from one location to another. Typically, the prey species and prey densities vary
107 among habitats. For example, rodent relative density is known to be higher in rural areas than
108 in urban and suburban areas (Gilot-Fromont *et al.* 2012), whereas low bird densities are
109 associated with low housing densities (Tratalos *et al.* 2007). If hunting of wildlife by cats have
110 been recently studied in urban and suburban areas (Baker *et al.* 2008; Thomas *et al.* 2012; Loyd
111 *et al.* 2013), few data account for rural domestic cat populations while these habitats are largely
112 represented in cat distribution area.

113 Aside from debates, the comparison and compilation of dietary data originating from
114 different habitats and studies is tricky, because the percentage of prey occurrence differ
115 according to the type of method used; in turn associated with cat's feeding degrees. Studies on
116 the diet of outdoor cats are generally based on the collection of preys by owners, which were
117 asked to census preys brought back home by their animals (Churcher & Lawton 1987; Barratt
118 1997; Woods *et al.* 2003; van Heezik *et al.* 2010; Thomas *et al.* 2012). By contrast, studies on
119 the diet of farm, semi-feral or feral cats are based on the identification of undigested remains
120 found in faeces (Liberg 1984; Weber & Dailly 1998; Bonnaud *et al.* 2007; Campos *et al.* 2007)
121 or stomachs (Kutt 2011, 2012; Biró *et al.* 2005; Germain *et al.* 2008). Recently, Loyd *et al.*

122 (2013) quantified outdoor cat predation using animal-borne video and reported that the cats
123 brought few captures back home, and that prey type and prey fate were connected (88 % of the
124 reptiles and amphibians were either eaten or left at the capture site). Another study identified
125 that voles, invertebrates and amphibians predominated among the prey eaten by cats, whereas
126 shrews and mice were more abundant in prey brought back home in a free-ranging outdoor cat
127 population of Central Poland (Krauze-Gryz *et al.* 2012). These results emphasize that
128 techniques detecting various preys in a similar way must be favored.

129 An accurate and repeatable technique is particularly recommended when the importance of
130 prey consumption is investigated according to various factors such as seasons and feeding
131 degrees. Loyd *et al.* (2013) noticed that free-ranging outdoor cats recorded during the warm
132 season were more likely to exhibit hunting behaviours than those monitored during the cool
133 season. Additionally, an ongoing debate concerns the influence of supplemental feeding on cat
134 predation. A study suggested that the cares of cats and the number of meals provided per day
135 might influence the time cats spent hunting (Liberg 1984), whereas cat's feeding degrees had
136 no effect on the predation exerted by cats in another one (Barratt 1998). Recently, Silva-
137 Rodríguez & Sieving (2011) identified that the degree of care significantly influenced the
138 predation exerted by cats on vertebrates. Thus, feeding cats should reduce their prey
139 consumption, although no reference data on the effect of feeding degrees and seasons on prey
140 consumption by domestic cats are presently available. Rural free-ranging cat populations are
141 particularly good models for studying these factors because they are composed of a mix of
142 outdoor cats (fed ad libitum by their owners), farm cats (seldom fed or often received only milk)
143 and/or feral cats (never fed).

144 In that context, this study aims to (1) establish whether food item DNA (preys and human-
145 linked food) could be detected and identified from cat faeces with known diets by using two
146 different NGS platforms (Ion Torrent PGM and Illumina MiSeq), and examine how choices

147 made during bioinformatics sorting and rules setting up impact occurrences of food items
148 recovered in cat diet, (2) investigate the relative occurrence of prey species, particularly bird
149 species, in the diet of a rural domestic cat population, (3) use genetic typing to identify the
150 producer of faeces by comparing genotypes from faeces to genotypes obtained from fur samples
151 collected on cats categorised as outdoor or farm, and (4) combine DNA metabarcoding and
152 microsatellite genotyping to assess the effects of feeding degrees (outdoor versus farm cats)
153 and seasons (cool season versus mild season) on the diet of cats.

154 **Material and methods**

155 *Study site and studied population*

156 The research was performed in a 1600-ha rural landscape in northeastern France. The study
157 area was centered on two small villages, namely, Boulton-aux-bois (49°25'52"N, 4°50'33"E),
158 which is characterized by a housing density of 5.1 households/km², and Briquenay
159 (49°24'19"N, 4°52'41"E), which is characterized by a housing density of 4.3 households/km².
160 These villages were surrounded by some isolated farms scattered in an agricultural matrix
161 composed of a mosaic of pastures, cultures, meadows and groves. Farms were evenly
162 distributed in the area and distances between them and villages were a few kilometres or less,
163 which allowed a flow of cats from place to place. The monitored free-ranging domestic cat
164 population was composed of 162 individuals (± 8.3 SD), including 40 % of outdoor cats and 60
165 % of farm cats (see Forin-Wiart *et al.* 2014 for the census and differentiation concerning cat's
166 feeding degrees). Outdoor cats were fed ad libitum by their owners. Farm cats were seldom fed
167 or often receive only milk, and particularly based on barns located in villages and isolated farms.

168 *Samples collection*

169 Cat faeces were collected during three sessions, fortnight in June-July 2011, November-
170 December 2011 and March 2012. Faeces were collected along i) an 11-km census path

171 delineated in villages and isolated farms where domestic cats spend most of their time, and ii)
172 a 15-km transect performed in villages surroundings, particularly in pastures and meadows to
173 ensure that most of the potential areas used by the whole population to defecate were identified
174 (Forin-Wiart *et al.* 2014). Additionally, faeces from cat litter trays or assigned to an individual
175 from direct observations were also collected. Over a hundred cat faeces identified in the field
176 from their shape and size (Corbett 1979) were collected per session. All faeces were located in
177 the field with a GPS prior to be put in plastic bags, labelled and stored at -20°C. Fur samples of
178 outdoor cats were collected via their owners, whereas those of farm cats were obtained by
179 trapping them in barns using baited cages (Forin-Wiart *et al.* 2014).

180 *Validation of the NGS metabarcoding approach*

181 Prior to field samples analyses, a feeding trial was performed with a housebound cat fed a
182 known diet to identify the limitations and biases associated with NGS metabarcoding during 49
183 consecutive days. The housebound cat was fed a constant diet differing from day to day. Daily
184 rations included one or several of the following food categories: preys (water vole *Arvicola*
185 *terrestris*, field vole *Microtus agrestis*, wood mouse *Apodemus sylvaticus*, Norway rat *Rattus*
186 *norvegicus*, house mouse *Mus musculus domesticus* and chestnut-eared finch *Taeniopygia*
187 *guttata*), pet food (commercial meat-based wet and dry cat food, Eco+ product line,
188 SCAMARK, France), fresh fish (herring, cod, dogfish and plaice) and/or fresh meat (beef,
189 lamb, pork, veal, duck and boar). Individual prey species, pet food, and fresh fish and meat
190 within daily rations were distributed evenly across three to four meals and weighted. Scats
191 emitted during the test session were collected from a litter tray, put in plastic bags, labelled
192 and stored at -20°C.

193 *Overview of genetic analysis*

194 Figure 1 outlines the general strategy followed to combine DNA-based methods. After samples
195 collection, DNA was extracted from fur material and from approximately 500 mg of faecal
196 material was taken from all scat parts, because predator and prey DNA are not evenly
197 distributed. All extractions were done by Spygen (SAS SPYGEN, France) using Qiagen QIamp
198 Tissue and DNA Stool Mini kits following the suggested protocols of the manufacturer. A 136-
199 bp mini-barcode from cytochrome *b* (*cytb*) gene (Galan *et al.* 2012) surrounded by universal
200 PCR primers was amplified from scats collected from i) the housebound cat (targeting the main
201 a priori preys species and food items occurring in the diet of cats), and ii) field samples.
202 Amplicons were then examined in two different NGS benchtop sequencing platforms (Illumina
203 MiSeq and Ion Torrent PGM). Additionally, a panel of 12 highly polymorphic microsatellite
204 loci (Menotti-Raymond *et al.* 2005) were used for genetic individual identification of cat faeces
205 by comparing the genetic profile identified from a scat to known genetic profiles from the cat
206 population. The end resulted in the identification of food items in an individualized scat. Details
207 are outlined below.

208 *Microsatellite genotyping on fur and faecal samples*

209 A forensic genotyping panel of 11 tetranucleotide microsatellite and a gender-identifying locus
210 designed for cat tissues was used for genetic individualization (Menotti-Raymond *et al.* 2005).
211 However, the greatest challenge when working with faeces is that host DNA is often highly
212 degraded, preventing the amplification of long and scares fragments. To address this problem,
213 five of the original microsatellites (FCA731, FCA749, FCA742, F85 and FCA740) were
214 substituted by shorter equivalent especially designed or previously described (Menotti-
215 Raymond *et al.* 1999). The PCR was realized with the Qiagen multiplex PCR kit and the
216 capillary electrophoresis of PCR products was performed on a sequencer machine (ABIPrism
217 310; Life Technologies, Foster City, CA). The size and height of each peak were determined
218 with the use of GeneMapper 4.1. Two samples were considered as originating from the same

219 cat only when they shared the same combination of alleles for the 11 microsatellites and are
220 from the same gender.

221 *Next-generation sequencing on faecal samples*

222 We used two different NGS benchtop platforms to analyze the 415 DNA extractions of faeces.
223 First, we performed an Ion Torrent PGM sequencing. The 136-bp fragment of cytochrome *b*
224 described in Galan *et al.* (2012) was amplified two times for each sample. We used the primers
225 L15411F (5'-CCATCTCATCCCTGCGTGTCTCCGACTCAGNNNNNNNGAYAAARTYCCVTTYC
226 AYCC-3') and H15546R-PGM (5'CCTCTCTATGGGCAGTCGGTGATNNNNNNNAARTAYCA
227 YTCDDGGYTTRAT-3') modified in 5' by the addition of individual-specific MIDs (Multiplex
228 IDentifiers NNNNNNN) and adaptors required for the emPCR and the Ion Torrent sequencing.
229 PCRs were performed following the procedure detailed in Galan *et al.* (2012). After PCR
230 pooling and size selection by gel excision, the amplicon libraries were sequenced by the
231 company Genes Diffusion (Douai, France) on a Ion Torrent PGM system using a Ion 316 Chip
232 version 2 (Life Technologies).

233 Secondly, we performed an Illumina MiSeq sequencing. Due to the significant length of the
234 Illumina adaptors, we performed a two-step PCR strategy (see Illumina Application Note Part
235 # 15044223) combined with the dual-index paired-end sequencing approach described in
236 Kozich *et al.* (2013). During PCR1, we amplified the 136-bp fragment of *cytb* two times for
237 each sample with primers modified in 5' by the addition of a partial overhang Illumina adapter:
238 L15411F-MiSeq 5'-TCGTCCGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAGACA(G or GC or GTC or
239 GATG)GAYAAARTYCCVTTYCAYCC-3' and H15546R-MiSeq 5'-GTCTCGTGGGCTCGGAGA
240 TGTGTATAAGAGACA(G or GC or GTG or GGCT)AARTAYCAYTCDDGGYTTRAT-3'.
241 The alternative bases between the partial adaptors and the target-specific primers correspond to
242 a 0- to 3-bp "heterogeneity spacer" designed to mitigate the issues caused by low sequence

243 diversity amplicons in Illumina sequencing (Fadrosh *et al.* 2014). These four versions of each
244 primers were mixed together before PCR1.

245 This PCR1 was performed following the procedure detailed in Galan *et al.* (2012). During
246 the second PCR (PCR2), we used the PCR1 as DNA template. This PCR2 consist to a limited-
247 cycle amplification step to add multiplexing indices and Illumina sequencing adapters P5 and
248 P7 at the both ends of each DNA fragment. The primers P5 (5'-AATGATACGGCGACCAC
249 CGAGATCTACACNNNNNNNNTCGTCGGCAGCGTC-3') and P7 (5'-CAAGCAGAAGACGGCATA
250 CGAGATNNNNNNNGTCTCGTGGGCTCGG-3') were synthetized with the different index
251 sequences (NNNNNNNN) described in Kozich *et al.* (2013). PCR2 was carried out in a 10 µL
252 reaction volume using 5 µL of QIAGEN Multiplex Kit Master Mix (Qiagen) and 0,7 µM of each
253 primer. One µL of PCR1 product was added to each well. The PCR2 started by an initial
254 denaturation step of 95°C for 15 min, followed by 5 cycles of denaturation at 94°C for 40 s,
255 annealing at 45°C for 45 s and extension at 72°C for 60 s followed by a final extension step at
256 72°C for 10 min. After PCR pooling and size selection by gel excision, the amplicon library
257 was sequenced at the local facility « Plateau GPTR-GENOTYPAGE » (Montpellier, France)
258 on a MiSeq instrument by paired-end sequencing using a 500-cycle kit version 2 (Illumina).

259 The paired-end reads 1 and 2 produced by the MiSeq were assembled with the tool
260 make.contigs available in the program Mothur (Schloss *et al.* 2009). The SESAME barcode
261 software (SEquence Sorter & AMPlicon Explorer) (Piry *et al.* 2012) was used to sort the
262 sequences and identify the haplotypes at a taxonomic level using GenBank and three different
263 similarity thresholds for BLAST+FASTA assignment : 95, 98 and 100%.

264 *Classification of the food items categories detected in cat's field-collected samples*

265 The detection of small- and medium-sized rodents, insectivores, wild birds and reptiles DNA
266 in field samples was associated with the “Prey” category and its sub-categories. In contrast, the
267 detection of domestic ungulates, farmed birds (*Perdicinae spp.*), farmed fish and game species

268 (i.e. *Capreolus capreolus*) DNA was associated with the “Human-linked food” category and its
269 sub-categories, and was assumed to originate from pet food and domestic or hunting scraps.
270 The identification of preys and human-linked food items and their assignation to a given scat
271 sample was performed by investigating the 95, 98 and 100 % maximum similarity sequences
272 obtained with the SESAME barcode software. In order to identify food items until the species
273 or genus levels, similarity thresholds from 95 to 100 % were investigated.

274 *Statistical analyses*

275 The ability of the two NGS sequencers to detect consumed food items by identifying their DNA
276 in the faecal samples of the housebound cat was assessed by comparing the number of observed
277 occurrences (i.e., the number of faeces containing sequences recovered and informative to
278 assign a food item) to the minimum number of expected occurrences for each method and food
279 category (preys, pet food, and fresh fish and meat). The minimum number of expected
280 occurrences was determined by considering that the DNA associated to a given food item
281 ingested by the housebound cat was at least expected in the scat emitted at least 12 h after the
282 ingestion of this food item (see Forin-Wiart *et al.* 2014 for transit time). The accordance of food
283 item detection (i.e., food item occurrence in one, two or none of the replicates from a sequencing
284 run) was also assessed for each method and each successfully amplified scat. Additionally, the
285 mass proportions of the three food item categories ingested by the housebound cat relatively to
286 the total mass of the food ingested was compared to the overall proportions of sequence reads
287 recovered and informative to assign a food item to a specific faecal sample. This measure allows
288 to investigate whether the importance of a given food item category in the diet of cats could be
289 reflected in the NGS sequence counts.

290 The influence of NGS platforms used (Illumina MiSeq versus Ion PGM) on the food item
291 occurrences in the cat’s field-collected faeces was tested by considering 15 food item groups *a*
292 *priori*, including eight rodent species and two genus (rats *Rattus spp.* and common voles

293 *Microtus sp.*), two bird orders (Passeriformes and Columbiformes), shrews (*Soricidae spp.*),
294 reptiles and human-linked food. The relative occurrence of each group according to the total
295 number of occurrences was calculated for each NGS platform and session. Differences between
296 NGS platforms in the estimation of the occurrence of these groups were investigated with a
297 redundancy analysis (RDA) method (*vegan package*). The “Group occurrences” and
298 “Platforms” were defined as the response variables and the explanatory variable, respectively,
299 whereas ‘Session’ was included as covariate. The statistical significance of the differences
300 between the two methods of sequencing was then tested with an analysis of variance (ANOVA)
301 like permutation test (499 permutations).

302 The importance of the different food items in the diet of the studied cat population was
303 estimated by calculating the frequency of occurrence of each food category (e.g. preys and
304 human-linked food), sub-category (e.g. small- or medium-sized rodents, insectivores, birds,
305 reptile) or genus/species relatively to the total number of the food items detected in faeces or
306 relatively to the total number of the food items in a given category or sub-category.

307 To investigate the effects of seasons and feeding degrees on the diet of cats, the occurrence
308 of food item categories relatively to the total number of occurrences were calculated for each
309 feeding degree and session. The March session was removed from statistical analysis because
310 of a low number of faeces assigned to outdoor cats ($n = 3$ for outdoor cats and $n = 33$ for farm
311 cats). The mean frequency of occurrence (%) of anthropogenic food relatively to the total
312 number of food items and its standard deviation (\pm SD) was calculated for each session (June –
313 July vs November –December). Those for mammals and birds were calculated relatively to the
314 total number of prey occurrences, whereas those for shrews and rodents (meadow, forest and
315 commensal) relatively to the total number of mammals or rodents occurrences. Differences in
316 prey consumption between outdoor and farm cats under sessions, and between sessions for farm
317 cats were assessed by Chi-squared tests with simulated p -value (Monte Carlo simulation based

318 on 1,000 000 replicates), using the frequency of occurrence of prey and human-linked food in
319 faeces. The same test was used to compare the distributions of faeces containing only prey
320 remains on pooled faecal samples of both cat's feeding degree.

321 The degree of similarities between the food habits of outdoor cats and farm cats was also
322 estimated under sessions by using the Niche overlap index (Pianka 1973) as follows:

$$323 \quad O_{jk} = \frac{\sum p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{(\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2)}}$$

324 where j and k are the taxa compared, p_{ij} and p_{ik} are the proportions of the i the food item used
325 by the species j and k respectively. The Niche overlap index ranges from 0 (no overlap) to 1
326 (full overlap). All statistical analyses were conducted with the statistical software program R
327 (R Development Core Team 2013), and an alpha = 0.05 was used for all tests.

328 Species rarefaction curve were used to estimate the total number of prey species likely to be
329 eaten by outdoor cats and farm cats, respectively. The species accumulation, based on the
330 pooled faecal samples of both cat lifestyles, were computed using the analytical formulas (Eq.
331 17) of Colwell *et al.* (2012) in ESTIMATES (Colwell 2013).

332 **Results**

333 *Abilities of the NGS platforms and rules setting up from the feeding trial*

334 Of 41 faeces collected from the housebound cat, the sequencing of food item DNA succeeded
335 in 63 % ($n = 26$) of the samples by combining the results of the two NGS runs (52 280 sequences
336 with Ion PGM and 214 546 sequences with MiSeq). The number of faeces in which a food
337 category was expected (i.e., the number of faeces in which the DNA of food was detected) was
338 higher for the MiSeq run (the sequencing of a food category succeeded in 26/41 samples) than
339 for the Ion PGM one (10/41), regardless of the food category considered. This result pointed
340 out the efficiency of the MiSeq sequencing compared to the one of the Ion PGM. Both platforms
341 were better in detecting DNA from preys (82 % of the expected occurrences) than the one

342 belonging to pet food, and fresh fish and meat (49 % and 25 %, respectively, Table 1). From
343 the six prey species given, four rodent species (water vole, field vole, Norway rat and house
344 mouse) and the bird were detected. Preys were largely recovered in duplicates from the MiSeq
345 (100 % once prey species expected in a given scat is detected) and the Ion PGM runs (Table 1).
346 The Norway rat, one of the house mice and the birds were only detected by the MiSeq method.
347 The DNA belonging to the pet food remains, was preferentially recovered with the MiSeq
348 platform than with the Ion PGM one (94 % and 33 % of the observed occurrences, respectively),
349 and rarely in duplicates (Table 1). Finally, DNA from fresh fish and meat were scarcely detected
350 by both methods, and never in Ion PGM duplicates (Table 1).

351 DNA from the Norway rat, expected at least in one scat as the others food items, was
352 recovered in two consecutive faeces. This result supports the observations of Krauze-Gryz *et*
353 *al.* (2012) and Forin-Wiart *et al.* (2014), that remains of a (large) prey might be found in more
354 than one scat. DNA from the house mouse was poorly detected (i.e., only 3 informative
355 sequences), and the wood mouse was not detected; thus suggesting that small murids could be
356 underestimated in the diet. A delay of 12 to 24 hours between the prey ingestion and the
357 occurrence of their remains in the scats was identified for each prey species eaten and detected
358 by both methods.

359 The proportions of sequences associated to the different food item categories do not match
360 proportions of the one consumed (Figure 2). Preys were considerably overrepresented because
361 they accounted for 57.9 % of the sequences which were informative to assign prey items
362 whereas they represented only 5.3 % of the biomass ingested by the cat. Conversely, pet food
363 and anthropogenic food were considerably underrepresented by sequence occurrences because
364 they accounted for 40.8 % and 1.3 % of the sequence reads, respectively, whereas they
365 represented 83 % and 11.7 % of the biomass ingested, respectively.

366 From these results, duplicates from both methods were grouped to enhance food item
367 detection for each sample (e.g., water vole DNA occurred in one scat only in the MiSeq
368 duplicates once, only in the Ion PGM duplicates another time, and in all replicates the third
369 time). For the primer-matched sequences, a rule was thereafter implemented according to their
370 origin: preys items should occurred in duplicates or in an important number of sequences in at
371 least one of the four replicates (the amount of extracted DNA through 96-Channel pipetting
372 head can be not equal from well to well) to be assigned to a given sample, whereas
373 anthropogenic food items should occurred for at least 10 reads in at least one of the four
374 replicates. Moreover, sequences from low frequency food item taxon (< 1% of food items
375 sequences in a given run) were assigned to the sample in which they occurred.

376 *Success rates of the genetic analyses performed on the field-collected samples*

377 We obtained 4,053,032 and 3,803,320 raw sequences for Ion Torrent PGM and Illumina MiSeq
378 respectively. For the Ion PGM run, we lost a high proportion of truncated sequences without
379 reverse tags (2,490,973 reads < 126bp excluding tags and primers) because a loss of quality at
380 the end of the *cytb* minibarcode due to the presence of several short homopolymer stretches in
381 tandem (e.g. the 22 last bases of the minibarcode from *Felis catus*: 5'-CCCTTTAAATACCC
382 CTCCCCAT-3'). This sequencing bias was previously observed in other public data sets from
383 this instrument and suggests that it is a pervasive problem (Loman *et al.* 2012). Finally, after
384 demultiplexing, we assigned 546,625 and 2,232,519 sequences of *cytb* at the 415 samples of
385 faeces for Ion PGM and Illumina MiSeq, respectively. Sequences of predators (cat but also
386 Canids and Mustelids, see below) represented 23.3 – 59.6 % with Ion PGM and 75.2 – 89.7 %
387 with MiSeq of the total count. For both technologies, we obtained a high proportion of cat's
388 haplotypes (342,458 reads (63%) and 1,926,052 reads (86%), respectively at the 95 % similarity
389 threshold) and unidentified sequences (72,868 reads (13%) and 95,354 reads (4.3%),
390 respectively at the 95 % similarity threshold). As observed previously by Deagle *et al.* (2009),

391 some human DNA sequences were also present, and accounted for 0.1 % and 0.7 % of data
392 with Ion PGM and MiSeq, respectively.

393 Of 359 putative felid faeces collected in the field, 326 samples were confirmed to be that of
394 domestic cat by sequencing, the others being of Canids (domestic dog *Canis lupus familiaris*
395 and red fox *Vulpes vulpes*) and Mustelids (badger *Meles meles* and *Martes sp.*). Faecal sample
396 assignation to a predator species was all the time confirmed by both NGS-based techniques. Of
397 the cat faeces, we succeeded in determining the diet of 81.9 % of the investigated samples ($n =$
398 267, from which food items of 255 and 251 faeces were detected with MiSeq and Ion PGM,
399 respectively) by combining both results of NGS platforms, and 59 samples, which exclusively
400 yielded the domestic cat sequence, were excluded from further diet analyses.

401 A complete microsatellite genotyping was obtained for all the different fur samples collected
402 ($n = 154$, including 68 outdoor cats and 86 farm cats) and for 14.4 % (47/326) of the field-
403 collected faeces. Ten complete genotypes from 10 different faeces, including two faeces with
404 the same genotype, had no match with known genotypes from the fur samples; thus nine cats
405 for the population were not sampled. From complete genotyping obtained from fur and faeces
406 samples, 21 different individuals have been associated with one to three different faeces.
407 Finally, three producers of faeces were associated for each with three faeces, five producers of
408 faeces were associated for each with two faeces, and 13 different producer of faeces were
409 associated for each with one scat.

410 The combination of microsatellite genotyping and the assignation of a producer by direct
411 observations allowed to identify 36 different producer of faeces (17 outdoor cats and 19 farm
412 cats) that have emitted 67 different faeces, either 22.2 % of the identified individuals from the
413 overall population. Finally, by accounting for faeces collected in cat litter trays, assigned to an
414 individual from direct observation and collected in isolated farms (free from outdoor cats), we

415 succeeded in assigning the producer origin (outdoor vs. farm cat) of 48.7 % of the cat faeces (n
416 = 130) with taxonomic assignment (diet).

417 *Differences between NGS platforms in detecting food items from cat's field-collected samples*
418 Human-linked food (pet food and scraps) was detected by both platforms and 86/164
419 occurrences were confirmed by the two techniques. Of the 149 occurrences of human-linked
420 items detected with MiSeq, 67.8 % of the investigated items ($n = 101$) were identified in
421 duplicates, whereas with Ion PGM, 56 % (56/100) of the occurrences of human-linked food
422 were detected in duplicates. Preys were identified by both methods and of the 192 occurrences,
423 129 were confirmed jointly by the two techniques. Of the 154 occurrences of prey species
424 detected with MiSeq, 77.9 % of the investigated items ($n = 120$) were identified in duplicates,
425 whereas 81.2 % (134/165) of the occurrences of prey species were detected in duplicates with
426 the Ion PGM system. These high ratios highlight the accuracy of both methods to detect prey
427 species.

428 The RDA revealed that the type of NGS platform (Illumina MiSeq vs. Ion Torrent PGM)
429 significantly explained the variability in the composition of the diet ($F_{2,3} = 8.7, P = 0.042, 499$
430 permutations) and the first canonical axis explained 81.5 % of variance of prey or group
431 category occurrences (Figure 3). Common voles *Microtus arvalis* were predominantly detected
432 by the Ion PGM system, whereas rats, birds (Passeriformes *spp.* and Columbiformes *spp.*) and
433 human-linked food were more identified by the MiSeq instrument (Figure 3). These results
434 emphasize the relevance of considering the type of method used to compare the percentage of
435 prey occurrences obtain from different diet studies, even performed with DNA metabarcoding
436 directly on faeces.

437 *Occurrence of food categories in the cat's field-collected faeces*

438 From the 267 cat's field-collected faeces, a total of 447 different food items were identified and
439 classified in the preys or human-linked food categories (Table 2). A total of 24 different prey

440 taxa were identified, of which 21 were identified without ambiguity up to species level, either
441 93 % of the prey items (262/283, Table 2). One reptile item was identified as being a slow worm
442 *Anguis fragilis*. A total of 165 human-linked food items were identified and in addition to pet
443 food and scraps supposed occurrences identified from different genus (*Bos spp.*, *Sus spp.*,
444 *Capra spp.*, *Ovis spp.*, *Anas spp.*, *Anser spp.*, *Gallus spp.*, *Thunnus spp.* and *Chupea spp.*) and
445 species (*Numida meleagris*, *Meleagris gallopavo*, *Cairina moschata*, *Katsuwonus pelamis*,
446 *Merlangius merlangus*, *Salmo salar*), game species were also detected (Table 2).

447 Human-linked food accounted for 37 % of the food items and preys completed cat diet (63
448 % of the food items, Table 2). Mammals were the most common prey eaten (90.1 %), whereas
449 birds were the second most common prey (9.5 %). Rodents predominated among mammalian
450 preys and represented 98 % of them, whereas shrews only represented 2 % (Table 2). Among
451 rodents, meadow rodents were predominant (88 %). Forest and commensal rodents completed
452 rodent species and accounted for 8 % and 4%, respectively. Among meadow rodents, common
453 voles (*Microtus arvalis*, 34.3 % of the preys eaten) and water vole (*Arvicola terrestris*, 34.6 %
454 of the preys eaten) dominated the samples (Table 2).

455 *The effect of feeding degrees and seasons on cat diet*

456 During the mild season (June–July session), the relative occurrence of preys in the diets of
457 outdoor and farm cats did not differ ($P = 0.108$, 62 % and 80 %, respectively). By contrast,
458 during the cool season (November – December session), the relative occurrence of preys in the
459 faeces of outdoor cats (41 %) was significantly lower ($P = 0.002$) than the one in the faeces of
460 farm cats (77 %). The relative occurrence of preys in the faeces of farm cats did not differed
461 according to seasons ($P = 0.951$); thus the effect of seasons on the occurrence of preys in cat
462 diet was involved by a decrease of the consumption of preys by outdoor cats during the cool
463 season. When grouping samples from the mild and cool seasons, the proportion of faeces
464 containing only prey remains was significantly higher ($P = 0.005$) for farm cats (56.6 %, 30/53

465 faeces) than for outdoor cats (26.8%, 11/41 faeces). This result underlined the great importance
466 of preys in the diet of farm cats compared to the one in the diet of outdoor cats.

467 A total of 16 different prey taxa were detected in the faeces of farm cats, including eight
468 rodent species and a rodent genus *Rattus spp.*, four bird species and two bird genus (*Streptopelia*
469 *spp.* and *Passer spp.*) as well as one reptile *Anguis fragilis* (Figure 4). By contrast, eight
470 different prey taxa were identified in the faeces of outdoor cats, including five rodent species,
471 two shrew species (*Sorex coronatus* and *Crocidura leucodon*) and one bird genus *Passer spp.*
472 (Figure 4). By comparing diets of both cat lifestyles under sessions, more prey categories were
473 observed during the June –July session than during the November – December one (6 vs. 4 in
474 outdoor cat faeces, 8 vs. 5 in farm cat faeces) suggesting that the diet of cats was more diverse
475 during the mild than during the cool season, independently from cat's feeding degrees.

476 Rodents predominated among mammals in both cat's feeding degree and accounted for 84
477 % and 97 % of the preys detected in the faeces of farm cats, and for 81 % and 100 % of preys
478 detected in the faeces of outdoor cats collected during the June – July and November –
479 December sessions, respectively (Figure 4). Shrews were only represented in 12 % of the faeces
480 of outdoor cats, whereas the reptile only occurred in one farm cat scat, both only during the
481 June–July session (Figure 4). Birds were observed in faeces from both cat's feeding degree in
482 June – July, but were only eaten by farm cats in November – December (Figure 4). Cat predation
483 was thus particularly focused on rodent species, regardless of feeding degree or season.

484 Common voles *Microtus arvalis* accounted for 38 % and 29 % of the rodent occurrences in
485 the faeces of outdoor and farm cats, respectively, during the June-July session, and for 43 %
486 and 41 % of rodent occurrence in the faeces of outdoor and farm cats, respectively during the
487 November-December session. Likewise, water voles *Arvicola terrestris* accounted for 31 %
488 and 33 % of the rodent occurrences in the faeces of outdoor and farm cats, respectively, during
489 the June-July session, and for 29 % and 50 % of rodent occurrence in the faeces of outdoor and

490 farm cats, respectively, during the November-December session. These two species were thus
491 predominant in the prey consumption by cat, regardless of feeding degree or season. As a
492 consequence, the trophic niche of outdoor and farm cats highly overlapped in June – July (Niche
493 overlap index = 0.89), as well as in November – December (Niche overlap index = 0.91).

494 The number of prey species expected in the pooled faecal samples, based on rarefaction
495 curve, was 8 (95 % CI: 4.1 – 11.9) and 16 (95 % CI: 11.46 – 20.54) for outdoor and farm cats,
496 respectively (Figure 5). In the case of outdoor cats, 5 of 8 species with a cumulative frequency
497 of 79.5 % in the prey eaten were detected in the first 7 samples, and 7 of 8 species were detected
498 in the first 16 samples (96.5 % of the prey in the diet). In farm cat's faeces, 3 of the 16 species
499 with a cumulative frequency of 84.5 % of the prey in the diet were detected in the first 4
500 samples, while all prey species were detected until the last sample.

501 **Discussion**

502 This study lighted on the screening of DNA from cat's field-collected faeces by combining
503 next-generation sequencing and universal primers is a very robust approach to reveal the
504 complete diet profile of a generalist and opportunistic carnivore. Presently, the dietary
505 assessment based on DNA metabarcoding allowed to identify an equivalent or better total
506 number of food items until the specific level, and a greatest number of species compared with
507 conventional methods used to investigate the diet of domestic cats in previous studies (Table
508 4). However, our results also revealed that preys DNA were well-detected compared with DNA
509 related to pet food and other anthropogenic food, which were seldom or rarely recovered in
510 replicates. These findings emphasize the need to generate at least four replicates in order to
511 detect rare or degraded DNA. For example, by using independently MiSeq and Ion PGM runs,
512 discordant percentages from 27 to 28 % between replicates were observed.

513 Results from the analyses of the housebound cat faeces established that the relative
514 occurrences of prey and human-related food sequences obtained with NGS platforms were not

515 directly related to the importance of these food categories in the diet. Thus, on a mass-to-mass
516 basis, prey DNA was obviously better detected than DNA associated with human-related food.
517 The discrepancy could be caused by many factors such as variable digestibility between food
518 items (hard parts from preys vs. soft parts from anthropogenic food) or DNA quality (cooking
519 and dehydration food process for pet food and scraps). Thus, these results suggest that instead
520 of relating sequence counts in a given scat to the biomass of what was ingested, a qualitative
521 approach (list of food items consumed and their frequency of occurrence) is favoured for
522 investigating mixed-diet of carnivore species. This issue has been highlighted in several recent
523 DNA-based dietary studies (Deagle *et al.* 2009; Valentini *et al.* 2009), and similar inconstant
524 results concerning the proportions of three fish species sequences recovered from seal scats to
525 the proportions of those species in a constant diet have already been observed (Deagle *et al.*
526 2013). A way to increase pet food detection in dietary studies should be to not only targeting
527 vertebrate and invertebrate components of the diet but also cereals composing pet food. DNA
528 metabarcoding targeting different genes including plant ones has been successfully used on an
529 omnivorous carnivore, the brown bear *Ursus arctos* (De Barba *et al.* 2014), but after all DNA
530 identified in faeces could also reflect secondary predation cases (e.g. insects consumed by
531 shrews, Sheppard *et al.* 2005; Galan *et al.* 2012). Besides the biases already noticed, the present
532 study also showed that the capability to detect given food item categories differ according to
533 NGS platforms. For example, human-linked food, birds and two murine species were
534 preferentially detected in the MiSeq run, and not in Ion Torrent one. This outcomes could be
535 explain by sequencing biases, particularly for species haplotypes including short homopolymer
536 repeats, and by a number of reads passing quality filter lower with the Ion Torrent PGM
537 technique.

538 Most of the published studies on carnivore diet were based on faecal analyses relying on
539 faeces being specifically identified according to their shape and size (Fitzgerald & Turner

540 2000). The inclusion of faeces from non-targeted species within the analysed sample could be
541 non-negligible (e.g. 9% of collected faeces were misidentified in the present study) and thus
542 can have a dramatic impact on study inferences, mainly when dealing with conservation or
543 epidemiological concerns. One alternative is to identify the producer of faeces with quantitative
544 PCR (qPCR) and species-specific primer pair (Shehzad *et al.* 2012), but a positive qPCR may
545 reflect the contamination of samples with the targeted-species DNA, as illustrated by human
546 contamination usually detected in runs, and partly reflecting cross-contamination of samples.
547 The approach we used, based on amplifying a *cytb* 136-bp mini-barcode without blocking
548 oligonucleotide on predator to assign a predator species to a given faecal sample, was more
549 robust and has considerable potential for its use in ecology. However, this technique can lead
550 to an over-representation of the predator sequences in the PCR product, and some samples can
551 exclusively yield predator sequences; thus this inhibits the amplification of rare sequences (i.e.
552 preys). In the present study, this technique exclusively yielded domestic cat sequence for 18 %
553 of the cat faecal samples, which was comparable to the 21 % observed when investigating
554 leopard cat diet without blocking oligonucleotide on predator (Shehzad *et al.* 2012). To increase
555 the sensitivity of detection of prey items per sample, either because the number of investigated
556 faeces is small, or if rare prey species have to be uncovered, the combined several replicates of
557 PCR amplifications with and without the blocking oligonucleotide is recommended.

558 The diet approach used in the present study was highly accurate and it discriminated between
559 closely related species in most of the cases because designed primers targeted highly conserved
560 DNA regions, especially in vertebrates and stringent similarity threshold were used for species
561 identification. Trites & Joy (2005) suggested a minimum of 59 and 94 scats to identify principal
562 prey remains occurring in > 5% of scats and to distinguish moderate effect sizes between
563 categories, respectively. The sample size used to compare the diet of outdoor and farm cats per
564 session was smaller, but adequate to let emerge differences in prey consumption as because of

565 a great detection efficiency of the method, as confirmed by the rarefaction analysed. Such
566 accuracy to detect differences in prey consumption from small-sized samples would not be
567 possible with macro- and microscopic methods.

568 One limitation of the attractiveness of the DNA metabarcoding approach is that species
569 assignment is subject to error related to species sequences from *cytb* gene submitted to
570 GenBank, and thus potentially poorly allocated. To avoid this problem, and even if DNA
571 metabarcoding is a well-known technique to investigate diets with no *a priori* knowledge on
572 targeted species, reference database containing voucher specimens from the study area is
573 favoured to validate the detection of prey species. One more limitation of the approach
574 combining NGS-based diet and microsatellite genotyping proposed here is that only a limited
575 part of the individuals from the studied population was identified using microsatellites markers
576 (18.5 %), even if microsatellites were redesigned to match with degraded DNA, and a whole-
577 genome amplification kit (*e.g.* GenomiPhi, GE Healthcare) used to increase concentrations in
578 nuclear DNA. In contrast, more than 75 % of the individual coyotes in a previously studied
579 population were successfully linked to faeces by genotyping 115 samples (Fedriani & Kohn
580 2001), and numerous studies on Felids used microsatellites markers from faecal DNA to
581 identify individuals (review in Rodgers & Janečka 2013).

582 In accordance with previous studies, mammals, and specifically rodents, were the prey most
583 frequently eaten by cats (Table 4). The relative occurrences of mammals were comparable to
584 those reported by studies performed in rural areas, but over to those reported by studies done in
585 urban and suburban areas (Table 4). The predominance of meadow rodents in the diet of cats
586 could be explained by the agricultural matrix in which the studied free-ranging domestic cat
587 population evolves. This landscape composed by pastures, meadows and groves offered a larger
588 range of suitable habitats for rodents compared to urban and suburban areas where rodent
589 populations are patchy distributed (Deplazes *et al.* 2004). Our results also highlighted that

590 common voles *Microtus arvalis* and water voles *Arvicola terrestris* were the main preys
591 consumed by cats in the study area where the helminthic zoonotic agent *Echinococcus*
592 *multilocularis* (*Em*) is endemic (Combes *et al.* 2012). This outcome is of concerns for
593 epidemiologists because common voles *Microtus arvalis* and water voles *Arvicola terrestris*
594 are the main intermediate hosts of *Em* (Deplazes *et al.* 2011). Cats preying on *Em* intermediate
595 host can be infected (Petavy *et al.* 2000), and could contribute to environmental contamination
596 with *E. multilocularis* eggs in the human environment although this latter is very low (Hegglin
597 & Deplazes 2013).

598 Birds are generally the second main category of prey eaten by cats (Table 4). The relative
599 occurrence of birds found presently was lower to those reported by studies performed in urban
600 and suburban habitats, and in certain populations of cats in rural habitats (Table 4). Avian
601 species abundance has been shown to decrease with household density, and avian populations
602 account for a low number of individuals within the range 0-5.3 houses km⁻² (Tratalos *et al.*
603 2007), which was the range present in the current study. Results emphasize that the impact of
604 cats should be assessed objectively at each location, and “their total predation should be put
605 into relation to the entire population of that prey species and its annual production rate” (Turner
606 2014) because rural free-ranging domestic cat populations can still be considered as agricultural
607 keepers by preying significantly on rodent species.

608 This is the first study to compare the diet of outdoor and farm cats coexisting in a rural
609 population. Our results highlighted that prey consumption by outdoor cats was equivalent to
610 the one for farm cats during the mild season (June-July), but less important during the cool
611 season (November-December), while the one of farm cats is constant under seasons. This point
612 suggest that a constant supplemental feeding and particularly the weather influenced outdoor
613 cat predation. Indeed, even fed ad libitum by their owners, outdoor cats predated significantly
614 during times of more favourable weather conditions, and then switched to pet food when

615 conditions worsened during the cool season. In contrast, farm cats that remained inconstantly
616 fed by human-linked food (i.e., opportunistic consumption, no food safety) were predation-
617 dependent regardless of the season.

618 **Conclusion**

619 In this study, we used a previously unexplored combination of DNA-based techniques on faecal
620 samples that allowed to point out significant prey consumption differences by cats according to
621 feeding degrees and seasons that have been never highlighted in previous non-individual-based
622 faecal surveys. The DNA metabarcoding approach has a better resolution than conventional
623 approach-based identification of prey from scat and stomach contents. Thus, this DNA-based
624 approach proposed here is particularly robust, and recommended to investigate the occurrence
625 of a large range of food items in the diet of mixed-diet carnivores through noninvasive
626 sampling.

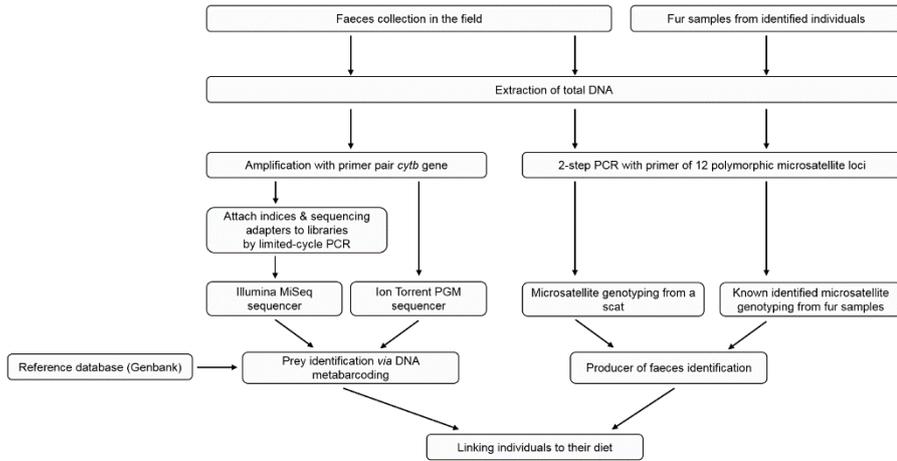
627 **References**

- 628 Baker PJ, Molony SE, Stone E, Cuthill IC, Harris S (2008) Cat about town: is predation by free-
629 ranging pet cats *Felis catus* likely to affect urban bird populations? *Ibis* **150**, 86-99.
- 630 Balogh A, Ryder T, Marra P (2011) Population demography of Gray Catbirds in the suburban
631 matrix: sources, sinks and domestic cats. *Journal of Ornithology* **152**, 717-726.
- 632 Barratt DG (1997) Predation by house cats, *Felis catus* (L.), in Canberra, Australia. I. Prey
633 composition and preference. *Wildlife Research* **24**, 263-277.
- 634 Barratt DG (1998) Predation by house cats, *Felis catus* (L.), in Canberra, Australia. II. Factors
635 affecting the amount of prey caught and estimates of the impact on wildlife. *Wildlife
636 Research* **25**, 475-487.
- 637 Bíró Z, Lanszki J, Szemethy L, Heltai M, Randi E (2005) Feeding habits of feral domestic cats
638 (*Felis catus*), wild cats (*Felis silvestris*) and their hybrids: trophic niche overlap among
639 cat groups in Hungary. *J. Zool., Lond.* **266**, 187-196.
- 640 Blancher P (2013) Estimated Number of Birds Killed by House Cats (*Felis catus*) in Canada.
641 *Avian Conservation and Ecology* **8**.
- 642 Bonnaud E, Bourgeois K, Vidal E, *et al.* (2007) Feeding Ecology of a Feral Cat Population on
643 a Small Mediterranean Island. *Journal of Mammalogy* **88**, 1074-1081.
- 644 Bonnaud E, Medina F, Vidal E, *et al.* (2011) The diet of feral cats on islands: a review and a
645 call for more studies. *Biological Invasions* **13**, 581-603.
- 646 Brown DS, Ebenezer KL, Symondson WOC (2013) Molecular analysis of the diets of snakes:
647 Changes in prey exploitation during development of the rare smooth snake *Coronella
648 austriaca*. *Molecular Ecology*.
- 649 Brown DS, Jarman SN, Symondson WOC (2012) Pyrosequencing of prey DNA in reptile
650 faeces: Analysis of earthworm consumption by slow worms. *Molecular Ecology
651 Resources* **12**, 259-266.
- 652 Campos CB, Esteves CF, Ferraz KMPMB, Crawshaw PG, Verdade LM (2007) Diet of free-
653 ranging cats and dogs in a suburban and rural environment, south-eastern Brazil.
654 *Journal of Zoology* **273**, 14-20.
- 655 Churcher PB, Lawton JH (1987) Predation by domestic cats in an English village. *Journal of
656 Zoology* **212**, 439-455.
- 657 Coghlan ML, White NE, Murray DC, *et al.* (2013) Metabarcoding avian diets at airports:
658 Implications for birdstrike hazard management planning. *Investigative Genetics* **4**.
- 659 Colwell RK (2013) *EstimateS*: Statistical estimation of species richness and shared species from
660 samples.
- 661 Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, *et al.* (2012) Models and estimators linking individual-based
662 and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of
663 Plant Ecology* **5**, 3-21.
- 664 Combes B, Comte S, Raton V, *et al.* (2012) Westward Spread of *Echinococcus multilocularis*
665 in Foxes, France, 2005–2010 *Emerging Infectious Diseases* **18**, 2059-2062.
- 666 Coomber N, David VA, O'Brien SJ, Menotti-Raymond M (2007) Validation of a short tandem
667 repeat multiplex typing system for genetic individualization of domestic cat samples.
668 *Croatian Medical Journal* **48**, 547-555.
- 669 Corbett LK (1979) *Feeding ecology and seasonal organization of wildcats (*Felis silvestris*) and
670 domestic cats (*Felis catus*) in Scotland.*, PhD thesis, University of Aberdeen, Scotland.
- 671 De Barba M, Miquel C, Boyer F, *et al.* (2014) DNA metabarcoding multiplexing and validation
672 of data accuracy for diet assessment: Application to omnivorous diet. *Molecular
673 Ecology Resources* **14**, 306-323.

- 674 Deagle BE, Kirkwood R, Jarman SN (2009) Analysis of Australian fur seal diet by
675 pyrosequencing prey DNA in faeces. *Molecular Ecology* **18**, 2022-2038.
- 676 Deagle BE, Thomas AC, Shaffer AK, Trites AW, Jarman SN (2013) Quantifying sequence
677 proportions in a DNA-based diet study using Ion Torrent amplicon sequencing: Which
678 counts count? *Molecular Ecology Resources* **13**, 620-633.
- 679 Deplazes P, Hegglin D, Gloor S, Romig T (2004) Wilderness in the city: the urbanization of
680 *Echinococcus multilocularis*. *Trends in Parasitology* **20**, 77-84.
- 681 Deplazes P, van Knapen F, Schweiger A, Overgaauw PAM (2011) Role of pet dogs and cats in
682 the transmission of helminthic zoonoses in Europe, with a focus on echinococcosis and
683 toxocarosis. *Veterinary Parasitology* **182**, 41-53.
- 684 Driscoll CA, Menotti-Raymond M, Roca AL, *et al.* (2007) The near eastern origin of cat
685 domestication. *Science* **317**, 519-523.
- 686 Fadrosch D, Ma B, Gajer P, *et al.* (2014) An improved dual-indexing approach for multiplexed
687 16S rRNA gene sequencing on the Illumina MiSeq platform. *Microbiome* **2**, 6.
- 688 Fedriani JM, Kohn MH (2001) Genotyping faeces links individuals to their diet. *Ecology*
689 *Letters* **4**, 477-483.
- 690 Fitzgerald BM, Turner DC (2000) Hunting behaviour of domestic cats and their impact on prey
691 populations. In: *The domestic cats – The Biology of its Behaviour, Second Edition* (ed.
692 Turner DC, Bateson, P.), pp. 151-175. Cambridge Univ. Press, Cambridge, United-
693 Kingdom.
- 694 Forin-Wiart M-A, Gotteland C, Gilot-Fromont E, Poulle M-L (2014) Assessing the
695 homogeneity of individual scat detection probability using the bait-marking method on
696 a monitored free-ranging carnivore population. *European Journal of Wildlife Research*
697 **60**, 665-672.
- 698 Galan M, Pagès M, Cosson J-F (2012) Next-Generation Sequencing for Rodent Barcoding:
699 Species Identification from Fresh, Degraded and Environmental Samples. *PLoS ONE*
700 **7**, e48374.
- 701 Germain E, Benhamou S, Poulle M-L (2008) Spatio-temporal sharing between the European
702 wildcat, the domestic cat and their hybrids. *Journal of Zoology* **276**, 195-203.
- 703 Gilot-Fromont E, Lélou M, Dardé M-L, *et al.* (2012) *The Life Cycle of Toxoplasma gondii in the*
704 *Natural Environment*.
- 705 Hegglin D, Deplazes P (2013) Control of *Echinococcus multilocularis*: Strategies, feasibility
706 and cost-benefit analyses. *International Journal for Parasitology* **43**, 327-337.
- 707 Hiby E, Eckman H, MacFarlane I (2014) Cat population management. In: *The Domestic Cat:*
708 *The Biology of its Behaviour* (eds. Turner DC, Bateson P), pp. 215-230. Cambridge
709 University Press, Cambridge.
- 710 Kohn MH, York EC, Kamradt DA, *et al.* (1999) Estimating population size by genotyping
711 faeces. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **266**,
712 657-663.
- 713 Kozich JJ, Westcott SL, Baxter NT, Highlander SK, Schloss PD (2013) Development of a dual-
714 index sequencing strategy and curation pipeline for analyzing amplicon sequence data
715 on the MiSeq Illumina sequencing platform. *Applied and Environmental Microbiology*
716 **79**, 5112-5120.
- 717 Krauze-Gryz D, Gryz J, Goszczyński J (2012) Predation by domestic cats in rural areas of
718 central Poland: an assessment based on two methods. *Journal of Zoology* **288**, 260-266.
- 719 Krauze D, Gryz J (2006) Domestic cats (*Felis catus*) predation on wildlife fauna in central
720 Poland. In: *Book of abstracts of 1st European Congress of Conservation Biology*
721 *“Diversity for Europe”*, p. 129, Eger, Hungary.
- 722 Kutt AS (2011) The diet of the feral cat (*Felis catus*) in north-eastern Australia. *Acta*
723 *Theriológica* **56**, 157-169.

- 724 Kutt AS (2012) Feral cat (*Felis catus*) prey size and selectivity in north-eastern Australia:
725 Implications for mammal conservation. *Journal of Zoology* **287**, 292-300.
- 726 Liberg O (1984) Food habits and prey impact by feral and house-based domestic cats in a rural
727 area in southern sweden. *J. Mamm.* **65**, 424-432.
- 728 Loman NJ, Misra RV, Dallman TJ, *et al.* (2012) Performance comparison of benchtop high-
729 throughput sequencing platforms. *Nature Biotechnology* **30**, 434-439.
- 730 Long JL (2003) *Introduced mammals of the World: their history, dsitribution and influence*
731 CSIRO Publishing, Melbourne.
- 732 Loss SR, Will T, Marra PP (2013) The impact of free-ranging domestic cats on wildlife of the
733 United States. *Nat Commun* **4**, 1396.
- 734 Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) 100 of the World's worst invasive alien
735 species, a selection from the global invasive species database, p. 12pp. Published by
736 The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival
737 Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), Auckland, New Zealand.
- 738 Loyd KAT, Hernandez SM, Carroll JP, Abernathy KJ, Marshall GJ (2013) Quantifying free-
739 roaming domestic cat predation using animal-borne video cameras. *Biological*
740 *Conservation* **160**, 183-189.
- 741 Menotti-Raymond M, David VA, Stephens JC, Lyons LA, O'Brien SJ (1997) Genetic
742 individualization of domestic cats using feline STR loci for forensic applications.
743 *Journal of Forensic Sciences* **42**, 1039-1051.
- 744 Menotti-Raymond M, David VA, Weir BS, O'Brien SJ (2012) A Population Genetic Database
745 of Cat Breeds Developed in Coordination with a Domestic Cat STR Multiplex. *Journal*
746 *of Forensic Sciences* **57**, 596-601.
- 747 Menotti-Raymond MA, David VA, Wachter LL, Butler JM, O'Brien SJ (2005) An STR forensic
748 typing system for genetic individualization of domestic cat (*Felis catus*) samples.
749 *Journal of Forensic Sciences* **50**, 1061-1070.
- 750 Murphy W, J., Sun S, Chen Z-q, *et al.* (2000) A radiation Hybrid Map of the cat genome:
751 implications for comparative mapping. *Genome Research* **10**, 691-702.
- 752 Petavy AF, Tenora F, Deblock S, Sergent V (2000) *Echinococcus multilocularis* in domestic
753 cats in France: A potential risk factor for alveolar hydatid disease contamination in
754 humans. *Veterinary Parasitology* **87**, 151-156.
- 755 Pianka ER (1973) The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and*
756 *Systematics* **4**, 53-74.
- 757 Piñeiro A, Barja I, Silván G, Illera JC (2012) Effects of tourist pressure and reproduction on
758 physiological stress response in wildcats: management implications for species
759 conservation. *Wildlife Research* **39**, 532-539.
- 760 Piry S, Guivier E, Realini A, MARTIN JF (2012) | SE| S| AM| E| Barcode: NGS-oriented
761 software for amplicon characterization-application to species and environmental
762 barcoding. *Molecular Ecology Resources* **12**, 1151-1157.
- 763 Pompanon F, Deagle BE, Symondson WOC, *et al.* (2012) Who is eating what: Diet assessment
764 using next generation sequencing. *Molecular Ecology* **21**, 1931-1950.
- 765 RDevelopmentCoreTeam (2013) R: A language and environment for statistical computing. (ed.
766 Computing RfFS). R Development Core Team Vienna, Austria.
- 767 Rodgers T, Janečka J (2013) Applications and techniques for non-invasive faecal genetics
768 research in felid conservation. *European Journal of Wildlife Research* **59**, 1-16.
- 769 Schloss PD, Westcott SL, Ryabin T, *et al.* (2009) Introducing mothur: Open-Source, Platform-
770 Independent, Community-Supported Software for Describing and Comparing Microbial
771 Communities. *Applied and Environmental Microbiology* **75**, 7537-7541.

- 772 Shehzad W, Riaz T, Nawaz MA, *et al.* (2012) Carnivore diet analysis based on next-generation
773 sequencing: Application to the leopard cat (*Prionailurus bengalensis*) in Pakistan.
774 *Molecular Ecology* **21**, 1951-1965.
- 775 Sheppard SK, Bell J, Sunderland KD, *et al.* (2005) Detection of secondary predation by PCR
776 analyses of the gut contents of invertebrate generalist predators. *Molecular Ecology* **14**,
777 4461-4468.
- 778 Silva-Rodríguez EA, Sieving KE (2011) Influence of Care of Domestic Carnivores on Their
779 Predation on Vertebrates. *Conservation Biology* **25**, 808-815.
- 780 Taberlet P, Coissac E, Pompanon F, Brochmann C, Willerslev E (2012) Towards next-
781 generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. *Molecular Ecology* **21**,
782 2045-2050.
- 783 Thomas RL, Fellowes MDE, Baker PJ (2012) Spatio-Temporal Variation in Predation by Urban
784 Domestic Cats (*Felis catus*) and the Acceptability of Possible Management Actions in
785 the UK. *PLoS ONE* **7**, e49369.
- 786 Tratalos J, Fuller RA, Evans KL, *et al.* (2007) Bird densities are associated with household
787 densities. *Global Change Biology* **13**, 1685-1695.
- 788 Trites AW, Joy R (2005) Dietary analysis from fecal samples: how many scats are enough?
789 *Journal of Mammalogy* **86**, 704-712.
- 790 Turner DC (2014) Social organisation and behavioural ecology of free-ranging domestic cats.
791 In: *The domestic cat: the biology of its behaviour* (eds. Turner DC, Bateson P), pp. 63-
792 70. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- 793 Valentini A, Pompanon F, Taberlet P (2009) DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology*
794 *& Evolution* **24**, 110-117.
- 795 van Heezik Y, Smyth A, Adams A, Gordon J (2010) Do domestic cats impose an unsustainable
796 harvest on urban bird populations? *Biological Conservation* **143**, 121-130.
- 797 Vigne J-D, Guilaine J (2004) Les premiers animaux de compagnie, 8500 ans avant notre ère ?
798 ... ou comment j'ai mangé mon chat, mon chien et mon renard. *Anthropozoologica* **39**,
799 249-273.
- 800 Weber J-M, Dailly L (1998) Food habits and ranging behaviour of a group of farm cats (*Felis*
801 *catus*) in a Swiss mountainous area. *J. Zool., Lond.* **245**, 234-237.
- 802 Woods M, McDonald RA, Harris S (2003) Predation of wildlife by domestic cats *Felis catus*
803 in Great Britain. *Mammal Review* **33**, 174-188.
- 804 Yamaguchi N, Driscoll CA, Kitchener AC, Ward JM, MacDonald DW (2004) Craniological
805 differentiation between European wildcats (*Felis silvestris silvestris*), African wildcats
806 (*Felis lybica*) and Asian wildcats (*Felis ornata*): implications for their evolution and
807 conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* **83**, 47-63.
- 808 Yoccoz NG (2012) The future of environmental DNA in ecology. *Molecular Ecology* **21**, 2031-
809 2038.
- 810



811

812 **Figure 1.** Flowchart diagram showing the various steps involved in the diet analysis of outdoor and farm cats using molecular techniques.

813

32

814 **Table 1.** The minimum number of expected occurrences and the number of observed occurrences in the faeces collected ($n = 41$) from the
815 housebound cat, and the accordance of food item detection for each sequencing platform and food category or food item.

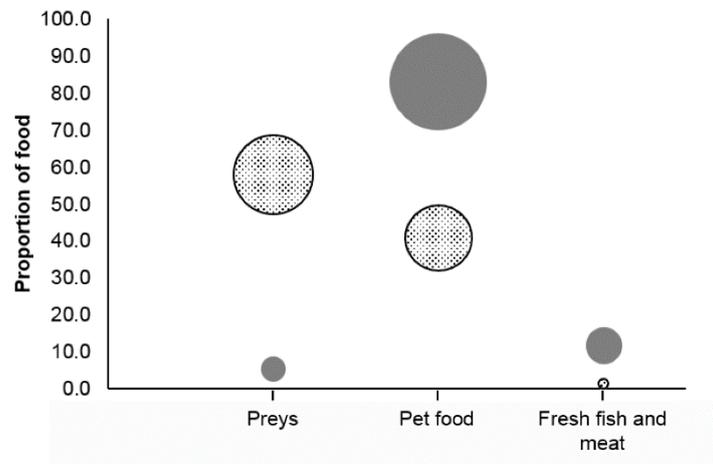
Food categories	Food items	Minimum expected occurrences	Observed occurrences	Accordance of detection in the MiSeq run			Accordance of detection in the Ion Torrent PGM run		
				in 1 replicate	in duplicates	Total	in 1 replicate	in duplicates	Total
Preys	Water vole <i>Arvicola terrestris</i>	3	3	0	2	2	0	2	2
	Field vole <i>Microtus agrestis</i>	1	1	0	1	1	0	1	1
	Norway rat <i>Rattus norvegicus</i>	1	2	1	1	2	0	0	0
	House mouse <i>Mus musculus</i>	2	1	0	1	1	0	0	0
	Wood mouse <i>Apodemus sp.</i>	2	0	0	0	0	0	0	0
	Chestnut-eared finch <i>Taeniopygia guttata</i>	2	2	0	2	2	0	0	0
	Total preys	11	9	1	7	8	0	3	3
	Pet food	37	18	11	6	17	4	2	6
	Fresh fish and meat	12	3	1	1	2	3	0	3

816

817

33

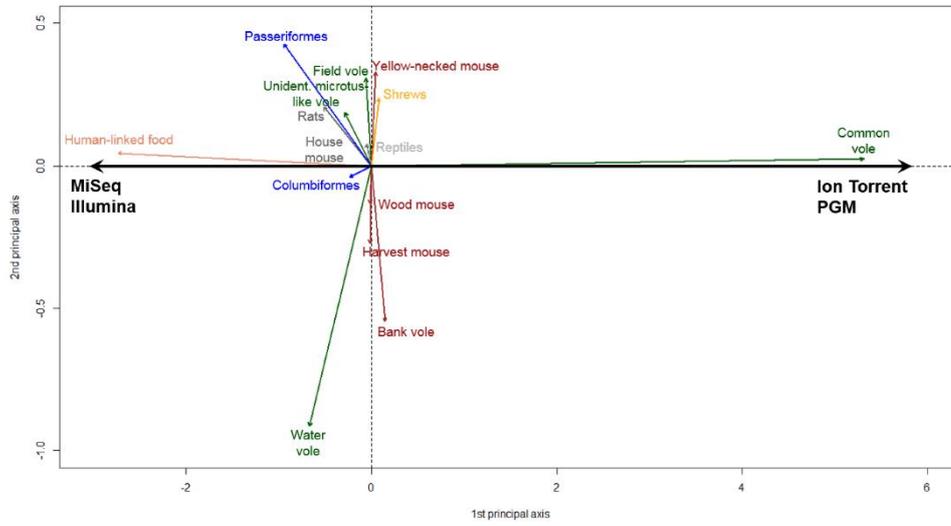
818



819

820 **Figure 2.** Comparison between mass proportions of three food item categories fed to the
821 housebound cat (solid) versus overall proportions of sequence reads recovered and informative
822 to assign a food item to a specific faecal sample (dotted) from 26 scat samples.

823



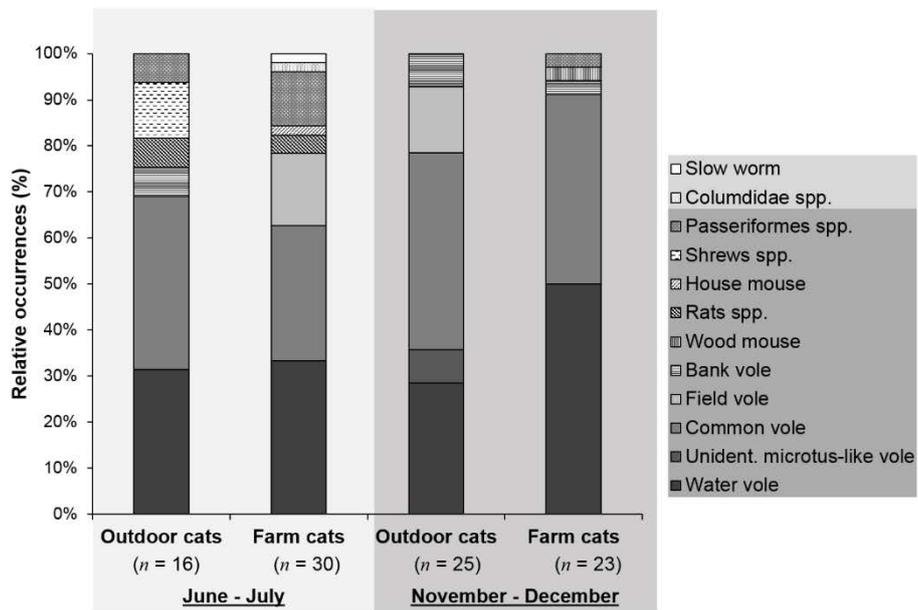
824
 825 **Figure 3.** Biplot from redundancy analysis (RDA) showing the influence of the NGS method of analysis (Ion Torrent PGM versus Illumina MiSeq)
 826 on the variability of food items detected in cat diet.

827 **Table 2.** Occurrence of food items in faeces (n) of free-ranging cats and frequency of
 828 occurrence (%) of these items relatively to the total number of occurrences.

Categories	Sub-categories	Food items	TOTAL (n = 267)		
			n	%	
		Unidentified <i>Microtus</i> -like vole <i>Microtus</i> spp.	1	0.2	
		Common vole <i>Microtus arvalis</i>	97	21.7	
		Field vole <i>Microtus agrestis</i>	24	5.4	
	Small-size rodents	Bank vole <i>Myodes glareolus</i>	12	2.7	
		Yellow-necked mouse <i>Apodemus flavicollis</i>	4	0.9	
		Wood mouse <i>Apodemus sylvaticus</i>	2	0.4	
		House mouse <i>Mus musculus</i>	1	0.2	
		Harvest mouse <i>Micromys minutus</i>	2	0.4	
		Water vole <i>Arvicola terrestris</i>	98	21.9	
	Medium-size rodents	Rat <i>Rattus</i> spp.	5	1.1	
		Norway rat <i>Rattus norvegicus</i>	4	0.9	
		Total rodents	250	55.9	
Preys	Insectivores	Greater white-toothed shrew <i>Crocidura russula</i>	3	0.7	
		Bicolored shrew <i>Crocidura leucodon</i>	1	0.2	
		Crowned shrew <i>Sorex coronatus</i>	1	0.2	
		Total insectivores	5	1.1	
		Birds	<i>Passer</i> spp.	12	2.7
			<i>Passer montanus</i>	2	0.4
			<i>Hirundo rustica</i>	1	0.2
			<i>Delichon urbicum</i>	2	0.4
			<i>Sylvia atricapilla</i>	1	0.2
			<i>Carduelis carduelis</i>	3	0.7
			<i>Turdus pilaris</i>	1	0.2
			<i>Columba livia</i>	1	0.2
			<i>Columba palumbus</i>	1	0.2
			<i>Streptopelia</i> spp.	3	0.7
			Total birds	27	6.0
	Reptile	Slow worm <i>Anguis fragilis</i>	1	0.2	
	Anthropogenic food	Pet food and human food	158	35.3	
	Human-linked food	Perdicinae	1	0.2	
		European rabbit <i>Oryctolagus cuniculus</i>	4	0.9	
		Roe deer <i>Capreolus capreolus</i>	1	0.2	
		Total human-linked food	164	36.7	
		TOTAL	447	100	

829

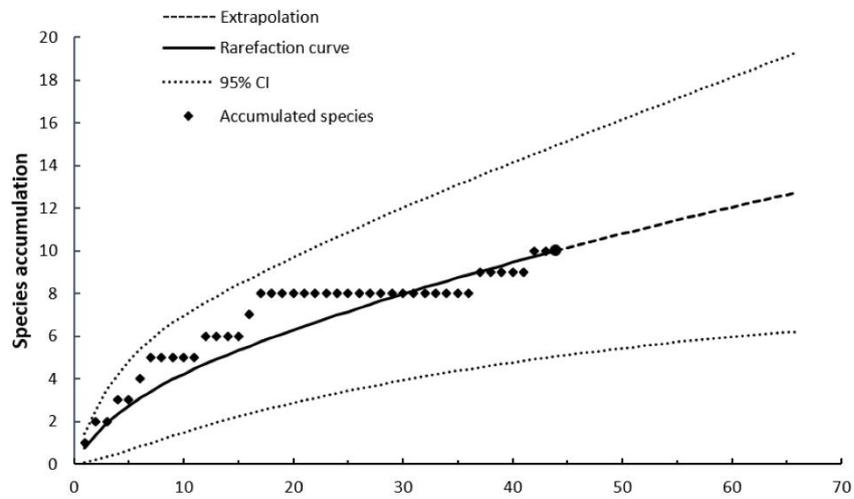
830



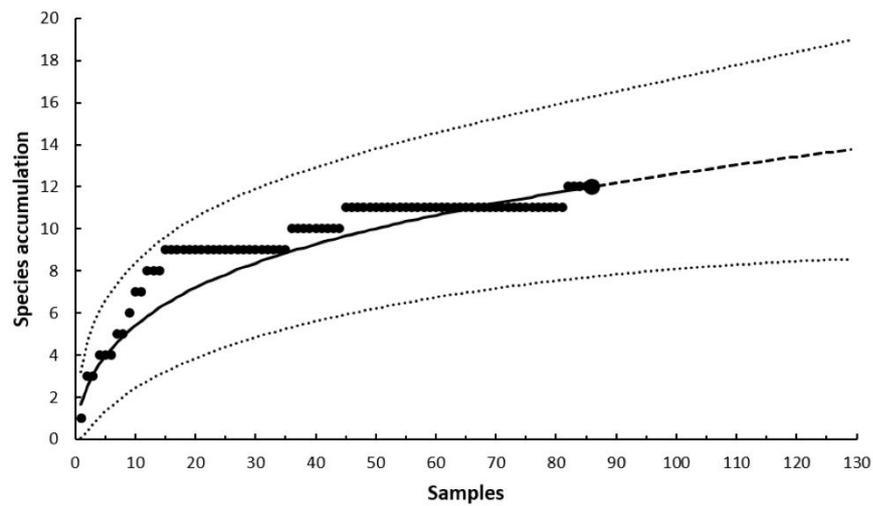
831

832 **Figure 4.** Relative occurrences of small-size mammals (grey), birds (light grey) and reptiles in
 833 the faeces of outdoor cats and farm cats in June – July 2011 ($n = 16$ and $n = 30$, respectively)
 834 and November – December 2011 ($n = 25$ and $n = 23$, respectively)
 835

(a) Outdoor cats



(b) Farm cats



836
837
838
839

Figure 5. Species accumulation curves based on the prey species identified in the pooled faecal samples of (a) outdoor cats ($n = 44$) and (b) farm cats ($n = 86$).

840 **Table 4.** Comparison of the occurrences of prey categories in the diet of domestic cats across an urban-to-rural gradient in the published literature.

Reference	Habitat and studied cats	Location	Method	Samples	Number of food items (until specific level)	Number of species	Mammals	Birds	Reptiles	Invertebrates	Amphibians	Fish
Thomas et al. (2012)		Reading, UK					64.6	30.5	0.6	0	4.3	0
van Heezik et al. (2010)	Urban outdoor cats	Dunedin, NZ					34.3	37	8.1	19.7	1	0
Baker et al. (2008)		Bristol, UK					75	24	0.01	0	0.01	0
Crooks and Soule (1999)		California, USA					52	33	37	0	0	0
Kays and deWan (2004)		New York, USA					86.4	13.6	0	0	0	0
Gillies and Clout (2003)	Suburban outdoor cats	Auckland, NZ					31.6	13.5	7.6	47.2	0.1	0
Barratt (1998)		Australia					68	25	6	0	0	0
Tschanz et al (2011)	Rural outdoor cats	central Switzerland					76.1	11	0	0	0	0
Hansen (2010)		Charteris Bay, NZ					85.5	12.5	1	1	0	0
Krauze-Gryz et al. (2012) *	Rural free-ranging cats	Poland	conventional	363 scats 46 stomachs	497 (37 %)	14	65.9	12.9	6.1	13	1.4	0.7
Germain et al. (2009)		France	conventional	59 stomachs	101 (25 %)	6	81.3	12.5	0	6.2	0	0
Weber and Daily (1998)	Rural farm cats	western Switzerland		148 scats	134 (32 %)	3	94.6	5.4	0	0	0	0
Liberg (1984)		Sweden					91.2	8.8	0	0	0	0
Biro et al. (2005)	Rural feral cats	Hungary					94.4	5.6	0	0	0	0
Present study	Rural outdoor and farm cats	France	biomolecular	267 scats	447 (93 %)	24	90.1	9.5	0.4	0	0	0

841 * No distinction between faeces originating from outdoor cats and farm cats.

Annexe 3

M.-A. Forin-Wiart, P. Hubert, P. Sirguy and M.-L. Poulle (under review) Performance and accuracy of lightweight and low-cost GPS data loggers according to antenna positions, fix intervals, habitats and animal movements.

Manuscript

[Click here to download Manuscript: CatTrack_efficiency_Forin_Wiartetal_v5.docx](#)

1 **Performance and accuracy of lightweight and low-cost GPS data loggers according to**
2 **antenna positions, fix intervals, habitats and animal movements**

3 Marie-Amélie Forin-Wiart ^{1,2*}, Pauline Hubert ³, Pascal Sirguy ⁴ and Marie-Lazarine Poulle

4 ^{1,2}

5 ¹ Université de Reims Champagne-Ardenne, SFR Cap Santé, EA3800 PROTAL, Reims,

6 France

7 ² Université de Reims Champagne-Ardenne, CERFE, Boult-aux-Bois, France

8 ³ Faune Action, Boult-aux-Bois, France

9 ⁴ National School of Surveying, University of Otago, Dunedin, New Zealand

10

11 *Corresponding author

12 E-mail: ma.forin-wiart@cerfe.com (MAFW)

13 **Abstract**

14 Advanced technology and consumers have recently led to the development of lightweight
15 and low-cost GPS data loggers. These units have been deployed on various species and appear
16 to be promising tools, but their reliability must be examined. This study aimed to assess the
17 performance and accuracy of GPS data loggers for research on medium-sized terrestrial
18 mammals. We evaluated the effects of antenna positions, fix intervals, habitats and
19 movements on the fix success rate (FSR) and location error (LE) during stationary and motion
20 tests conducted in a heterogeneous environment. The units were deployed on a device that
21 mimics the ground plane of a medium-sized animal and placed in different antenna positions
22 (upward or downward), fix intervals (1 h, 15 min or 5 min), and habitats. During the
23 stationary tests, the units operated well, and were consistent over time in terms of
24 performance and accuracy. FSR values > 1 were obtained regardless of the antenna position
25 or fix interval. The antenna position had the greatest effect on the LE, followed by the fix
26 interval, but the accuracy tended to be similar for all fix intervals when the antenna was
27 directed upward. Completely or partially obstructed habitats reduced the FSR up to 80 % in
28 households and increased the LE. Movement in heterogeneous habitats had no effect on the
29 FSR, and the LE values were influenced by the sky availability and forest habitat. The mean
30 values for the FSR (90.4 ± 26 %) and LE (15.4 ± 10.1 m) were comparable to those of built-in
31 wildlife GPS collars (71.6 % with an LE of < 10 m during motion tests). The results
32 demonstrate that this technology is a promising tool for spatial ecology studies, once the
33 proper scale is used according to biases inherent in species-specific behaviors, fix intervals
34 and habitats.

35 Introduction

36 Global navigation satellite systems (GNSS, e.g., GPS, GLONASS, and GALLILEO) have
37 improved the availability and accuracy of animal-relocation field studies. GNSS technology,
38 particularly global positioning systems (GPS), has greatly enhanced wildlife research [1,2] by
39 providing large amounts of animal location data over small sampling intervals and large
40 spatial scales; the data are available day and night for various weather and terrain conditions
41 [3,4,5]. Because of recent technological advances (i.e., the miniaturization of electronic
42 components and improved batteries), GPS devices are now deployed to track large animals,
43 such as African elephants *Loxodonta africana* [6], fur seals *Callorhinus ursinus* [7] and
44 white-tailed deer *Odocoileus virginianus* [8], as well as medium- and small-sized vertebrates,
45 such as European badgers *Meles meles* [9], domestic cats *Felis catus* [10,11,12], common
46 brushtail possums *Trichosurus vulpecula* [13] and feral pigeons *Columbia livia* [14].

47 However, several limitations are associated with remotely monitoring animals with
48 biotelemetry [15]. The most apparent limitation is the cost of built-in wildlife GPS receivers,
49 particularly small receivers. The cost (US \$1000–2000 per unit) of this advanced equipment
50 commonly limits its deployment to a few individuals; thus, conclusive inferences about
51 population processes and behaviors are limited [16,17]. However, because consumers have
52 demanded location-aware technologies and because the selective availability of the GPS
53 system was disabled in 2000, GPS devices have been adapted for everyday use, such as travel,
54 sports or domestic pet tracking [18]. These lightweight, commercially available GPS receivers
55 rely on similar hardware as those used for built-in wildlife tracking (i.e., SiRF III Chipset)
56 with the advantage of being more affordable (e.g., US \$50 for data loggers, such as Catnip
57 GPS CatLog or Mobile Action i-gotU GT-120, and US \$300 for a data transmitter, such as
58 Garmin Astro 320 Dog Tracking GPS). Such GPS data loggers have been deployed to track
59 the post-release of hand-reared Irish hare *Lepus timidus hibernicus* [19] and map at-sea

60 behaviors of pelagic seabirds [20]. Nevertheless, except for a study on the Mountain brushtail
61 possum *Trichosurus cunninghami* regarding free-ranging animal return [21], assessments of
62 the performance and accuracy of low-cost tracking technology for research on medium-sized
63 wild mammals have not been conducted.

64 The accuracy obtained with large collars and lightweight GPS tracking systems is
65 generally considered to range from less than 5 m to 30 m [18,22], with repeatable position
66 determination across a broader range of sampling intervals [3,5]. Errors such as location
67 failures over a pre-defined time schedule or abnormally high measurements errors of up to
68 several kilometers [22] can occur with most GPS receivers [4,23,24]. Hence, these two error
69 types must be considered by using indices that reflect i) the GPS device performance in terms
70 of the fix success rate (FSR) and ii) the GPS device accuracy in terms of the location error
71 (LE). High LE values can lead to habitat misclassifications in studies on resource selection
72 [17,25], whereas low FSRs, which are potentially associated with high LE values, can bias
73 estimates of movement paths [26]. The FSR and LE depend on environmental, behavioral,
74 and technological factors that can spatially and temporally disturb the signal transmission
75 from satellites to receivers.

76 Typically, a greater number of satellite signals results in a higher GPS receiver accuracy
77 regarding the position. The number of satellites available at a given time can be affected by
78 physical obstructions between the collar and satellites. Canopy cover and topography (which
79 limit the sky availability) largely influence the FSR and LE (review in [22,25,27]). For
80 instance, the FSR for stationary GPS collars can vary from 68 to 100 % among collar brands
81 and vegetation types, but it can be as low as 13 % in a closed conifer forest [4]. Moreover, the
82 LE may be 5 m under low canopy cover with the best satellite configuration (0–25 % canopy
83 cover associated with a sky availability of 97–100 %) and as high as 45 m under dense canopy
84 cover with the worst satellite availability and geometry (75–100% canopy cover associated

85 with a sky availability of 77–84 % [24]. Furthermore, when the collar antenna is $< 45^\circ$ from
86 the horizontal, the FSR decreases 12–100 % [23,28], and the LE values increase 3–17 m
87 [23,29]. Hence, repeated variations in collar orientations due to animal movement and
88 behavior could explain why the FSRs recovered from free-ranging animal returns tend to be
89 an average of 5 to 33 % lower than those from stationary collar tests [24,30,31]. For example,
90 Sager-Fradkin et al. [32] observed that the FSRs varied from 76 to 43 % when using GPS
91 collars, which were first tested in stationary assessments, on black bears *Ursus americanus*.
92 Finally, the fix interval (i.e., the frequency at which locations are collected) may also
93 influence GPS device performance and accuracy because of possible changes in satellite
94 configurations over data acquisition intervals (i.e., start conditions). By reviewing 35 journal
95 articles, Cain et al. [30] observed that the fix interval was inversely related to the FSR;
96 reducing the fix interval from 15–30 min to 6–13 h reduced the FSR up to 8 % without
97 affecting the location accuracy. Additionally, an increase in the fix interval from 10- to 60-
98 min affects the location performance (i.e., a 60-min interval resulted in a longer location time
99 than the 10-min interval) [29]. In addition, variations in FSR and LE values were occasionally
100 unit dependent [33]. Furthermore, the deployment time may affect FSR and LE values,
101 although no reference data on battery charges are presently available.

102 Aside from two studies that investigated lightweight GPS collar performances and
103 accuracies within urban [14] and suburban [13] environments, most research on GPS
104 receivers has been performed in natural environments [8,25,32,33,34,35], which limit the
105 significance of anthropogenic patchy landscapes used by wild, medium-sized terrestrial
106 species, such as urban coyotes *Canis latrans* [36], red foxes *Vulpes vulpes* [37], raccoons
107 *Procyon lotor* [38], ground squirrels *Spermophilus citellus* [39], and hedgehogs *Erinaceus*
108 *europeus* [40].

109 This study characterizes and investigates the performance (FSR) and accuracy (LE) of
110 lightweight and low-cost GPS data loggers in a patchy and anthropogenic rural landscape to
111 evaluate their suitability for tagging medium-sized terrestrial mammals for research purposes.
112 Our objectives were to 1) assess the consistency of same-brand commercially available GPS
113 data loggers among units according to their deployment time, 2) characterize the influence of
114 antenna positions, fix intervals, and various rural habitat types on FSR and LE measures using
115 a stationary experimental arrangement, and 3) evaluate the effect of collar motion across rural
116 habitats on GPS performance and accuracy by fitting medium-sized, leashed mammals with
117 GPS data loggers.

118 **Methods**

119 **Ethics statement**

120 Stationary unit tests were conducted with permission from private landowners and the
121 National Forestry Office by placing a stationary, experimental arrangement of GPS units on
122 private properties and in the national forest of La Croix-aux-Bois.

123 Motion tests were performed with two small dogs carrying GPS units on their collars to
124 imitate the size and movement of a medium-sized terrestrial mammal (e.g., the potential GPS
125 unit antenna movement, variable speed and trajectory). In addition to collaring the dogs with
126 GPS units in accordance with the manufacturer's directions, the dogs were not handled or
127 transported in an unfamiliar environment, and they did not perform unusual activities (i.e., the
128 dogs were used to walking on a leash in various habitats and were regularly manipulated).
129 The tests were conducted under the supervision of an experienced behavioral biologist with
130 the permission and in the presence of the dog owners while complying with the International
131 Guiding Principles for Biomedical Research Involving Animals guidelines. Additionally, the

132 walking paths into the villages and the surrounding environment were permitted by the
133 municipalities of Boulton-aux-Bois and Briquenay and the National Forestry Office.

134 **Study area**

135 The research was performed in a rural landscape in northeastern France. The study area
136 was centered on two small villages (less than 200 inhabitants), namely, Boulton-aux-bois
137 (49°25'52"N, 4°50'33"E), which is characterized by a relatively flat topography, and
138 Briquenay (49°24'19"N, 4°52'41"E), which is characterized by a more marked topography.
139 Both villages offered numerous barns, shelters, and granaries. The elevation ranged from
140 approximately 130 to 260 m, with the steepest terrain located in a 3300-ha forested area (the
141 national forest of La Croix-aux-Bois) at the border of the study area to the southeast.
142 Elsewhere, the agricultural matrix showed a low-relief landscape composed of a mosaic of
143 pastures, cultures, meadows, and groves (12 %). The forest massif was mainly composed of
144 oak (*Quercus spp.*), beech (*Fagus sylvatica*), hornbeam (*Carpinus betulus*), and spruce (*Picea*
145 *abies*).

146 **GPS data logger**

147 The study was performed with 40 commercially available GPS CatLog data loggers (22 g,
148 Catnip Technologies Ltd) that are suitable for tracking mammals weighing no less than 800 g.
149 These units consist of a GPS chipset (SiRF III), a battery pack (380 mAh) and a built-in patch
150 antenna configured to search for satellites from < 38 seconds in warm-start conditions to < 60
151 seconds in cold-start conditions. GPS data loggers are usable between -10 and +50°C. The
152 units can store up to 64 000 fixes and can be programmed using an interactive interface with
153 two different GPS sampling programs, namely, a continuous sampling interval from 1 sec to
154 60 min or a scheduled sampling interval, depending on the date and time. A successful GPS
155 transmission provides the date and time (GMT) of the positional data, the latitude, and the

156 longitude (based on the World Geodetic System 84). Additional information, such as altitude
157 (m), speed (m/h), and distance from the last fix (m), are also recorded. The data stored in GPS
158 data loggers cannot be broadcasted; thus, the unit must be recovered to retrieve the data via
159 USB.

160 **Stationary unit tests**

161 A stationary, experimental arrangement of GPS units was designed to test the effects of
162 antenna positions and fix intervals on the FSR and LE. This test comprised 24 GPS data
163 loggers that were individually placed on the necks of 1.5 L plastic bottles (Figure 1a). The
164 bottles were placed on small crossbars 15 cm above ground and were filled with a saline
165 solution to mimic the ground plane of a medium-sized animal body [22]. The GPS bottles
166 were spaced 1.5 m apart in a two-row by three-column grid network. A grid cell contained
167 four GPS bottles (Figure 1b). This test pattern was placed in a habitat without topographical
168 or vegetation obstructions to ensure favorable satellite views (hereafter referred to as “open
169 habitat”). Each GPS bottle was placed at a known benchmark where geodesic coordinates
170 were available.

171 The effects of two antenna positions ($\pm 90^\circ$ from the horizontal, namely, antenna up
172 versus antenna down) and three fix intervals (5-min interval: program A, 15-min interval:
173 program B and 1-h interval: program C) on the FSR and LE were simultaneously tested by
174 deploying four GPS bottles for each configuration (Figure 1b). The GPS units remained at
175 each benchmark for a minimum of 145 fix attempts to ensure that program A covered at least
176 one full GPS satellite constellation cycle (i.e., a cycle of approximately 12 h). The four GPS
177 bottles with upward antennas and program B (Figure 1b) were also used to test the
178 performance and accuracy consistency of GPS data loggers among the collars over time.
179 These four units recorded positions over 40 full cycles.

180 The influence of various rural habitats on the FSR and LE was tested with 16 GPS bottles.
181 Of the GPS bottles, four were placed in a closed conifer forest, four were placed in a barn,
182 four were placed in a household, and four were outside a barn (1 m away from a wall) (Figure
183 1c). These GPS data loggers were deployed with fixed conditions (upward antenna and 15-
184 min interval: program B) during two complete cycles (i.e., 97 expected fixes). Each GPS
185 bottle was placed at known benchmarks in various habitats where the geodesic coordinates
186 were noted.

187 **Motion tests**

188 Two small dogs (6 kg and 8 kg) carried GPS data loggers that were fixed to their collars;
189 the fix interval of the units was set to 1 min. A research participant walked the dogs on a leash
190 in the village streets and along forest, meadow, and edge paths at a speed that was comparable
191 to a medium-sized terrestrial mammal (i.e., a mean speed of 3 km per hour). Two different
192 routes (Paths 1 and 2) were walked and were repeated twice in similar weather conditions
193 (clear skies and a relative humidity of approximately 50 %) in and around both villages. The
194 reference paths were simultaneously recorded using a GPS Garmin Map 62s (RMS accuracy
195 = ± 5 m) that collected positions at intervals of approximately 1–2 s; it was held 1.5 m above
196 the ground by the participant while remaining at a constant distance from the dog equipped
197 with the GPS data logger. Trajectories from the reference GPS were interpolated each second
198 to calculate the LE as a Euclidian distance between two corresponding locations collected at
199 the same time.

200 **Variables**

201 Variability among the collars, in terms of the accuracy of the position estimates, was
202 assessed by the mean horizontal and vertical errors for each unit deployed during the
203 stationary unit tests.

204 The fix success rate (FSR), defined as the proportion of successful fixes acquired per GPS
205 unit, was obtained by dividing the number of successful fixes by the number of expected
206 fixes. The mean time of the fix acquisition (μ TAF) was calculated by grouping units from
207 each test configuration to understand the GPS performance.

208 The location error (LE) was calculated for each collected positional fix as the Euclidean
209 distance between each of the GPS-measured locations and the corresponding ‘true’ reference
210 positions, which were considered (i) the geodesic coordinates obtained from the Institut
211 National de l’information Géographique et forestière (IGN) or (ii) the fixes from a GPS
212 Garmin Map 62s. The LE was determined as follows:

$$213 \quad LE = \left[\Delta x^2 + \Delta y^2 \right]^{0.5},$$

214 where Δx and Δy are the differences between the GPS-measured location and the x and y
215 reference positions, respectively. The outlier LE values that occurred with all of the GPS
216 devices [22] were identified and discarded from the analysis by retaining data that fell within
217 three standard deviations of the mean LE value. Outlier values were discarded for each collar
218 deployed during the stationary unit tests and for each habitat traversed during the motion tests.

219 The root mean square (RMS) of the LE (LE_{RMS}), which measured the average location
220 error of a GPS device extracted from a population of n positional fixes, was also calculated
221 for each test configuration and habitat during stationary tests and for each trip and habitat
222 during the motion tests. This measure assists in the selection of buffer sizes around the GPS
223 locations when performing habitat-related spatial analyses on free-ranging animals [22].
224 LE_{RMS} was computed as follows:

$$225 \quad LE_{RMS} = \left[\frac{LE_1^2 + LE_2^2 + \dots + LE_n^2}{n} \right]^{0.5}.$$

226 The arithmetic mean (μ LE) and median (m LE) of the location error of n fixes were also
227 calculated for comparisons with previous studies for each test configuration and habitat
228 during the stationary tests and for each trip and habitat during the motion tests. The
229 interquartile range (LE_{IQR}) was computed as an additional measure of the LE dispersion (i.e.,
230 the precision of each configuration) for each test configuration in open habitat.

231 The sky availability (V_d) was also computed as a topographic covariate. V_d measures the
232 quantity of visible sky from a given point and is computed based on a 25-m digital elevation
233 model (DEM) by determining the horizon angle $H(\varphi)$ in 64 discrete azimuth angles φ . V_d is
234 then defined as the ratio between the solid angle subtended by the horizon lines and that of the
235 entire upper hemisphere ($\Omega = 2\pi$, visibility = 1, [41]). The sky availability was thus computed
236 as:

$$\begin{aligned} 237 \quad V_d &= \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} \int_0^{H(\varphi)} \sin \theta d\theta d\varphi \\ 238 \quad &= \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} [1 - \cos H(\varphi)] d\varphi. \end{aligned}$$

239 This measure can be considered a potential co-factor for the quality of the fix by
240 quantifying the probability of the presence of a sufficient number of satellites under an
241 appropriate geometry. V_d ranges from 0 for a totally obscured sky (i.e., the bottom of an
242 incised valley) to 1 for an unobstructed horizontal surface. To exclusively assess the effect of
243 the behavioral, technical, and environmental covariates on GPS performance and accuracy,
244 the units were deployed at locations that exhibited high sky availability (0.87 – 1.00) during
245 the stationary unit tests [42].

246 **Statistical analyses**

247 The consistency of GPS data-logger performances was initially assessed by FSR
248 differences between the collars from the upward antenna and program B test configuration.
249 Significant differences between those receivers relative to the log-transformed LE values from
250 two full cycles (i.e., 97 possible fixes) were then tested using one-way analysis of variance
251 (ANOVA). Finally, the frequency of outliers and the median of the LE values from antenna-
252 up receivers and program B logging over 40 full cycles were tested using linear regressions to
253 determine the consistency of the GPS data loggers over time and to assess the potential effect
254 of battery charges.

255 The tendency of estimated position accuracies to fluctuate among the GPS data loggers,
256 depending on configurations (Figure 2a) and habitats (Figure 2b) during the stationary unit
257 tests, was graphically analyzed. The FSR was computed for each unit involved in the
258 stationary unit tests (Table 1). The LE was calculated for each successful location fix, and
259 LE_{RMS} and the relative share of fixes with $LE < 10$ m within each stationary unit test
260 configuration (Table 1).

261 The effects of the ‘Antenna position’ and ‘Fix interval’ factors on the FSR were initially
262 examined. A model selection approach was then performed to identify the influence of these
263 two covariates on the LE using a Linear Mixed-Effects Model procedure (LMM, *nlme*
264 *package*). The response variable included all the log-transformed LE values of the fixes for
265 the 24 benchmarks and up to 145 fixes per unit. The LMMs were used to assess the global and
266 null models and all combinations of the predictor variables. The models included a random
267 intercept for each unit (‘#Id’) to control for non-independence of the fixes collected by each
268 GPS receiver (see Figure 2, [13,42]). Five possible models (alternative hypotheses plus a
269 constant null model) were thus compiled (Table 2). The Akaike Information Criterion (AIC)
270 was used to rank the models according to their ability to parsimoniously describe the data. For
271 models with an AIC difference of less than two ($\Delta AIC < 2$), the coefficients for the predictors

272 were model-averaged in each model set (*MuMIn package*). Finally, significant differences
273 related to the antenna positions for each fix interval relative to the log-transformed LE_{IQR}
274 values were tested using two-way analysis of variance with permutation tests (*lmPerm*
275 *package*), and post-hoc tests were performed for pairwise comparisons.

276 The probability of a fix attempt succeeding per habitat was modeled using a fixed-effect
277 logistic regression. The fits of the full and reduced models were compared using a deviance
278 test (G^2) as an alternative to an individual parameter-based approach. Odd ratios with 95 %
279 confidence intervals were calculated for significant levels of the categorical predictor
280 variable. Moreover, the influence of habitat types on the log-transformed LE values using
281 nested ANOVA (*lme* procedure) was investigated. ‘Habitat’ was considered a fixed factor,
282 whereas the GPS data loggers used within each habitat type (‘#Id’) were treated as a random
283 factor.

284 The LE_{RMS} values from the motion tests were examined according to tracks and habitats,
285 the FSR and the proportion of fixes of $LE < 10$ m (Tables 3 and 4). A model-selection
286 approach was used to identify predictor variables that were considered to have the greatest
287 effect on the LE values. The data were screened using principal component analysis (PCA,
288 *ade4* package) to avoid correlated predictor variables within the identical model. This test
289 revealed that the date the path was walked (‘Day’) was correlated to the path walked
290 (‘#Itinerary’) and the GPS data logger used (‘#Id’); thus, ‘Day’ was removed from the
291 analyses. The influence of ‘Habitat’ and sky availability (‘ V_d ’) on the log-transformed LE
292 values was assessed using an LMM procedure to model the global and null models and all
293 combinations of the predictor variables with the models, including a random intercept for
294 ‘#Itinerary’ (reflecting the global topographic aspect of the routes). Because the V_d values
295 ranged between 0.84 and 1.00, the predictor variable was centered on zero in all models
296 (‘ C_{V_d} ’). Four possible alternative-hypothesis models and a constant null model were

297 considered (Table 5). The Akaike Information Criterion corrected for small sample sizes
298 (AICc) was used to rank the models according to their ability to parsimoniously describe the
299 data.

300 The coordinates were projected from both the GPS Garmin Map 62s and the GPS CatLog
301 to UTM for analysis. Geographical analyses were performed using ArcGIS 10 (ESRI,
302 Redlands, CA). All statistical analyses and modeling were performed in the statistical
303 software program R [43], and an $\alpha = 0.05$ was used for all tests.

304 **Results**

305 **Stationary unit tests**

306 **GPS consistency**

307 The four units located in the upward antenna and program B test configuration (Figure 1)
308 had an FSR > 1. This result indicates that all expected positional fixes (i.e., 97 possible fixes)
309 and other fixes were obtained in open habitat because of the variation in the logging rate, as
310 illustrated by a μ FAT of 13 min 43 s, compared with the expected 15 min. (Table 1). By re-
311 computing FSR to account for the actual maximum number of fix attempts (i.e., 106 possible
312 fixes) rather than the anticipated number, the FSR values remained high (FSR = $101 \pm 7.3\%$).
313 No significant differences occurred in the LE values between the units when simultaneously
314 deployed ($F_{3,412} = 2.3$, $p = 0.08$), with LE values ranging between < 1.0 and 39.9 m (median =
315 2.9 m). Moreover, the frequency of the outlier values was not correlated with the number of
316 full cycles when the units were deployed ($r^2 = 0.02$, $p = 0.43$). Nevertheless, the median of the
317 LE values increased by 1.1×10^{-4} m each cycle when the units were deployed ($r^2 = 0.63$, $p <$
318 0.001).

319 **Systematic error**

320 The GPS data loggers provided coordinate errors of 3.3 m east and 3.6 m north compared
321 with the 24 NGS benchmarks involved in the static deployment in various configurations
322 (Figure 2a). One of the GPS data loggers produced a mean location north of all other units,
323 but the precision of the position estimates varied among the GPS units. In different habitats,
324 the GPS data loggers provided coordinates that showed similar biases (2.9 m north and 5.1 m
325 east in open habitat, 4.9 m north and 2.5 m east in forest, 5.5 m north and 6.2 m west near
326 buildings, and 9.9 m north and 5.3 m east in 'barn' habitat, Figure 2b). An exception was the
327 'household' habitat with coordinates that showed north-south and east-west deviation,
328 depending on the units. Overall, the biases greatly varied among the GPS units within each
329 habitat.

330 **The effect of antenna positions and fix intervals**

331 The LE_{RMS} values ranged from 5.8 to 19.9 m and increased when the unit's antenna was
332 down and for short fix intervals (Table 1). Filtering obvious blunders from each unit improved
333 the LE_{RMS} values, depending on their configurations, from several meters to 45 meters (Table
334 1); thus, the size of the dispersion buffers significantly decreased. The FSR exceeded 100 %
335 for all tested configurations once the actual maximum number of fix attempts, rather than the
336 anticipated number (i.e., 145 possible fixes), was accounted for in the calculations (Table 1).
337 The relative share of fixes with $LE < 10$ m was higher for each program when the antenna
338 was up (more than 90 %, Table 1) and lower when the antenna was down, particularly for
339 program A (Table 1).

340 The model selection for the LE indicated that one model parsimoniously explained the
341 data. The likelihood ratio test indicated that the model with the random intercept was
342 significantly better ($L = 28.22$, $df = 1$, $p < 0.0001$). The top-ranked model included the
343 predictors 'Antenna position', 'Program', and the interaction between these two factors (Table
344 2); therefore, once a position was acquired, its accuracy depended on the antenna position and

345 the fix interval. Model-averaging the fixed effects within this top-ranked model showed that
346 ‘Antenna position’ had the strongest effect on the LE, with LE values -1.10 ± 0.09 SE lower
347 (on the logarithm-transformed scale) when the GPS unit’s antenna was up ($p < 0.001$),
348 followed by program B (coefficient = -0.41 , SE = 0.09 , $p < 0.001$) and program C
349 (coefficient = -0.37 , SE = 0.09 , $p < 0.01$), where the LE values decreased compared with
350 program A. Regardless of the antenna position, the LE values collected with programs B and
351 C were lower than those collected with program A, but this difference decreased when the
352 GPS receiver’s antenna was up (coefficient = 0.31 , SE = 0.13 , $p < 0.05$ and coefficient = 0.38 ,
353 SE = 0.13 , $p < 0.01$, respectively).

354 The two-factor ANOVA using permutation tests showed a significant effect of ‘Antenna
355 position’ on the LE_{IQR} values ($F_{1,20} = 2.3$, $p < 0.001$) but no significant effect of ‘Program’
356 ($F_{2,20} = 2.3$, $p > 0.05$), with the LE_{IQR} values increasing (i.e., increased dispersion, thus a
357 decreased precision) when GPS unit’s antenna was down.

358 **The effect of habitats**

359 The LE_{RMS} values between habitats ranged from 5.9 to 45.2 m (Table 1). The highest
360 LE_{RMS} was observed for ‘household’, which was characterized by concrete walls and small
361 sky views, against permeable corrugated barn roofs or dense stands of closed coniferous
362 forests (Table 1). Following the outlier removal, the LE_{RMS} values remained relatively high
363 compared with the LE filtering performed for the GPS units deployed in an open habitat,
364 except for units deployed near buildings (Table 1). Moreover, fixes with $LE < 10$ m were
365 scarce for both habitats tested compared with the open habitat condition (Table 1).

366 The FSRs significantly differed according to the ‘Habitat’ ($G^2 = 1183.3$, $df = 4$, $p < 0.001$).
367 The odds of a fix attempt succeeding for units located in ‘barn’ habitat were equivalent to
368 those for units located in the ‘forest’ and ‘open’ habitats (Table 1). However, the odds of
369 obtaining successful locations when the units were in ‘household’ and ‘wall’ habitats were 72

370 (FSR = 19.8 %, OR = 0.014, 95 % IC: 0.009 – 0.023) and 6 times lower (FSR = 75.0 %, OR =
371 0.169, 95 % IC: 0.105 – 0.271), respectively, than those for the units located in the ‘barn’
372 habitat (Table 1). In the ‘household’ habitat, three of the four units successfully logged at least
373 one location (i.e., one collar never collected positions).

374 The likelihood ratio test indicated that the model with the random intercept was
375 considerably better than the other models ($L = 30.88$, $df = 1$, $p < 0.0001$). The LE values for
376 the GPS units located in the ‘open’ and ‘wall’ habitats were -2.07 ± 0.15 SE ($p < 0.0001$) and
377 -0.34 ± 0.15 SE ($p < 0.05$), respectively, compared with the GPS units deployed in the ‘barn’
378 habitat (on the logarithm-transformed scale).

379 **Motion tests**

380 The length of Paths 1 and 2 varied from 5.2 to 9.6 km with durations of 85 to 153 min
381 (Table 3). These routes yielded high FSR values, from 96.8 to 112.4 % with a μ FAT < 1 min.
382 The LE_{RMS} values ranged from 10.5 to 14.7 m. The highest LE_{RMS} value corresponded to the
383 shortest route in terms of time and the number of fixes collected. Outlier values occurred for
384 each route and were exclusively located in the ‘forest’ habitat. Removing these outliers
385 reduced the LE_{RMS} values, mainly for the shortest routes (Table 3). Considering the habitat,
386 the highest LE_{RMS} value was obtained for ‘forest’ (16.8 m, associated with a large range of LE
387 values), followed by ‘edge’, whereas the ‘village’ and ‘open’ habitats had similar LE_{RMS}
388 values (Table 4). An average of 69 ± 5 % fixes recorded had an $LE < 10$ m, and the
389 proportion of fixes with an $LE < 10$ m was highest in the ‘edge’, ‘open’ and ‘village’ habitats
390 compared with the LE obtained in the ‘forest’ habitat (Table 4).

391 The likelihood ratio test for the LE model selection indicated that the model with the
392 random intercept performed better ($L = 8.02$, $df = 1$, $p < 0.01$). The top-ranked model included
393 the predictors ‘Habitat’ and ‘C_Vd’ (Table 5). Model averaging of the fixed effects within the
394 top model showed that ‘C_Vd’ had the strongest effect on the LE (coefficient = 2.81, SE =

395 1.31, $p < 0.05$), followed by 'forest' habitat (coefficient = 0.65, SE = 0.09, $p < 0.001$), on the
396 logarithm-transformed scale. Therefore, the LE values significantly increased with decreasing
397 sky availability and increasing canopy cover.

398 **Discussion**

399 This is the first study to evaluate the performance and accuracy of low-cost and lightweight
400 GPS data loggers in a rural landscape under stationary and motion tests. The consistency tests
401 of the GPS CatLog devices produced comparable results for both the FSR and LE values;
402 thus, the units performed similarly. Moreover, these GPS data loggers were also temporally
403 reliable: an increase in the median LE values by 0.07 m per year suggests a slight decrease in
404 accuracy over time but should not prevent their use. Additionally, there is a trade-off between
405 data collection and battery life that occurs frequently in such devices [44]. Our results suggest
406 that replacing the original CatLog™ battery with a larger Li-ion battery pack should increase
407 the device lifespan without affecting its performance and accuracy (see [21]).

408 The GPS units provided coordinates that deviated by 4 m on average in both the east-west
409 and north-south directions compared with the NGS benchmarks. These variations appeared to
410 be unit-dependent rather than governed by the various configurations and habitats tested. The
411 systematic error range suggested that the bias of the GPS data loggers could be biologically
412 significant given the dimensions of habitat patches in the study area considered, such as
413 hedges, groves, grassy strips and buildings. Thus, the identification of such biases must
414 somehow be accounted for in the raw dataset's corrective process.

415 All but one commercially available GPS unit deployed during the stationary unit tests
416 operated normally. The single unit that failed to fix positions in the household habitat did not
417 undergo a technical failure, i.e., an inspection indicated the unit functioned properly. This
418 result led us to believe that the unit did not receive sufficient satellite signals to compute the
419 fixes. Considering all antenna positions and fix intervals, the average stationary FSR was

420 high. The stationary tests did not identify an antenna oriented at $< 45^\circ$ from the horizontal or
421 different fix intervals as potential sources of variation, in contrast to the results previously
422 reported (Table 6). Thus, throughout this study, the collar movements deployed on the free-
423 ranging animals (i.e., mimicked by the antenna positions) had no effect on the GPS data-
424 logger performance. Moreover, except for the household habitat and, to an extent, the
425 proximity to buildings, the FSR values from the units deployed in the different habitats were
426 comparable to those reported by the Lotek 3300 L GPS collars [24]. However, the values
427 were larger than those reported by stationary studies performed with either built-in
428 lightweight GPS collars, e.g., 90.6 % in a suburban environment [13], 92.1 % in New Zealand
429 farmland habitat [33] and 89 % in a natural habitat [11], or with larger collars (96 % [30]). A
430 variation in the logging rate against the fix interval schedule (i.e., a μ FAT largely inferior to
431 that programmed in the cycle), as observed with the commercially available GPS data loggers
432 deployed during the stationary tests, was also noted by Allan et al. [21].

433 Modeling FSR according to the habitat emphasized that complete or partial sky obstruction
434 influenced the data acquisition because the FSR decreased as the amount of open sky
435 decreased. For example, positioning the GPS data logger in a household can result in an 80 %
436 reduction in the FSR, whereas positioning it near buildings can result in a 25 % reduction
437 because of the poor satellite view. These results confirm those of Adams et al. [13] in which
438 particular suburban habitat types, which are characterized by a variation in vegetation
439 complexity and distance to buildings, influenced the FSR. Although all benchmarks were in
440 locations with a highly visible sky, the GPS units in obstructed environments behaved
441 identically to those deployed in steep terrain [30]. However, in our study, the FSR was not
442 dependent on canopy cover, in contrast to many other studies (review in [22]). This difference
443 occurred maybe because the coniferous forest where the GPS units were deployed was not as
444 closed-in as native forests [42] (Table 6).

445 Filtering the outlier values significantly decreased the LE_{RMS} values between 2 and 45 m,
446 with an overall trend from non-obstructed habitats (open habitat) to partial (proximity to
447 buildings) and obstructed habitats (forest, barn and household areas). Similar results were
448 observed by Recio et al. [42] when GPS collars were located under mature pine and native
449 forests. This result emphasizes that raw datasets must be filtered prior to analysis.
450 Nevertheless, our stationary tests indicated a number of outliers that were similar to
451 previously reported results using built-in wildlife GPS collars. Of 5046 successful locations,
452 we recorded 13 locations (three fixes with downward antennas and 10 fixes in various
453 obstructed habitats) with errors of > 300 m, compared with two outliers with errors > 300 m
454 from 6359 locations with ATS collars [23] and 27 outliers with errors > 300 m from 3441
455 locations with Lotek 3300 L GPS collars [24]. Moreover, the range of the average and/or
456 median LE values for the positional fixes obtained during the stationary tests were
457 comparable to those reported by studies performed in natural environments [29,30,42] and an
458 urban environment ($\mu LE = 30.1$ m) [13] with built-in wildlife GPS collars.

459 Our LE_{RMS} values were larger than those obtained with similar commercially available
460 GPS data loggers ($LE_{RMS} = 4.4$ m) under open sky conditions [44]. The different fix intervals
461 (5-min, 15-min or 1-h) and test durations (at least one full cycle) used during our stationary
462 unit tests and those performed using built-in wildlife GPS collars compared to those achieved
463 by Vazquez-Prokopec et al. [44] helped to explain the inconsistency in the results. The last
464 study used a 2-sec interval for 2-minute tests, which allowed the GPS data loggers to achieve
465 positions under ‘hot-start’ conditions. Contrary to these conditions, which perform fast
466 positional fixes because the GPS device remembers its final calculated position and because
467 the visible satellites attempt to collect new positional data, the fix intervals used in this study
468 only achieved fixes under ‘warm-start’ (5-min and 15-min) or ‘cold-start’ (1-h) conditions.
469 For these conditions, the GPS device might remember its last calculated position but not

470 which satellites were visible because of a change in the satellite constellation (i.e., warm-
471 start). Alternatively, the device might dump all the information because of an extended fix
472 interval (i.e., cold-start). However, the change in the satellite constellation [29] and start
473 conditions [45] had considerable influence on the GPS devices' performance and accuracy.

474 Modeling the LE according to the antenna position and fix interval indicated that the GPS
475 units deployed with programs B and C were more accurate than those deployed with program
476 A, but the accuracy tended to be similar when the antenna was up. This result was also
477 supported by the larger LE_{IQR} values and a smaller proportion of fixes with $LE < 10$ m when
478 the antenna was down; thus, the chances of producing outlier values were greater, probably
479 due to a multipath effect as the GPS signal reflected on the ground. These results were
480 consistent with those from studies performed with built-in wildlife GPS collars that tested
481 collar orientation [23,29] (Table 6). However, contrary to previous studies [29,30], we
482 identified that the fix interval also governed the measurement error, particularly when
483 associated with collar orientation -90° from the horizontal. This result could be explained by
484 the different intervals used to perform the stationary tests. In fact, the LE tended to be similar
485 for the 15-min and 1-h intervals and increased with the 5-min interval; however, this last fix
486 interval has not been tested in previous studies. Moreover, these results stressed that the
487 position of the GPS antenna had an important effect on the GPS accuracy in terms of reducing
488 the optimal antenna orientation because of collared-animal-specific behaviors (i.e., scratching
489 the GPS collar, climbing trees, lying on side or resting). Additionally, as observed in previous
490 studies performed in natural environments [46,47], the LE depended on the habitat because
491 the fixes performed in open habitats and near buildings were more accurate than those
492 obtained inside buildings and under a closed coniferous cover (Table 6). Our results also
493 confirmed that because there were no high-rise buildings in the study area, this factor was not
494 an important predictor variable [13,14]. However, buildings and closed canopy cover might

495 significantly affect satellite signals and a GPS data-loggers' accuracy. Thus, researchers
496 aiming to formulate a hypothesis on habitat use and trajectories of medium-sized mammals
497 using patchy environments must account for this trade-off between accuracy and fix interval
498 during the experimental design. Researchers must also consider technological limitations due
499 to particular behaviors and movements in buildings and apply corrections to the LE as needed
500 [22].

501 The results from the motion tests and free-ranging animal return studies typically indicate a
502 reduction in GPS collar performance compared with stationary unit tests [29,30,32,47]. On
503 average, motion LE_{RMS} and FSR values were better than those from studies performed with a
504 sled-like device that simulates domestic cat motion under various habitats [42] or with devices
505 attached to cars moving in open and forested areas [29] (Table 6). However, our FSR and
506 fixes with $LE < 10$ m were similar to those reported in free-ranging animal returns [21] with a
507 similar GPS data logger (I-gotU GT-120, Table 6). Likewise, our LE_{RMS} and average LE
508 values were comparable to those from motion tests performed for human epidemiology
509 purposes [44,48] with the Igot-U GT-100 GPS data logger (Table 6). Similarly to stationary
510 unit tests, the LE increase was linked to a decrease in the sky availability and traversing of
511 forest habitat. However, although we mimicked a real data-collection situation by testing the
512 performance of mobile GPS data loggers carried by leashed dogs whose movements appeared
513 to reduce the LE compared with stationary tests in forest habitat ($LE_{RMS} = 40.9$ m during the
514 stationary tests, $LE_{RMS} = 16.8$ m during the motion tests), the results should be interpreted
515 cautiously. Accurate motion tests were difficult to conduct because of the reduced accuracy in
516 the reference position, not considering the collar orientation (i.e., low FSR associated with
517 animal activity [49]) and the use of various fix intervals. However, during all motion tests, we
518 ensured that the reference tracks passed over the designed routes across various habitats,
519 although inherent error was associated with the reference GPS. Additionally, the shortest fix

520 interval was used to ensure a ‘hot-start’ of the reference GPS, the reference points were
521 interpolated in time, and both units were synchronized. However, previous studies concluded
522 a more realistic performance of GPS collars based on the results derived from motion tests
523 because of the frequent changes in GPS positions and directions or multipath crossings
524 [42,47].

525 **Conclusions and management implications**

526 By evaluating the performance and accuracy of the GPS CatLog data logger near the
527 ground and by incorporating the effects of antenna positions, fix intervals, habitats and
528 movements, we adopted a conservative approach to determine the measurement error and fix
529 rate reduction for medium-sized terrestrial mammals. Our results emphasized that the
530 proximity of the GPS devices to the ground and antenna movements due to medium-sized
531 species behaviors had no influence on the device performance; thus, GPS data loggers are
532 highly efficient for tracking a wide range of species. Additionally, by developing error
533 estimates for habitats present in a heterogeneous environment, our results are generally
534 applicability for other research that is conducted in both natural and anthropogenic flat
535 landscapes. Our study demonstrated the suitability of lightweight and low-cost GPS data
536 loggers for tracking medium-sized terrestrial mammals, even in heterogeneous and patchy
537 environments because the use of these loggers in these locations is often at least as accurate as
538 habitat mapping products (50–70 % of the LE values are < 10 m; see also [21]) and as
539 accurate as large and lightweight built-in wildlife GPS units tested in both natural and
540 anthropogenic landscapes. Moreover, the impressive reduction in the FSR values in buildings
541 and, to a lesser extent, near buildings, can provide useful information for addressing urban
542 adapters’ inquiries, particularly regarding recursions and the importance of building use.

543 Despite the chipset improvement in GPS devices, location-related errors persisted.
544 Relatively large LE values ($LE_{RMS} > 40$ m) were associated with the GPS data loggers within

545 building and forested areas. The locations associated with this range in LE values involved
546 data corrections for the fine-scale study of animal movements relative to landscape-like
547 habitat use or resource selection analyses. Studies of home range sizes and shapes may require
548 less accuracy. To accommodate research outcomes with inherent GPS errors, buffers
549 reflecting habitat-specific LE_{RMS} around each positional fix can be used parsimoniously as
550 they may include multiple habitats and overlap (i.e., highly heterogeneous environments and
551 inappropriate fix intervals according to animal behavior). Moreover, projects that investigate
552 animal movement patterns must consider the trade-off between accuracy and fix intervals. A
553 15-min fix interval rate can be as informative as a 5-min rate for foraging behavior enquiries
554 while having greater accuracy with an antenna oriented -90° from the horizontal; auto-
555 correlated location fixes are the only indispensable prerequisite for such a data analysis. In
556 addition, LE screening that relies on species-specific movement characteristics can be
557 performed if it does not considerably reduce the dataset. For example, filtering points with
558 unrealistic speeds, turning angles and/or directional bias [19,50] can be performed.
559 Additionally, GPS tags can be associated with tri-axial accelerometer data loggers to identify
560 location errors that could be directly associated with animal movement. Such filtering can be
561 performed prior to Brownian bridge techniques that incorporate location error directly into the
562 analysis. To ensure high-quality positional data, stationary and motion tests should be
563 systematically performed to identify the main sources of positional error and data loss.
564 Moreover, the focal species behaviors and technological limitations must be carefully
565 considered by researchers during the experimental design because when a positional fix is
566 acquired, its accuracy depends on species-specific behavior given a fix interval and the habitat
567 used, regardless of the efficiency of the GPS data loggers.

568 **Acknowledgements**

569 We thank the building owners for their authorization to test the GPS data loggers, Gilles
570 Lepape for statistical advice, and Thomas Quintaine and Julie Simon for their assistance with
571 the statistical modeling. Special thanks to Philippe Ziegelmeier, Steve Giglio and the dog
572 owners for providing support during the motion tests.

573 **References**

- 574 1. Cagnacci F, Boitani L, Powell RA, Boyce MS (2010) Animal ecology meets GPS-based
575 radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical*
576 *Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 2157-2162.
- 577 2. Urbano F, Cagnacci F, Calenge C, Dettki H, Cameron A, et al. (2010) Wildlife tracking
578 data management: a new vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society B:*
579 *Biological Sciences* 365: 2177-2185.
- 580 3. Coelho CM, de Melo LFB, Sábato MAL, Rizel DN, Young RJ (2007) A note on the use of
581 GPS collars to monitor wild maned wolves *Chrysocyon brachyurus* (Illiger 1815)
582 (Mammalia, Canidae). *Applied Animal Behaviour Science* 105: 259-264.
- 583 4. Frair JL, Nielsen SE, Merrill EH, Lele SR, Boyce MS, et al. (2004) Removing GPS collar
584 bias in habitat selection studies. *Journal of Applied Ecology* 41: 201-212.
- 585 5. Soutullo A, Cadahia L, Urios V, Ferrer M, Negro JJ (2007) Accuracy of Lightweight
586 Satellite Telemetry: A Case Study in the Iberian Peninsula. *The Journal of Wildlife*
587 *Management* 71: 1010-1015.
- 588 6. Douglas-Hamilton I, Krink T, Vollrath F (2005) Movements and corridors of African
589 elephants in relation to protected areas. *Naturwissenschaften* 92: 158-163.
- 590 7. Gurarie E, Andrews RD, Laidre KL (2009) A novel method for identifying behavioural
591 changes in animal movement data. *Ecology Letters* 12: 395-408.
- 592 8. Williams DM, Dechen Quinn A, Porter WF (2012) Impact of Habitat-Specific GPS
593 Positional Error on Detection of Movement Scales by First-Passage Time Analysis.
594 *PLoS ONE* 7: e48439.
- 595 9. Brendel C, Helder R, Chevallier D, Zaytoon J, Georges J-Y, et al. (2012) Testing a global
596 positioning system on free ranging badgers *Meles meles*. *Mammal Notes*, The
597 Mammal Society, Southampton: 1-5.
- 598 10. Ferreira JP, Leitão I, Santos-Reis M, Revilla E (2011) Human-Related Factors Regulate
599 the Spatial Ecology of Domestic Cats in Sensitive Areas for Conservation. *PLoS ONE*
600 6: e25970.
- 601 11. Recio MR, Mathieu R, Maloney R, Seddon PJ (2010) First results of feral cats (*Felis*
602 *catus*) monitored with GPS collars in New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*
603 34: 114-117.
- 604 12. van Heezik Y, Smyth A, Adams A, Gordon J (2010) Do domestic cats impose an
605 unsustainable harvest on urban bird populations? *Biological Conservation* 143: 121-
606 130.
- 607 13. Adams AL, Dickinson KJM, Robertson BC, van Heezik Y (2013) An Evaluation of the
608 Accuracy and Performance of Lightweight GPS Collars in a Suburban Environment.
609 *PLoS ONE* 8: e68496.
- 610 14. Rose E, Nagel P, Haag-Wackernagel D (2006) Spatio-temporal use of the urban habitat by
611 feral pigeons (*Columba livia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 242-254.
- 612 15. Cooke SJ, Hinch SG, Wikelski M, Andrews RD, Kuchel LJ, et al. (2004) Biotelemetry: a
613 mechanistic approach to ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 334-343.
- 614 16. Hebblewhite M, Haydon DT (2010) Distinguishing technology from biology: a critical
615 review of the use of GPS telemetry data in ecology. *Philosophical Transactions of the*
616 *Royal Society B: Biological Sciences* 365: 2303-2312.
- 617 17. Rodgers AR (2001) Recent telemetry technology. In: Millsaugh JJ, Marzluff JM, editors.
618 *Radio tracking and animal population*. San Diego, CA: Academic Press. pp. 79-121.
- 619 18. Hulbert IAR, French J (2001) The accuracy of GPS for wildlife telemetry and habitat
620 mapping. *Journal of Applied Ecology* 38: 869-878.

- 621 19. Reid N, Harrison AT (2010) Post-release GPS tracking of hand-reared Irish hare *Lepus*
622 *timidus hibernicus* leverets, Slemish, Co. Antrim, Northern Ireland. *Conservation*
623 *Evidence* 7: 32-38.
- 624 20. Dean B, Freeman R, Kirk H, Leonard K, Phillips RA, et al. (2012) Behavioural mapping
625 of a pelagic seabird: combining multiple sensors and a hidden Markov model reveals
626 the distribution of at-sea behaviour. *Journal of the Royal Society Interface*.
- 627 21. Allan BM, Arnould JPY, Martin JK, Ritchie EG (2013) A cost-effective and informative
628 method of GPS tracking wildlife. *Wildlife Research* 40: 345-348.
- 629 22. Frair JL, Fieberg J, Hebblewhite M, Cagnacci F, DeCesare NJ, et al. (2010) Resolving
630 issues of imprecise and habitat-biased locations in ecological analyses using GPS
631 telemetry data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*
632 365: 2187-2200.
- 633 23. D'Eon RG, Delporte D (2005) Effects of radio-collar position and orientation on GPS
634 radio-collar performance, and the implications of PDOP in data screening. *Journal of*
635 *Applied Ecology* 42: 383-388.
- 636 24. Lewis JS, Rachlow JL, Garton EO, Vierling LA (2007) Effects of habitat on GPS collar
637 performance: using data screening to reduce location error. *Journal of Applied*
638 *Ecology* 44: 663-671.
- 639 25. Webb SL, Dzialak MR, Mudd JP, Winstead JB (2013) Developing spatially-explicit
640 weighting factors to account for bias associated with missed GPS fixes in resource
641 selection studies. *Wildlife Biology* 19: 257-273.
- 642 26. DeCesare NJ, Squires JR, Kolbe JA (2005) Effect of forest canopy on GPS-based
643 movement data. *Wildlife Society Bulletin* 33: 935-941.
- 644 27. Wells AG, Wallin DO, Rice CG, Chang W-Y (2011) GPS Bias Correction and Habitat
645 Selection by Mountain Goats. *Remote Sensing* 3: 435-459.
- 646 28. Belant JL (2009) Effects of Antenna Orientation and Vegetation on Global Positioning
647 System Telemetry Collar Performance. *Northeastern Naturalist* 16: 577-584.
- 648 29. Jiang Z, Sugita M, Kitahara M, Takatsuki S, Goto T, et al. (2008) Effects of habitat
649 feature, antenna position, movement, and fix interval on GPS radio collar performance
650 in Mount Fuji, central Japan. *Ecological Research* 23: 581-588.
- 651 30. Cain III JW, Krausman PR, Jansen BD, Morgart JR (2005) Influence of topography and
652 GPS fix interval on GPS collar performance. *Wildlife Society Bulletin* 33: 926-934.
- 653 31. Hebblewhite M, Percy M, Merrill EH (2007) Are All Global Positioning System Collars
654 Created Equal? Correcting Habitat-Induced Bias Using Three Brands in the Central
655 Canadian Rockies. *The Journal of Wildlife Management* 71: 2026-2033.
- 656 32. Sager-Fradkin KA, Jenkins KJ, Hoffman RA, Happe PJ, Beecham JJ, et al. (2007) Fix
657 Success and Accuracy of Global Positioning System Collars in Old-Growth
658 Temperate Coniferous Forests. *Journal of Wildlife Management* 71: 1298-1308.
- 659 33. Dennis TE, Chen WC, Shah SF, Walker MM, Laube P, et al. (2010) Performance
660 Characteristics of Small Global-Positioning-System Tracking Collars. *Wildlife*
661 *Biology in Practice* 6: 14-31.
- 662 34. Mattisson J, Andrén H, Persson J, Segerström P (2010) Effects of Species Behavior on
663 Global Positioning System Collar Fix Rates. *The Journal of Wildlife Management* 74:
664 557-563.
- 665 35. Buerkert A, Schlecht E (2009) Performance of three GPS collars to monitor goats' grazing
666 itineraries on mountain pastures. *Computers and Electronics in Agriculture* 65: 85-92.
- 667 36. Gompper ME (2002) Top Carnivores in the Suburbs? Ecological and Conservation Issues
668 Raised by Colonization of North-eastern North America by Coyotes: The expansion of
669 the coyote's geographical range may broadly influence community structure, and

- 670 rising coyote densities in the suburbs may alter how the general public views wildlife.
671 Bioscience 52: 185-190.
- 672 37. Gloor S, Bontadina F, Heggin D, Deplazes P, Breitenmöser U (2001) The rise of urban
673 fox populations in Switzerland. Mammalian Biology 66: 155-164.
- 674 38. Prange S, Gerht SD, Wiggers EP (2004) Demographic factors contributing to high
675 raccoon densities in urban landscapes. Journal of Wildlife Management 67: 324-333.
- 676 39. Hoffmann IE, Milesi E, Pieta K, Dittami JP (2003) Anthropogenic effects on the
677 population ecology of European ground squirrels (*Spermophilus citellus*) at the
678 periphery of their geographic range. Mammalian Biology 68: 205-213.
- 679 40. Hubert P, Julliard R, Biagianti S, Poulle ML (2011) Ecological factors driving the higher
680 hedgehog (*Erinaceus europeus*) density in an urban area compared to the adjacent
681 rural area. Landscape and Urban Planning 103: 34-43.
- 682 41. Sirgucy P, Mathieu R, Arnaud Y (2009) Subpixel monitoring of the seasonal snow cover
683 with MODIS at 250 m spatial resolution in the Southern Alps of New Zealand:
684 Methodology and accuracy assessment. Remote Sensing of Environment 113: 160-
685 181.
- 686 42. Recio MR, Mathieu R, Denys P, Sirgucy P, Seddon PJ (2011) Lightweight GPS-Tags,
687 One Giant Leap for Wildlife Tracking? An Assessment Approach. PLoS ONE 6:
688 e28225.
- 689 43. RDevelopmentCoreTeam (2013) R: A language and environment for statistical
690 computing. In: Computing RfFs, editor. Vienna, Austria: R Development Core Team
- 691 44. Vazquez-Prokopec G, Stoddard S, Paz-Soldan V, Morrison A, Elder J, et al. (2009)
692 Usefulness of commercially available GPS data-loggers for tracking human movement
693 and exposure to dengue virus. International Journal of Health Geographics 8: 68.
- 694 45. Tomkiewicz SM, Fuller MR, Kie JG, Bates KK (2010) Global positioning system and
695 associated technologies in animal behaviour and ecological research. Philosophical
696 Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 365: 2163-2176.
- 697 46. Hansen MC, Riggs RA (2008) Accuracy, Precision, and Observation Rates of Global
698 Positioning System Telemetry Collars. The Journal of Wildlife Management 72: 518-
699 526.
- 700 47. Cargnelutti B, Coulon A, Hewison AJM, Goulard M, Angibault J-M, et al. (2007) Testing
701 Global Positioning System Performance for Wildlife Monitoring Using Mobile
702 Collars and Known Reference Points. The Journal of Wildlife Management 71: 1380-
703 1387.
- 704 48. Stothard JR, Sousa-Figueiredo JC, Betson M, Seto EYW, Kabatereine NB (2011)
705 Investigating the spatial micro-epidemiology of diseases within a point-prevalence
706 sample: a field applicable method for rapid mapping of households using low-cost
707 GPS-dataloggers. Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and
708 Hygiene 105: 500-506.
- 709 49. D'Eon RG (2003) Effects of stationary GPS fix-rate bias on habitat selection analyses.
710 Journal of Wildlife Management 67: 858-863.
- 711 50. Børneraas K, Van Moorter B, Rolandsen CM, Herfindal I (2010) Screening Global
712 Positioning System Location Data for Errors Using Animal Movement Characteristics.
713 The Journal of Wildlife Management 74: 1361-1366.

714 **Figure Legends**

715 **Figure 1. Stationary unit tests.** The stationary, experimental arrangement conducted with 40
716 GPS CatLog data loggers (●) (a) arranged on a 1.5-m grid to test (b) the effects of two collar
717 orientations (-90° from the horizontal: antenna down, $+90^\circ$ from horizontal: antenna up)
718 and three fix intervals (5-min: program A, 15-min: program B and 1-h: program C) in an open
719 habitat and (c) the influence of various habitats.

720 **Figure 2. Systematic error.** The relationship of the mean location estimates from 39 GPS
721 CatLog data loggers relative to the National Geodetic Survey coordinates obtained (a) by
722 averaging 700 – 2300 fixes per unit under different antenna positions (up or down) and fix
723 intervals (program ‘A’, program ‘B’ or program ‘C’) in an open habitat and (b) by averaging
724 250 – 2300 fixes per unit under different habitats with fixed conditions.

725 **Tables**

726 **Table 1. The fix success rate (FSR \pm SD), the mean time of the fix acquisition (μ FAT),**
 727 **the root mean square of the location errors (LE_{RMS}), the mean number of outliers per**
 728 **unit, the mean (μ LE) and median (m LE) location errors and the proportion of fixes with**
 729 **$LE < 10$ m for positional fixes collected from low-cost, lightweight GPS data loggers**
 730 **during stationary unit tests for different antenna positions and fix intervals and across**
 731 **four rural habitat types (n = 40).**

Habitats	Fix intervals	Antenna positions	FSR (%)	μ FAT	LE_{RMS} (m)	μ LE (m)
open sky	Program A (5 min.)	up	100.2 \pm 1.7	4 min. 39 sec.	12.7	4.1 \pm 4.1
		down	100.3 \pm 5.0	5 min. 02 sec.	65.4	13.9 \pm 14.2
	Program B (15 min.)	up	100.8 \pm 7.6	13 min. 43 sec.	12.4	4.0 \pm 4.4
		down	100.6 \pm 8.7	12 min. 56 sec.	21.0	8.7 \pm 8.8
	Program C (1 h.)	up	101.2 \pm 9.6	57 min. 04 sec.	10.3	4.3 \pm 4.4
		down	101.3 \pm 11.9	54 min. 47 sec.	20.0	8.7 \pm 8.2
household	Program B	up	19.8 \pm 16.6	38 min. 14 sec.	47.6	31.7 \pm 32.3
barn	Program B	up	97.6 \pm 11.4	14 min. 09 sec.	65.0	31.1 \pm 30.7
proximity to building	Program B	up	75 \pm 27.3	20 min. 38 sec.	31.3	20.4 \pm 15.4
closed conifer forest	Program B	up	107.3 \pm 2.5	12 min. 51 sec.	68.9	26.8 \pm 31.0
Total			90.4 \pm 26	-	35.5	15.4 \pm 10.1

732

m LE (m)	LE < 10 m (%)	Outliers 733	
		Mean number	LE_{RMS} (m)
3.2	92.1 \pm 5.1	3.3 \pm 0.5	5.8
9.6	50.3 \pm 10.5	4.3 \pm 1.0	19.9
2.7	90.4 \pm 2.8	3.3 \pm 1.0	5.9
6.2	72.4 \pm 5.5	3.0 \pm 1.4	12.3
3.0	91.9 \pm 4.4	2.0 \pm 0.8	6.1
6.3	71.4 \pm 6.2	3.0 \pm 0.8	11.9
18.3	13.8 \pm 9.9	0.3 \pm 0.6	45.2
21.0	13.3 \pm 3.8	2.3 \pm 0.5	43.7
16.9	24.2 \pm 10.7	1.8 \pm 0.5	25.6
17.4	26.3 \pm 6.5	2.5 \pm 0.6	40.9
10.5	54.6 \pm 31.3	2.6 \pm 1.0	21.7

734 During the stationary assessments that tested antenna positions and fix intervals, all measures
 735 were calculated for one complete cycle for program A, three cycles for program B and 12
 736 cycles for program C to attempt 145 fixes. During the stationary tests that evaluated the
 737 influence of the rural habitat types, all measures were calculated for two cycles to attempt a
 738 minimum of 97 fixes. To cope with the variation in the logging rates, the FSR accounts for the
 739 actual maximum number of fix attempts rather than the anticipated value for each test
 740 configuration. The FSR values in the various habitats were calculated based on the antenna up

741 and program B logging rate. The final two columns indicate the mean number of outliers \pm
742 SD and LE_{RMS} calculated after the removal of outliers.

743 **Table 2. Models explaining the location error (LE) of low-cost, lightweight GPS data**
744 **loggers tested in stationary conditions (n = 24) with different antenna positions and fix**
745 **intervals.**

Rank	Model description	K	LL	AIC	Δ AIC	ω_i
1	Antenna position + Program + Antenna position: Program	8	- 4477.8	8971.6	0.00	0.954
2	Antenna position + Program	6	- 4482.9	8977.8	6.12	0.045
3	Antenna position	4	- 4488.4	8984.8	13.13	0.001

746 The candidate models representing the alternative hypotheses of Linear Mixed Models
747 (LMMs) with a GPS unit as the random effect and log(LE) as the response variable for each
748 fix. The models were ranked using the Akaike Information Criterion with the number of
749 parameters (K), values of the log-likelihood (LL), values of the AIC, the difference between
750 the models (Δ AIC) and the AIC weight (ω_i).

751 **Table 3. The fix success rate (FSR), proportion of fixes with LE < 10 m, root mean**
 752 **square of location errors (LE_{RMS}), number of outliers per trip, and the mean (μ LE \pm SD)**
 753 **and median (mLE) location errors for positional fixes collected from low-cost,**
 754 **lightweight GPS data loggers during the motion tests across rural habitat types.**

Trip	N	Distance (m)	Time (min)	FSR (%)	LE < 10 m (%)	LE _{RMS} (m)
1	172	9 662	153	112.4	72	13.3
2	91	5 224	85	107.1	66	24.9
3	92	5 224	95	96.8	74	22.4
4	128	9 638	124	103.2	63	13.2
Total	483	29 748	457	104.9 \pm 6.6	69 \pm 5	18.5 \pm 6.1

755

μ LE (m)	mLE	Outliers	
		N	LE _{RMS} (m)
8.7 \pm 6.0	7.4	2	10.5
10.1 \pm 10.8	7.5	3	14.7
8.1 \pm 7.1	6.4	4	10.8
9.4 \pm 5.9	8.3	2	11.1
		2.8 \pm 1.0	11.8 \pm 2.0

756 The final two columns indicate the number of outliers per trip and LE_{RMS} values calculated
 757 after the removal of outliers.

758 **Table 4. The mean (μ LE \pm SD) and median (mLE) location errors, range of location**
759 **errors, root mean square of location errors (LE_{RMS}) and proportion of fixes with LE <**
760 **10 m collected from low-cost, lightweight GPS data loggers during motion tests across**
761 **rural habitat types.**

Habitats	N	μ LE (m)	mLE (m)	Range	LE < 10 m (%)	LE_{RMS} (m)
edge	77	7.7 \pm 5.2	6.4	[0.2 - 24.8]	76.6	9.2
forest	165	13.3 \pm 10.2	10.8	[0.5 - 114.4]	44.2	16.8
open	98	6.8 \pm 3.6	6.6	[0.6 - 17.6]	79.6	7.6
village	143	6.8 \pm 3.9	6.5	[0.3 - 18.7]	86.0	7.8

762 **Table 5. The models explaining the location error (LE) of low-cost, lightweight GPS data**
763 **loggers obtained during the motion tests.**

Rank	Model description	K	LL	AICc	ΔAICc	ω_i
1	Sky availability + Habitat	7	- 429.1	872.5	0.00	0.92
2	Habitat	6	- 432.6	877.3	4.89	0.08

764 The candidate models representing the alternative hypotheses of Linear Mixed Models
765 (LMMs) with paths into villages as the random effect and log(LE) as the response variable for
766 each fix. The models were ranked using the Akaike Information Criterion for small sample
767 sizes with the number of parameters (K), values of the log-likelihood (LL), values of the
768 AICc, the difference between the models (Δ AICc) and the AIC weight (ω_i).

769 **Table 6. Summary of GPS FSR and LE values reported by the stationary tests during**
 770 **this study and with built-in wildlife GPS collars under various test conditions. The**
 771 **reported values are the range of mean values reported across the studies indicated.**

Tests	Variables	Effect on	
		FSR (%) ^a	LE (m) ^b
Stationary tests	Collar orientation		
	135-180° from vertical	<i>No effect</i>	5 – 10
		$\bar{x} = 92.6, 12 - 24$	17
		$\bar{x} = 74, 44 - 99$	-
		-	17
	Fix interval		
	5-min		13.9
	15-min	<i>No effect</i>	8.7
	1-h		
	30-min to 6+h	$\bar{x} = 96, 1 - 8$	No effect
	10-min and 1-h	-	No effect
	Habitat		
	Open sky	<i>No effect</i>	4
	Proximity to building	$\bar{x} = 82, 20$	20
	Household	$\bar{x} = 21.7, 80$	32
Barn		31	
Closed conifer forest	<i>No effect</i>	27	
	2		
Native forest	49 – 63		
Canopy cover > 70 %	2 -37	19 - 30	
Motion tests	Motion technique		
	Leashed dogs	$\bar{x} = 104.9$	11.8 ^(†) , 69 ^(‡)
	Sled-like device	$\bar{x} = 90$	14.1 – 50.2 ^(†)
	Attached devices (car)	$\bar{x} = 86.5$ (forest)	-
	Animal returns	$\bar{x} = 100.3 \pm 23.6$	70 ^(§)
	Humans (open habitat)	-	10.3 ^(†)
	Humans (village)	-	< 7

772

References

This study

D'Eon & Delporte (2005) [25]

Belant (2009) [28]

Jiang et al. (2008) [29]

This study

Cain et al. (2005) [30]

Jiang et al. (2008) [29]

This study

Recio et al. (2011) [42]

Recio et al. (2011) [42]

Frair et al. (2010) [22], Sager-Fradkin et al. (2007) [32], Jiang et al. (2008) [29]

This study

Recio et al. (2011) [42]
Jiang et al. (2008) [29]
Allan et al. (2013) [21]
Vazquez-Prokopec et al. (2009) [44]
Stothard et al. (2011) [48]

773 ^a Mean FSR values are reported and possibly followed by a reduction rate.
774 ^b LE values are reported for the stationary tests, whereas LE_{RMS} (†) and the proportion of fixes
775 with $LE < 10$ m (‡) are also reported for the motion tests.

776

Figure 1
[Click here to download high resolution image](#)

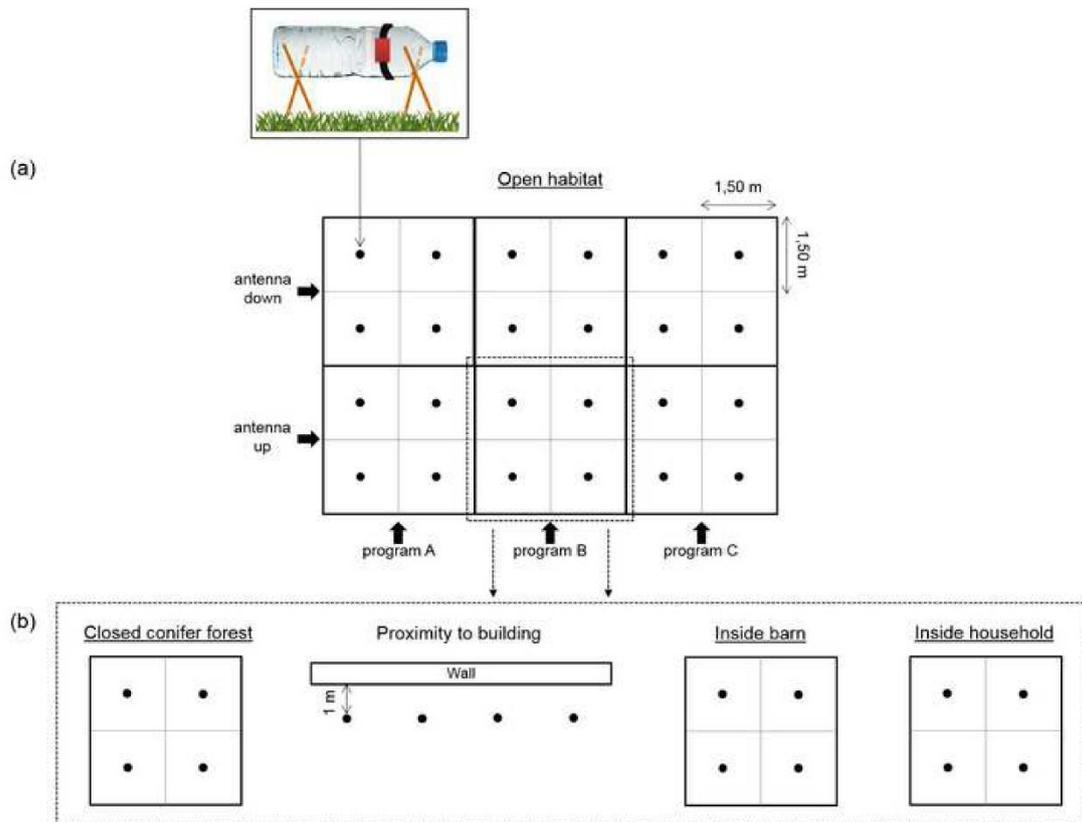
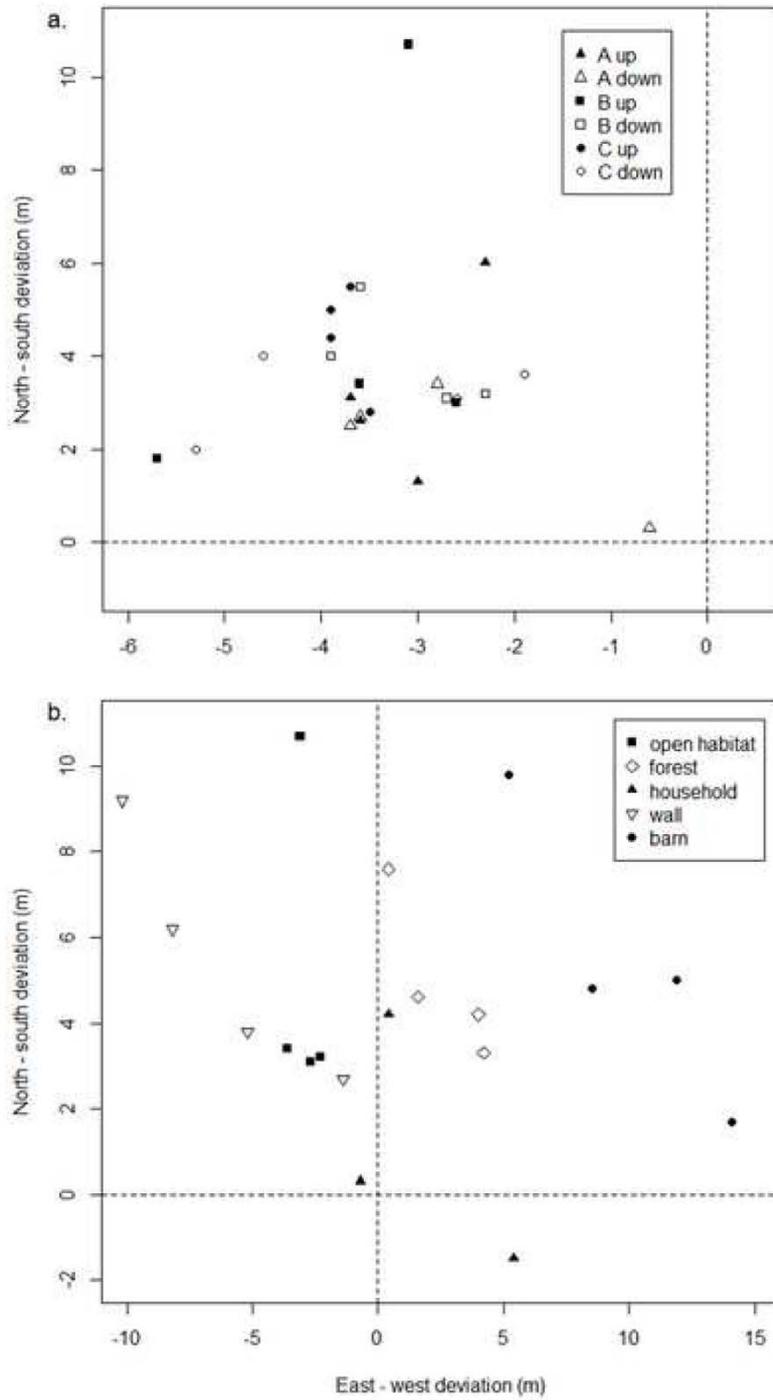


Figure 2
[Click here to download high resolution image](#)



Annexe 4

Ethogramme détaillé utilisé lors des observations directes afin de classer les comportements observés et détail des séquences comportementales utilisées pour réaliser l'éthogramme accélérométrique.

Ethogramme basé sur les travaux de Bradshaw *et al.* (1995) et des observations directes.

Catégories comportementales	Items	Items sous-catégories	Définition
Déplacement	déplacement	marche	
		marcheTrot	
		trot	
		trotGalop	
		galop	
		saut horizontal	
		saut vertical	
		grimpe haut	
		grimpe bas	
Etat statique	exploration non-dirigée (END)	debout	inspection de l'environnement / alentours sans "but précis" / possible remarque "flaire"
		assis	
		couché	
	statique	immobile	assis ou couché, +/- immobile, ne dors pas donc yeux +/- clos avec mouvements des oreilles = extended look-out / affût
		repos en sphinx	dors, tête dans le prolongement du corps, pattes avant repliées sous lui-même
		repos en rond	dors
		repos sur le côté	dors
Séquence de chasse	marche	prospective	cyclique, plus lente que déplacement, tête plus basse, nombreux changement de direction = exploratoire
		d'approche lente	acyclique, très lente avec beaucoup de temps de +/- pause, pose 1 patte par 1 patte de façon précautionneuse, dirigée vers la proie
		d'approche rapide	+/- course sur quelques pas vers la proie, mouvements très rapides de l'arrière train = stalking walk / run
	vigilance dirigée	verticale	mouvement très rapide de la tête, avec une forte énergie dirigée vers 1 stimulus = prise en compte du mouvement, souvent précédé de END ou immobile
		horizontale	mouvement très rapide de la tête, avec une forte énergie dirigée vers 1 stimulus = prise en compte du mouvement, souvent précédé de END ou immobile
	préparation au bond		mise en tension du corps, mouvements rapides & saccadés de la queue, mouvements haut-bas de l'arrière train
	bond	vertical	caractéristique du mulotage, associe le bond + arrivée sur la proie avec pattes avant (assomme) + morsure (étouffe)
		horizontal	associe le bond + arrivée sur la proie avec pattes avant (assomme) + morsure (étouffe)
	flaire le sol		observable quand tentative de capture infructueuse ou en fin de consommation d'un item alimentaire, de courte durée par rapport à la consommation
	coup de patte		coups d'une patte avant, répétés/cycliques envers une proie au sol = tapping
	lance proie		jeu avec la proie
	consomme	rongeur	déchiquète, mouvements de tête gche/droite pour utiliser les molaires, tire sur les entrailles
		oiseau	déchiquète, mouvements de tête gche/droite pour utiliser les molaires, tire sur les entrailles
		mastication	tête immobile, cyclique, utilisation molaires
tire / secoue		mouvements de tête très rapides	

Ethogramme (suite et fin).

Catégories comportementales	Items	Items sous-catégories	Définition
Alimentation	boit	eau / lait	
	consomme	viande	pouvant être sans doute associé par la suite à la mastication
		poisson	pouvant être sans doute associé par la suite à la mastication
		poussin	
		croquettes	tête horizontale
		pâtée	tête horizontale, lape +/- l'aliment
		lèche aliment	
Maintien	se toilette	avec langue	l'individu peut être dans diverses positions selon zone toilettage
		avec pattes avant	principalement la tête
	s'épouille		mordillement
	se gratte	cou	
		corps	
	ébrouement		
	fais ses griffes	horizontal	
		vertical	
	urine		
	gratte le sol		
	défèque		
	marquage	spray	mouvement de "vague" du corps entier
		frotte sa tête contre	
se roule			
Interaction avec l'homme	joue avec l'Homme		coups d'une patte avant, répétés/cycliques envers un stimulus à sa hauteur
	se fait caresser	tête	
		flancs	
		dos	
Interaction	ronronne		
	miaule		
	éternue		
	comportement défense	crachat	
		feulement	
		post-crachat	
grogne			
Autre	autre1	début déplacement	changement de posture si celui-ci rempli toute la 0.5 sec ≠ si changement posture & début comportement d'intérêt dans même 0.5 sec. alors l'intégrer dans le segment comportemental
	autre2	indéterminé	

Nombre de séquences comportementales (n), durée moyenne (μ) pour chaque individu observé et total pour l'ensemble des individus (moy. \pm SE).

Catégories comportementales	Items	Items sous-catégories	BRI238		BRI101		BOU074		BOU127		BOU049		BOU084		BOU085		Total		
			n	μ	n	μ	SE												
Déplacement	déplacement	marche	10	8.1	2	2.2	11	20.1	7	5.0	-	-	21	2.9	-	-	51	7.9	7.3
		marcheTrot	4	7.3	-	-	6	2.3	-	-	-	-	11	3.4	-	-	21	3.8	2.6
		trot	2	2.5	4	1.3	13	4.8	-	-	-	-	5	1.9	-	-	24	3.4	1.5
		galop	-	-	-	-	4	2.9	-	-	-	-	2	2.0	-	-	6	2.6	0.6
		saut horizontal	-	-	-	-	2	0.7	-	-	-	-	6	0.5	-	-	8	0.6	0.2
		saut vertical	1	0.5	-	-	1	0.5	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0.5	0.0
Etat statique	exploration non-dirigée (END)	debout	4	20.6	-	-	8	3.9	-	-	-	-	30	39.1	-	-	42	30.7	17.6
		assis	8	29.6	-	-	11	8.5	-	-	-	-	11	27.2	-	-	30	21.0	11.6
		couché	6	16.9	-	-	9	49.7	1	2.5	-	-	-	-	-	-	16	34.4	24.2
	statique	immobile	4	34.1	-	-	1	2.5	-	-	-	-	-	-	-	-	5	27.8	22.4
		repos en sphinx	-	-	-	-	3	31.5	-	-	-	-	-	-	-	-	3	31.5	-
		repos en rond	-	-	-	-	5	21.8	-	-	-	-	-	-	-	-	5	21.8	-
Séquence de chasse	marche	prospective	13	12.2	-	-	35	10.4	-	-	-	-	-	-	-	-	48	10.9	1.3
		d'approche lente	10	7.1	-	-	25	10.1	-	-	-	-	-	-	-	-	35	9.3	2.1
		d'approche rapide	-	-	-	-	3	8.2	-	-	-	-	-	-	-	-	3	8.2	-
	vigilance dirigée	vertical	10	7.2	-	-	44	15.6	-	-	-	-	10	0.6	-	-	64	12.0	7.5
		horizontal	10	1.9	-	-	8	1.1	-	-	-	-	-	-	-	-	18	1.5	0.6
	préparation au bond		3	8.7	-	-	23	4.7	-	-	-	-	-	-	-	26	5.2	2.8	
	bond	vertical	-	-	-	-	2	0.5	-	-	-	-	2	1.0	-	-	4	0.8	0.4
		horizontal	1	0.5	-	-	4	0.6	-	-	-	-	4	0.9	-	-	9	0.7	0.2
	flaire le sol		6	2.0	1	2.0	8	8.7	-	-	-	-	7	0.9	-	-	22	4.1	3.6
coup de patte		-	-	-	-	4	1.7	-	-	-	-	-	-	-	-	4	1.7	-	

Séquences comportementales (suite et fin).

Catégories comportementales	Items	Items sous-catégories	BRI238		BRI101		BOU074		BOU127		BOU049		BOU084		BOU085		Total		
			n	μ	n	μ	n	μ	n	μ	n	μ	n	μ	n	μ	n	μ	SE
Séquence de chasse	consomme	rongeur	1	150.0	17	16.1	11	30.9	-	-	10	83.2	-	-	-	-	39	40.9	60.6
		tire / secoue	-	-	-	-	-	-	-	-	9	0.6	-	-	-	-	9	0.6	-
Alimentation	boit		-	-	-	-	-	-	-	-	2	16.8	-	-	-	-	2	16.8	-
	consomme	viande	-	-	-	-	-	-	11	19.7	-	-	-	-	-	-	11	19.7	-
		croquettes	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	21.6	12	21.6	-
		pâtée	12	10.3	16	15.0	-	-	13	13.2	-	-	-	-	17	13.1	58	13.1	1.9
		lèche aliment	-	-	9	3.8	-	-	-	-	-	-	-	-	14	4.1	23	4.0	0.2
Maintenance	se toilette	avec langue	-	-	-	-	38	16.4	1	11.5	9	3.6	5	6.3	-	-	53	13.2	5.7
		avec pattes avant	-	-	-	-	3	8.7	-	-	-	-	-	-	-	-	3	8.7	-
	s'épouille		-	-	-	-	12	2.4	-	-	4	3.3	-	-	-	-	16	2.6	0.6
	se gratte	cou	-	-	-	-	16	2.9	-	-	-	-	1	7.0	-	-	17	3.1	2.9
		corps	-	-	-	-	9	4.9	1	3.0	1	2.0	-	-	-	-	11	4.5	1.5
	ébrouement		3	0.8	-	-	9	0.6	2	0.7	1	0.5	4	0.8	-	-	19	0.7	0.1
	fais ses griffes	vertical	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2.0	-	-	1	2.0	-
	urine		-	-	-	-	1	6.0	-	-	-	-	-	-	-	-	1	6.0	-
	défèque		-	-	-	-	1	46.0	-	-	-	-	-	-	-	-	1	46.0	-
marquage	spray	1	2.5	-	-	1	5.0	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3.8	1.8	
Interaction	défense	grogne	-	-	-	-	-	-	-	3	3.0	-	-	-	-	3	3.0	-	
TOTAL			109	-	49	-	331	-	36	-	39	-	121	-	43	-	728	-	-

Annexe 5

Description des étapes du test Feline Temperament Profile adapté d'après Siegford *et al.* (2003) et Iki *et al.* (2011) et réalisé dans un environnement connu de l'individu testé. Le test est composé de 10 étapes consécutives puis du test de réactivité à une proie :

1. *Approche initiale* : l'expérimentateur inconnu de l'individu testé se positionne à 5-6 m du chat et l'appelle environ 10 – 15 fois l'animal en tendant une main vers lui.
2. *Approche suivie* : si le chat ne s'est pas approché, l'expérimentateur se rapproche de l'individu (2 - 3 m) et l'appelle de nouveau.
3. *Gentillesse* : une fois l'individu approché ou si ce dernier est venu de lui-même, l'expérimentateur accroupi tend une main vers sa tête (la main doit être plus basse que la tête de l'individu).
4. *Interaction* : tout en parlant au chat, l'expérimentateur commence à caresser le chat sur la tête, les flans et sur le dos. Si aucune interaction n'a pu être initiée pendant ces 5 - 10 premières minutes, le test est interrompu.
5. *Initiation au jeu* : l'expérimentateur s'éloigne de l'individu et bouge lentement une ficelle devant lui sur le sol afin d'initier le jeu.
6. *Sociabilité I* : l'expérimentateur appelle de nouveau l'individu ou s'approche lentement de lui. Une fois l'individu calmé à l'aide de caresses, l'expérimentateur soulève l'individu gentiment et le berce contre sa poitrine.
7. *Sociabilité II* : l'expérimentateur s'assoit sur une chaise (ou par terre) et pose l'individu sur ses genoux, face à lui, tout en le caressant.
8. *Adaptabilité* : l'expérimentateur pose le chat par terre tout en restant assis et le stimule (appels, claquements de main) pour qu'il remonte sur les genoux.
9. *Agressivité & peur I* : l'expérimentateur repose l'individu par terre si ce dernier est remonté sur ses genoux, attrape fermement la base de la queue du chat et tire dessus avec une pression constante.
10. *Agressivité & peur II* : une fois l'individu remis dans le calme, l'expérimentateur fait tomber une boîte contenant des cailloux près de ce dernier lorsqu'il ne regarde pas.
11. *Réactivité à une proie* : une fois l'individu remis dans le calme par l'expérimentateur, l'observateur du test diffuse un son de musaraigne musette *Crocidura russula* d'une durée de 60 secondes.

Fiche utilisée par l'observateur pour indiquer les comportements amicaux (FTP +) et non amicaux (FTP -) développés par l'individu testé :

Date: _____ Nom du chat: _____
 Heure: _____ Numéro du chat: _____
 Lieu: _____ Observateur: _____
 Météo: _____ Expérimentateur: _____

Test	Réponses +	Réponses -
1. Approche initiale	Contact visuel <input type="checkbox"/> Vocalisations <input type="checkbox"/> Approche lente <input type="checkbox"/> Se roule docilement <input type="checkbox"/> Viens et sent les mains <input type="checkbox"/>	Évite le contact visuel <input type="checkbox"/> Reculé/adopte une position défensive <input type="checkbox"/> Regarde mais n'approche pas <input type="checkbox"/>
2. Approche suivie	Contact visuel <input type="checkbox"/> Vocalisations <input type="checkbox"/> Approche lente <input type="checkbox"/> Viens et sent la main <input type="checkbox"/> Se roule docilement <input type="checkbox"/>	Évite le contact visuel <input type="checkbox"/> Reculé/adopte une position défensive <input type="checkbox"/> Regarde mais n'approche pas <input type="checkbox"/> Fais le dos rond et/ou crache <input type="checkbox"/>
3. Gentillesse	Renifle les mains <input type="checkbox"/> Lèche/frotte son corps contre main <input type="checkbox"/> Frotte sa tête contre main <input type="checkbox"/> Se roule docilement <input type="checkbox"/> Vocalisations <input type="checkbox"/>	Reculé/adopte une position défensive <input type="checkbox"/> Griffe la main ou risque de griffure <input type="checkbox"/> Mord ou tente de mordre la main <input type="checkbox"/>
4. Interaction	Se frotte contre jambes/main <input type="checkbox"/> Commence à ronronner/miauler/pépié <input type="checkbox"/> Se tape la tête contre <input type="checkbox"/> Fait des cercles autour avec attention <input type="checkbox"/> A peur puis se relâche aussitôt <input type="checkbox"/>	Reculé/adopte une position défensive <input type="checkbox"/> Griffe la main ou risque de griffure <input type="checkbox"/> Mord ou tente de mordre la main <input type="checkbox"/> Se soustrait au testeur <input type="checkbox"/>
5. Initiation au jeu	Reviens pour plus de caresses <input type="checkbox"/> Regarde la ficelle intensément <input type="checkbox"/> Poursuit la ficelle <input type="checkbox"/>	Ignore la ficelle <input type="checkbox"/> S'intéresse à autre chose & évite le contact visuel <input type="checkbox"/> Reculé / Fuit <input type="checkbox"/>
6. Sociabilité I	Est relâché <input type="checkbox"/> Contact visuel <input type="checkbox"/> Étend sa patte affectueusement sur cou/épaule <input type="checkbox"/>	Lutte pour s'échapper <input type="checkbox"/> Griffe la main ou risque de griffure <input type="checkbox"/> Mord ou tente de mordre la main <input type="checkbox"/>
7. Sociabilité II	Ronronne/se frotte contre main <input type="checkbox"/> Contact visuel <input type="checkbox"/> Se roule docilement <input type="checkbox"/> sent le visage/pose une patte dans le cou <input type="checkbox"/>	S'assoit tendu sur les genoux <input type="checkbox"/> Descend <input type="checkbox"/> Menaçant/devient agressif (mord/crache) <input type="checkbox"/> Ignore l'expérimentateur <input type="checkbox"/>
8. Adaptabilité	Saute <input type="checkbox"/> Établi un contact visuel mais reste au sol <input type="checkbox"/> Se lève sur ses pattes et établi un contact visuel <input type="checkbox"/>	Ignore l'appel et le testeur <input type="checkbox"/> Pars <input type="checkbox"/>
9. Agressivité & peur I	Se roule docilement <input type="checkbox"/> Pas de réaction <input type="checkbox"/> Essaye de libérer/lutte <input type="checkbox"/>	Tente de griffer la main <input type="checkbox"/> Grogne/crache <input type="checkbox"/> Miaule <input type="checkbox"/>
10. Agressivité & peur II	Sursaute mais se relaxe vite <input type="checkbox"/> Ignore le bruit <input type="checkbox"/>	Sursaute et cours se cacher <input type="checkbox"/> Sursaute & position défensive/agressive <input type="checkbox"/> Se semble pas avoir entendu le bruit <input type="checkbox"/>
11. Réactivité proie	Bouge les oreilles <input type="checkbox"/> Tourne la tête vers le stimulus <input type="checkbox"/> Recherche le stimulus <input type="checkbox"/> Va vers le stimulus <input type="checkbox"/> Développe un comportement de chasse <input type="checkbox"/>	Ignore le stimulus <input type="checkbox"/> S'éloigne <input type="checkbox"/> Temps passé à s'intéresser (sec.) = <input type="text"/>

RESUME

La prédation exercée par le Chat domestique (*Felis silvestris catus*) joue un rôle majeur dans la conservation de certaines espèces proies et la prévention de zoonoses. L'objectif de cette étude était d'identifier les facteurs de variation de cette prédation en milieu rural. L'étude a été conduite dans les Ardennes. La population étudiée comptait 143 individus, dont 44% de chats de propriétaire (nourris *ad libitum*, 80% stérilisés) et 56% de chats de ferme (peu nourris, non stérilisés). Le DNA metabarcoding et le génotypage ont permis de détecter la fréquence d'apparition des aliments dans des fèces collectées sur le terrain et d'attribuer ces fèces à l'une ou l'autre des catégories de chats. Des individus ont été équipés de colliers GPS et d'accéléromètres tridimensionnels. L'éthogramme accélérométrique d'une séquence de chasse a été construit afin de pouvoir, à terme, relever les événements de prédation et de consommation des proies des individus équipés. Enfin, des variables associées à la prédation ont été mise en relation avec leur sociabilité envers les humains. Les chats ont essentiellement consommé des rongeurs et des aliments d'origine anthropique. En été, les chats de propriétaire chassaient aussi fréquemment que les chats de ferme, tandis qu'en hiver ils chassaient beaucoup moins souvent que ces derniers. Les chats de propriétaire ont de plus petits domaines vitaux que les chats de ferme. Les deux catégories de chats ont un rayon d'action restreint lorsque la pluviométrie est élevée et ont pour proies principales *Microtus arvalis* et *Arvicola terrestris*. Le degré de sociabilité des chats vis-à-vis des humains semble affecter leur succès de capture diurne de proies.

Mots clés : écologie comportementale ; *Felis silvestris catus* ; milieu rural ; régime alimentaire ; taux de prédation ; rongeurs ; utilisation de l'espace ; degré de nourrissage ; conditions climatiques ; variabilité interindividuelle

Identification of the factors influencing the predation exerted by domestic cats (*Felis silvestris catus*) in a rural area

ABSTRACT

The predation exerted by the Domestic cat (*Felis silvestris catus*) is of special concerns for conservation and prevention of zoonosis issues. This study aims to identify the factors of variation of the predation exerted by cats in a rural landscape. It has been conducted in the Ardennes region. The population studied was composed of 143 individuals, including 44% of house cats (fed *ad libitum*, 80% sterilized) and 56% of farm cats (poorly fed, not sterilized). DNA metabarcoding and genotyping techniques allowed to detect occurrences of food items in field-collected feces and to attribute those feces to one or the other cat categories. Some individuals were equipped with a collar composed by a GPS unit and a tri-axial accelerometer device. The ethogram of a hunting sequence based on accelerometry was constructed to gather information concerning the occurrences of predation and the consumption of the preys by the equipped individuals. Finally, some variables associated to the predation were put in relation with the sociability of cats towards humans. The cats essentially consumed rodents and anthropogenic food. During the summer, the house cats were hunting as frequently as the farm cats, whereas during the winter they were hunting a lot less comparing to the farm cats. Both cat categories have smaller daily movement range during high rainfall periods and their main preys are *Microtus arvalis* and *Arvicola terrestris*. The sociability degree of the cats towards humans seems to affect their diurnal stalk success.

Key words : behavioural ecology ; *Felis silvestris catus* ; rural landscape ; diet ; predation rate ; rodents ; space use ; feeding degree ; weather ; individual variability